

## 海産魚類マハゼの腸管上皮細胞の微細構造

鈴木伸洋

### Electron Microscopic Study on Intestinal Epithelium of Marine Teleost, *Acanthogobius flavimanus* with Reference to the Adaptive Functions

Nobuhiro SUZUKI

Ultrastructural characters in the intestinal epithelia of adult specimens of the marine teleost, *Acanthogobius flavimanus* were described. The epithelia are composed of a single stratum of columnar cells with a striated border and typical goblet cells. The plasma membranes do not show complex interdigitations between the neighboring cells, while the developed endoplasmic lamellar structure are found infra-nuclear region. The lamellar structure is composed of the parallel plasma membranes at a distance of about 200 Å each other and is assumed to be involved in the regulative mechanisms of concentration of salts and/or water transport. Carbohydrates, protein and fats are hydrolyzed in the digestive tract with the released hormones of endocrine cells and are absorbed into the epithelial cells of the antero-medial intestine, but the absorbable fats do not be stored in the epithelial cells as fat droplets. And then the rectal epithelia ingest protein molecules with the cell function of active pinocytosis. In addition, the present study demonstrated the occurrence of agranular and granular hemocytotic cells in the both columnar epithelia and sub-mucosal layer of the intestine. These hemocytotic cells are distinguishable nine cell types in the ultrastructural characteristics and may play the crucial immuno-defense functions in the intestine.

**Key words:** intestinal epithelium, marine teleost, ultrastructure

原生動物をはじめとして海産無脊椎動物の海綿動物、腔腸動物、扁形動物、軟体動物などの大部分のものは食物摂取の基本的な機構は飲作用による細胞内消化であるが、コケムシ類、環形動物、甲殻類、頭足類、尾索類などでは消化酵素を分泌する腺細胞が発達し、細胞外消化を行う(高槻 1951, BARRINGTON 1957, 1962)。魚類は一般に細胞外消化を行うと考えられているが、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っている(田中 1972a, b, WATANABE 1981, 1982, 渡辺 1984, IWAI 1968)。哺乳類では、蛋白質の細胞内消化が受動免疫と関連した生理的な必然性をもっており(TUBOLY et al. 1988, DOYMAZ et al. 1988, etc.)、これは発生初期の極く短い期間に限って存在するにすぎない。このことから、動物の消化系の発達過程において、下等なグループに一般的な消化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、魚類の消化系の発達を考える上で注目されることである(田中 1972b)。

魚類の腸管は脊椎動物の中でも、円口類とともに最も単純な形態を有しているといわれ、哺乳類などにみられるような発達した小腸絨毛や腸腺の分化がないことが知られている (BARRINGTON 1957)。いっぽう、高等脊椎動物で発達している消化管内分泌細胞は、近年円口類や硬骨魚類の数種でも観察されるようになり (NOORDEN et al. 1972, BARRINGTON and DOCKRAY 1972, DOCKRAY 1974, ROMBOUT 1977, 高畑 1981, 鈴木他 1991), その形態は高等脊椎動物のそれと多くの類似性を持ち、系統的にも相同であって、同様な役割をもつことが推定されている (高畑 1981, 鈴木他 1991)。しかし、魚類を含む下等脊椎動物の消化管内分泌細胞の分泌顆粒の化学的組成や産生ホルモンに関する研究はほとんど進んでいない。また、海産魚は海水と体液との浸透圧差による体内水分の喪失を補うため大量の海水を飲み、活発な塩類調節と腸管からの水分の吸収を行うことが知られている (SMITH 1930)。加えて、最近魚類の受動免疫機構として腸における高分子吸収経路の存在が示唆されるようになった\*<sup>1</sup>。このようなことから、魚類の腸管は脊椎動物の呼吸上皮の構造と機能を研究する上で極めて興味ある材料であるばかりでなく、魚類の生体機構を明らかにする上でも重要な器官である。しかし、魚類腸管の研究は、消化と栄養の観点から主として淡水魚を中心に行われ、海産魚については報告が少ないようである。

本研究は、海産魚の腸管上皮の機能の形態的基盤を解明する手始めとして、その微細構造について検討した。

## 材料及び方法

材料魚として、マハゼ *Acanthogobius flavimanus* の成魚 (全長 158.6 mm の雄と全長 149.8 mm の雌の 2 個体) を用いた。非麻酔魚を開腹したのち、できる限り速やかに消化管を摘出し、腸の中間部と肛門の前部をパラフィン上に摘出した後述の前固定液中でほぼ 3 mm<sup>3</sup> 大に細切した。前固定液としては、0.2M カコジレート緩衝液で pH 7.5 に調整した 2.25% パラフォルムアルデヒドと 2% グルタルアルデヒド混合液を使用した。この前固定液で腸の組織片を 4°C で 12 時間固定し、10% サッカロースを含んだ pH 7.5 のカコジレート緩衝液で 10 分間 2 回洗浄した。次いで、0.2M カコジレート緩衝液で pH 7.5 に調整した 2% オスミック酸で 2 時間、室温で後固定した。そして、組織片を 3 分間蒸留水で洗浄後、50% エタノールで 1 昼夜洗浄した。エタノール系列で脱水後、プロピレンオキシドを通してエポキシ樹脂 (EPON 812) に包埋した。ガラスナイフを装着した PORTER-BLUM 型薄切器で厚さ 1 μm の切片を作製し、0.5% トルイジンブルー染色を施し、光顕で目的の組織を検索、同定して電顕用切片の切り出しに用いた。次いで、ダイヤモンドナイフを装着した同型の薄切器で電顕用超薄切片を作製し、酢酸ウラニルとクエン酸鉛の二重染色を施して日立 HU-12 型電子顕微鏡で観察した。

\*<sup>1</sup> 池上 晋・田村昌平 (1992) : ニッポンウナギ腸における高分子経路。平成 4 年度日本水産学会春季大会講演要旨, p. 143.

結 果

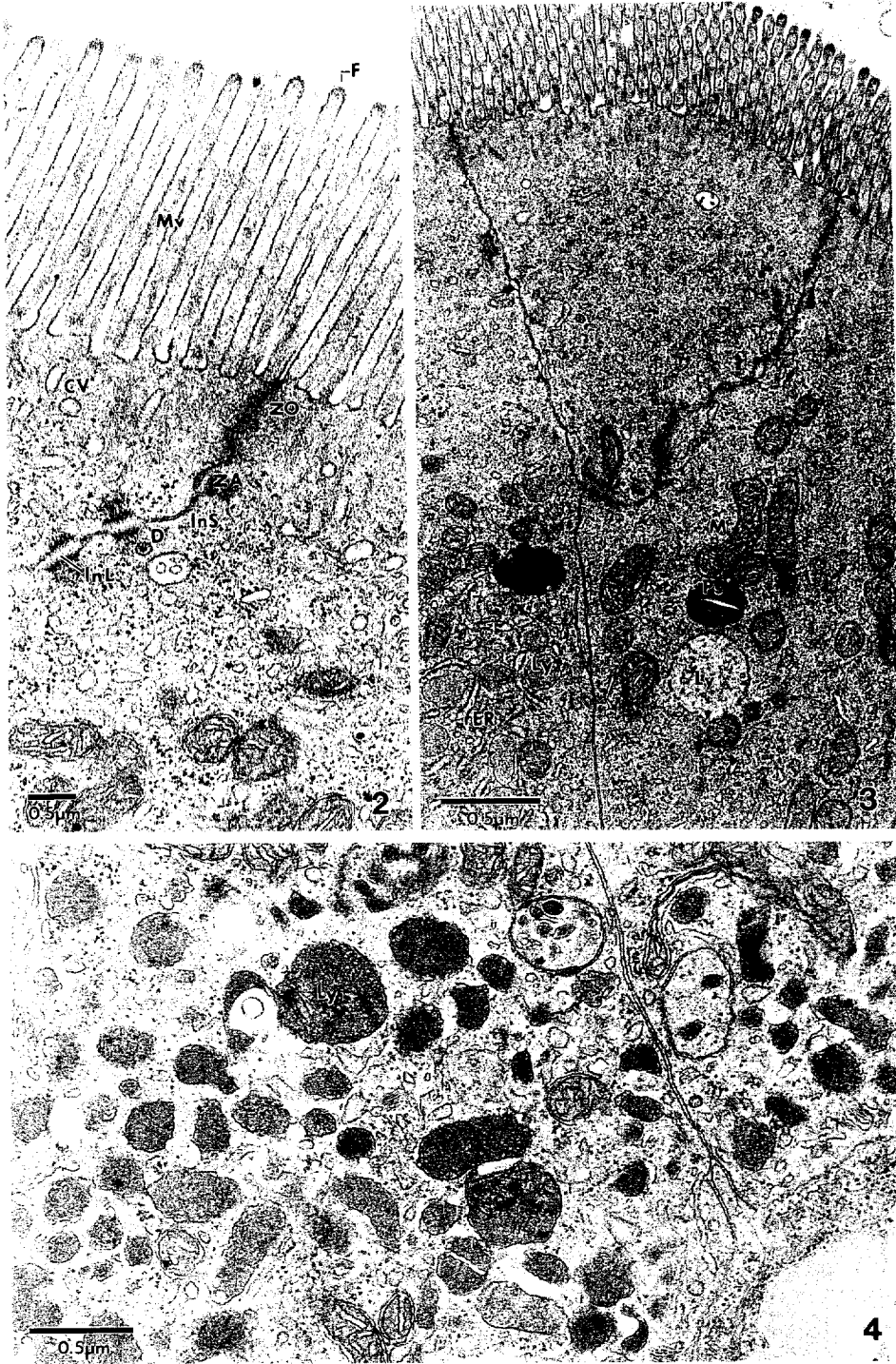
前中腸部

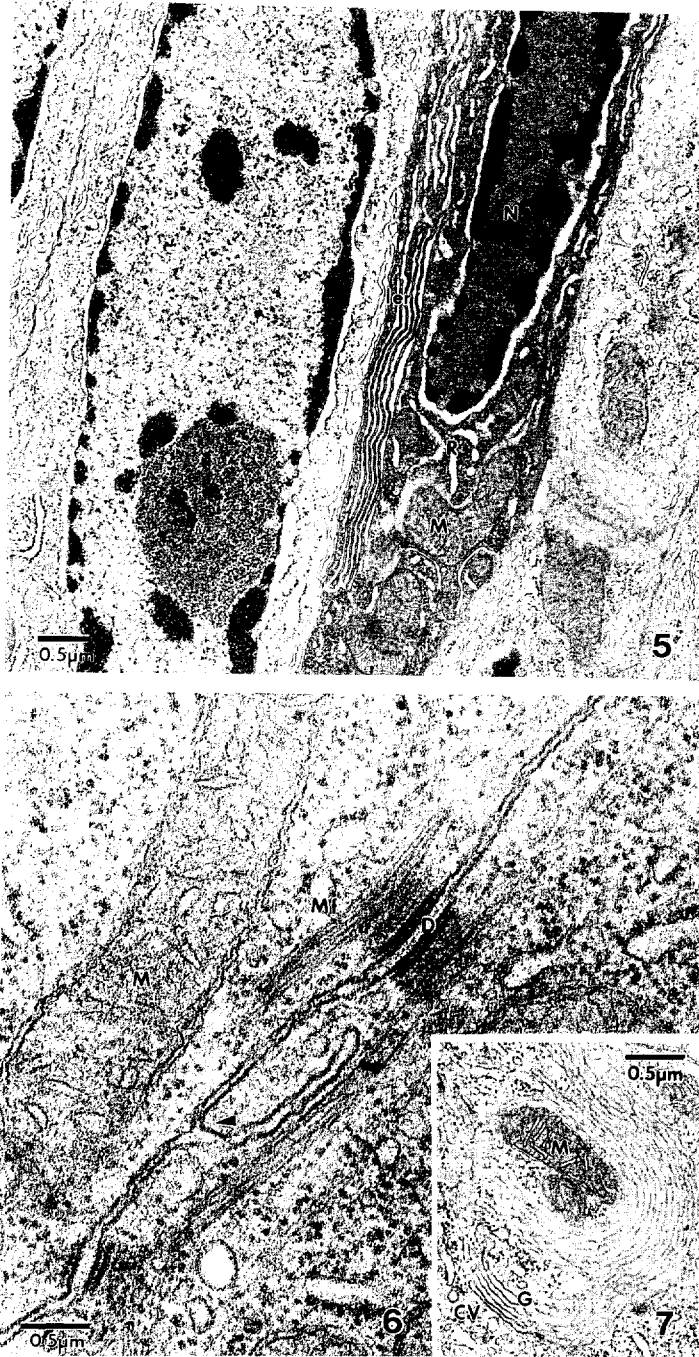
1) 粘液上皮細胞 上皮細胞は丈の高い円柱状の細胞で、核は楕円形で大きく、細胞の基底部近くに位置している。隣接する細胞には細胞間隙が明瞭で、散在性のデスモゾームによって接着している。隣接細胞の側面形質膜には複雑な指状嵌合はなく、比較的円滑に互いの形質膜が接している (Fig. 1)。管腔に面する遊離縁は規則正しく密生する微絨毛に覆われ、微絨毛の先端表



Fig. 1. Antero-median intestine composed of a single stratum epithelial cells and goblet cells (Go). The plasma membranes do not show complex interdigitations between the neighboring cells, but desmosomes (D) occur sporadically. Mv: microvilli, N: nucleus.

Figs. 2, 3, 4. Apical portion of the epithelial cell in the antero-median intestine. The border facing the intestinal lumen tightly microvilli covered with glycocalyx substance of fuzzy form (F). The junctional complex consisting of zonula occluden (ZO), zonula adheren (ZA), intercellular space (InS) and desmosome (D) having interposal layer (InL), and the delicated felt work of fine filaments are found in the terminal web. Small invaginations of the intermicrovillous plasma membranes and the coated vesicles (CV) are seen in the terminal web. Numerous mitochondria (M), lysosome-like bodies (Ly) and rough-surfaced endoplasmic reticula (rER) are concentrated in the apical cytoplasm beneath the terminal web. Ps: phagosome-like body.





**Figs. 5, 6, 7.** Nuclear or infra-nuclear regions of the epithelial cells in the antero-median intestine. Near the nucleus (N) contained abundant heterochromatins can be observed the lamellar structure (ler) composed of the parallel plasma membranes at a distance of 200 Å each other, and the cavity contained densely homogenous materials. Free ribosomes (R) and mitochondria (M) are abundant in the cytoplasm. The junction (arrow head) of a lamellar structure with the plasma membranes and desmosomes (D) bounded in microfilaments (Mf) can be seen. Numerous coated vesicles (CV) can be seen near Golgi apparatus (G).

面には多数の羽毛状の微細線維状構造物が収斂している。微絨毛の内部には繊細な線維が長軸方向に配列して微絨毛芯を形成し、この線維は終網織を構成する微細な線維網に連絡している。終網織には閉鎖堤が存在し、連結複合体の構造が認められる。連結複合体は典型的な接合装置を形成し、微絨毛基部には閉鎖小帯に続き、接着小帯が存在する。接着小帯では細胞間隙が開き、次に2、3個のデスモゾームが配列し、デスモゾーム部には中央に非常に広い介在層が認められる (Fig. 2)。微絨毛基底の細胞膜にはわずかな陥入がみられ、この周辺には剛毛をもった小胞と少数のグリコーゲン顆粒が混在する (Figs. 2, 3)。そして、この層に続く細胞上層部には加水分解酵素を含有したライソゾーム様小体や食胞などが密に集合している (Figs. 3, 4)。クロマチンを多量に含有する上皮細胞の核の周辺には、層板状構造がよく発達し、この膜構造は2枚の膜から成り、約 200 Å の一定の間隔をもって互に規則正しく平行に走る単位膜構造を呈し、全体としては扁平な板状構造を形成している。構成する膜は他の小胞体と比較して電子密度が高いが、リボゾームの付着が認められず、周囲には多数のミトコンドリアと遊離のリボゾームが密集している (Fig. 5)。膜の内腔はその一端が細胞間隙に開き、この部分は側面形質膜に連絡している。この連絡部の周囲にはこれを支持するようにデスモゾームが存在し、デスモゾームの周囲には細線維が収斂している (Fig. 6)。時として、この管状の扁平構造はミトコンドリアを囲むように渦巻状に変形してゴルジ体と連絡した形態を成し、この周囲には剛毛をもった小胞が多数みられる (Fig. 7)。これに対して、クロマチンの少ない明るい核をもつ上皮細胞では、規則正しい層板状構造が形や大きさの不規則な囊状の小胞体槽構造に変形している (Fig. 8)。上皮細胞の基底部分では細胞膜の陥込みと隣接細胞との嵌合による複雑な膜の壁が認められ、これらは基底膜に密接し

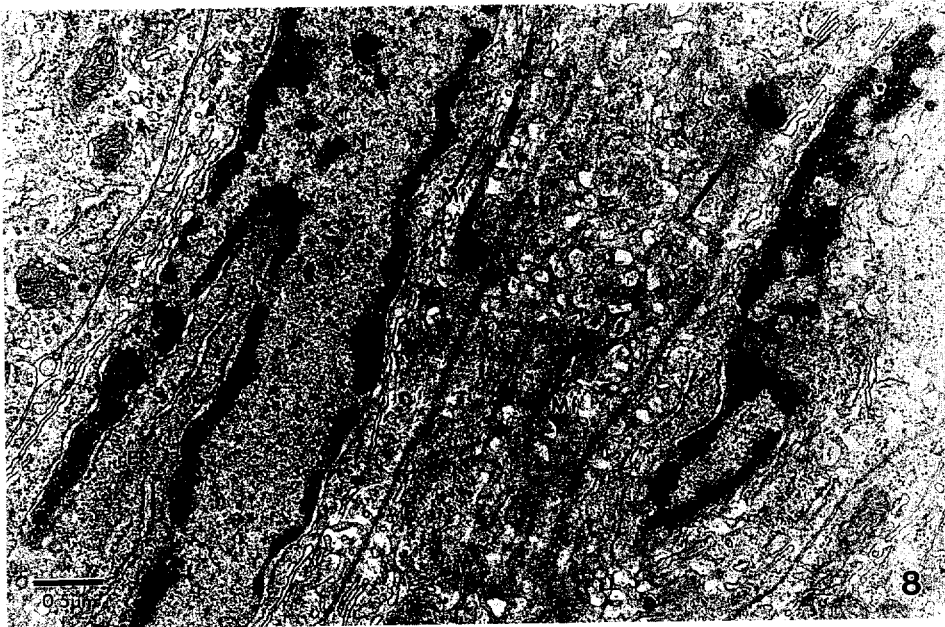


Fig. 8. Nuclear region of the epithelial cell in the antero-median intestine. The lamellar structure changes into the vesicular one (\*) in the epithelial cell having the nucleus (N) containing meager heterochromatins. Rough-surfaced endoplasmic reticula (rER) and microfilaments (Mf) are also seen in the cytoplasm.

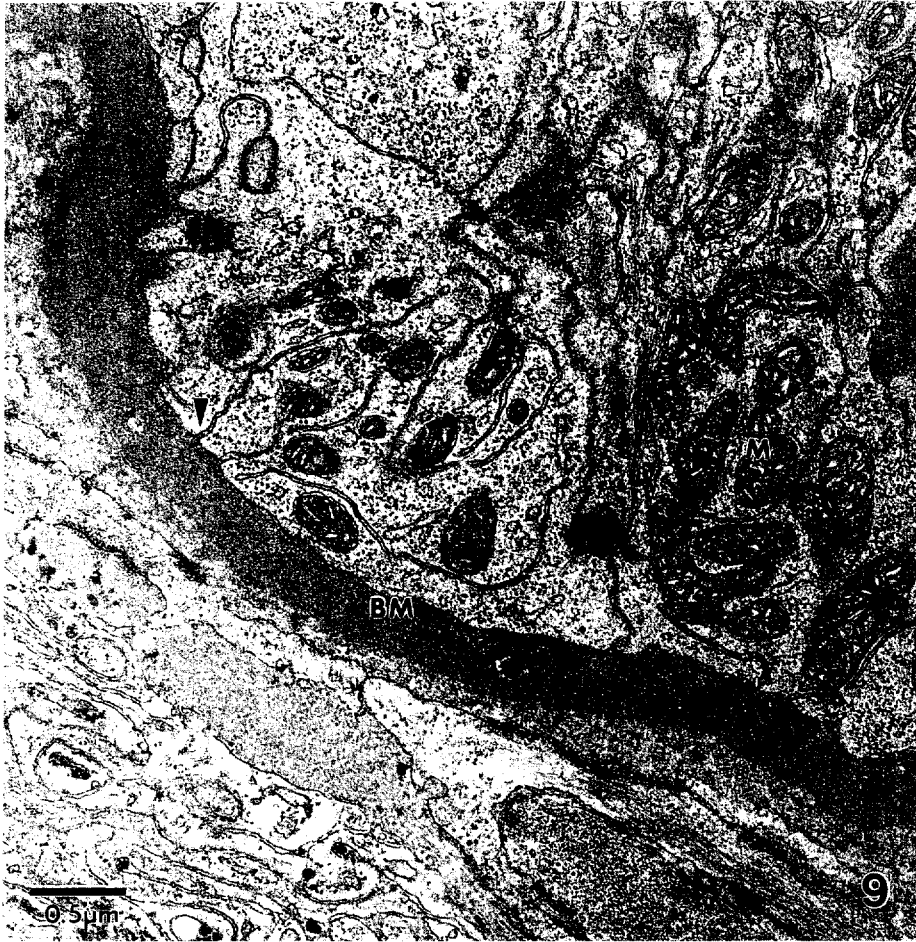
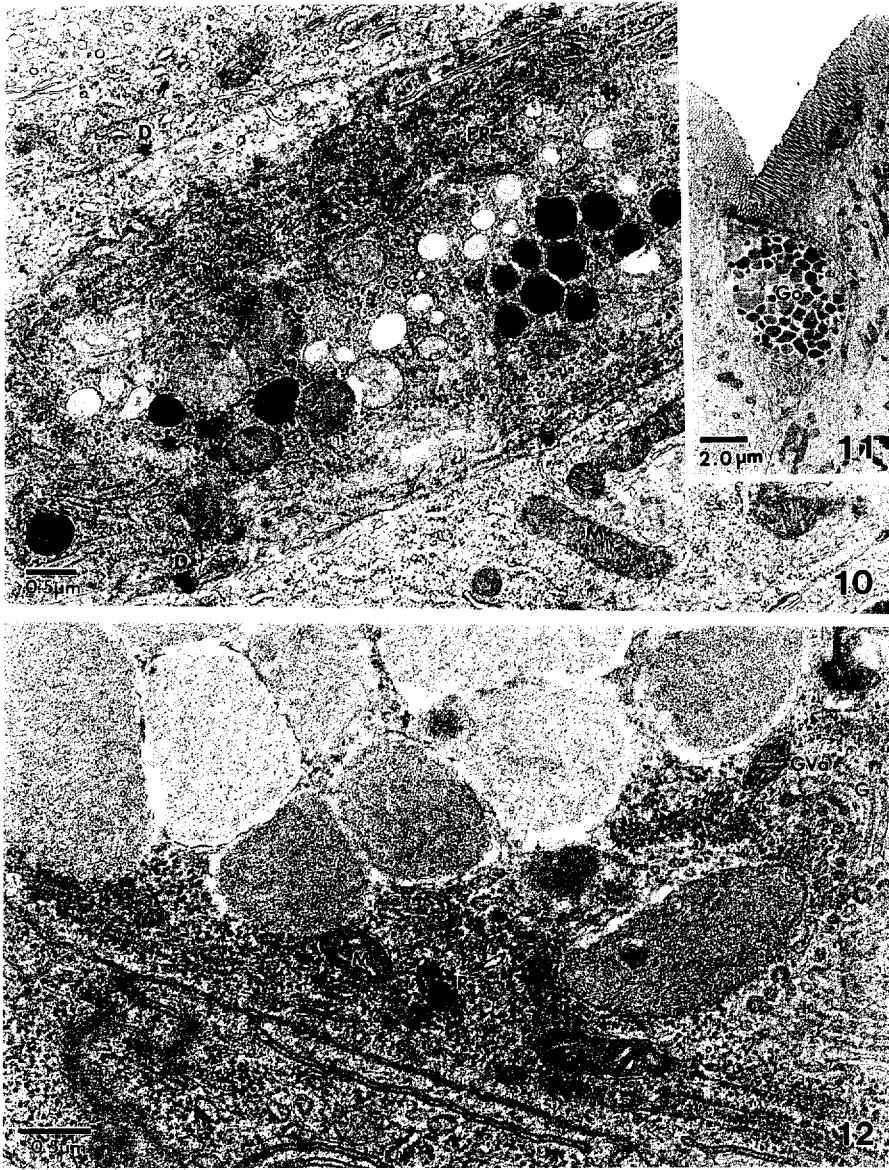


Fig. 9. Basal portion of the epithelial cell in the antero-median intestine. The lamellar structure develops and many mitochondria (M) are concentrated near the lamellae. The lamellae connect partially (arrow head) with the basement membrane (BM).

ている。そして、この基底形質膜陥入による壁の近傍には多数のミトコンドリアが介在している (Fig. 9)。

2) 杯細胞 杯細胞の細胞質は、核の上方域は分泌顆粒で満たされ、核の下方域は柄状に細くなって基底膜まで達しているが、管腔に面した細胞表面は微絨毛をもたない (Fig. 1)。隣接細胞とはデスモゾームによって接着されているが (Fig. 10)、杯細胞の成長に伴って細胞間隙をぬって管腔側に移動し、細胞の先端が管腔内に開くことで分泌顆粒が放出される (Fig. 11)。分泌顆粒の周囲には粗面小胞体が多数存在するが、ミトコンドリアは散在的で数もあまり多くない。しかし、分泌顆粒に隣接してゴルジ複合体がみられ、ここで分泌物質の濃縮が行われゴルジ小胞に放出されるためゴルジ体の近傍には大小種々の内容物を含んだ小胞体槽と遊離のリボゾームが多数存在する。分泌顆粒は一層の限界膜に囲まれ、胞内は超微細線維状の内容物で満たされている (Fig. 12)。





**Figs. 10, 11, 12.** Goblet cells (Go) embedded between the columnar epithelia. Many secretory granules, surfaced endoplasmic reticular (rFR), free ribosomes (R) and mitochondoria (M) are found in the goblet cells. Golgi apparatus (G) with Golgi vacuoles (CVa) develops and the single membrane structure contained filamentous materials is clearly seen. Desmosomes (D) are found in the plasma membranes between the goblet cell and the epithelial cell. Mature goblet cells passes through the intercellular spaces of the adjacent cells and then the filamentous materials are released into the lumen.

3) その他の細胞 この細胞は前述の2つの細胞に比べて非常に数が少なく、隣接する他の上皮細胞の間にはデスモゾームなどの接着装置は認められず、多くは細胞間に埋って存在し、細胞下部は基底膜に密接し、上部は管腔まで達することがない。この細胞には細胞質に顆粒をもつものとこれをもたない2種類が大別され、さらにその形態から9つの型に細分された。上皮細





Fig. 13. Agranular (Type I cell) and granular (Type IV cell) hemocytotic cells found in the columnar epithelial cells. Type I cell resembled the active plasma cell is characterized by having the developed system of rough-surfaced endoplasmic reticula (rER) and the nucleus abounding with heterochromatins (Hc). Type I cell connects usually with the basement membrane (BM). Type IV cell (GgH) scattering in the epithelia contains abundant glycogen granules in the cytoplasm. M: mitochondria, V: vacuole. Asterisk indicates an autophagosomal body.

胞内に認められた細胞は、無顆粒細胞が3種類（I型、II型、III型細胞）と顆粒細胞が3種類（IV型、V型、VI型細胞）である。すなわち、I型細胞は不定形の大きな核をもち、核内には異質染色質が多数存在し、その多くは核膜に密接して、細胞質の大部分を拡大した粗面小胞体槽が占め、少数のミトコンドリア、空胞、多胞体が認められる細胞である (Fig. 13)。II型細胞はI型細胞と形態が類似しているが、核がほぼ楕円形で大きく、細胞質には滑面小胞体と遊離のリボゾームが多く、粗面小胞体は比較的少ない。III型細胞は、細胞質突起を出してII型細胞を囲む細胞質が明るい不定形の細胞である (Fig. 14)。IV型細胞は、上皮細胞内に散在し、細胞質には豊富なグリコーゲン顆粒をもつ (Figs. 13, 14)。V型細胞は不定形の細胞で、核が比較的扁平しており、核内には多量の異質染色質が核膜に密着し、細胞質には膜に包まれた径約  $0.2 \mu\text{m}$  の顆粒が少数認められる粗大顆粒細胞で、基底膜直上に集合しており、通常は粘膜固有層の上皮基底膜近くの膠原線維を含む間質に散在する細長い細胞で (Fig. 16)、時として粘膜上皮の基底層に侵



Fig. 14. Agranular hemocytotic cells (Type II and Type III cells) found in the columnar epithelial cells. Type II cell located near the basement membrane (BM) resembles the inactive plasma cell. Type III cell elongates the pseudopodia (arrow head). Ggh: Type IV cell, M: mitochondria, N: nucleus, R: free ribosomes, rER: rough-surfaced endoplasmic reticula, sER: smooth-surfaced endoplasmic reticula.

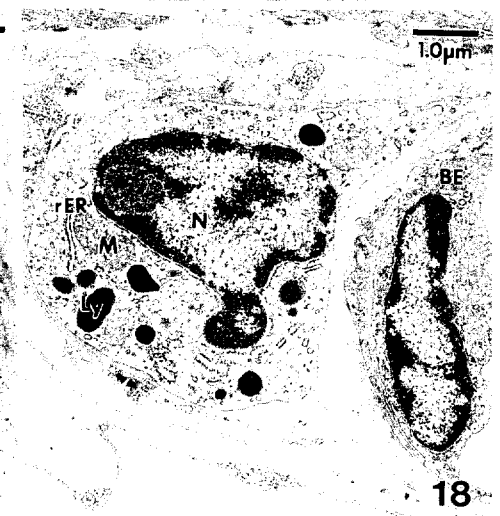
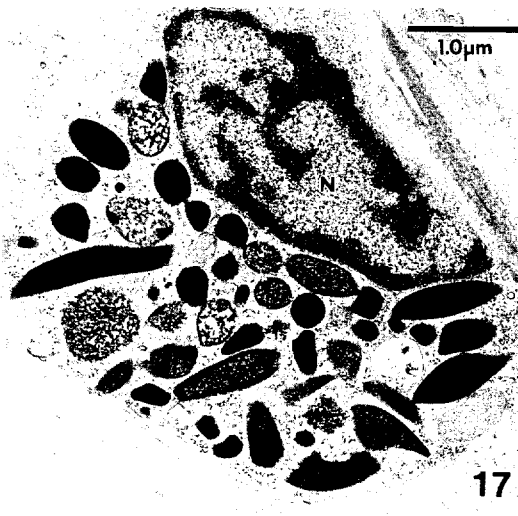
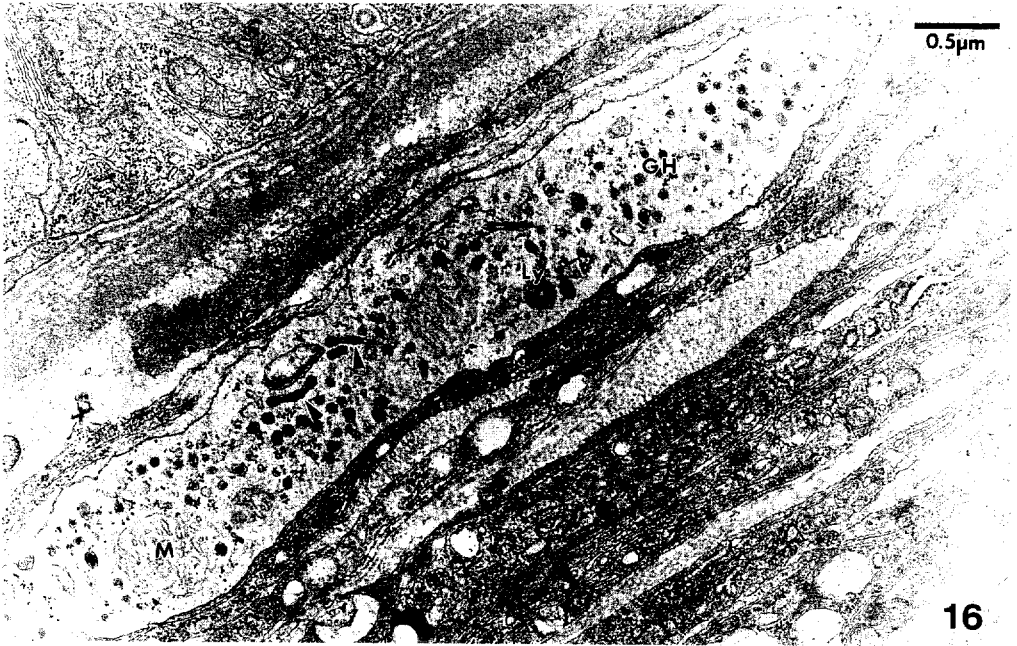
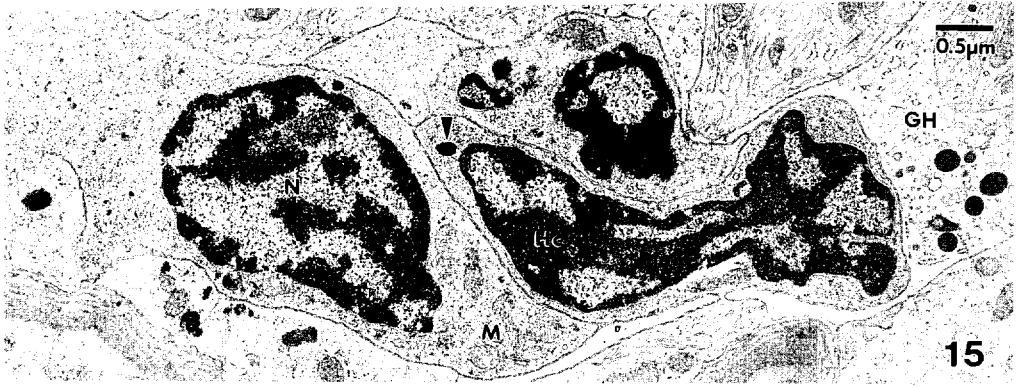
入する遊走性の粗大顆粒細胞である (Fig. 15)。この細胞の細胞質には管状の小胞体と径 0.1-0.3  $\mu\text{m}$  程の粗大顆粒が多数存在し、この他にグリコーゲン顆粒、大型のミトコンドリア、ライソゾームなどの細胞小器官がみられ、粗大顆粒内部は電子密度のやや高い均一な物質で満たされ、

Fig. 15. Granular hemocytotic cell (Type V cell) found in the columnar epithelial cells contains heterophagosomes (arrow head). GH: Type VI cell, Hc: heterochromatin, M: mitochondria, N: nucleus.

Fig. 16. Granular hemocytotic cell (Type VI cell) found in the connective tissue of submucosal layer. Type VI cell (GH) wandering between the columnar epithelium and the submucosal layer contains many lysosomal bodies (Ly) and granular cells becoming larger to join each other (arrow heads). M: mitochondria.

Fig. 17. Granular hemocytotic cell (Type VII cell) found in the connective tissue of submucosal layer. Type VII cell characterized by having granular bodies containing crystal-like particles in the cytoplasm resembles the eosinophil. N: nucleus.

Fig. 18. Granular hemocytotic cell (Type VIII cell) found near the blood capillary. Macrophage like Type VIII cell elongates the pseudopodia. BE: endothelium of blood capillary, N: nucleus, rER: rough-surfaced endoplasmic reticula.



顆粒同志が互に融合することで大型化し、大型顆粒内には針状の結晶物が観察されることがある (Fig. 16)。いっぽう、粘膜固有層の上皮基底膜下に認められた細胞は、上述のⅣ型細胞を含めて、顆粒細胞3種類 (Ⅳ型、Ⅵ型、Ⅶ型細胞) と無顆粒細胞1種類 (Ⅸ型細胞) である。Ⅶ型細胞は、血管の比較的近傍に存在し、核は扁在しており、細胞質には少数の小管状の小胞と特徴的な結晶様体を含む楕円形あるいは不定形の顆粒をもつ (Fig. 17)。Ⅷ型細胞は、血管周囲に細胞質突起を出した不定形の細胞で、管状の粗面小胞体、微小管および不定形のライソゾーム様顆粒を細胞質内にもつ (Fig. 18)。Ⅸ型細胞は、膠原線維層の間質に散在する不定形の細胞で、細胞質には多量の遊離リボゾームと多数の管状小胞体およびライソゾームを含有し、時として大型の空胞をもつ (Fig. 19)。



Fig. 19. Agranular hemocytotic cell (Type IX cell) wandering in the connective tissue of submucosal layer. Macrophage like type IX cell elongates the pseudopodia. BL: basement lamella, ER: endoplasmic reticula, Ly: lysosome, N: nucleus, R: free ribosomes, V: vacuole.

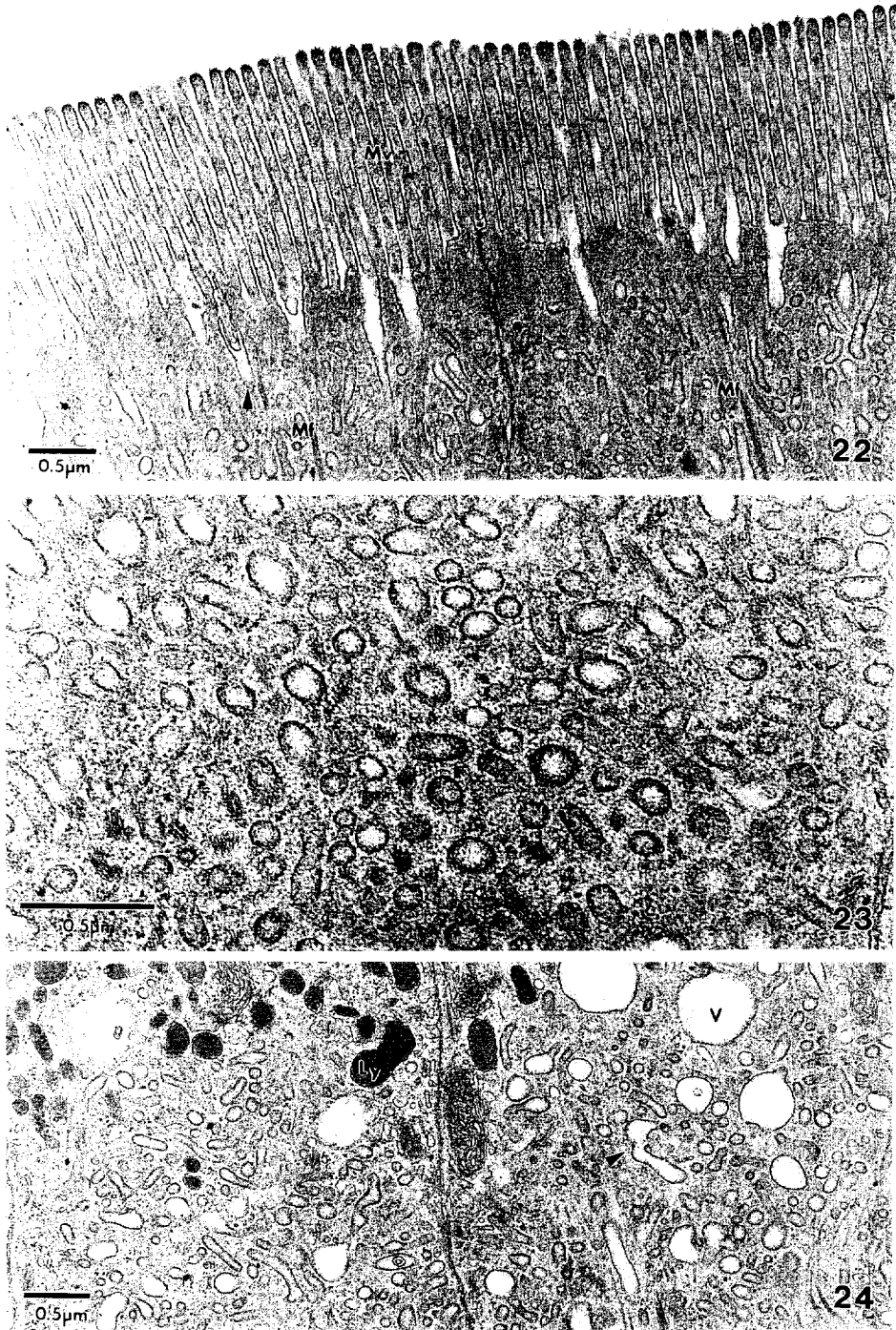
### 直腸上皮細胞

直腸上皮細胞も丈の高い円柱状の細胞で、核は楕円形で大きく、細胞の中央付近に位置する。細胞の形態は基本的に前中腸部の上皮と類似するが、核の周囲に存在する層板状膜構造ならびに基底部の基底形質膜陥入は比較的未発達である (Figs. 20, 21)。これに対して、微絨毛の基部の細胞膜には顕著な管状の陥入がみられる (Fig. 22)。終網織にはその陥入の括れや細胞間隙が生じており、多数の剛毛をもった小胞槽が存在している (Fig. 23)。また、微絨毛基部の細胞膜陥



**Figs. 20, 21.** The columnar epithelial cells in the posterior intestine. Undeveloped lamellar structures (arrow head) running parallel to the rough-surfaced endoplasmic reticula (rER) and numerous mitochondoria (M) are seen near the nucleus (N) and the basement membrane(BM). V: vacuole.

入が著しいため、前中腸部の粘膜上皮細胞に観察されるような微絨毛の芯構造は不明瞭であるが、終網織には微細線維束が散在している (Fig. 22)。核の上方には大型のミトコンドリアや粗面小胞体がよく発達しており (Fig. 20)、大小多数の空胞とライソゾームが密に集合し、空胞はしばしば融合像を示し、その近傍には大型の空胞が観察される (Fig. 24)。また、同時にこの領域には発達したゴルジ複合体が多数みられ、ゴルジ小胞槽にはライソゾーム系の酵素の産生が認められる。そして、空胞内には物質の消化像やその残遺体が観察される (Fig. 25)。



**Figs. 22, 23, 24.** Protein absorption in the epithelial cells of the posterior intestine. Vigorous pinocytotic invaginations (arrow head) in intermicrovillous plasma membranes and numerous coated vesicles in the terminal web are seen. Felt works of microfilaments (Mf) are also found in the terminal web. Numerous lysosome-like bodies (Ly) and the vacuoles (V) becoming larger to join each other (arrow head) are concentrated infra-nuclear portion of the epithelia.



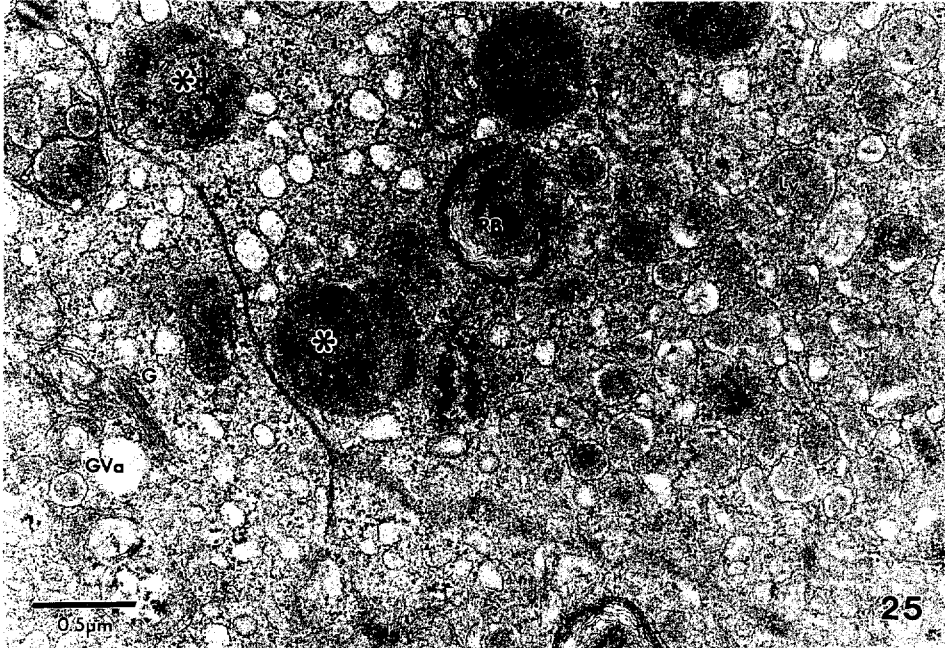


Fig. 25. Developed Golgi apparatus (G) with Golgi vacuoles (GVa) and lysosomal bodies (Ly) infra-nuclear regions of the epithelium. RB: residual body. Asterisks indicate autophagosomes.

## 考 察

海産魚の腸管は全体にわたり 2 種類の基本細胞すなわち、粘膜上皮細胞である円柱細胞と分泌細胞である杯細胞から構成されている。WATANABE (1982) は、サクラマス *Oncorhynchus masou*, ワカサギ *Hypomesus transpacificus nipponensis*, ハナカジカ *Cottus nozawae*, キンギョ *Carassius auratus* の仔稚魚の前中腸上皮細胞と直腸上皮細胞には明らかな微細構造の相違が認められることを報告している。仔稚魚期の直腸上皮細胞には微絨毛の基部に顕著な細胞膜の陥入がみられ、活発な飲作用の形態を呈し、これによって蛋白質分子を未消化な状態で細胞内に摂取することが知られている (WATANABE 1981, 1982)。このように細胞内摂取の過程は無胃魚の淡水魚の成魚の直腸上皮細胞でも観察されている (NOAILLAC-DEPEYRE and GAS 1973, 1976)。本研究において、海産魚のマハゼ成魚の直腸上皮が同様の形態的特徴を示したことは、硬骨魚類の腸の後部では成長段階を通して飲作用による水溶性蛋白質の摂取機能の分化がみられることを示唆している。仔稚魚における蛋白質の細胞内消化・吸収機構については渡辺 (1984) が詳述しているが、これによれば、飲作用によって細胞内の小胞に取込まれた蛋白質は小胞が核周辺域に移動しながら空胞と融合してこの中に蛋白質を蓄積したのち、ゴルジ槽に由来するライソゾームによって空胞内で加水分解されて消化・分解を受け、血中内に栄養物として移動し、一部の未消化のものは食胞などの二次ライソゾーム系を経て再び細胞膜の放出作用によって細胞外に出される。GAUTHIER and LANDIS (1972) は、キンギョ成魚の腸後部上皮細胞の核上方域に高い酸性フォスフェターゼ活性



を認めている。従って、核の上方域に集合したゴルジ体由来のライソゾーム様顆粒は細胞内消化における酸性領域で働く加水分解酵素作用に関与することが推定される。また、仔稚魚期の前中腸上皮細胞に観察されている脂肪滴 (田中 1972a, WATANABE 1982) は成魚では認められないことが確認された。いっぽう、炭水化物はアミラーゼおよびマルターゼなどの炭水化物分解酵素によって、また脂質はリパーゼなどの加水分解酵素によって管腔内で細胞外消化をうけ、低分子に分解されたのち、主に前中腸上皮細胞で濃度勾配に逆らって吸収されることが知られている (FRANGE and GROVE 1979)。しかし、魚類では吸収された脂質の細胞内における再合成や運搬が、哺乳類と同様であるかどうかは不明である (ROBINSON and MEAD 1973, KAYAMA and IJIMA 1976, SIRE et al. 1981)。最近、硬骨魚類でも十二指腸、小腸といった前中腸上皮に消化管内分泌細胞の存在が報告されるようになった。これらの内分泌細胞と産生ホルモンとの対応は不明な点が多いが、魚類においても哺乳類同様、消化管ホルモンの刺激が消化液の分泌に関与する機構が示唆されている (BARRINGTON and DOCKRAY 1972, DOCKRAY 1974, ROMBOUT 1977, 高畑 1981, 鈴木他 1991)。魚類の腸管は比較的単純な形態を示し、粘膜には縦走ヒダ以外には腸腺および腸絨毛の分化がみられないとされてきた (尾崎 1965)。しかし、魚類では哺乳類などの粘膜上皮にみられるような隣接細胞間の顕著な指状嵌合 (ZATTERQVIST 1956, PALAY and KARLIN 1959) はみられないものの、核の近傍には側面形質膜陥入に由来すると考えられる層板状膜構造や基底形質膜陥入による複雑な膜壁構造が認められる。この構造は腸管全体にわたって観察されたが、特に前中腸部で著しい発達がみられた。魚類基底膜の複雑な壁構造は哺乳類の腎尿細管上皮 (SJÖSTRAND and RHODIN 1953, PEASE 1956)、耳下腺導管線条部上皮 (MAXWELL and PEASE 1956) および脈絡叢上皮 (MAXWELL and PEASE 1956) などにみられる構造と極めて類似している。哺乳類ではこれらの上皮は水分輸送の活発な場所として知られており、基底形質膜陥入が水分の細胞内輸送または物質代謝と深く関係がある構造として説明されている (尾崎 1965)。いっぽう、核近傍の層板状膜構造は魚類の腸管上皮に特異的なもの (尾崎 1965) とされ、キンギョ (YAMAMOTO 1966)、ニジマス (YAMAMOTO 1966, IWAI 1968)、ゴマフグ *Spheroides stictonotus*、イシダイ *Oplegathus fasciatus* (尾崎 1965)、タナゴ類のアブラボテ *Tanakia limbatus* (鈴木, 未発表) などの中腸上皮で観察されている。この構造は、淡水魚に比べて海産魚でよく発達しており (尾崎 1965)、ドジョウ *Misgurnus anguillicaudatus* のように観察されない (鈴木他 1963) 魚種もあるという。しかし、今回の観察から、この構造が扁平管状の層板様の形態を示す場合と囊状の小胞化を示す場合があり、これが生体膜系の形態変化によることが明らかになった。一般に、形質膜の陥入は代謝面積を拡大し、ゴルジ体のように生体膜系の層板状構造はイオンの濃縮などの機能をもつと考えられている (浜 1975) ので、魚類腸管にみられるこの生体膜系の変化は物質代謝活性の違いによるものと推定される。尾崎 (1965) は、淡水魚と海産魚との間にみられる層板状膜構造の発達の違いを、海産魚が常に多量の海水を飲んで (SMITH 1930) ことに着目して、腸の海水適応との関連から説明した。腸での水の吸収はイオンの能動輸送に付随して起こる (HIRANO and MAYER-GOSTAN 1976) が、浸透圧調節に必要な塩類の調節や栄養素の腸上皮細胞内への能動輸送 (FRANGE and GROVE 1979) にもこの構造は機能的役割を果たしているものと考えられる。従って、

魚類腸管上皮の側面形質膜陥入は哺乳類の上皮細胞の隣接細胞間の指状嵌合に相当する分化を示し、水中生活に適合した形態分化とみなされよう。

魚類消化管には種々の顆粒を含む細胞が観察されている (GAUTHIER and LANDIS 1972, ELLIS 1977, EZEASOR and STOKOE 1980, COUSIN et al. 1987, HORN and MESSER 1992)。これらはエオシン好性または塩基好性の白血球に属するものと考えられ、その形態・機能に関しても多くの議論がなされてきた (BOLTON 1933, DUTHIE 1939, ANDREW 1959, ELLIS 1977, EZEASOR and STOKOE 1980, etc.)。今回の微形態的観察では、粘膜上皮層と粘膜固有層にそれぞれ無顆粒細胞と顆粒細胞の2種類の細胞を認めた。これらの細胞はいずれも上皮基底膜あるいはその下方に分布する毛細血管の近傍に存在し、隣接細胞との間には接着装置がみられなかった。今回は形態的相違から、これらの細胞を便宜的に9つの型に分類した。I型細胞は形質細胞と考えられ、粗面小胞体の形態から活性状態と推定した。形質細胞は抗体産生細胞で、リンパ球の一種であるB細胞が抗原刺激をうけて増殖分化した細胞である (PRESCOTT 1988)。II型細胞はI型細胞に形態が類似した細胞で、形質細胞の不活性型と推定された。III型細胞は、細胞質突起を出す無顆粒細胞で、一種の貪食作用をもつと考えられた。そして、II型細胞がIII型細胞に取囲まれている像がしばしば観察されたが、このようにして不活性な形質細胞が抗体産生の過程で抗原を保有した細胞との間で、情報伝達を行って活性状態になるのかもしれない。いっぽう、細胞質に豊富なグリコーゲン顆粒を含有する粗大顆粒細胞のIV型細胞とV型細胞はその形態から推定して、いずれもリンパ球系の細胞と考えられた。また、遊走性のIV型細胞はゴマフグの中腸にも観察されている細胞 (尾崎 1965) で、貪食作用を有する細胞と考えられた。VII型細胞は、細胞質に特徴的な結晶様体を含む顆粒をもつことから、好酸球の一種と考えられた。これはニジマスの腸の粘膜固有層にも観察されている細胞 (EZEASOR and STOKOE 1980) で、結晶性顆粒には酸性加水分解酵素の他に多量のペルオキシダーゼをもち、抗原-抗体複合体を取込み分解する働きがある (浜 1975)。細胞質突起を出すVIII型細胞と細胞質にライソゾームを含有する無顆粒細胞のIX型細胞は、いずれも貪食作用をもつマクロファージの一種と考えられた。和田 (1989) は、淡水二枚貝の外殻膜移植実験において、貪食作用をもつ無顆粒細胞と粗大顆粒細胞の存在を認め、前者は傷の修復に関与し、後者は自己対非自己認識 (acquired immunological tolerance) に密接に係わっていると推定している。このように、今回観察された細胞は免疫機構に関与する細胞群と推定されるが、腸管上皮細胞の遊離縁の微絨毛表面に羽毛状微細線維構造物として観察された糖衣 (glycocalyx) も細胞表面抗原をもち、細胞性免疫現象に関与していることが知られている (浜 1975)。腸管上皮は表皮とともに直接的に外界と接する部位であり、哺乳類では母乳由来の免疫蛋白質を選択的に摂取し、受動免疫機構の成立に重要な器官である (RODEWALD 1973, TUBOLY et al. 1988, etc.)。最近魚類においても腸における高分子吸収経路の存在が示唆され\*<sup>1</sup>、母体由来の免疫グロブリンの存在が確認されるようになった\*<sup>2</sup>、\*<sup>3</sup>。今回確認された無顆粒および顆粒細胞群が果たす役割を解明するために

\*<sup>2</sup> 竹村明洋・高橋和則 (1992) : テラピアの胚発生及び仔魚期における免疫グロブリンの変化。平成4年度日本水産学会春季大会講演要旨集、p. 143。

\*<sup>3</sup> 竹村明洋・高橋和則 (1992) : クロソイ胎仔後腸部における免疫グロブリンの取り込み。平成4年度日本水産学会春季大会講演要旨集、p. 144。

は、多くの免疫組織化学的実験によらねばならないが、魚類の腸管においてリンパ系由来と思われる各種細胞が確認されたことは、腸管における免疫系の機構が成立していることを示唆するものと考えられる。

魚類腸管の機能と制御の解明には消化管内分泌細胞の産生するホルモンと消化酵素との対応、抗原—抗体複合体に関与する免疫系の成立機構、腸内細菌の役割など今後追究しなければならない課題が多く残されている。これには生化学的証明に加えて、その細胞学的形態基盤を明らかにし、その機構を知ることも有効な手段と考えられる。

## 要 約

海産魚類であるマハゼの腸管は形態的特徴から前中部と後部では異なった吸収機能を示すものと考えられた。すなわち、前中部に存在する内分泌細胞の産生するホルモンによって制御された各種消化酵素は、高分子の蛋白質、脂質、炭水化物を管腔内で加水分解し、細胞外消化をうけた低分子の養分は能動輸送によって吸収・分解され血中に輸送される。この際、イオンの移動に伴って水分の吸収も行われる。これには側面および基底の形質膜陥入による生体膜系の変化が関与し、塩類の濃縮などによる浸透圧調節も同時に行う。前中部で未消化の低分子あるいは水溶性蛋白質は後部で飲作用によって摂取され、細胞内消化される。また、腸管においてリンパ系由来と考えられる種々の無顆粒および顆粒細胞が確認されたことは腸管における免疫系の機構が成立していることを示唆しているものと思われる。

## 文 献

- ANDREW, W., 1959: The alimentary tract of vertebrates. Text-book of comparative histology. New York and Oxford Univ. Press, New York, 227.
- BARRINGTON, E. J. W., 1957: The alimentary canal and digestion. In "The Physiology of Fishes" (ed. by M. E. BROWN), Academic Press, New York, 109.
- BARRINGTON, E. J. W., 1962: Digestive enzymes. In "Advances in comparative physiology and biochemistry" Vol. 1, 1-65, 7 figs.
- BARRINGTON, E. J. W. and G. J. DOCKRAY, 1972: Cholecystokinin-Pancreozymin-like activity in the eel (*Anguilla anguilla* L.). *Gen. Comp. Endocrinol.*, **19**, 80-87.
- BOLTON, L. L., 1933: Basophile (mast) cells in the alimentary canal of salmonoid fishes. *J. Morph.*, **54**, 549-592.
- COUSIN, J. C. B., F. BAUDIN-LAURENCIN and J. GABAUDAN, 1987: Ontogeny of enzymatic activities in fed and fasting turbot, *Scophthalmus maximus* L. *J. Fish Biol.*, **30**, 15-33.
- DOCKRAY, G. J., 1974: Extraction of a secretinlike factor from the intestines of pike (*Esox lucius*). *Gen. Comp. Endocrinol.*, **25**, 203-210.
- DOYMAZ, M. Z., L. M. SORDILLO, S. P. OLIVER and A. J. GUIDRY, 1988: Effects of *Staphylococcus aureus* mastitis on bovine mammary gland plasma cell populations and immunoglobulin concentrations in milk. *Vet. Immunol. Immunopathol.*, **20**, 87-93.
- DUTHIE, E. S., 1939: The origin, development and function of the blood cells in certain marine teleosts. I. Morphology. *J. Anat.*, **73**, 396-412.

- ELLIS, A. E., 1977: The leucocytes of fish: A review. *J. Fish Biol.*, **11**, 453-491.
- EZEASOR, D. N. and W. M. STOKOE, 1980: A cytochemical, light and electron microscopic study of the eosinophilic granule cells in the gut of the rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. *J. Fish Biol.*, **17**, 619-634.
- FÄNGE, R. and D. GROVE, 1979: Digestion. In "Fish Physiology, Vol. VIII. Bioenergetics and Growth" (ed. by HOAR, W. S., D. J. RANDALL and J. R. BRETT), Academic Press, New York, 169-260.
- GAUTHIER, G. F. and S. C. LANDIS, 1972: The relationship of ultrastructural and cytochemical features to absorptive activity in the goldfish intestine. *Anat. Rec.*, **172**, 675-702.
- 浜 清, 1975: 細胞の微細構造。「細胞の構造と機能 I」(太田行人・岡田節人・岡田善雄編), 岩波講座現代生物科学3, 岩波書店, 東京, 19-144.
- HIRANO, T. and MAYER-GOSTAN, N., 1976: Eel esophagus as an osmoregulatory organ. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, **73**, 1348-1350.
- HORN, M. H. and K. S. MESSER, 1992: Fish guts as chemical reactors: a model of the alimentary canals of marine herbivorous fishes. *Mar. Biol.*, **113**, 527-535.
- IWAI, T., 1968: Fine structure and absorption patterns of intestinal epithelial cells in rainbow trout alevins. *Z. Zellforsch.*, **91**, 366-379.
- KAYAMA, M. and N. IJIMA, 1976: Studies on lipid transport mechanism in the fish. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, **42**, 987-996.
- MAXWELL and PEASE, 1956: The electron microscopy of the choroid plexus. *J. biophys. biochem. Cytol.*, **2**, 467.
- NOAILLAC-DEPEYRE, J. and N. GAS, 1973: Absorption of protein macromolecules by the enterocytes of the carp (*Cyprinus carpio* L.): Ultrastructural and cytochemical study. *Z. Zellforsch.*, **146**, 525-541.
- NOAILLAC-DEPEYRE, J. and N. GAS, 1976: Electron microscopic study on gut epithelium of the tench (*Tinca tinca* L.) with respect to its absorptive functions. *Tissue & Cell*, **8**, 511-530.
- NOORDEN, S. V., J. GREENBERG and A. G. E. PEARSE, 1972: Cytochemical and immunofluorescence investigations on polypeptide hormone localization in the pancreas and gut of the larval lamprey. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **19**, 192-199.
- 尾崎紀子, 1965: 海産魚腸管上皮の微細構造に関する電子顕微鏡的観察. 日本組織学記録, **26**(1), 23-38.
- PALAY, S. L. and L. J. KARLIN, 1959: An electron microscopic study of the intestinal villus. I. The fasting animal. *J. biophys. biochem. Cytol.*, **5**, 363-372.
- PEASE, D. C., 1956: Infolded basal plasma membranes found in epithelial noted for their water transport. *J. biophys. biochem. Cytol.*, **2**, 203-208.
- PRESCOTT, D. M., 1988: Cell principles of molecular structure and function., Jones and Bartlett Publishers, Inc., U.S.A. [酒井彦一訳, 1990: プレスコット細胞生物学——その分子のアプローチ——. 東京化学同人, 東京, 475 pp.]
- ROBINSON, J. S. and J. F. MEAD, 1973: Lipid absorption and deposition in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Can. J. Biochem.*, **51**, 1050-1058.
- RODEWALD, R., 1973: Intestinal transport of antibodies in the newborn rat. *J. Cell Biol.*, **58**, 189-211.
- ROMBOUT, J. H. W. M., 1977: Enteroendocrine cells in the digestive tract of *Barbus conchonioides* (Teleostei, Cyprinidae). *Cell Tissue Res.*, **185**, 435-450.
- SIRE, M. F., C. LUTTON and J. M. VERNIER, 1981: New views on intestinal absorption of lipids in teleostean fishes: an ultrastructural and biochemical study in the rainbow trout. *J. Lipid Res.*, **22**, 81-94.
- SJÖSTRAND, F. S. and J. RHODIN, 1953: The ultrastructure of the proximal convoluted tubules of the mouse kidney as revealed by high resolution electron microscopy. *J. Exp. Res.*, **4**, 426-456.
- SMITH, H. W., 1930: Absorption and excretion of water and salts by marine teleosts. *Amer. J. Physiol.*, **93**, 480-505.
- 鈴木伸洋・棚瀬信夫・杉原拓郎, 1991: マハゼ消化管内分泌様細胞の微細構造. 水産増殖, **39**(3), 327-336.
- 鈴木安恒・長田光博・渡辺 昭, 1963: ドジョウの腸吸収に関する細胞学的並びに電子顕微鏡的研究. 日本組織学記録, **26**(1), 23-38.
- 高畑悟郎, 1981: メダカ消化管にみられた内分泌細胞の微細構造. 魚雑, **27**(4), 333-338.
- 高槻俊一, 1951: 動物の消化生理. 河出書房, 東京, 136 pp.

- 田中 克, 1972a: 仔魚の消化管の構造と機能に関する研究－Ⅳ. 摂餌にともなう腸前部および中部上皮層の変化と脂肪の吸収. 魚雑, **19**(1), 15-25.
- 田中 克, 1972b: 仔魚の消化管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. 魚雑, **19**(3), 172-180.
- TUBOLY, S., S. BERNATH, R. GLAVITS and I. MEDVECKY, 1988: Intestinal absorption of colostral lymphoid cells in newborn piglets. *Vet. Immunol. Immunopathol.*, **20**, 75-85.
- 和田治爾, 1989: 淡水産二枚貝の同種外套膜移植および異種外套膜移植. 貝雑, **48**(3), 174-190.
- WATANABE, Y., 1981: Ingestion of horseradish peroxidase by the intestinal cells in larvae or juveniles of some teleosts. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, **47**, 1299-1307.
- WATANABE, Y., 1982: Intracellular digestion of horseradish peroxidase by the intestinal cells of teleost larvae and juveniles. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, **48**, 37-42.
- 渡辺良朗, 1984: 海産魚類の初期生活史 2. 仔稚魚の消化吸収機構. 海洋と生物, **6**(3), 191-197.
- YAMAMOTO, T., 1966: An electron microscope study of the columnar epithelial cell in the intestine of fresh water teleosts: Goldfish (*Carassius auratus*) and rainbow trout (*Salmo irideus*). *Z. Zellforsch.*, **72**, 66-87.
- ZETTERQVIST, H., 1956: The ultrastructural organization of columnar absorbing cells of the mouse jejunum. *Stockholm, Karolinska Institutet*, 1956, 1-128.