

仔魚の消化系の構造と機能に関する研究—V.

後部腸管上皮層の変化と蛋白質の摂取

田 中 克

(1972年4月21日受領)

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

Epithelial Changes in the Posterior-Gut and Protein Ingestion

Masaru Tanaka

The condition of the posterior-gut (rectum) in 22 teleost postlarvae was compared with one another to observe changes in the epithelium after feeding. The posterior-gut is distinguished from the mid-gut by the constriction with the sphincter. After feeding, many acidophilic granules which are well stained with eosine, orange G and azocarmine G, are found in the supranuclear region of epithelial cells at the posterior-gut both in rearing and natural larvae.

These granules are generally 1~6 μ in diameter and sometimes over 10 μ in well growing larvae of halfbeak and puffer. The larvae which have fed more actively have more numerous and larger granules, which are not in the lower half of the mucosal folds and the bottom region but are in the upper half. In some species the posterior-gut is provided with villi-like mucosal projections different from mucosal folds in common species. These facts suggest that the appearance of acidophilic granules relates intimately with ingestion of nutrients from the gut lumen.

Since these acidophilic granules show positive reactions in detecting phenol group, indolyl group, and guanidyl group, they may be proteins or the substances which are chiefly made of proteins. It is well known that in the new-born mammals intact protein ingestion is brought by pinocytosis to receive antibodies from their mothers through colostrum. Then, large globules which are stained with eosine appear in epithelial cells of the small intestine. The fact that these globules are similar to acidophilic granules of teleost larvae both in morphological and histochemical features indicates that proteins are ingested intactly in teleost larvae.

At the transitional stage from larvae to juveniles when the gastric gland becomes functional and pyloric caeca differentiate, acidophilic granules gradually disappear. It is speculated that postlarval digestive system attains to the adult level not only in structure but also in function, and that according to the change in digestive mechanisms proteins are not ingested intactly in the posterior-gut. Food items are quickly transported backward and are interrupted by the posterior constriction, and excreted from the anus in a short time. The fact that epithelial cells in the mid-gut are occupied by fat droplets which are absorbed from food items suggests the difficulty of their displaying many-sided functions at the same time. Based on these facts, it is conceivable that intact protein ingestion in the posterior-gut plays an important role in protein ingestion at the postlarval stage.

The fact that intracellular digestion which is common in the lower groups of invertebrates is recognized in teleost larvae indicates the peculiarity of the larval digestive and absorptive mechanisms, and reflects the history of the developmental process of the animal digestive system.

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

硬骨魚類の後期仔魚の腸管上皮には摂餌にともない顕著な形態上の変化が生じる。前部や中部の腸管上皮に出現する空胞が脂肪の吸収蓄積像であることは前報で述べた(田中, 1972)。本報では後部腸管の上皮層に出現する好酸性顆粒の出現状態や組織化学的性質を明らかにするとともに仔魚後期における蛋白質の摂取について論議する。

材料および方法

摂餌開始後の仔魚の後部腸管上皮層の変化と蛋白質の摂取については次の22種の仔魚を用いた。(1) アユ *Plecoglossus altivelis* Temminck and Schlegel, (2) ワカサギ *Hypomesus olidus* (Pallas), (3) ニジマス *Salmo gairdnerii irideus* Gibbons, (4) コイ *Cyprinus carpio* Linnaeus, (5) キンギョ *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), (18) クジメ *Agrammus agrammus* (Temminck and Schlegel), (19) キヌカジカ *Furcina oshimai* Jordan and Starks, (20) アサヒアナハゼ *Pseudoblennius cottooides* (Richardson), (21) イシガレイ *Kareius bicoloratus* Basilewsky, (22) シマウシノシタ属 *Zebrias* の一種。

これら22種の仔魚の入手方法および飼育方法はこれまでの報告で述べたとおりである(田中, 1969a; 1969b; 1971; 1972)。組織の一般的な観察にはヘマトキシリソ・エオシン染色法、マロリーの三重染およびアザン染色を用いた。多糖類の検出にはマクマヌスの過沃素酸シップ法(PAS法)とバウエル・フォイルゲンの染色を用い、脂肪の検出には冰結切片をズダン黒Bやナイル青で染色する方法と四酸化オスミウム固定によるパラフィン切片法とを用いた。蛋白質はニンヒドリン・シップの反応(遊離アミノ基)、ミロン反応(チロシン残基のフェノール基)、ジメチルアミノベンズアルデヒドを用いる方法(トリプトファン残基のインドール基)および坂口の反応(アルギニン残基のグアニジル基)を同一標本にほどこし

て識別した。

結果

硬骨魚類の仔魚の腸管は単純な構造をしているが、例外なく消化管の後半部には括約筋の発達による収縮部がみられる。この収縮部は仔魚の成長とともに発達し、粘膜は弁状の構造を呈するようになる。これは直腸に相当する部分と考えられる。これらの特徴はワカサギ・アユ・ホンモロコ・キンギョ・コイなどではあまり顕著でなく(Fig. 1, A), ドロメ・スズキ・マダイ・クロダイ・トラフグ・クサフグ・カサゴ・クジメ・キヌカジカ・イシガレイなどスズキ魚群の多くのものでは著しい(Fig. 1, B)。後部腸管を構成する上皮細胞層は肛門直前の外胚葉起原の部分を除きよく発達した条紋線をそなえ、核の存在する細胞基部の細胞質はヘマトキシリソに好染し、エオシンに浅く染まる明るい色調の核より上部の細胞質と顕著な対称を示している(Fig. 1, C)。

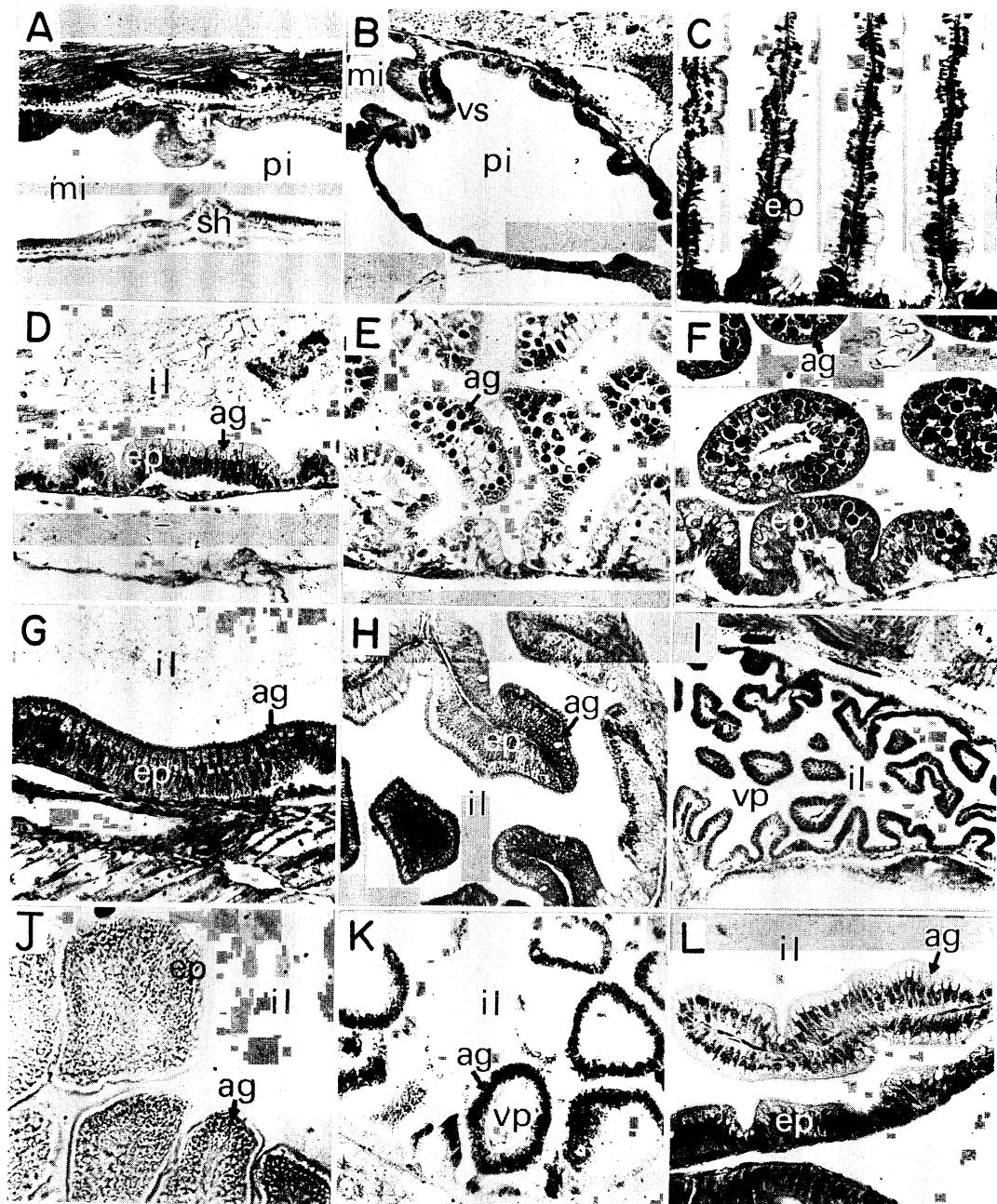
摂餌開始後1~2日を経過した仔魚ではこのような特徴をそなえた後部腸管の上皮層上部にエオシンにきわめてよく染まる1~2μ大の小顆粒が出現する(Fig. 1, D)。活発に摂餌している個体では成長にともない顆粒の数は増加し、最大径数μに達する顆粒が核より上部の細胞質のほぼ全域を占めるようになる(Fig. 1, E)。これらの顆粒の出現状態は魚種によって異なり、この研究に用いた22種は次の三つのグループに分類できる。

第Iグループ：好酸性顆粒の出現が最も顕著なグループで、後部腸管のほぼ全域の上皮層上部は最大径6~8μに達する顆粒で満たされる(Fig. 1, F)…サヨリ・ドロメ・トラフグ・クサフグ・カサゴ・クジメ・アサヒアナハゼ・キヌカジカ。

第IIグループ：好酸性顆粒の出現があまり顕著でないグループで、顆粒の染色性は低く、その大きさも通常1μ程度である(Fig. 1, G)…アユ・ワカサギ・ホンモロコ・メダカ。

第IIIグループ：顆粒の出現は第Iグループと第IIグループの中間的状態を示すグループで、顆粒のエオシンに対する染色性は第Iグループと同様であるが、径は通常2~4μ程度である(Fig. 1, H)…キンギョ・コイ・トウゴロウイワシ・スズキ・クロダイ・マダイ・ウマヅラハギ・イシガレイ・シマウシノシタ属の一種。

後期仔魚の腸粘膜は成長とともにしだいに発達し、縦走あるいは環走のひだを形成するが、第Iのグループに属する魚種の多くのものでは後部腸管の粘膜は前部や中部のものとは異なり、絨毛様の突起を形成する(Fig. 1, I)。絨毛様の突起に発達した粘膜をそなえた魚種では



顆粒はその頂部に近い上皮細胞ほど顕著に出現し、その底部にはほとんど認められない。突起の中心部には毛細血管が基部から頂部まで分布しており、哺乳類の小腸にみられる絨毛と類似した構造を呈している。

好酸性顆粒は摂餌開始後1~2日目より出現し、仔魚後期のほぼ全期間を通じて認められる(Table 1)。キンギョやサヨリなどでは稚魚期のものにも顆粒の存在は認められるが、稚魚期への移行とともに染色性が低下し、また個々の顆粒も小さくなる傾向が認められる。アユ・クロダイ・マダイ・トラフグ・クサフグ・カサゴなどでは仔魚期から稚魚期への移行とともに好酸性顆粒の出現はほとんど認められなくなる。

以上のように好酸性顆粒は魚種によって出現期や出現状態が異なるが、染色性の点ではほとんど変異がなく、エオシン・オレンジG・アゾカーミンGなどに好染する。このような染色性は前期仔魚の卵黄や後期仔魚の脾臓中にみられるチモーゲン顆粒ときわめて類似しており、化学的性質の共通性が推察される。筆者はこれらの顆粒が蛋白質性の物質であろうという仮定のもとに種々の組織化学反応を試みた。結果はTable 2に示すとおりである。脂肪を検出する反応や多糖類を検出する諸反応に対しては陰性を示したが、蛋白質を検出する諸反応に

対しては陽性の反応が認められた。遊離アミノ基を検出するニンヒドリン・シッフの反応やアルギニン残基のグアニジル基を検出する反応に対してはわずかに陽性の反応が認められたにすぎないが、チロシン残基のフェノール基を検出するミロン反応には陽性の結果が認められ(Fig. 1, J), トリプトファン残基のインドール基を検出する方法に対しては強い陽性の反応が得られた(Fig. 1, K)。これらの反応結果は硬骨魚類の後期仔魚の後部腸管に出現する好酸性顆粒がアミノ酸を基本的な構成単位とする蛋白質または蛋白質性の物質であることを示している。

多くの魚種で好酸性顆粒の出現と摂餌状態とは密接に関係するため、これらの顆粒が消化吸収と関連した物質であることは容易に推察できる。しかし、これらが外因性の物質であるか内因性の物質であるか、いい換えれば摂取の過程を示す像か分泌の過程を示す像かの識別は形態的には困難である。これらの顆粒の出現状態や出現部位の構造的特徴については前述したように、

- (1) 顆粒は摂餌開始後出現し、非摂餌個体には全く出現しない。
- (2) 顆粒はすべての魚種で後部腸管に特異的に出現する。

Fig. 1. Photomicrographs of the posterior-gut and acidophilic granules in postlarvae.

- A. longitudinal section of 50-day larva of *Plecoglossus altivelis*, showing a sphincter(sh). $\times 270$.
 - B. longitudinal section of newly hatched larva of *Agrammus agrammus*, showing a valvular structure(vs). $\times 270$.
 - C. longitudinal section of 20-day alevin of *Salmo gairdnerii*, showing characteristic epithelia(ep). $\times 95$.
 - D. longitudinal section of 2-day larva of *Carassius auratus*, showing many small acidophilic granules(ag) in the epithelium(ep). $\times 540$.
 - E. longitudinal section of 8-day larva of *Hemiramphus sajori*, showing the epithelium filled with many granules(ag). $\times 540$.
 - F. cross section of 18-day larva of *Fugu rubripes*, showing large acidophilic granules(ag) reaching to $10\ \mu$. $\times 540$.
 - G. cross section of 60-day larva of *Plecoglossus altivelis*, showing small granules(ag) less than $2\ \mu$. $\times 540$.
 - H. longitudinal section of 25-day larva of *Acanthopagrus schlegeli*, showing many moderate granules(ag) well stained with azocarmine G. $\times 355$.
 - I. longitudinal section of 26-day larva of *Fugu niphobles*, showing villi-like mucosal projections(vp) chiefly sectioned transversely. $\times 135$.
 - J. longitudinal section of 18-day larva of *Fugu niphobles*, showing many granules(ag) stained with Millon's reaction. $\times 555$.
 - K. cross section of 18-day larva of *Fugu niphobles*, showing many granules(ag) positively reacted with histochemical test detecting indolyl group. $\times 270$.
 - L. longitudinal section of *Furcina oshimai* larva sampled in nature measuring 10.8 mm in total length, showing many small acidophilic granules(ag) in the epithelium(ep). $\times 540$.
- ag, acidophilic granule; ep, epithelium; il, gut lumen; mi, mid-gut; pi, posterior-gut; sh, sphincter; vp, villi-like projection; vs, valvular structure.

Table 1. Acidophilic granules appeared in epithelial cells of the posterior-gut. + indicates the appearance of small granules, 1~2 μ in diameter, ++ moderate granules, 2~4 μ , +++ large granules, over 6 μ . Duration of postlarval stage is shown in days after hatching.

Species	Duration of postlarval stage	Duration of appearance	Grade of appearance
<i>Plecoglossus altivelis</i>	3~135	15~135	+
<i>Hypomesus olidus</i>	3~unknown	8~40*	+
<i>Cyprinus carpio</i>	3~25	5~25*	++
<i>Carassius auratus</i>	2~20	2~20*	++
<i>Hemiramphus sajori</i>	2~30	2~40*	+++
<i>Lateolabrax japonicus</i>	6~unknown	8~30*	++
<i>Pagrus major</i>	5~30	8~25	++
<i>Acanthopagrus schlegeli</i>	5~35	8~30	++
<i>Navodon modestus</i>	4~unknown	6~9*	++
<i>Fugu rubripes</i>	5~30	8~25	+++
<i>Fugu niphobles</i>	2~25	3~25	+++
<i>Sebastiscus marmoratus</i>	0~35	2~40*	+++
<i>Agrammus agrammus</i>	2~unknown	3~15*	+++
<i>Pseudoblennius cottooides</i>	2~unknown	3~10*	+++
<i>Kareius bicoloratus</i>	5~unknown	8~18*	++
<i>Allanetta bleekeri</i>	(natural specimen)		++
<i>Chasmichthys gulosus</i>	"		+++
<i>Fugu niphobles</i>	"		+++
<i>Furcina oshimai</i>	"		+++

* Granules may appear successively thereafter.

(3) 後部腸管の粘膜はスズキ魚群の多くのものでは中心部に毛細血管の分布した突起を形成し、哺乳類の小腸にみられる絨毛に類似した構造を形成する。

(4) 顆粒の出現は粘膜のひだや突起の頂部に近い部分に位置する上皮細胞ほど顕著であり、その底部の上皮細胞にはほとんど出現しない。

(5) 顆粒の存在する部位の上皮層はよく発達した条紋縁をそなえる。

などの傾向が認められる。これらの諸傾向はいずれも間接的に顆粒が腸管の内腔から条紋縁を通して上皮細胞内にとり込まれた物質であることを示唆している。

後部腸管における後期仔魚の特異的な蛋白質の摂取は飼育条件下の仔魚では二枚貝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プリウス幼生など投与した餌料生物の種類にかかわりなく認められる。さらに天然で採集したトウゴロウイワシ(全長5.8~16.4 mm), ドロメ(全長5.7~14.1 mm), クサフグ(全長3.6~7.3 mm), キヌカジカ(全長7.2~16.4 mm)などにも飼育条件下の仔魚と同様に顕著な好酸性顆粒の存

在が認められる(Table 1; Fig. 1, L)。したがって、顆粒の出現は特別な餌生物の摂取や特殊な生息環境と関連したものではなく、硬骨魚類の後期仔魚に共通した蛋白質摂取機構の特殊性を反映したものといえる。

仔魚に捕食されたブラインシュリンプのノウプリウス幼生は組織切片によると腸内腔ではヘマトキシリんあるいはエオシンに染色される顆粒の集合体として観察される。このうちエオシンに染まる顆粒は3~4 μ 大で、蛋白質検出諸反応に陽性を示す。これらは前部と中部の腸管内腔ではほぼ同様に明瞭な顆粒状態を呈しているが、後部腸管の内腔にはほとんど認められない。一方、ズダン黒Bや四酸化オスミウムに染まる脂肪粒子はエオシン好染顆粒とは逆に消化の進んだ段階では前部や中部の腸管内腔でも認められない。摂取開始前に腸管の後部に形成される括約筋や弁の働きで、捕食された餌料はこの部位で遮断され、一定時間機械的および化学的消化をうけ、餌料中の成分とくに脂肪が吸収される。その後括約筋の弛緩により残りの成分は後部腸管へ送られ、この部分で蛋白質の摂取が生じ上皮層中に顆粒として現われると考

Table 2. The comparison of histological and histochemical characters of globules found in intestinal epithelium of mammalian newborns and those of granules found in the epithelium of the posterior-gut of teleostean larvae. The data of newborns were cited from Comline et al. (1951, 1953) and Hill and Hardy (1956).

Histological and histochemical tests	Mammalian newborns Result species	Teleostean larvae Result species
General staining	calf, pig, and kitten	puffer and so on
Iron-hematoxylin	+	
Eosine	+	+
Orange G	+	+
Azocarmine G	+	+
Carbohydrate tests	lamb and kid	puffer, goldfish, and black sea bream
PAS	+	-
PAS after diastase	+	-
PAS after hyaluronidase	+	
Metachromasia	-	
Alcian blue	-	
Lipid tests	lamb and kid	puffer and so on
Sudan III and IV	-	
Sudan black B	-	-
Nile blue sulfate	-	-
Osmium tetroxide	-	-
Protein tests	lamb and kid	puffer and black sea bream
Millon reaction	+	+
Sakaguchi reaction		+
DAB reaction*		+
Ninhydrin schiff		+
Nucleic acid tests	lamb and kid	
Feulgen reaction	-	
Pyronin	+	
Pyronin after RN-ase	+	

* reaction detecting indolyl group by means of dimethylaminobenzaldehyde.

えられる。

考 察

後期仔魚の消化系は魚種によって分化程度に変異が認められるが、その初期の段階では通常両顎歯・咽頭歯・胃腺・幽門垂・腸上皮の杯状細胞などは未分化な状態にある。とりわけ胃腺と幽門垂は仔魚後期を通じて未分化であり、稚魚への移行期に分化する(田中, 1971)。

このように構造的に低い発達段階にある後期仔魚の消化系は機能的にも低次あるいは単純な段階にあることが推察される。とくに蛋白質の分解に重要な役割を果たす

ペプシンを分泌する胃腺が未分化な事実は後期仔魚期における蛋白質の消化や摂取の機構に成魚とは異なる特殊性が存在することを示唆している。

蛋白質の吸收や摂取に関する形態学的研究は魚類はもとより哺乳類においてもほとんど未開の分野である(Trier and Rubin, 1965)。しかし、硬骨魚類の仔魚の蛋白質の摂取機構を考察する上できわめて示唆に富んだ研究がまったく異なる角度から行なわれている。多くの哺乳類新生児は抗体を合成する能力がなく、母体から初乳を通じて経口的に受動免疫を受ける。この際抗体と結合したアグロブリンは分解されずにそのままの状態

が小腸上皮細胞から取り込まれることが知られている (Weiseman, 1964)。この摂取過程を形態学的にとらえた Comline et al. (1951; 1953)によれば、種による摂取像の差異はほとんどなく、摂取の初期の段階では上皮細胞上部の細胞質に直径 $0.5\sim10\mu$ のエオシン・オレンジ G・鉄ヘマトキシリンなどに好染する球状物質が出現し、時間の経過とともにそれらは大型化するとともに細胞基部に移動する。Hill and Hardy (1956) はこれらの球状物質の性状を組織化学的に追究し、これらが糖蛋白質の性質をそなえることを明らかにした (Table 2)。Veress and Baintner (1970) はアルカリ性フォスファターゼを指標に球状物質の摂取過程を調べ同様な観察を行なっている。Clark (1959) はアーチロブリン・アルブミン・卵白アルブミンなどの蛋白質が飲細胞運動により腸上皮に取り込まれ、微小な小胞 (pinocytotic vesicle) が集合して光学顕微鏡で観察される球状物質を形成することをネズミやハツカネズミの新生児で見い出し、蛋白質がそのまま摂取される機構を明らかにした。

このように哺乳類新生児の小腸上皮細胞に出現する球状物質と硬骨魚類仔魚の後部腸管上皮に出現する好酸性顆粒とは形態的にも組織化学的にもきわめてよく類似しており、後者も腸管内腔から蛋白質が分解されずに高分子のまま摂取される結果生じる可能性を示している。

Iwai and Tanaka (1968) はブラインシュリンプのノウブリウス幼生を摂餌したふ化後 2 日のサヨリ仔魚の後部腸管の上皮細胞に活発な飲細胞運動が存在し、好酸性顆粒は腸管内腔から物質を飲細胞運動でとり込む結果生じることを明らかにした。Iwai (1968; 1969) はニジマス稚魚やコイ仔魚の後部腸管においても飲細胞運動の存在を認めている。したがって、硬骨魚類の仔魚は後部腸管において餌料プランクトンから蛋白質をアミノ酸に分解することなく高分子の状態で上皮層内に取り込む能力を有していると判断できる。

Table 2 で明らかのように哺乳類新生児の小腸上皮に取り込まれた物質は PAS 反応に陽性を示すのに対し、仔魚の後部腸管上皮に取り込まれた顆粒の場合は陰性の反応を示しているが、これは両者の蛋白質摂取の生理的意義の相違と関連していると考えられる。すなわち、前者は抗体の受動免疫と関連して初乳中の特殊な蛋白質を摂取する結果生じた物質であるのに対し、後者は抗体の吸収とは関係なく栄養上の必要に基づいて動物性プランクトンの蛋白質を摂取する結果生じた物質である。しかし、両者とも蛋白質の高分子状態での摂取という点できわめて類似した摂取の過程と組織像を示すものと考えられる。

哺乳類新生児にみられる前述のような蛋白質の摂取はラットやマウスでは出産後 3 週間前後まで継続するが、他の多くの種では通常 1~2 日以内に終了し、小腸上皮の蛋白顆粒も全く出現しなくなる。Hill and Hardy (1956) によればこのような時期に胃や腸の pH 変化や酵素活性の変化が生じることを報告している。硬骨魚類の仔魚の場合には蛋白質の高分子状態での摂取は少なくとも仔魚後期を通じて認められるが、稚魚期への移行とともにに消失するか不鮮明になる。Table 1 に好酸性顆粒の消失期と稚魚への移行期を示したが、キンギョ・サヨリ・トラフグ・クサフグなどの無胃魚では稚魚期への移行にともない顆粒は不鮮明化するものの継続して認められるのに対し、アユ・クロダイ・マダイ・カサゴなどでは胃が分化し機能的になる稚魚への移行期を境にほとんど認められなくなる。卵黄を大部分吸收し摂餌を開始する時期までに胃腺や幽門垂が分化するニジマスでは他の魚種に認められるような顕著な蛋白顆粒はほとんど認められない。これらの事実は胃腺の分化により消化管内腔の pH などに変化が生じるとともにペプシンの分泌により蛋白質の消化や摂取の機構に総合的な変化が生じることを示唆している。

キンギョでは成魚においても後部腸管上皮細胞に活発な飲細胞運動が認められている (Yamamoto, 1966)。Iwai (1968) は前述のように胃腺の分化した摂餌開始期のニジマス稚魚の後部腸管にこの運動を確認している。摂餌開始期のニジマス、稚魚への移行期のアユ・マダイ・クロダイ・カサゴなどの後部腸管の上皮細胞は核と条紋縁との間に多数の小胞を内包し、その部分の細胞質はエオシンに浅く染色する。したがって、稚魚への移行期に顆粒が消失するのは飲細胞運動自身がなくなる結果と考えるよりは消化機構の発達段階が高くなることにより内腔での蛋白質の分解が進み、その結果後部腸管での飲細胞運動による摂取の必要性が低下するためではないかと考えられる。無胃魚では稚魚への移行期に消化機構にそれほど著しい変化が起こらないため継続して高分子状態での蛋白質の摂取がみられるものと推察される。

魚類を含め脊椎動物では一般に蛋白質は構成アミノ酸に分解後腸粘膜へとり込まれるが、このアミノ酸の吸収過程を形態学的にとらえることはきわめて困難である (Trier and Rubin, 1965)。硬骨魚類の後期仔魚が後部腸管で餌料プランクトンから蛋白質を未分解あるいは不完全な分解状態で摂取することはこれまでの論議で明らかにしたが、この事実はただちに後期仔魚期におけるアミノ酸状態での蛋白質の吸収の可能性を否定するものではない。これまで筆者が調べたすべての魚種で摂餌開始

時にはすでに脾臓中にチモーゲン顆粒が形成されており（田中，1969a；1969b），トリプシン様酵素も分泌されている（川合，未発表）。したがって、蛋白質がアミノ酸に分解後吸収される可能性も十分考えられる。しかし、仔魚は摂餌した餌をきわめて短時間に後部腸管の収縮部まで輸送する（アユ仔魚では4~5秒）とともに比較的短時間内に排泄する（飼育条件下的観察では2~3時間前後で排泄する場合が多い）。さらに、サヨリ・クサフグ・トラフグ・クジメなどの活発に摂餌している個体では前部や中部腸管のほぼ全域に脂肪粒子が充満しており（田中，1972），この部位の上皮細胞が多面的な機能をもつことは困難ではないかと推察される。これらの事実や推察は仔魚期における蛋白質の摂取に後部腸管での高分子状態での摂取が占める位置がきわめて大きいことを示している。

無脊椎動物のうちの下等なグループでは細胞や組織の分化がある程度進み、消化を専門につかさどる器官の分化をみると、原生動物をはじめとして海綿動物・腔腸動物・扁形動物・軟体動物などの大部分のものでは食物摂取の基本的な機構は食作用による細胞内消化である。無脊椎動物の中でもコケムシ類・環形動物・甲殻類・頭足類および尾索類などでは消化管の構造も複雑化し、消化酵素を分泌する腺組織も発達して細胞外消化により食物の摂取を行なう（高楢，1951；Barrington, 1962）。

魚類は一般に細胞外消化と考えられているが、これまで筆者が論議してきたように個体発生の初期の段階（仔魚後期）では少なくとも蛋白質の摂取に関しては飲細胞運動による細胞内消化を行なっている。哺乳類では蛋白質の細胞内消化が受動免疫という生理的必然性と関連してきわめて特殊化し、しかも発生初期のごく短かい期間に限って存在するにすぎない。硬骨魚類ではこの機構はより一般的であり、ほとんどすべての種に仔魚後期を通じて認められる。これは両者の進化の段階の相対的位置を反映しているものと考えられる。さらに下等なグループに一般的な機構がより高等なグループの発生初期に存在する事実は動物の消化系の発達してきた過程が魚類の個体発生の過程に反映したものとして注目される。

要 約

硬骨魚類22種の後期仔魚について摂餌にともなう後部腸管の上皮層の変化を比較検討するとともに蛋白質の消化や摂取について考察した。

後期仔魚の腸管は仔魚前期の後半に形成される収縮部の存在によって前中部と後部が区分され、後者の上皮層の上部には摂餌にともないエオシンに好染する顆粒が多

数出現する。顆粒の大きさは魚種によって異なるが、通常1~6μで、サヨリやトラフグでは10μに達する場合がある。好酸性顆粒の出現は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顕著である。後部腸管の粘膜は魚種によっては前部や中部腸管の粘膜とは異なり絨毛様の突起を形成する。

好酸性顆粒の出現と摂餌との関係や出現部位の構造はこれらの顆粒が腸管内腔からの物質の摂取と関連していることを示している。これらの顆粒は飼育条件下的仔魚だけでなく、天然で採集した仔魚にも同様に認められる。これらの顆粒はチロシン残基のフェノール基、トリプトファン残基のインドール基およびアルギニン残基のグアニジル基を検出する組織化学諸反応に陽性を示し、蛋白質あるいは蛋白質性の物質と考えられる。これらの顆粒は哺乳類新生児の初乳授乳中にみられる小腸上皮の蛋白顆粒と形態や染色性が類似し、蛋白質が高分子状態で摂取された結果生じたものと考えられる。

胃腺が機能的になり幽門垂が分化し始める仔魚から稚魚への移行期にこれらの顆粒は染色性が低下し、しだいに認められなくなる。仔魚期における蛋白質の高分子状態での摂取は仔魚の消化系の発達段階を反映したものであり、胃腺や幽門垂が分化し消化系が成魚的段階に達するとともに消化や摂取の機構が変化する結果顆粒が認められなくなるものと考えられる。後期仔魚の前部や中部腸管上皮層が多量の脂肪粒子で満たされる事実や仔魚が摂餌した餌をすみやかに腸後方へ輸送し、かなり短時間に排泄する事実は、後部腸管における高分子状態での摂取機構が仔魚期の蛋白質の摂取に占める役割のかなり高いことを示している。

無脊椎動物の下等なグループでかなり一般的に認められる細胞内消化が硬骨魚類の仔魚期に認められる事実は仔魚の消化や摂取の機構の特異性を示すとともに動物の消化系発達過程の歴史性を反映したものと考えられる。

謝 辞

本研究を進める上で、故松原喜代松先生には温い御指導を賜わった。慎しんで深謝の意を表する。また、本稿を校閲していただき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上げる。

引 用 文 献

- Barrington, E. J. W. 1962. Digestive enzymes. In, Advances in comparative physiology and biochemistry, 1 : 1-65, 7 figs.
Clark, S. L., Jr. 1959. The ingestion of proteins

- and other colloidal materials by columnar absorptive cells of the small intestine in suckling rats and mice. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, 5 : 41-50, 4 figs.
- Comline, R. S., Roberts, H. E., and D. A. Titchen. 1951. Histological changes in the epithelium of the small intestine during protein absorption in the newborn animals. *Nature*, 169 : 84-85, 1 fig.
- Comline, R. S., Pomeroy, R. W. and D. A. Titchen. 1953. Histological changes in the intestine during colostrum absorption. *J. Physiol.*, 122 : 6.
- Hill, K. J. and W. S. Hardy. 1956. Histological and histochemical observations on the intestinal cells of lambs and kids absorbing colostrum. *Nature*, 178 : 1353-1354.
- Iwai, T. 1968. Fine structure and absorption patterns of intestinal epithelial cells in rainbow trout alevins. *Zeit. Zellforsch.*, 91 : 366-379, 8 figs.
- Iwai, T. 1969. Fine structure of gut epithelial cells of larval and juvenile carp during absorption of fat and protein. *Arch. Histol. Japan.* 30 : 183-199, 7 figs.
- Iwai, T. and M. Tanaka. 1968. The comparative study of the digestive tract of teleost larvae—III. Epithelial cells in the posterior gut of halfbeak larvae. *Bull. Japan., Soc. Sci. Fish.*, 34 (1) : 44-48, 4 figs.
- 高楢俊一. 1951. 動物の消化生理. 河出書房, 東京, ii + 136 pp.
- 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, 3 figs.
- 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, 4 figs.
- 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 (3) : 164-175, 6 figs.
- 田中克. 1972. 仔魚の消化系の構造と機能に関する研究—IV. 摂餌とともに腸前中部上皮の変化と脂肪の吸収. *魚類学雑誌*, 19 (1) : 15-25, 5 figs.
- Trier, J. S. and C. E. Rubin. 1965. Electron microscopy of the small intestine. A review. *Gastroenterology*, 49 : 574-603, 9 figs.
- Veress, B. and K. Baintner, Jr. 1970. Morphological and histochemical features of protein absorption in newborn animals. *Acta Morphol. Acad. Sci. Hungaricae*, 18 : 237-248, 16 figs.
- Weiseman, G. 1964. Absorption from the intestine. Academic Press, London, XVii + 564 pp., 314 figs.
- Yamamoto, T. 1966. An electron microscope study of the columnar epithelial cells in the intestine of fresh water teleosts: goldfish (*Carassius auratus*) and rainbow trout (*Salmo irideus*). *Zeit. Zellforsch.*, 72 : 66-87, 7 figs.

(京都市左京区北白川 京都大学農学部水産学科)