

硬骨魚類における幽門垂の比較組織学的研究 幽門垂の解剖学および組織学的構築と系統発生学的相関

秋吉英雄，井上明日香，富室孝仁

Comparative histological study of pyloric ceca in teleosts. Anatomical and histological structures associated with their phylogeny

Hideo AKIYOSHI, Asuka INOUE and Kouji TOMIMURO

Abstract *Background/aims:* Teleosts have blind tubes, so called pyloric cecum, connected with the anterior end of the small intestine. These pyloric ceca vary in number between 1 and more than 1000. However, the function of the pyloric ceca is not clear. Since they originate from that region of the intestine where bile and pancreatic juices are released, the ceca many form digestive compartments active in resorption of certain nutrients. We studied on the correlation between the histological components in pyloric ceca and their phylogeny by histological technique. *Methods:* Forty-six species teleosts that lived in fresh-water, brackish-water and sea, were collected from Shimane and Iriomote in Okinawa. Pyloric ceca were fixed with paraformaldehyde, and observed by light microscopy. *Results:* The pyloric ceca closely resembled the small intestine in structure, with a well-developed muscularis consisting mainly for circular muscle fibers. Mucus secreting goblet cells occurred among the epithelial cells. *Conclusions:* The present study indicates that the structures of pyloric ceca is concerned with phylogenetic classification. Our findings demonstrate that pyloric ceca may play a role in the duodenum.

Key words: Pyloric ceca, Teleost, Histology, Evolution, Phylogeny

緒 言

幽門垂は，硬骨魚類の多くの種類にみられ，胃幽門部と小腸起始部の境界部に指状に突出した盲嚢である (Reifel et al. 1978). 円口類，肺魚類および硬骨魚類の無胃魚 (コイ科，ドジョウ科，メダカ科，サンマ科，トビウオ科，ベラ科，トウゴロウイワシ科，ブダイ科，ハゼ科) には幽門垂は認められない (Jacobshagen 1915). 幽門垂を形成する盲嚢の数は魚種によって様々であり，1~10本以内が最も多く，多くても10~100本までであるが，なかには1000本以上ある魚種も報告されている (内田ら 1984，赤碕 1987). また，分類学上は近縁種でありながら，その数に著しい差が存在するものがあり，日本産のイワシが100本以上の盲嚢を持つのにに対し，フランス産のものはわずかに7本しか存在しない. 寒海性のカサゴ類は暖海性の種類より盲嚢数が多い傾向にあることから，寒海に生息する種類は酵素活性が低いと盲嚢数が多くなったと

推察されている (竹内 1991). また，幽門垂は活発に遊泳したり，回遊したりする魚種に多く見られる傾向にあるが，その働きも含めて生物学的意義はよくわかっていない消化器官である (Groot 1971).

幽門垂盲嚢の組織学的構造は，小腸と同様に粘膜と筋層よりなっており，粘膜上皮は単層の円柱上皮細胞で，上皮の一部に粘液分泌細胞が散在している (Jansson 1960，Luppa 1966，木村ら 1975). 筋層は粘膜側 (内側) に輪走筋，漿膜側 (外側) に縦走筋が走行しており，漿膜によって被われている (Vegas-Velez 1972，Gentile et al. 1989).

幽門垂は，アミラーゼ，トリプシン，プロテアーゼ，リパーゼ，エステラーゼ等の消化酵素を分泌しており，食物の消化活動に関係する消化器官であるが (鴨居ら 1980，Mankura et al. 1984，内田ら 1984，Nimmo 1986)，幽門垂から分泌される消化酵素は食性の異なる魚種によって，酵素の性質が異なるとする報告がある (Glass et al. 1987). ブリの幽門垂にコラゲナーゼの存在を報告した Yoshinaka は，19種類の硬骨魚を検討し，肉食性魚類でその活性が

強く、雑食性および草食性で弱い事を報告している (Yoshinaka et al. 1973, 1978). また、幽門垂は消化活動に働くばかりでなく、吸収機能も備えていることがわかっている (Greene et al. 1914, Buddington et al. 1987, Kolodzeiskaia et al. 1991). ニジマス・アユ・マアジなどでは、X線造影剤を用いて摂取された食物が盲嚢内へ入る事を確認している (Buddington et al. 1986). タラの幽門垂中の脂質には、ビタミン A が肝臓の脂質よりも高濃度存在する報告がある (平尾ら 1938). 近年では、免疫組織学的研究によって、幽門垂の腺上皮細胞には消化性内分泌細胞が存在し (Beorlegui et al. 1992a), 特に胆嚢を収縮させるコレシストキニン分泌に関する器官としても注目されている (Beorlegui et al. 1992b).

今回、硬骨魚類 46 種を用いて、幽門垂の組織学的構造を比較形態学的に検討し、免疫組織学的手法によって幽門垂組織の働きを明らかにした。更に、それらの動物種の系統学的位置関係と幽門垂の組織構築との関連性を比較考察することで、硬骨魚類における幽門垂の機能を進化学的に明らかにすることを目的とした。焦点は、幽門垂組織の構造を詳細に検討し、その構造的相違と両生類以降に見られる十二指腸との関連性を明らかにすることである。

材料と方法

硬骨魚類 46 種は、島根県島根半島、島根県東部の河川、中海、宍道湖、鹿児島県奄美大島、沖縄県沖縄本島および西表島で採集した個体を用いた。

脊椎動物門 硬骨魚類綱 真口亜目 (46 種)

ニシン目 (3 種)

サッパ *Harengula zunasi* コノシロ *Konosirus punctatus*

カタクチイワシ *Engraulis japonia*

サケ目 (5 種)

ヤマメ *Oncorhynchus masou* ニジマス *Salmo gairdnerii irideus*

ゴギ *Salvelinus leucomaenis imbricus* アユ *Plecoglossus altivelis*

ワカサギ *Hypomesus olidus*

キンメダイ目 (2 種)

アカマツカサ *Myripristis murdjan* ヒメエビス *Sargocentron microstomum*

カサゴ目 (4 種)

カサゴ *Sebastes marmoratus* クロソイ *Sebastes schlegeli*

アユカケ *Cattus kazika* マゴチ *Platycephalus indicus*

スズキ目 (30 種)

ボラ *Mugil cephalus* アカカマス *Sphyrna schlegeli*

カムルチー	<i>Channa argus</i>	シイラ	<i>Coryphaena hippurus</i>
サワラ	<i>Scomberomorus niphonius</i>	タチウオ	<i>Trichiurus lepturus</i>
カスミアジ	<i>Caranx melampygus</i>	カンパチ	<i>Seriola purpurascens</i>
マアジ	<i>Trachurus japonicus</i>	ヒイラギ	<i>Leiognathus nuchalis</i>
オヤニラミ	<i>Coreoperca kawamebari</i>	スズキ	<i>Lateolabrax japonicus</i>
ヒラスズキ	<i>Lateolabrax latus</i>	カンモンハタ	<i>Epinephelus merra</i>
アカハタ	<i>Epinephelus fasciatus</i>	ニジハタ	<i>Cephalopholis urodelus</i>
コトヒキ	<i>Therapon jarbua</i>	シマイサキ	<i>therapon oxyrhynchus</i>
オオクチバス	<i>Micropterus salmoides</i>	ブルーギル	<i>Lepomis macrochirus</i>
ゴマヒレシロキ	<i>Priacanthus cruentatus</i>	マダイ	<i>hrysophrys major</i>
ナンヨウチヌ	<i>Acanthopagrus berda</i>	オキフエダイ	<i>Lutjanus fulvus</i>
アミメフエダイ	<i>Lutjanus decussates</i>	キツネウオ	<i>Pentapodus macrurus</i>
オジサン	<i>Parupeneus trifasciatus</i>	コバンヒメジ	<i>Parupeneus indicus</i>
シロギス	<i>Sillago japonica</i>	アイゴ	<i>Siganus fuscescens</i>
カレイ目 (2 種)			
ヒラメ	<i>Paralichthys olivaceus</i>	イシガレイ	<i>Kareius bicoloratus</i>

動物は水中にて麻酔後、速やかに開腹、心臓または門脈系の血管から 4% パラホルムアルデヒド (0.1M 磷酸緩衝液 pH 7.4) をペリスタポンプにて、1ml/min の灌流スピードによって灌流固定を行った。非常に小型の魚種は幽門垂および肝臓を含む消化管を連続して採取後、同様の固定液で直接浸漬固定を行った。固定後の幽門垂は 0.01% 磷酸緩衝液 (pH 7.4) にて十分に洗浄した後、アルコール上昇系列による脱水、キシレン透徹を経て、パラフィン包埋を行った。包埋した試料は、滑走式マイクロームにて厚さ 4 μm の切片を作成後、ヘマトキシリン・エオシン (H・E) 染色、免疫組織学的染色を行った。

幽門垂の肉眼形態による分類

幽門垂の肉眼形態 (図 1) を盲嚢の位置、盲嚢の長さとお盲嚢径の大きさ、盲嚢全体を被う被膜の有無により、5 つ

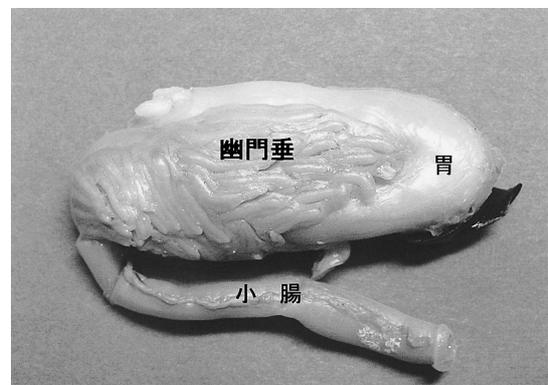


図 1 幽門垂の肉眼形態像 スズキの胃噴門部から小腸中部までを示す。幽門垂は、胃 - 小腸境界部の胃幽門部周囲に見られる多数の細い管状の盲嚢が密集した房状の構造体であった。スズキでは幽門垂全体を被う被膜は認めなかった。

のタイプ(0~Ⅳ)に分類した(図2)。

幽門垂筋層の平滑筋細胞の免疫組織学的染色

幽門垂の筋層を構成する平滑筋細胞を観察するために、抗 α 型平滑筋細胞抗体を用いた免疫組織学的染色を行った。一次抗体にはダコー社の抗 α 型平滑筋アクチン(α -SM)を使用し、ベクタースタイン社のABCキットを用いて染色を行った。幽門垂のパラフィン切片(4 μ m)はキシレンにて脱パラフィン後、アルコール下降系列にて脱水、蒸留水に置換した。H₂O₂にて内因性ペルシオキシダーゼをブロック後、15%正常馬血清処理を行い、一次抗体に室温で一晩反応させ、二次抗体のアビジン・ビオチン処理を行った。DABによって抗体陽性部を発色させた後、アルコール上昇系列にて脱水、キシレン透徹後封入を行い、検鏡・写真撮影を行った。

幽門垂の盲嚢数および組織構造の指数化

幽門垂の盲嚢数、盲嚢の組織構造である粘膜の絨毛形態、粘膜上皮の粘液分泌細胞数および平滑筋層の厚さを形態計測し、それぞれ指数化した。指数化にあたっては、幽門垂の盲嚢数は、盲嚢数が1~10本までを(+1)、11本から20本までを(+2)、21本以上を(+3)とした。幽門垂の組織構造学的検討は、H・E染色を行ったプレパラートを顕微鏡下で観察し、絨毛の組織形態を管状腺型(A)、胞状腺型(B)とし、さらに単純型を(1型)、複合

型を(2型)の4グループに分類した(図3)。粘膜腺上皮に認められる粘液分泌細胞数(杯細胞)は、40倍の対物レンズを使用し、視野内の腺上皮の杯細胞数を10検体で数え、一視野あたり平均値が1~4個(+1)、5~9個(+2)、10個以上(+3)の3段階に分類した(図4)。平滑筋層の厚さは、縦走筋層と輪走筋層の厚さを、H・E染色を行った盲嚢横断像のプレパラートで各筋層を写真撮影し、3検体の平均値が、~20m μ (+1)、21~30m μ (+2)、31~40m μ (+3)、41m μ ~(+4)と4段階に分類した(図5)。

結 果

幽門垂の肉眼形態

幽門垂は、胃幽門部から小腸起始部にかけて見られる多数の細い管状の盲嚢が密集した房状の構造体で(図1)、色調は一般的に小腸と同じであるが、魚種によって盲嚢の位置、長さ、盲嚢数は異なっていた(図2、表1)。また、幽門垂全体が被膜で覆われたもの(3種/46種中：以下3/46と表示)と被膜を認めず各盲嚢が離開したもの(43/46)を認めた(表1)。位置的には、胃幽門・小腸起始部に限局している種(31/46)、胃幽門部から小腸全体に連続している(15/46)を認めたが、ニシン目、サケ目、キンメダイ目の全種が(10/10)小腸から連続的に幽門垂を認めた。盲嚢の形態に関しては、細くて長い盲嚢(38

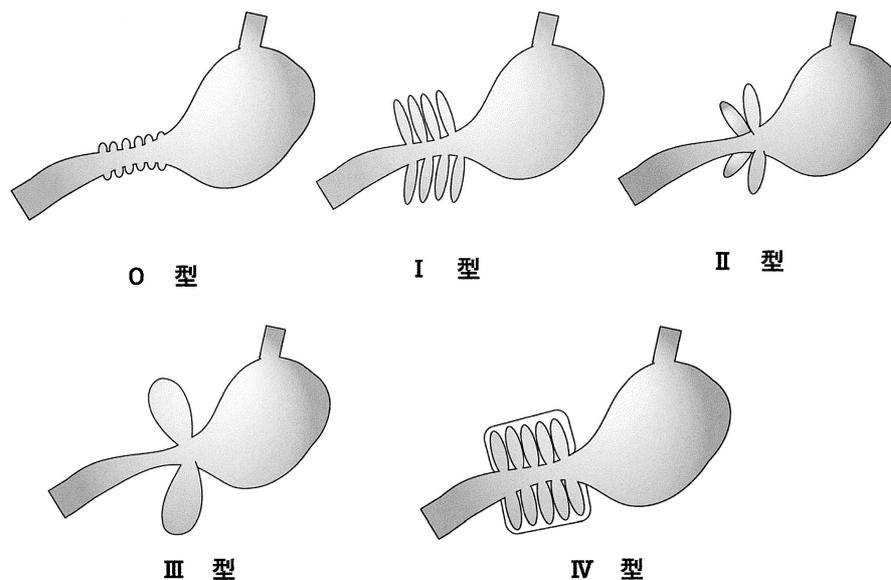


図2 幽門垂の肉眼形態学的分類

- O型：長さの短い盲嚢が幽門部から小腸にかけて認める。 I型：長さの長い盲嚢が幽門部から小腸にかけて認める。
 II型：長さの長い盲嚢が幽門部にのみ認める。 III型：直径が太い盲嚢が幽門部にのみ認める。
 IV型：長さの長い盲嚢が被膜で被われて一塊となる。

表1 硬骨魚類46種における幽門垂の組織学的特徴

種名	幽門垂の形態	盲囊数	絨毛形態	杯細胞数	筋層の発達 輪走筋 縦走筋
ニシン目					
サッパ	IA	3	A1	1	1 1
コノシロ	O	3	AB	1	1 1
カタクチイワシ	IA	3	AB	1	1 1
サケ目					
ワカサギ	IA	1	A2	2	1 1
ヤマメ	IA	3	A1	2	1 1
ゴギ	IA	3	A1	2	1 2
アユ	IB	1	A1	2	1 1
ニジマス	IA	3	A1	3	1 2
キンメダイ目					
ヒメエビス	IA	2	A1	3	1 2
アカマツカサ	IA	2	A1	2	1 1
カサゴ目					
カサゴ	IIA	1	A2	1	2 2
アユカケ	IIA	1	A2	2	2 1
クロソイ	IIA	1	A1	1	2 2
マゴチ	III	1	A2	3	2 2
スズキ目					
オジサン	IA	2	B	1	1 1
タチウオ	IIA	2	A2	1	1 1
ヒラギ	IIA	1	A1	1	1 1
シマイサキ	IIA	1	A2	2	1 1
アカカマス	IIB	2	A1	1	1 2
アミメフエダイ	III	1	B	1	2 3
ニジハタ	IIA	1	A2	2	2 3
ブルーギル	IIA	1	A1	3	3 4
スズキ	IIA	2	A1	3	3 4
オオクチバス	IIB	3	AB	3	1 2
マダイ	IIA	1	B	2	1 1
ナンヨウチヌ	III	1	A2	3	2 2
コヒキ	IIA	1	A1	2	2 2
シロギス	IIA	1	A2	1	1 2
シイラ	IV	3	A1	2	1 1
カスミアジ	IV	3	A1	1	1 1
カンモンハタ	IIA	2	A1	3	1 1
アカハタ	IIA	2	A2	3	2 2
ヒラスズキ	IIA	2	A2	3	2 3
コバンヒメジ	IA	2	AB	1	1 1
オキフエダイ	IIA	1	A2	2	1 1
キツネウオ	IIA	1	A2	2	1 1
サワラ	IV	3	A2	2	1 1
カンパチ	IIB	3	A1	1	3 3
ゴマヒレキントキ	IIA	1	A2	2	2 2
マアジ	IIA	2	A2	1	2 3
カムルチー	III	1	A1	3	2 4
アイゴ	III	1	B	1	1 1
オヤニラミ	IIA	1	A2	2	2 2
ボラ	IIA	1	A1	2	1 2
カレイ目					
ヒラメ	III	1	A2	3	1 2
イシガレイ	III	1	A2	3	1 2

/46), 太くて長い盲囊(7/46), 短い盲囊(1/46)であったが, ニシン目コノシロは, 盲囊の長さが非常に短く疣様であった。また, 盲囊が真直の管状構造で分岐していない(42/46), 先端が分岐して樹状のもの(4/46)であった。幽門垂の盲囊数も1~10本まで(24/46), 11本から20本まで(11/46), 21本以上(11/46)であった。幽門垂の肉眼形態学的分類によると, O型(1/46), I型(11/46), II型(24/46), III型(7/46), IV型(3/46)であった。魚類の中でも最も多くの科を持つスズキ目にはII型が(21/30)多かった。II型の幽門垂は盲囊数が少ない種が多かった(+1:15/24,+2:7/24,+3:2/24)。スズキ目の中でもシイラ, カスミアジ, サワラはIV型で盲囊が結合組織で結合しており盲囊数は非常に多かった。

ニシン目, サケ目, キンメダイ目はI型で盲囊数は多かった(+3:6/10,+2:2/10)。カサゴ目はII型で盲囊数は少なかった(+1:4/4種)。スズキ目はII型からIII型(25/30)であった。幽門垂の形態と系統的な位置関係との相関は表2に示した。また幽門垂盲囊数と系統的な位置関係との相関を表3に示した。

表2 幽門垂の肉眼形態学的分類と系統的な位置関係との相関

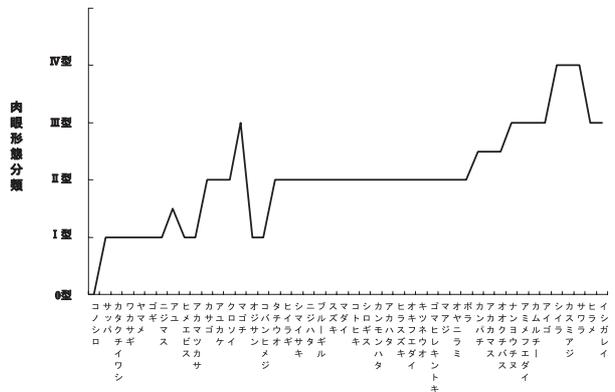
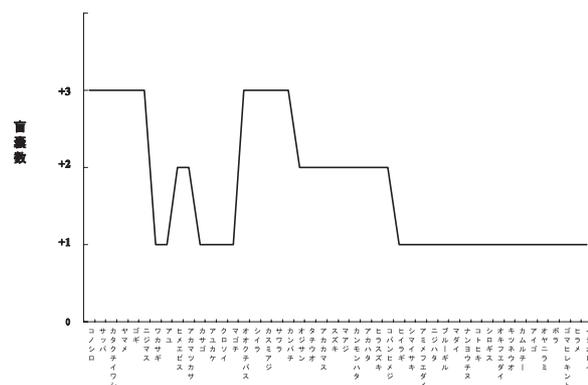


表3 幽門垂盲囊数と系統的な位置関係との相関



幽門垂の組織学的形態

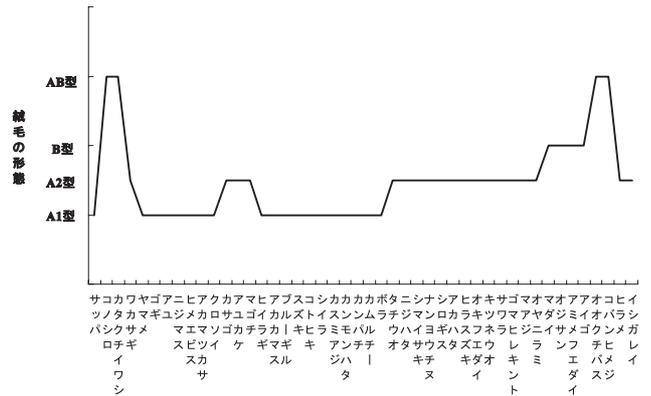
腺上皮組織

幽門垂盲嚢の横断組織像は、各目各科に関わらず、細胞の種類および細胞形態等の基本構造は同じであった。小腸組織と同様、粘膜を構成する腺上皮組織と平滑筋細胞による縦走筋層と輪走筋層よりなる構造を認めた。腺上皮組織は絨毛構造をとっており、単層円柱上皮細胞よりなる腺組織構造であった。円柱上皮細胞は、粘液を分泌する細胞と非分泌細胞によって構成されており(図3)、細胞質内に色素顆粒、グリコーゲン顆粒を含んで好塩基性の染色に富んだ細胞や脂肪球を多く含んだ明細胞を認めた。さらには、カスマアジ、カンパチのように特別の構造を認めた魚種も存在した。

絨毛の発達

絨毛の形態は管状腺と胞状腺または管状腺と胞状腺の混在を認めた。それぞれ単純腺から複合腺まで、種によって様々であった。絨毛は単純な管状腺(19/46)、複合型管状腺(19/46)、胞状腺(4/46)、管状腺と胞状腺の複合腺(4/46)であった。一般に、ニシン目、サケ目、キンメダイ目では単純な管状腺上皮が多く(7/10)、カサゴ目

表4 絨毛の形態と系統的な位置関係との相関



では複合型管状腺型の上皮(3/4)、スズキ目、カレイ目では胞状腺型が多かった(15/32)。絨毛の発達と系統的な位置関係との相関は表4に示した。

絨毛の腺上皮の粘液分泌細胞数

粘液分泌細胞(杯細胞)数は、一視野あたり1~4個(16/46)、5~9個(17/46)、10個以上(13/46)であった。種類別では、ニシン目は分泌細胞数は非常に少なく(+1:3/3)、サケ目とキンメダイ目では中等度に多く(+2:

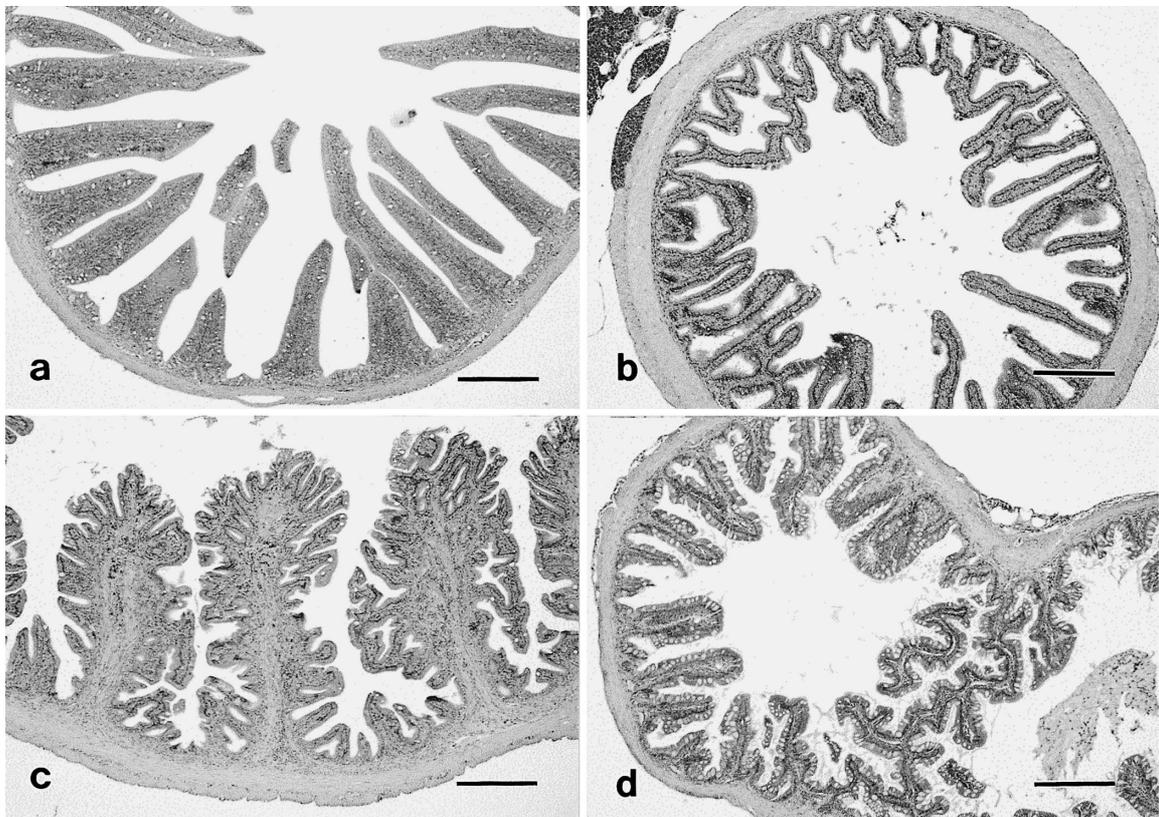
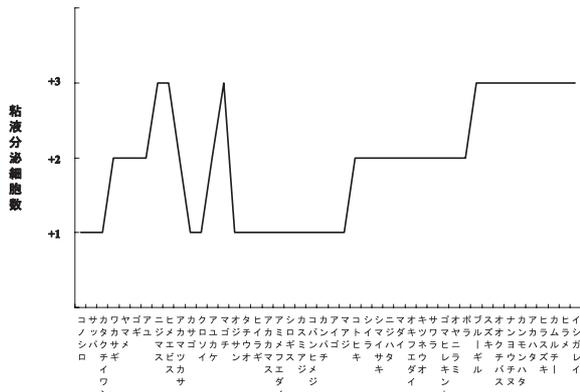


図3 幽門垂盲嚢の横断組織像 a) 粘膜を形成する腺上皮の形態は単純管状型腺上皮であった。ボラ b) 腺上皮は複合管状型腺上皮であった。ニジハタ c) 腺上皮は樹枝状の胞状型腺上皮であった。アミメフエダイ d) 腺上皮は管状型腺上皮と胞状型腺上皮の混合した複合腺であった。オオクチバス Bar = 200 μ m

表5 腺上皮の粘液分泌細胞数と系統的な位置関係との相関

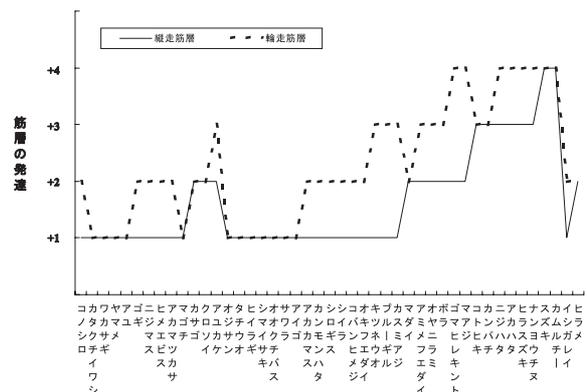


5/7), スズキ目とカレイ目では (+1: 11/32, +2: 11/32, +3: 10/32) であった。絨毛の粘液分泌細胞数と系統的な位置関係との相関は表5に示した。

平滑筋層構造

全ての魚種に平滑筋細胞による輪走筋層と縦走筋層を認めた。輪走筋層の厚さは、 $\sim 20\mu$ (+1: 29/46), 21 $\sim 30\mu$ (+2: 14/46), 31 $\sim 40\mu$ (+3: 3/46), 41 μ (+4: 0/46) であった。縦走筋層の厚さは、 $\sim 20\mu$ (+1: 21/46), 21 $\sim 30\mu$ (+2: 17/46), 31 $\sim 40\mu$ (+3: 5/46), 41 μ (+4: 3/46) であった。種類別では、ニシン目, サケ目, キンメダイ目では筋層は共に発達が悪く, 輪走筋層 (+1: 10/10), 縦走筋層 (+1: 7/10) であった。カサゴ目は比較的筋層は発達しており, 輪走筋

表6 縦走筋層および輪走筋層の発達と系統的な位置関係との相関



層 (+2: 4/4), 縦走筋層 (+2: 3/4) であった。スズキ目, カレイ目は, 輪走筋層 (+1: 19/32, +2: 10/32, +3: 3/32, +4: 0/32), 縦走筋層 (+1: 13/32, +2: 11/32, +3: 5/32, +4: 3/32) であった。平滑筋層の発達と系統的な位置関係との相関は表6に示した。

特徴的な幽門垂を持つ魚種

カスマアジ

盲嚢の粘膜上皮は一層の単純な腺上皮で形成されており, 輪走筋層・縦走筋層共に消化腺上皮としては未発達な組織構造であったが, 粘膜固有層にはリンパ球が充満しており, リンパ装置としての機能を有していた。

カンバチ

筋層は共に非常に良く発達していた。特に, 輪走筋層

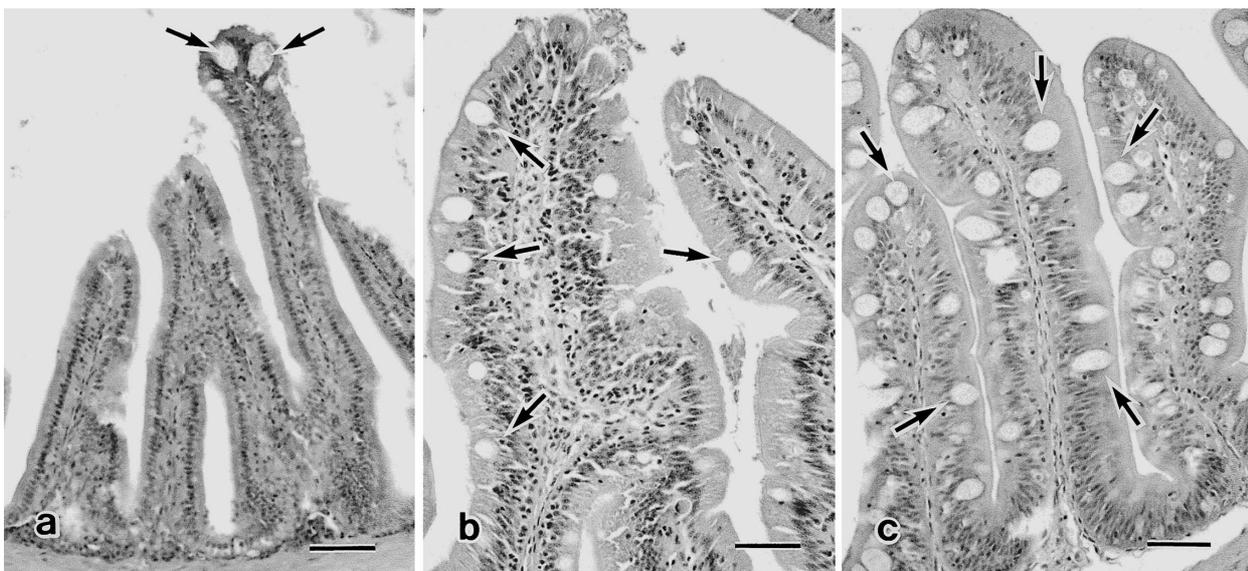


図4 幽門垂盲嚢の横断組織像 粘膜腺上皮に分布する粘液分泌細胞(杯細胞: 矢印)を示す。a) 腺上皮の粘液分泌細胞は腺上皮の先端にのみ認められ, 数は非常に少なかった(+1), アカカマス b) 粘液分泌細胞は腺上皮全体に散在しており, 細胞数も中等度に多かった(+2), オキフエダイ c) 粘液分泌細胞は腺上皮に多数分布しており, 細胞数も多かった(+3), イシガレイ Bar = 30 μ m

と縦走筋層の従来の一組の組み合わせに加え、もう一組の輪走筋層と縦走筋層が発達しており、計2組の4層構造を形成していた。

考 察

硬骨魚綱の系統進化関係は、最も原始的な一群とされるカライワシ下区（現存種4目24科）に始まり、ニシン・骨鰾下区（現存種4目14科）、正真骨下区（現存種24目268科）の三下区の順にある。カライワシ下区はカライワシ目、ウナギ目等、ニシン・骨鰾下区はニシン上目（ニシン目、ネズミギス目）と多くの淡水魚を有する骨鰾上目（コイ目、ナマズ目）が所属している。ニシン上目のニシン目の起源はすでに白亜紀前期に出現している事が判明しているが、高等真骨魚類と呼ばれる現世種のほとんどが所属する正真骨下区には、サケ目を有する原棘鱗上目、狭鱗上目、円鱗上目、ハダカイワシ上目、側棘鱗上目、棘鱗上目の順に系統関係が位置づけられている。棘鱗上目は硬骨魚綱の中で最上位のグループで種類数も最も多く、キンメダイ目、カサゴ目、スズキ目、カレイ目の昇順に系統位置が決定されている。今回、検討した46種の内訳は、原始的なグループであるニシン目から最上位グループのカレイ目まで幅広い系統関係の中での検討が可能であった。

幽門垂に関する系統学的な知見は、硬骨魚類全般に存在することが知られているが、円口類、肺魚類および硬骨魚類の中でも無胃魚と呼ばれるグループには幽門垂は

認められない。無胃魚の代表的なグループは淡水で大きく進化した骨鰾上目に属するコイ目、ナマズ目であり、系統学的に上位のスズキ目はギンポ科、ハゼ科を除いて、多くが幽門垂を有している。ハゼ科は魚類の中で、360種余りと最も多くの種類を有するスズキ目の中でも最上位に位置する魚類であるが（明仁ら2000）、無胃魚なので幽門垂は存在しない。有胃魚と無胃魚の違いは、食道と腸との間に筋層が発達した膨留部を通称「胃」と呼んでいるが、その「胃」が有るか無いかという解剖学的な観点から呼ばれているだけで（末広1944）、機能的な側面からの研究はほとんどないのが実状である。進化的に最上位に位置するカレイ目には幽門垂を有し、同じく最上位に位置するフグ目には幽門垂がないことも、非常に興味深い事で、硬骨魚類における消化管の構造がこのように明らかに二分されており、幽門垂の構造または機能面からみた消化管としての位置づけは大変興味があるところである。

今回の研究では、系統学的に下等とされるニシン目、サケ目では、幽門垂は幽門部から腸にかけて開口しており盲嚢は細長く、盲嚢数も多かった。系統的に中位に位置するキンメダイ目、カサゴ目では盲嚢数は減少し、系統的に上位に進化する中で、スズキ目のように幽門垂は胃幽門部に局限して盲嚢数は減少、最上位に位置するカレイ目は盲嚢数は少なく、盲嚢も太く短くなる傾向にあった。このように系統的に下等から高等な種になるにつれて、小腸部全体に広がっていた幽門垂は、胃幽門部と小腸起始部に集中していく傾向にあり、それに伴って、幽

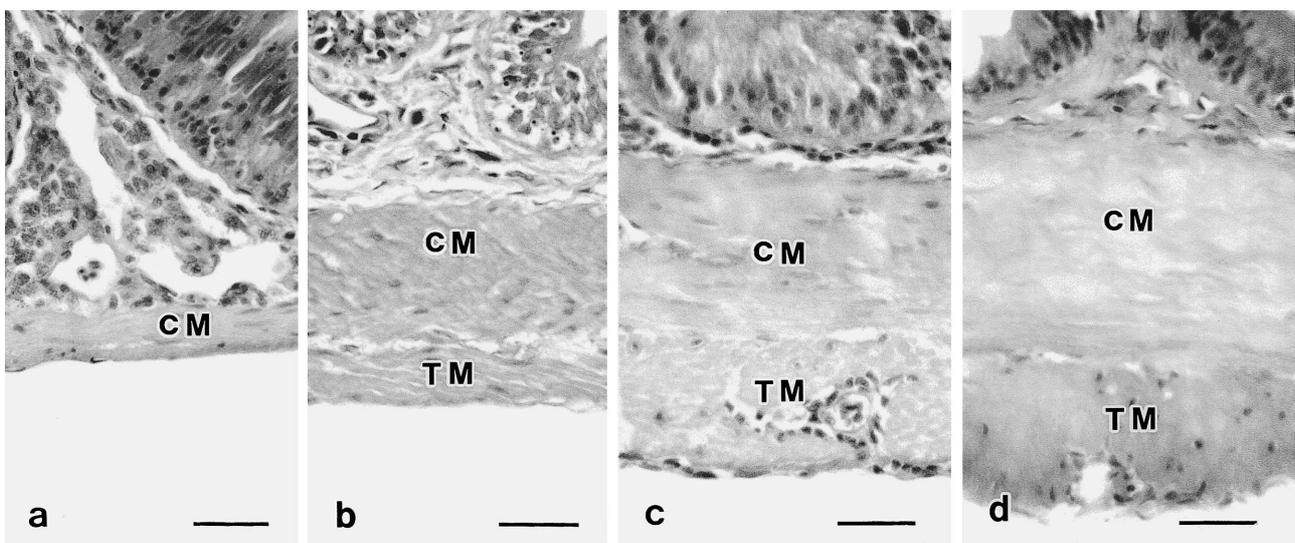


図5 幽門垂盲嚢の横断組織像 筋層を構成する粘膜側の輪走筋層（CM）と漿膜側の縦走筋層（TM）を示す。a）輪走筋層、縦走筋層共に未発達であった。ヒイラギ b）筋層は共に中等度発達していた。オヤニラミ c）筋層は共に良く発達していた。カサゴ d）筋層は非常に良く発達しており、特に輪走筋層で著明であった。プル・ギル Bar = 20 μ m

門垂の盲嚢の長さも長い盲嚢から短い盲嚢へ、盲嚢数も少なくなる傾向にあった。このことは、幽門垂は硬骨魚類の下等なグループに出現したが、系統的に進化する間に姿を消していったのかもしれない。しかし、その機能は何らかの形で引き続かなければならない事は明らかであり、系統的に魚類より進化した両生類には、胃幽門部と小腸起始部には幽門垂は認められないが、同部位には新たに十二指腸が位置している事は幽門垂と何らかの関連があることが推察される。

一方、幽門垂の組織学的構築からみた観察では、幽門垂の絨毛の発達は、高等な種になるにつれ、単純な管状腺からより複雑な胞状複合腺へと変化する傾向が見られた。また、幽門垂絨毛の粘液分泌細胞数も高等な種になるにつれて増加傾向にあった。絨毛は機能的には栄養を吸収する組織であるが、組織構築が単純な管状腺から胞状腺に変化していった事は、幽門垂が栄養吸収上皮へ変化したと考える事が可能である。このことは、粘液および消化酵素を分泌する働きだけの幽門垂から、栄養を吸収する消化器官へと、さらなる機能を獲得した結果であると推察される。また、この絨毛の働きを助ける上で必要な消化管の運動に関与する筋層発達は、系統的に下等であるニシン目とサケ目では筋層は十分には発達しておらず、より上位になるにつれて、筋層が発達する傾向にあった。

このように、幽門垂の組織構築も系統的に下等から高等になるにつれて、単純な分泌腺から栄養を吸収する機能を有する複雑な胞状腺へ、筋層も発達する傾向にあったということは、それまで、分泌が主体であった消化器官の一部が、栄養吸収も含めた更なる機能を獲得していった事であり、将来どのような器官へと受け継がれたのであろうか。無胃魚はもともと幽門垂をもたないために消化管自体の内部構造の改変に着手したと思われるが、幽門垂はどうであろうか。有胃魚の中でも進化したカレイ目では幽門垂の盲嚢は少なくなり、小腸と同じ大きさに近くなっていくことから考えると、小腸の一部に組み込まれていったと推察できるのではないだろうか。これこそ幽門垂の進化の方向性であるのかもしれない。つまり、幽門垂は進化の過程の中で、始め胃の一部、幽門部として機能したものが、進化の上位にいくにつれ用途は多様化し、食性や生息環境に適応した粘液を分泌、単純な管状腺からより栄養を吸収する胞状腺へと進化していったのではないだろうか。さらに、その働きは両生類以降の十二指腸様の機能をもって、最終的には幽門垂は消失し、幽門部と小腸間に位置する十二指腸へとその構造と機能

を固定していったのではないだろうか。

特に、今回の研究で真骨魚類の中で一番下等なニシン目コノシロの幽門垂は、幽門部から小腸にかけて存在するが、盲嚢の長さは短く疣様であった事は、非常に興味深い事であると思われた。つまり、円口類には幽門垂が無いことから、幽門垂は下等な魚類ではその機能を十分に発達させていないことが推察される。しかし、系統的に進化していく中で、その機能を発達させたが、より進化した動物種になると、ある高機能の働きを有する消化器官の一部へとその働きを特殊化させていったと思われる。例えば、十二指腸や盲腸、虫垂のように。このことは、胃と小腸起始部に盲嚢としてあった消化器官である幽門垂は、進化とともにその形態を変化させ、特に消失する方向に改変していったと想像される。

例外的に、系統的に上位であるスズキ目の中でも大型の回遊魚であるカスミアジやカンパチ等に盲嚢数が多かった事は、特別な機能をこれらの魚種が有していることが推察される。回遊魚は大型の魚が多く、魚を丸飲みして食する魚種であり、カスミアジではリンパ装置が発達していることも考えて、何らかの特別な機能のために系統的に上位の魚種でありながら、盲嚢数が多いのではないだろうか。今回幽門垂の組織学的構造に特殊な形態をもつものが存在したことは、幽門垂がその機能を環境に適応すべく、特別な働きをもつ器官としてもその働きを特化または進化させた可能性が示唆された。

謝 辞

西表島における採集と試料作成は東海大学沖縄地域研究センターにて行った。採集の便宜および研究室利用に関して大変お世話になりました河野裕美氏、崎原 健氏に深く御礼申し上げます。

参考文献

- 赤崎正人, 消化器官, 魚類解剖学, 落合明編著. 75-100, 緑書房, 1987
- 明仁, 坂本勝一, 池田祐二, 岩田明久, ハゼ亜目, 日本産魚類検索 全種の同定 第二版, 中坊徹二編, 東海大学出版会, 1748pp, 2000
- 秋吉英雄, 井上明日香, 濱名昭弘, 海水産魚類の行動と肝臓の組織生化学的相関に関する比較形態学的研究, 島根大学生物資源科学部研究報告, 6: 7-16, 2001
- Beorlegui C., Martinez A., Sesma P., Endocrine cells and nerves

- in the pyloric caeca and the intestine of *Oncorhynchus mykiss* (Teleostei): an immunocytochemical study. *Gen Comp Endocrinol*, 86(3): 483-495, 1992a
- Beorlegui C., Martinez A., Sesma P., Some peptide-like colocalization in endocrine cells of the pyloric caeca and the intestine of *Oncorhynchus mykiss* (Teleostei). *Cell Tissue Res.*, 269(2): 353-357, 1992b
- Buddington R.K., Diamond J.M., Aristotle revisited: the function of pyloric caeca in fish. *Proc. Natl Acad Sci USA*, 83(20): 8012-8014, 1986
- Buddington R.K., Diamond J.M., Pyloric caeca of fish: a 'new' absorptive organ. *Am J Physiol*, 252(1-1): G65-76, 1987
- De Groot S.J., On the interrelationship between morphology of the alimentary tract, food and feeding behavior in flatfishes (Pisces, Pleuronectidae). *Neth J Sea Res*, 5: 121-196, 1971
- Gentile R., Sciscioli V., Petrosino G., di Summa A., Lenti M., Passantino G., Comparative macroscopic and microscopic anatomical observations on pyloric caeca in some bony fish. *Boll Soc Ital Biol Sper*, 65(12): 1107-1114, 1989
- Glass H.J., Macdonald N.L., and Stark J.R., Metabolism in marine flatfish-IV. Carbohydrate and protein digestion in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.). *Comp Biochem Physiol*, 86(B): 281-289, 1987
- Greene C.W., The fat-absorbing function of the alimentary tract of the king salmon. *Bull U.S. Fish Bur*, 33: 149-175, 1914
- 平尾秀一, 衣巻豊輔, 鱈幽門垂の脂質, 日水誌, 17: 832-838, 1938
- Jacobshagen E., Ueber die Appendices pyloricae, nebst Bemerkungen zur Anatomie und Morphologie des Rumpfdarmes. *Jena Z Naturwiss*, 53: 445-556, 1915
- Jansson B.O., and Olsson R., The cytology of the caecal epithelial cells of *Perca*. *Acta Zool (Stockholm)*, 41: 267-276, 1960
- 鴨居郁三, 鈴木敏郎, 小原哲二郎, プリ幽門垂 Carboxylesterase の性状について. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*. 46(1): 69-74, 1980
- 木村紀彦, 工藤重治, ニジマス幽門垂における顆粒層の微細構造. *魚類学雑誌*, 22(1): 16-22, 1975
- Kolodzeiskaia M.V., Morozova R.P., Kanivets N.V., Bezpal'ko I.A., Enzyme activity and lipids of a preparation from the pyloric caeca of salmon. *Ukr Biokhim Zh*, 63(1): 81-85, 1991
- Luppa H., Ein Beitrag zur Funktion der Appendices pyloricae der Fische. Morphologische, histochemische und elektronenoptische Untersuchungen. *Gagenaurs Morphol Jahrb*, 109: 315-339, 1966
- Mankura M., Kayamam., Saito S., Wax Ester Hydrolysis by Lipolytic Enzymes Pyloric Caeca of Various Fishes. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 50(12): 2127-2131, 1984
- Nimmo I.A., The glutathione S-transferase activity in the pyloric caeca of rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Comp Biochem Physiol B*, 83(4): 831-835, 1986
- Reifel C.W., Travill A.A., Gross morphology of the alimentary canal in 10 teleostean species. *Anat Anz*, 144(5): 441-449, 1978
- 末広恭雄, 生物学の進歩第二集, 魚類の消化系の解剖と生理. 共立出版, 238-338, 1944
- Suyehiro Y., A study on the digestive system and feeding habits of fish. *Jpn J Zool*, 10: 1-303, 1942
- 竹内俊郎, 消化と栄養, 魚類生理学, 板沢靖男・羽生功編, 恒星社厚生閣, 67-171, 1991
- 内田直行, 塚山貴以子, 西出英一, シロサケ幽門垂トリプシンの精製と2,3の性質. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*. 50(1): 129-138, 1984
- Vegas-Velez M., La structure histologique du tube digestif des poissons teleostéens. *Tethys*, 4: 163-174, 1972
- Yoshinaka R., Sato M., and Ikeda S., Studies on collagenase of fish- I. Existence of collagenolytic enzyme in pyloric caeca of *Seriola quinqueradiata*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 39: 275-281, 1973
- Yoshinaka R., Sato M., Ikeda S., Distribution of collagenase in the digestive organs of some teleosts. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 44: 263-267, 1978