

硬骨魚類ウキブクロの走査電子顕微鏡的研究

渡辺英貴*・中原真治*・上原正人*・

猪口繁三郎*・上嶋俊彦*

昭和62年5月30日受付

Scanning Electron Microscopic Study on the Teleostean Swimbladder

Hideki WATANABE*, Sinji NAKAHARA*, Masato UEHARA*;
Shigesaburo INOBUCHI* and Toshihiko UESHIMA*

The teleosts having the swimbladder are divided into two types: the physostome and the physoclist. The physostomatous swimbladder opens into the esophagus through the pneumatic duct. The physoclistous swimbladder is a closed system as it closes the pneumatic duct during development. In the physoclistous swimbladder, the replacing gas can only come from the blood. Gas secretion into the swimbladder is associated with the gas gland drawing its blood supply from rete mirabile, the capillary network of the bladder wall.

In the present study, the swimbladder epithelium was observed in five species belonging to the physoclists and in seven species belonging to the physostomes with scanning electron microscope (SEM).

The physoclistous swimbladder epithelium consists of only non-ciliated cells which have microvilli. In the physostomatous swimbladder, the epithelium consists of non-ciliated and ciliated cells in the ratio of 1:5 in the order Salmoniformes and non-ciliated cells in the order Cypriniformes. The physostomatous swimbladder is supplied gas by the air and gas gland, and the proportion of the gas sources are various in species. In genus Salmonidae, the gas gland is predominantly poor in development and the swimbladder is predominantly supplied by swallowing air. The ciliated cells may be effective for removal of particles present in air. In the order Cypriniformes the swimbladder gas may be exclusively supplied by the gas gland.

緒 言

硬骨魚類は、深海魚及び底魚の一部を除いてウキブクロを有している。ウキブクロは一般に魚体の比重調節、

呼吸、聴覚補助、水圧受容器及び発音器官として作用することが知られている⁵⁾。

硬骨魚類のウキブクロは、個体発生学的に消化管の背壁または側壁から膨出して生じ、胚期にはすべて気道に

* 鳥取大学農学部獣医学科家畜解剖学講座

* *Department of Veterinary Anatomy, Faculty of Agriculture, Tottori University*

よって消化管と連絡している。しかし成魚になると気道が消失するものと、終生存するものが見られ、前者を無管 (physoclistous) ウキブクロ、後者を有管 (physostomatous) ウキブクロと呼ぶ。

有管ウキブクロを持つ魚種は、サケ目、コイ目、ナマズ目、ウナギ目等がこれに含まれ、無管ウキブクロを持つものに、ボラ目、スズキ目、フグ目、カサゴ目等が含まれている。

これらのウキブクロのためのガス交換に際しては、無管ウキブクロの場合は、ウキブクロの粘膜において、毛細血管が束状に集合し、いわゆる怪網を形成、これに付随する腺組織であるガス腺がよく発達しウキブクロ内へのガス分泌がなされ、さらにガスの吸収分散のために、毛細血管の密集する卵状体を有している。反面、有管ウキブクロにおいては怪網及びガス腺の発達は悪く、ガスの交換は主として気道を介して空気をもってなされている。

以上のようにウキブクロ内のガスの形成あるいは交換については、気道の存否により大きい差異をしめしている。これに伴い粘膜表面における形態的差異も認められ、走査電子顕微鏡 (SEM) を用いて粘膜表面を観察した。

材料と方法

用いた材料は以下の通りである。

無管ウキブクロを有する魚種

サヨリ *Hemiramphus sajori* ダツ目サヨリ科

イシダイ *Oplegnathus fasciatus* スズギ目イシダイ科

ホンベラ *Halichoeres tenuispinis* ベラ目ベラ科

マフグ *Takifugu porphyreus* フグ目マフグ科

カサゴ *Sebastes marmoratus* カサゴ目フサカサゴ科

有管ウキブクロを有する魚種

ニジマス *Salmo gairdneri* サケ目サケ科

ヤマメ *Onkorynkus rhodurus* サケ目サケ科

アユ *Plecoglossus altivelis* サケ目アユ科

ウグイ *Tribolodon hakonensis* コイ目コイ科

フナ *Carassius auratus* コイ目コイ科

キンギョ *Carassius auratus* コイ目コイ科

コイ *Cyprinus carpio* コイ目コイ科

無管ウキブクロ魚種は鳥取県酒津漁港にて採取、有管ウキブクロ魚種は鳥取県内養魚場及び河川にて採取された。

殺後、腹腔正中線を肛門より前方に向かって開腹、腹腔背壁に密着するウキブクロを注意深く取り出し、pH 7.4 の0.1Mリン酸緩衝液 (PBS) で溶かした3%グルター

ルアルデヒド液にて1晩固定し、背側、腹側、側部の3箇所を約5mm平方に切り取り粘膜面を上にして濾紙に貼付、PBSにて十分洗浄後導電染色を行った。即ちグルタミン酸ナトリウム、グルシン、ショ糖を各2%含む水溶液に1時間浸漬後、PBSを2,3回交換して1晩洗浄し、PBSに溶かした1%四酸化オスミウム酸にて後固定する。後固定後蒸留水で洗浄し、アルコール上昇系列にて脱水、酢酸イソアミールに置換し、さらに液化二酸化炭素を置換液として用いた臨界点乾燥装置 (HCP-2-HITACHI) により乾燥、マルチコーター (VX-10A EIKO) により白金蒸着した後、走査電子顕微鏡 (X-605 HITACHI) にて観察した。

結果

無管ウキブクロの魚種

サヨリ *Hemiramphus sajori* ダツ目サヨリ科

ウキブクロ背部及び側部は体壁に附着し腹部のみ体腔に遊離している。壁は薄黒く透明で前方は2分する。

一般に粘膜上皮細胞の大きさは7~15 μ m径である。ガス腺の存在する前方腹部では細胞の大きさは他とは変らないが、細胞境界に沿って長い微絨毛が多数見られる。絨毛は見られない (Fig. 1)。

イシダイ *Oplegnathus fasciatus* スズギ目イシダイ科

ウキブクロ背部及び側部は体壁に附着し腹部のみ体腔に面している。壁は白く厚く固い。

粘膜上皮細胞の大きさは部位により多少異なる。前方腹部では短径10 μ m、長径20 μ mで細長く、中央側部では短径15~20 μ m、長径20 μ mで不定形、中央背部では短径30~40 μ m、長径20 μ mでやや大きく不定形である。微絨毛がよく発達し (Fig. 2)、特に前方腹部で顕著である。絨毛は見られない。

ホンベラ *Halichoeres tenuispinis* ベラ目ベラ科

ウキブクロは白く薄い。背部及び側部は体壁に附着し腹部のみ体腔に遊離している。

粘膜上皮細胞の形は一般に長径30~40 μ m、短径10~20 μ mの六角形で大型、側部では特に大型で長径60 μ m、短径30 μ mである。微絨毛の密度は低い (Fig. 3)。絨毛は見られない。

マフグ *Takifugu porphyreus* フグ目マフグ科

ウキブクロはマンジュウ型で白く、壁は厚く固い。背部は腎臓に附着している。

粘膜上皮細胞は前方で小さく、短径10 μ m、長径20 μ mで主に六角形であるが均一ではない。微絨毛の密度は低い (Fig. 4)。中央から後方の側部では形は同様だがやや

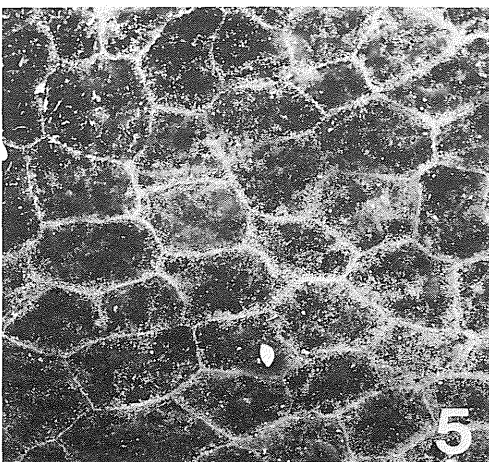
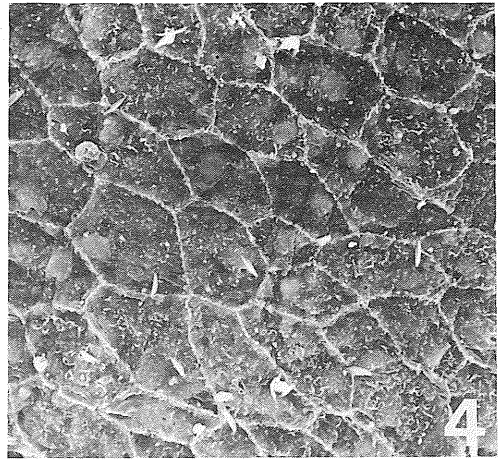
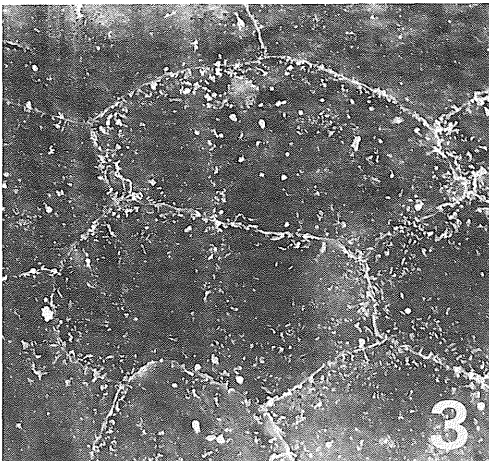
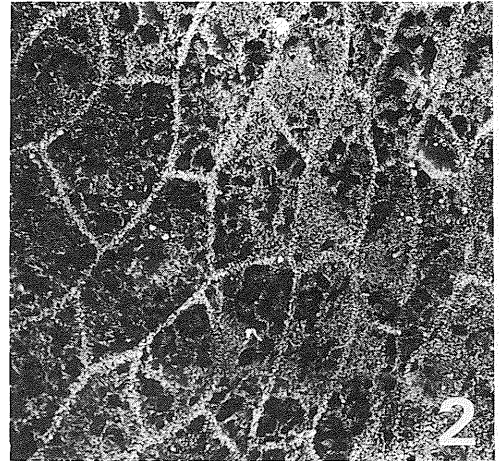
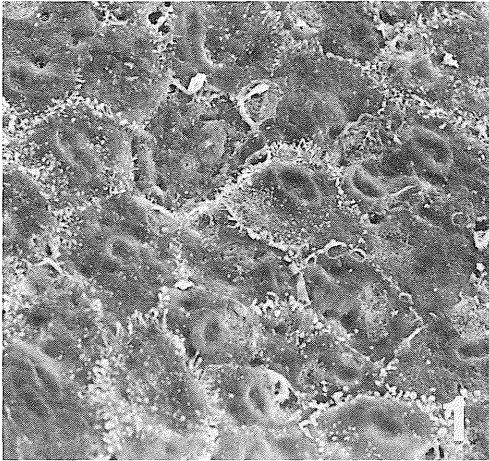


Fig. 1~5 無管ウキブクロ粘膜面の SEM 像

Fig. 1 サヨリ。後方腹部。×730。

Fig. 2 イシダイ。前方腹部。×1,100。

Fig. 3 ベラ。前方側部。×730。

Fig. 4 マフグ。中央背部。×730。

Fig. 5 カサゴ。後方腹部。×360。

Fig. 6~11 有管ウキブクロ粘膜面の SEM 像。

Fig. 6 ニジマス。前方背部。×730。

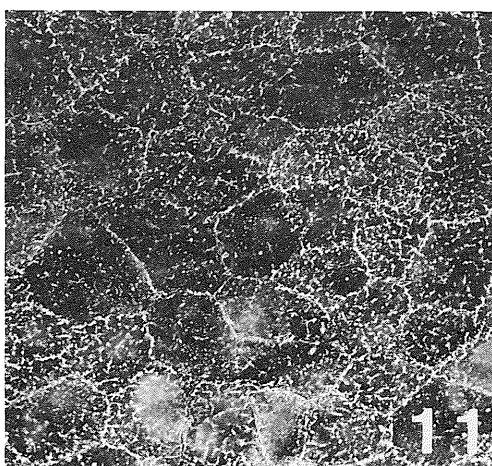
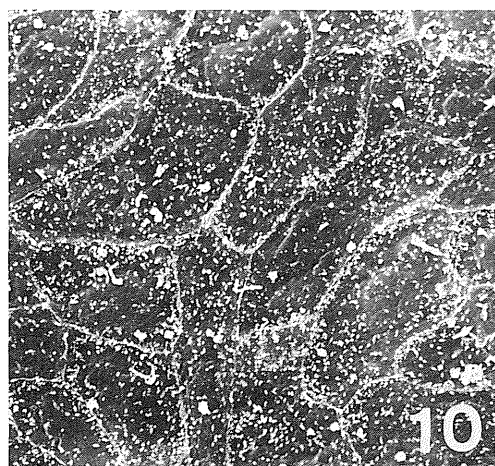
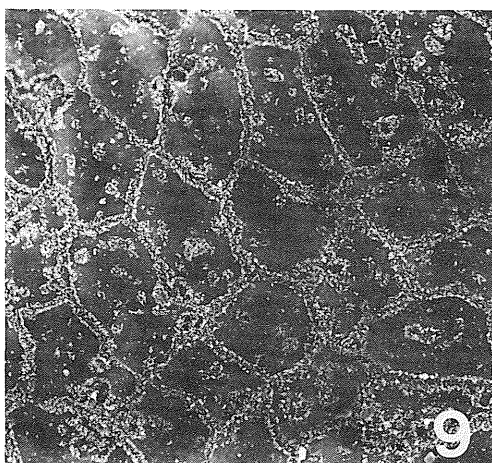
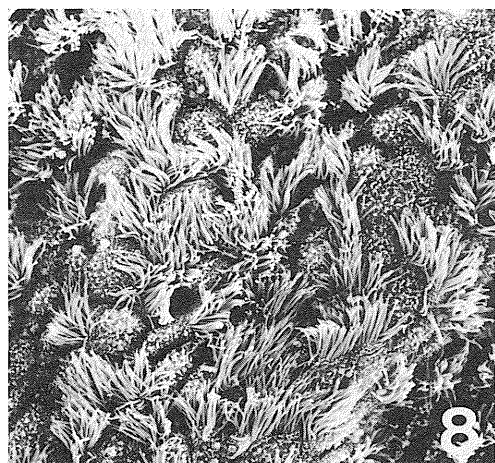
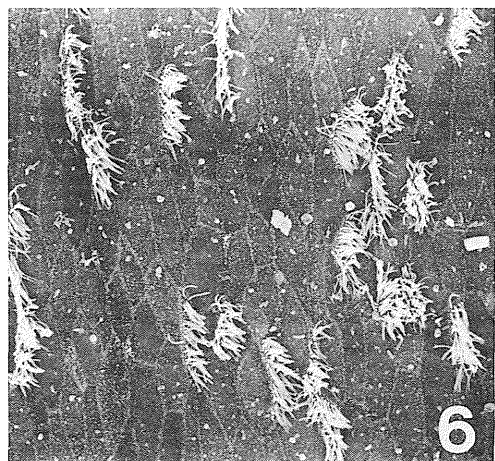
Fig. 7 ヤマメ。後方腹部。×730。

Fig. 8 アユ。後方側部。繊毛上皮の密度の高い部を示す。×1,100。

Fig. 9 ウグイ。前室背部。×1,100。

Fig. 10 フナ。前室背部。×730。

Fig. 11 コイ。前室背部。×730。



大型である。微絨毛の密度は高い。纖毛は見られない。

カサゴ *Sebastes narniratus* カサゴ目フサカサゴ科

ウキブクロは白く、壁は厚く固い。背部の一部は腎臓に付着する。

粘膜上皮細胞は短径 $20\mu\text{m}$ 、長径 $40\mu\text{m}$ の六角形で、部位による大きさの差は見られない。一般に微絨毛の密度は低い (Fig. 5)。纖毛は見られない。

有管ウキブクロの魚種

ニジマス *Salmo gairdneri* サケ目サケ科

ウキブクロは壁が薄く透明感を持ち弾力性があり、背側にて腎臓に接する。形は紡錘状で前端で先細りとなり、細くて短い気道により食道と連絡する。

粘膜上皮細胞は主細胞と纖毛上皮細胞の2種より構成される。主細胞と纖毛上皮細胞との細胞数の比は、4:1ないし5:1の割合で、各部位間の差異は認められない (Fig. 6)。纖毛上皮細胞1個に70~90本の纖毛を有し、1本の纖毛の長さ約 $3.6\mu\text{m}$ で各纖毛の長さはほぼ均等である。主細胞は境界線が明瞭な五角形ないし六角形をなし、全体を通じてほぼ同形で、表面に微絨毛を有する。

ヤマメ *Onkorynkus rhodurus* サケ目サケ科

ウキブクロ周囲は脂肪組織で取り囲まれる。前方の先細りの部位より短い気道を出し食道と連絡する。

粘膜上皮は主細胞と纖毛上皮細胞の2種の細胞により構成される。纖毛細胞の密度は背、腹側間に際立った差異を示し、主細胞と纖毛細胞との細胞数の比は、背側にて約15:1であるのに対し、腹側では5:1で、腹側が背側の3倍となっている (Fig. 7)。纖毛上皮細胞1個に80~100程度の纖毛が出ており、纖毛の長さは約 $3.6\mu\text{m}$ で、各纖毛の長さはほぼ均等である。主細胞は境界線が明瞭で、五角形ないし六角形をしており、細胞表面に微絨毛を有する。

アユ *Plecoglossus altivelis* サケ目アユ科

ウキブクロは脂肪組織に取り囲まれる。形は紡錘形をしており、前方で先細りとなって細く短い気道により食道と連絡する。

粘膜上皮は他のサケ目の魚と同様主細胞と纖毛上皮細胞の2種の細胞により構成される。主細胞と纖毛上皮細胞との細胞数の比はほぼ3:1ないし4:1で、部位による差異はほとんど認められない。個体により纖毛上皮細胞の密度の著しく高いものが観察された (Fig. 8)。主細胞表面には均一に微絨毛が形成され、細胞境界は不明瞭である。

ウグイ *Tribolodon hakonensis* コイ目コイ科

ウキブクロは脂肪組織で取り囲まれる。ウキブクロは2室性で、前室の外観は厚くて強靱、後室はそれに比較して薄い。前室の前端は内耳と連絡を持つウェーバー骨片と接する。後室の腹側前端から出る長い気道により食道と連絡する。

粘膜上皮は前、後室共に纖毛を有しない上皮細胞だけで構成される。細胞境界は明瞭で細胞の形は四または五角形をしており、形も大きさもほぼ均一である。細胞表面には叢状に微絨毛の分布するのが観察される (Fig. 9)。

フナ *Carassius auratus* コイ目コイ科

ウキブクロは脂肪組織で取り囲まれる。他のコイ科の魚と同様2室性で、前室は厚く強靱で、後室はそれに比して薄い。前室の前端はウェーバー骨片と接する。後室の腹側前端より出る細長い気道により食道と連絡する。

粘膜上皮には纖毛上皮細胞は認められない。細胞境界は明瞭で前、後室共に細胞の形と大きさが不規則である。細胞表面には微絨毛を形成する (Fig. 10)。

キンギョ *Carassius auratus* コイ目コイ科

ウキブクロは周囲を脂肪組織で囲まれる。2室性で他のコイ目と同様であるが、後室は退化して小さくなくなり、小さくまるい突起物程度に退化した例もみられた。後室前端より細長い気道が出て食道と連絡する。

粘膜上皮は纖毛を持たない上皮細胞により構成され、細胞の境界は明瞭である。前、後室共に細胞の形及び大きさは不規則であるが、前室腹側の細胞の方が背側のそれよりやや大である。後室の背側の一部には纖毛を形成する部が観察された。

コイ *Cyprinus carpio* コイ目コイ科

ウキブクロは2室性でヒョウタン型をなし、前室の壁は肥厚して厚く固く、後室はそれに比して薄い。ウキブクロを脂肪組織で取り囲む。後室の腹側前部より出る細長い気道により食道と連絡する。

粘膜上皮は纖毛を有しない上皮細胞より構成され、細胞境界は明瞭、細胞の形は四または六角形をしている。細胞表面には微絨毛を形成する (Fig. 11)。

考 察

日本近海に住む硬骨魚類の内、メダカ目、ウミテング目、ヨウジウオ目、トゲウオ目、ヘラヤガラ目、ダツ目、マンダイ目、キンメダイ目、スズキ目、ベラ目、マトダイ目、フグ目及びカサゴ目では無管ウキブクロを有している。それに対し有管ウキブクロを有するものはニシン目、ハダカイワシ目、コイ目、カワヘビ目及びウナギ目である。コバンザメ目、カレイ目、ハゼ目、ワニギス目、

ウバウオ目、タラ目及びアンコウ目では無管ウキブクロを有するものもあるが、ウキブクロを欠くものが多い。ウキブクロは個体発生の際に消化管より膨出によって生じたもので、有管ウキブクロは食道との間に気道 (pneumatic duct) を残存し、無管ウキブクロを有する魚種は発生過程にて管の消失を生じ、ガス代謝はガス腺及び怪網の発達と卵状体の存在によると述べられている。

ウキブクロ内に新しく分泌されるガスの組成の分析によると、無管ウキブクロでは分泌ガスは主として酸素と二酸化炭素とされており¹⁾、有管ウキブクロではサケ科コクチマス属の whitefish では61%の酸素と6.5%の二酸化炭素とされ、whitefish のガス分泌機構は無管ウキブクロと同様であると考えられている²⁾。一方サケ科ニジマス属のニジマスでは酸素と二酸化炭素の比率が低く窒素が大部分を占めるとされ、ニジマスのガス分泌機構は無管ウキブクロとは異なったメカニズムであろうと考えられている³⁾。

無管ウキブクロ粘膜の SEM による所見について見ると、魚種によるウキブクロの粘膜の上皮細胞の大きさ、形及び微絨毛の密度が異なっているのが観察された。カサゴは全体的に細胞の大きさ、形及び微絨毛の密度は一定である。ホンペラ、インダイ及びマフグでは部位により細胞の大きさ、形及び微絨毛の密度は異なり、その程度は魚種間に差異が認められた。無管ウキブクロの特徴としてウキブクロ内への外気の導入及び排出が行われず粘膜上皮において微絨毛は全く認められなかった。

有管ウキブクロを有する魚種のウキブクロについてみると、サケ目のウキブクロ粘膜上皮は繊毛上皮細胞と微絨毛を有する主細胞の2種の細胞よりなり、その比率はニジマスで1:4ないし1:5、アユで1:3ないし1:4、ヤマメでややばらつきはあるものの1:5程度で、ほぼ類似した数値が得られた。一方コイ目のウキブクロの粘膜上皮にては繊毛上皮が観察されず、微絨毛を有する主細胞のみで構成され、この点でサケ目ウキブクロ粘膜上皮とは際立った差異と考えられる。

以上より、サケ目ウキブクロにてはガス分泌機構の発達が極めて悪く、ウキブクロのガス代謝は気道を介して空気によることになり、空気中の異物からウキブクロ粘膜を保護するために主細胞によって粘液が分泌せられ、それを気道を經由して排出するために繊毛上皮細胞の存在が認められる。それに対し、コイ目にてはガス分泌機構がより発達し、気道を介しての空気との接触が比較的少なく微絨毛の発達が見られないものと考えられる。

要 約

ウキブクロを有する硬骨魚類は、消化管との間に生ずる気道を、発生過程にて消失した無管ウキブクロを有する魚種と、気道を保有する有管ウキブクロを有する魚種に分けられる。これら魚種の機能的差異を考慮し、ウキブクロ内面の形態を検索する目的で、無管ウキブクロを有する5種及び有管ウキブクロを有する7種について、走査電子顕微鏡 (SEM) を用いて観察した。

無管ウキブクロを有する魚種においては、ウキブクロは外気との接触を全く欠き、ウキブクロ内のガス交換はすべて血液を介して行われ、毛細血管束よりなる怪網とガス腺がガスの分泌に関与し、卵状体がガスの吸収、分散に機能している。従って粘膜には微絨毛の存在は認められるものの繊毛を有する細胞は全く認められなかった。

有管ウキブクロを有する魚種の内、サケ目では粘膜に繊毛を有する上皮細胞が観察され、繊毛上皮細胞と繊毛を欠く細胞との比率はほぼ1:5であった。サケ目ではガス分泌機構の発達が極めて悪く、気道を通じて水面の空気の直接吸入により行われていると思われ、主細胞より粘液を分泌し、異物を気道から外へ排出する為に繊毛の形成がみられる。これに対しコイ目ではガス分泌機構がより発達し、空気中の異物のウキブクロ内への侵入は少なく、繊毛上皮細胞の存在を欠くものと考えられる。

文 献

- 1) Enn, T., Douglass, E. and Scholander, P. F.: Role of the swimbladder rete of fish in secretion of inert gas and oxygen. *Adv. Biol. Med. Physiol.*, **11** 231-244 (1967)
- 2) Fahlen, G.: Morphology of the gasbladder of *Coregonus lavaretus* L. *Acta Univ. Lund, Sect. 2*, **28** 1-37 (1967)
- 3) Fahlen, G.: The functional morphology of the gasbladder of the genus *Salmo*. *Acta Anat.*, **78** 161-184 (1971)
- 4) Jasinski, A.: Weberian apparatus and swimbladder of the pond-loach (*Misgurnus fossilis* L.). *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Zool.*, **7** 11-20 (1964)
- 5) Jones, F. R. H. and Marshall, N. B.: The structure and function of the teleostean swimbladder. *Biol. Rev.*, **28** 16-83 (1953)