

折田和三

要約

正常なブリの鰓を走査型電子顕微鏡で観察し,上皮細胞,粘液細胞,塩類細胞等の画像が得られ,今後の病理 学的変化の基準として利用可能となった。また,ブリの鰓を基に他魚種の鰓とその形状を比較した結果,二次鰓 弁の形状は魚種によって異なり,この形状の違いにより赤潮に対する感受性に差が生じている可能性が示唆され た。

鹿児島県海域の鹿児島湾では Chattonella marina が, また八代海では Chattonella antiqua (以下 C.anriqua という)がたびたび赤潮を形成し,時に 甚大な漁業被害を招くことがある。Chattonella 赤潮 が魚介類をへい死させるメカニズムは現在でも明確 に示されてはいないが, Chattonella 細胞が持つ活性 酸素などの毒成分がブリやカンパチなどの養殖魚の 鰓に作用して鰓の細胞を損傷させ,ガス交換能が低 下するため窒息死に至ると考えられている。¹²⁾ま た, Ceratium spp.などほかの赤潮生物では, 物理的 に鰓組織を損傷させた結果,同様の窒息死を招くと 考えられている³⁾ものもあり,鰓に与える影響や程 度は一様でないと推測される。魚類の鰓の微細構造 は,マダイ⁴⁾やブリ⁵⁾では走査型電子顕微鏡や組織 切片画像で紹介されているが,ブリの鰓の各組織全 てを走査型電子顕微鏡で観察した画像は少ない。

そこで,本稿ではブリの鰓の微細構造を組織学的 に観察し,平時の鰓の状態を把握しておくことで赤 潮による鰓への影響を比較検討する際の一助とす る。さらに,他の魚種との鰓形状の違いを比較し, 赤潮に対する感受性について考察した。

なお,本研究の一部は水産庁委託事業「我が国周 辺水域資源評価等推進委託事業」で得られたサンプ ルを使用した。

材料及び方法

1 ブリ鰓の微細構造の観察

当所で飼育されたブリ Seriola quinqueradiata 2年 魚(体重 3,250 g)を頭部打撃により即殺した後, 直ちに鰓全体を摘出し,片方の鰓の第一葉及び第二 葉から任意に鰓弁を切り取り,0.1 %リン酸バッフ ァ 2 % グルタールアルデヒドで固定した。また,一 部は固定後にカミソリで二次鰓弁を任意の方向に切 断し,その断面を露出させた。なお,鰓組織には偽 鰓も含まれるが,今回はこの観察は行わなかった。

固定された鰓弁は,定法 [®]によりアルコール系列 脱水,t-ブチルアルコール置換,凍結乾燥,イオン スパッタを施し,走査型電子顕微鏡(以下 SEM と いう)(日立製 S-3000N)で観察した。

2 鰓構造の魚種間の比較

漁業資源調査や飼育試験等で入手した8種の真骨 魚(カンパチ,マサバ,ゴマサバ,マアジ,マイワ シ,カタクチイワシ,ウルメイワシ,ネンブツダイ) の未成魚又は成魚から鰓全体を摘出し,小型魚の鰓 はそのまま,大型魚のものは第一及び第二鰓弓を切 り出し,0.1%リン酸バッファ2%グルタールアル デヒドで固定した。固定された鰓は,さらに観察し やすい大きさに切り出した後,定法[®]により試料を 作製して SEM で観察し,一次鰓弁の先端部付近及 び中央から基部付近の2カ所について,二次鰓弁の 形状を SEM 画像及び観察からスケッチし比較した。

結果

1 ブリ鰓の微細構造の観察

生標本及び SEM 画像を図1に示す。なお,組織 及び部位名称は,田村⁷⁾及び Endo⁵⁾に従った。

1) 一次鰓弁 (primary lamelae 又は filament)

ブリの鰓弁は,薄板が密に重なった構造で,一本 の湾曲した鰓弓にこれらが2列並びその基部は密着 する(図 1-2,3)。一枚の一次鰓弁は,一頂点を伸長 したやや湾曲の長三角形を呈している(図 1-4)。

鰓弁外側の小出鰓動脈側は角の丸い四角形をしており(図 1-6),鰓弁内側の小入鰓動脈側は丸い円筒

状(図 1-8)で,いずれも鰓弁基部で広く,先端部に 行くに従い細くなる。両動脈の間には基部から先端 部まで二次鰓弁がある(図 1-7)。

二次鰓弁(secondary lamelae 又は lamelae)
 一枚の一次鰓弁の両面には,それぞれ三角形をし

た二次鰓弁が並んでいる。一枚の二次鰓弁の厚みは 周縁部が約7~10µm,中央部は3~5µmで,先端 部に近いほど鰓弁からはみ出すように良く伸張する (図1-5,9)が,先端部から1mmほどの位置から鰓弓 との接続部にかけては,二次鰓弁の頂点が小出鰓動 脈側に偏り,張り出す高さ及び頂点から小出鰓動脈





図1 プリの鰓微細構造 1 生体内の鰓 2 摘出した鰓の左側半分 3 鰓横断面(ga:鰓弓,gf:鰓弁) 4 一次鰓弁 5 鰓弁先端部 6 小出鰓動脈側 7 一次鰓弁断面(ef:小出鰓動脈,sl:二次 鰓弁,af:小入鰓動脈) 8 小入鰓動脈側

折田

側の距離がほぼ一定となるため,一次鰓弁の幅が広 くなるに従って,あたかも一方向に裾野が長くなっ た山のような形状になる(図 1-10)。それぞれの二 次鰓弁は,等間隔に隙間が空いて規則正しく配列さ れる。 二次鰓弁の表面は薄い上皮細胞で覆われ,皮下に は基底膜,毛細血管,壁柱細胞がある(図 1-11)。 毛細血管は,網の目状に二次鰓弁全体に広がり,一 本の毛細血管は直径2~8µmと変化に富み,きわ めて細い毛細血管の場合,赤血球は細長く変形して



図1 ブリの鰓微細構造(続き) 9 二次鰓弁(鰓弁先端部) 10 二次鰓弁 11 二次鰓弁横断面(cv;毛細血管,pc:壁柱細胞,ec: 赤血球) 12 毛細血管網(左;充血時,右:平時) 13 一次鰓弁上皮細胞 14 二次鰓弁上皮細胞 15 上皮組織断面(mc:粘液細胞) 16 粘液細胞放出痕(矢印) ようやく一つが通過できるほどの大きさとなる。こ のため,平時では外見からその分布状態は把握しが たいが,充血等で血管が拡張するとその存在が確認 できるようになる(図 1-12)。

3) 上皮細胞 (epithelium)

一次鰓弁の表面は,微小隆起(microridge)が迷路のように迂曲し指紋状になった上皮細胞で覆われ,小出鰓動脈側及び小入鰓動脈側の外側に向かって皮下組織が厚くなる(図1-13)。

二次鰓弁の上皮細胞は薄く,その表面は比較的平 坦で,微小突起(microvilli)と微小隆起による縁取 りのため多角形の石を敷き詰めたような模様に見え る(図 1-14)。 4) 粘液細胞 (mucous cell)

粘液細胞は,直径 10µm ほどの球形から長球形を 呈しており,中に顆粒が詰まった状態で上皮細胞下 に数層にわたり埋没している(図 1-15)。放出の際 は,順次上皮細胞を押し上げ,球状の塊が突出して 破裂し,中の顆粒が放出され,その痕跡は分泌痕と して残る。分泌痕は,噴火口状に周辺がめくれ,そ の中には放出後残された顆粒が認められる(図 1-16)。

5) 塩類細胞 (chloride cell)

塩類細胞は,一次鰓弁上皮細胞の二次鰓弁基部付 近及び二次鰓弁間に多く分布している(図 1-17)。



図1 ブリの鰓微細構造(続き) 17 二次鰓弁間の塩類細胞(矢印) 18 塩類細胞(矢印) 19 小入鰓動脈(矢印) 20 小出鰓動脈(矢 印) 21 小出鰓動脈縦断面 22 鰓弁軟骨(矢印)

一つの塩類細胞の大きさは,直径 10μm ほどの球 形をしており,細胞の大部分は,上皮細胞下に埋没 している。上皮細胞に露出している塩類細胞の表面 は,微小突起でおおわれ,緩やかに隆起する。一方, 細胞の内側は微小顆粒物と網目状構造物が充満して いる(図 1-18)。

6) 血管系

魚類の鰓の血管系には動動脈系(arterio-arterial system)と動静脈系(arterio-venous system)の2系統 あるとされている。⁵⁾動動脈系は,鰓弓の入鰓動脈 から一次鰓弁の小入鰓動脈に入る。小入鰓動脈は, 一次鰓弁を形作る軟骨の上面に接するように位置 し,軟骨の外側を通って二次鰓弁に通じる(図 1-19)。二次鰓弁内には網目状をした毛細血管網が あり,上皮細胞と基底膜を介してここで海水とのガ ス交換が行われる。毛細血管を通った血液は,軟骨 組織で囲まれ四角から台形の空間となった小出鰓動 脈に入り(図 1-20,21),元の鰓弓の出鰓動脈に戻る。

動静脈系は,ウナギ[®]で一次鰓弁中央に軟骨では さまれた狭い空間にある中心静脈洞(central venous sinus)が知られているが,ブリではその場所に小泡 状の鰓弁軟骨が発達し,小入鰓動脈軟骨内から二次 鰓弁基底を通って小出鰓動脈基部まで通じている (図 1-22)。

2 鰓構造の魚種間の比較

魚種毎の一次鰓弁先端部付近及び中央から基部付 近における二次鰓弁の形状を図2及び Plate に示す。



図2 魚種別の二次鰓弁形状模式図

図2はいずれも上方が小出鰓動脈側とした。一次鰓 弁先端部付近の二次鰓弁の形状は,いずれ魚種も三 角形でよく張り出し,イワシ類は特によく伸張して いた。一方,中央から基部付近ではイワシ類及びネ ンプツダイでは先端部付近の形状と似ておりよく張 り出しているが,マアジ,マサバ,ゴマサバでは相 対的に二次鰓弁基部が長くなるとともに,二次鰓弁 の頂点が小出鰓動脈側に偏っていた。プリでは,二 次鰓弁の頂点部周辺が張り出す程度で,小入鰓動脈 側の二次鰓弁の高さは低くなり,さらに,カンパチ では同様の形状を呈するが,鰓弁の小出鰓動脈側の 軟骨が大きくなり,その結果相対的に二次鰓弁基部 の長さはプリに比べ小さかった。

考察

今回の SEM を用いた観察で, ブリの鰓の平時に おける画像が得られた。これを基に鰓弁断面模式図 を図3に示す。Endo⁵⁾は,魚類の鰓は多くの原因に よって二次鰓弁上皮組織の浮腫,空胞化,壊死や鰓 弁における粘液細胞の脱落などが起こり,深刻な場 合は二次鰓弁の上皮細胞の剥離や出血が生じたり, 循環器異常では毛細血管が拡張するなどの変化が生 じるとしている。有害赤潮生物による化学的,又は



図3 ブリの一次鰓弁断面模式図

物理的刺激によっても,同様の変化が生じている可 能性があり,小野・吉松⁹は,*C.antiqua*に暴露した ハマチの一次鰓弁小出,小入鰓動脈側及び二次鰓弁 上の粘液細胞が空胞化した多数の孔を観察してお り,木村・延東¹⁰は*Chattonella* sp.に暴露したハマ チの一次鰓弁上皮細胞表面の膨化や隆起,二次鰓弁 の微小隆起や微小突起の消失を観察している。赤潮 生物の影響を検討する際には,これらの病理的変化 を正常な場合と比較すれば,へい死機序を解明する 際の手がかりとなり得ると期待できる。

また,鰓の形状を比較した魚種のうち,マアジ, マサバ,ゴマサバ,ブリ,カンパチの二次鰓弁は, 二次鰓弁の頂点が小出鰓動脈側に偏り,その高さは 相対的に低くなる形状を呈しており,特にブリ,カ ンパチでは顕著だった(図 2)。Hughes¹¹⁾は真骨魚類 の二次鰓弁の形状は多様で,マグロのような遊泳速 度が速い外洋性魚類は,小さな二次鰓弁が密に並ぶ ことで鰓の総表面積を大きくし,活動の鈍い魚類で は二次鰓弁が相対的に大きくそれらの間隔も広いこ とを報告している。さらに小林・杉山¹²⁾はプリの 二次鰓弁を計測し,二次鰓弁の形が底辺のやや長い 緩い山型で密度が大きい方であることから遊泳型魚 種の特徴を示していると考えた。これらのことは, 生息環境や遊泳の仕方により二次鰓弁の形状に違い が見られることを示している。

赤潮によるへい死機序は,未だ明らかにされては いないが,C.antiqua では小出鰓動脈側の二次鰓弁 上皮細胞が剥離したり,¹³⁾ Pseudochattonella verruculosa では一次鰓弁の小出鰓動脈側上皮組織が二次 鰓弁まで伸長して閉塞する¹⁴⁾などの病理学的変化が 生じるため海水交換能が低下し,ガス交換がうまく できなくなることにより窒息し,死に至ると考えら れている。このように二次鰓弁の周辺部が病理学的 変化により腫大化や破損が生じた場合,ブリのよう に二次鰓弁の高さが低いと上皮細胞伸長による閉塞 や上皮細胞剥離による詰まりの影響を受けやすいと 考えられ,二次鰓弁の形状が赤潮への感受性に差が 生じる一要因になっている可能性がある。

今後,前述した正常時の鰓組織の状態を基に,赤 潮でへい死,または暴露された各魚種の鰓の状態を 比較することで,ブリやカンパチが赤潮に弱いとさ れる要因についても明らかにできるものと考えられ る。

謝辞

本資料をとりまとめるにあたり,鰓微細構造の組 織名称や記述でご指導,ご校正いただいた東京海洋 大学の延東教授に厚くお礼申し上げる。また,各魚 種の鰓形状を比較するに際し使用したサンプルのほ とんどは,当所漁業資源調査で入手したサンプルか ら提供頂いた。資源管理部の職員の方々にお礼申し 上げる。

文 献

- 岡市友利,本城凡夫,福代康夫.6.赤潮種と 発生環境 6.1 シャットネラ.赤潮の科学 第 二版(岡市友利編)恒星社厚生閣,東京.1997 ;247-255.
- 小田達也.赤潮プランクトンの毒性因子に関する生理学的および生化学的研究.日水誌 2012
 ;78(3):368-371.
- 3) 鹿児島県の赤潮生物(増補版). 鹿児島県水産 試験場,鹿児島. 1995.
- 4)橋本知子,鈴木義孝,杉村誠,阿閉泰郎.マダイの鰓及び偽鰓の微細構造.岐阜大農研報 1987;52:173-181.
- 5) Endo M. . .Gills . An Atlas of Fish Histology Kodansha International , Tokyo . 1995 ; 66-71 .
- 6)(社)日本電子顕微鏡学会関東支部.走查型電子 顕微鏡 共立出版,東京.2000.
- 7)田村保.魚類生理学概論 恒星社厚生閣,東京. 1977.
- 江草周三,田中真,大上皓久,岡英夫.養殖ニ ホンウナギの鰓の強度鬱血の病理組織学的観察.魚病研究 1989;24(1):56.
- 9)小野知足,吉松定昭.赤潮対策技術開発試験 魚介類のへい死防止に関する技術開発試験.香
 水試事報 1982:107-109.
- 10) 木村正雄,延東真.昭和 57 年度赤潮対策技術 開発試験報告書 7 - (1)魚介類へい死防止技 術開発試験(B).鹿児島県水産試験場.鹿児 島.1983:45-48.
- Hughes G M. General anatomy of the gills. In: Hoar WS, Randall DJ(eds). *Fish Physiology X. Part A.* Academic Press, NewYork and London. 1984; 1-72.
- 12) 小林博,杉山昭博.ブリの鰓構造,とくに二次

鰓弁に関する計測学的知見.水大校研報 1980 ;28:89-99.

- 13) 折田和三,西広海,田原義雄,中村章彦.赤潮
 総合対策調査事業-(赤潮被害防止緊急対策事業),平成23年度鹿水技セ事報2012;110-123.
- 14) 折田和三,西広海,田原義雄,徳永成光,中村 章彦.2012 年 2 月山川湾で発生した有害ディ クチオカ藻 Pseudochattonella verruculosa 赤潮の 発生状況とブリに与える影響.鹿水技セ研報 2013;4:17-23.



折田

Plate 魚種別の鰓の形状 上段:ブリ 中段:カンパチ 下段:マサバ (左:一次鰓弁基部 中央:一次鰓弁先端部 右:一次鰓弁中央部付近)

Plate 魚種別の鰓の形状(続き) 上段:ゴマサバ 中段:マアジ 下段:マイワシ (左:一次鰓弁基部 中央:一次鰓弁先端部 右:一次鰓弁中央部付近)

折田

Plate 魚種別の鰓の形状(続き) 上段:カタクチイワシ 中段:ウルメイワシ 下段:ネンブツダイ (左:一次鰓弁基部 中央:一次鰓弁先端部 右:一次鰓弁中央部付近)