

北日本におけるサケ科魚類の幽門垂数*¹

梶山 雅秀*²・浦和 茂彦*²

Number of Pyloric Caeca of Salmonids in the Northern Japan*¹

Masahide KAERIYAMA*² and Shigehiko URAWA*²

Abstract

Numbers of pyloric caeca from Japanese huchens, dolly vardens, white spotted charr, brook trout, rainbow trout, masu salmon, sockeye salmon, chum salmon, and pink salmon collected in 12 river, 1 lake, and 4 shore locations throughout the northern Japan were examined. The chum salmon started to form the pyloric caeca since 20 days after the hatching, increased the number of it with the development, and completed the formation of it until 120 days after the hatching in about 80 mm of the fork length. There were no differences in the number of pyloric caeca among chum salmon derived from the northern Japan. The number of pyloric caeca of "Tokishirazu" and "Keiji" chum salmon originating the Soviet Union (>200) was extremely more than that originating the Japan (about 160). Among salmonids, the number of pyloric caeca was the most in genus *Hucho* (203), while genus *Oncorhynchus* (45-201), genus *Salmo* (51), and genus *Salvelinus* (23-28) followed in this order. In the genus *Oncorhynchus*, more abundant species that distribute widely in the sea, such as chum and pink salmon, are emphasized to have a greater number of pyloric caeca than other species.

魚類の幽門垂は、発生組織学的には腸と同じ構造で粘膜、筋層および漿膜の3層からなり、機能的にはすい臓の補助としてトリプシンなどの消化酵素の分泌と腸の補助として栄養吸収に役立っている(梅津 1970; 尾崎 1972; 松原他 1979)。幽門垂数には、地理的変異の勾配が観察されており、カサゴ科魚類では寒海性のものほど数が多く(松原他 1979)、シログチ、ホンニベ、マダラなどの幽門垂数は南高北低の傾向にある(梅津 1970)。一方、Bernard (1949)は、サケ科魚類の幽門垂数が緯度の変化に影響されないと報告している。アムール川に溯上するサケの幽門垂数は、夏サケの方が秋サケに比べて少ない(クリコワ 1972)。サケ科魚類では、イワナ属、ニジマス属、そしてサケ属の順に幽門垂数が多い(白石・高木 1955; Rounsefell 1962)。このように、サケ科魚類の幽門垂数の変異については未だに系統的な研究が行われておらず、断片的な知見しか得られていないようである。著者らは1985年から1987年にかけて北日本に生息するサケ科魚類9種の幽

北海道さけ・ますふ化場研究業績第322号

*¹本研究は農林水産省「農林水産系生態秩序の解明と最適制御に関する総合研究(バイオ・コスモス)」の一部である(BCP 90-IV-B-1)。また、本報告の一部は昭和62年度日本水産学会秋季大会で口頭発表した

*²水産庁北海道さけ・ますふ化場 (Hokkaido Salmon Hatchery, Fisheries Agency of Japan, 2-2 Nakanoshima, Toyohira-ku, Sapporo 062, JAPAN)

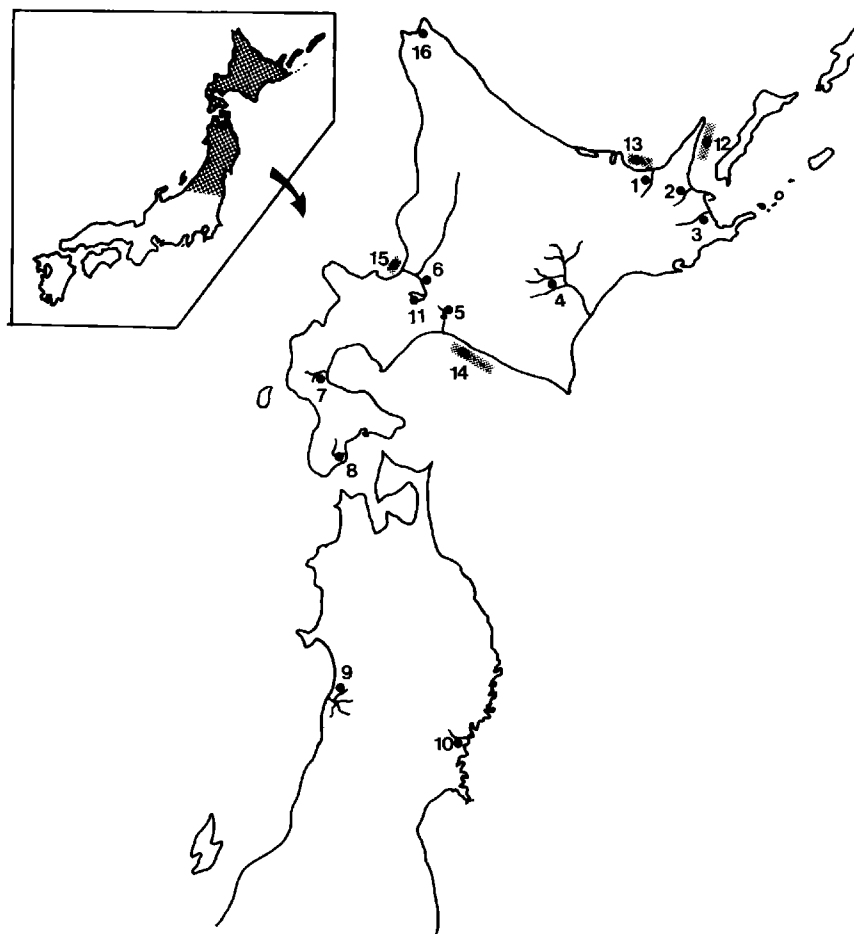


Fig. 1. Sampling locations for examining the number of pyloric caeca of salmonid throughout the northern Japan. 1: Shari River, 2: Ichani River, 3: Nishibetsu River, 4: Tokachi River, 5: Bibi River, 6: Ishikari River, 7: Yurappu River, 8: Shiriuchi River, 9: Gakko River, 10: Kesennuma-Oh River, 11: Shikotsu Lake, 12: Rausu Coast, 13: Abashiri Coast, 14: Monbetsu Coast, 15: Ishikari Coast, 16: Soya Branch of the Hokkaido Fish Hatchery.

図1 北日本の概略図と標本採集地点。

門垂を採集し、その数を計測し、若干の知見を得たのでここに報告する。

材料と方法

1985年5月から1987年12月まで、北海道および本州北部において採集したサケ科魚類のうち、イトウ属1種 (*Hucho perryi*) 17個体、イワナ属 (Genus *Salvelinus*) 3種30個体、ニジマス属1種 (*Salmo gairdneri**) 10個体およびサケ属魚類 (Genus *Oncorhynchus*) 4種864個体、合計921個体の幽門垂数を計測した (表1, 図1)。また、同時に左側第1鰓弓を採取し、その外側の鰓耙数も計測した。各標本は、イトウを除いて、尾叉長と体重の測定および採鱗後、採取して10%ホルマリン溶液に固定し、後日その数を計測した。イトウの幽門垂数と鰓耙数は北海道立水産孵化場宗谷支場より提供された固定標本から直接計測した。

*1989年1月1日より、アメリカ水産学会では学名を *Oncorhynchus mykiss* と変更している

表1 幽門垂を採集したサケ科魚種，採集日，採集場所および標本数。
Table 1. Species, dates, locations and sample sizes of salmonids used for investigation of the number of pyloric caeca.

No.	Species	Sample date	Sample locality	No. Sample	Developmental stage
1	<i>Hucho perryi</i>	1987/10/27-11/18	Soya Branch of HFH*	17	Adult (Immature)
2	<i>Salvelinus malma</i>	1987/05/22	Ichani River	7	Adult (Immature)
3	<i>S. leucomaenis</i>	1986/08/06	Shikotsu Lake	4	Adult (Immature)
4		1987/05/22	Nishibetsu River	8	Adult (Immature)
5		1987/05/22	Ichani River	8	Adult (Immature)
6	<i>S. fontinarius</i>	1987/05/22	Nishibetsu River	3	Adult (Immature)
7	<i>Salmo gairdneri</i>	1987/05/22	Nishibetsu River	7	Juvenile
8		1987/08/06	Shikotsu Lake	3	Adult (Immature)
9	<i>Oncorhynchus masou</i>	1987/05/22	Nishibetsu River	6	Smolt
10		1987/05/22	Ichani River	12	Smolt
11		1986/11/26	Rausu Coast	10	"Kuchi-guro"
12		1986/11/11-15	Abashiri Coast	10	"Kuchi-guro"
13		1985/06/13	Monbetsu Coast	1	Adult (Immature)
14	<i>O. nerka</i>	1986/07/10-26	Bibi River	19	Adult (Mature)
15	<i>O. keta</i>	1985/11/11-15	Rausu and Abashiri Coasts	26	Adult (Immature : "Keiji")
16		1985/06/13	Monbetsu Coast	20	Adult (Pre-maturing : "Tokishirazu")
17		1985/11/11-15	Abashiri Coast	5	Adult (Maturing : "Mejika")
18		1985/10/16	Shari River	30	Adult (Mature)
19		1985/09/06	Tokachi River	20	Adult (Mature)
20		1986/10/08	Tokachi River	96	Adult (Mature)
21		1985/09/13-10/14	Ishikari River	100	Adult (Mature)
22		1985/09/06-10/08	Ishikari Coast	40	Adult (Mature)
23		1086/11/11	Yurappu River	97	Adult (Mature)
24		1986/11/12	Shiruiuchi River	100	Adult (Mature)
25		1987/11/18-12/02	Kesennuma-Oh River	100	Adult (Mature)
26		1987/11/18-12/02	Gakko River	102	Adult (Mature)
27	<i>O. gorbuscha</i>	1985/06/13	Monbetsu Coast	10	Adult (Immature)
28		1985/10/16	Iwaobetsu River	30	Adult (Mature)
29		1985/10/17	Shari River	30	Adult (Mature)

*HFH : Hokkaido Fish Hatchery

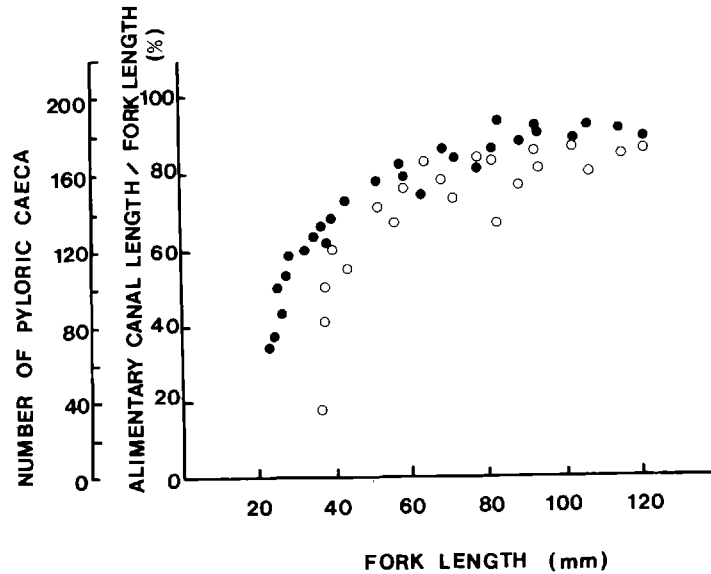


Fig. 2. Changes of the number of pyloric caeca (open circle) and the rate of alimentary canal length to fork length (solid circle) with the development in chum salmon (modified by Kaeriyama, 1986).

図2 サケの発育に伴う幽門垂数と消化管長比の変化。

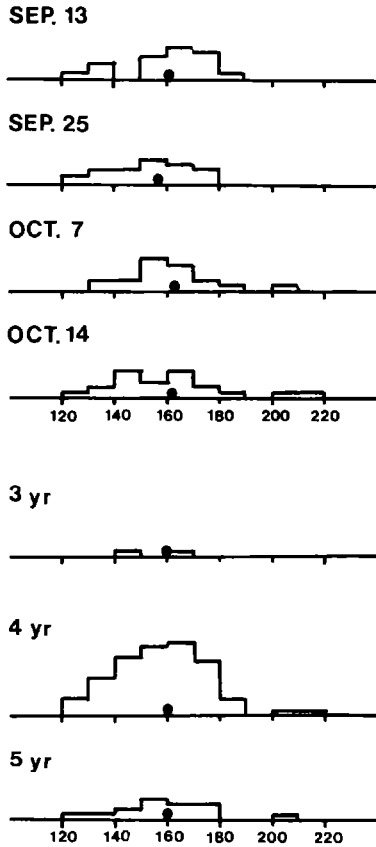
結果と考察

サケの発育に伴う幽門垂の形成 サケ科魚類の幽門垂の形成過程をサケ (*O. keta*) において観察すると、幽門垂の原基は孵化後20日頃より形成されはじめ、発育に伴ってその数を増し、孵化後120日頃、尾叉長 80 mm までにはほぼ定数に達することが知られた(図2)。また、この時期までに尾叉長に対する消化管長比も一定となり、サケは尾叉長 80 mm までに消化管の基本形の形成を完了する(梶山 1986)。幽門垂の形成が完了するサケの発育段階は沿岸生活から沖合生活へ移行する後期幼魚期(小林 1977; Mayama 1985; 梶山 1986)に相当することから、サケの幽門垂数の決定には初期の海洋生活期の生育環境が大きく関与している可能性の高いことが示唆される。

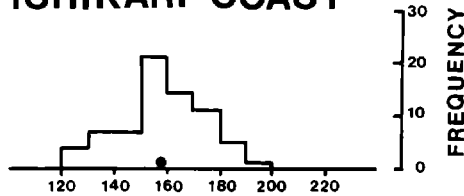
サケの幽門垂数 サケ成魚 (adult) の幽門垂数を成熟度別、溯上時期別、年齢別および系統群別に比較検討した。その結果、同一河川群における成魚の幽門垂数に、成熟度、年齢、溯上時期、性および大きさの違いによる差は認められなかった(図3, 4)。また、北海道の斜里川、十勝川、石狩川、知内川および遊楽部川、本州北部の宮城県気仙沼大川および山形県月光川に溯上した成熟魚の幽門垂数は約160本で、河川群間に有意な差は認められなかった($P > 0.3$)。本州日本海沿岸に溯上するとみられ、成熟の比較的進んでいない網走沿岸で採集された“メジカ”の幽門垂数は約150本と若干少なかったが、他の河川群間と差が認められるほどではなかった($P > 0.2$)。しかし、1985年春期に門別沿岸で採集した、その年の秋までには産卵するとみられる“トキシラズ”と1985年秋期に羅臼沿岸と網走沿岸で採集した、翌年以降に産卵する未成熟な“ケイジ”の幽門垂数の平均値とその標準偏差は、それぞれ、 209 ± 19 本および 195 ± 22 本と、本邦系のそれらより明らかに多かった ($P < 10^{-4}$; 表2)。

ソ連邦に溯上するサケ親魚の幽門垂数は夏サケが159本から245本まで、秋サケが167本から220本まで変異する(クリコワ 1972)。従って、トキシラズとケイジはわが国より北方のソ連邦起源のサケ個体群と推定され、それらの幽門垂数は本邦系サケより明らかに多いと見なされる。このことは、トキシラズとケイジがこ

CHITOSE RIVER



ISHIKARI COAST



NUMBER OF PYLORIC CAECA

Fig. 3. Frequency distributions of number of pyloric caeca for chum salmon of the Ishikari River population in 1985 and 1986.

図3 1985-1986年、石狩川系サケ個体群の幽門垂数の頻度分布。

れまでの標識放流試験の結果(平野 1953; Okazaki 1979)とアイソザイムによる集団遺伝学的研究(Okazaki 1979, 1986)からソ連邦のアムール川あるいはアムチャッカ半島の系統群である可能性が高いことから示唆される。このようにサケの幽門垂数の地理的変動は、沖合移動期までの生息環境と深く関連し、幼魚期まで北方の寒海において生活する個体群ほど多い傾向にあることを暗示しており、寒海ほど消化酵素の活性が弱いために幽門垂数が多いという松原他(1979)の仮説を支持していることを表している。

サケ科魚類の幽門垂数 北日本におけるサケ科魚類の幽門垂数は、明らかに、イワナ属、ニジマス属、サケ属およびイトウ属の順に増加した(図5, 表3)。種別の平均幽門垂数は、イワナ属ではオショロコマとアメマスが23本、カワマスが38本、ニジマス属のニジマスが51本、サケ属ではサクラマスが45本、ベニザケが79本、カラフトマスが137本、サケのうち、本邦系が160本、トキシラズとケイジが201本、そしてイトウ属のイトウが203本であった。サケ属魚類では、分布域が広く、資源量の多い種(梶山 1985)ほど幽門垂数が多い傾向を示すが、中でもサクラマスの幽門垂数は著しく少なく、ニジマスのそれに近かった。全体的に、サケ科魚類の幽門垂数とその系統発生的な流れの方向に沿って増加する傾向にある中で、イトウの幽門垂数が著しく多いのは注目に値する。Rounsefell(1962)は、サクラマスを除くサケ属5種とlake troutの幽門垂数がイワナ属とニジマス属より明らかに多いことを示した上で、幽門垂数と鰓条軟骨数から、lake troutがサケ属に近いとし、その属名に*Cristivomer*(Jordan and Gilbert 1883)を当てている。イトウはサケ科魚類の中でも原始的な形態を持つと言われている(益田他 1984)。サケ科魚類の系統発生とその幽門垂数との間にどのような関係があるのか現在のところ明らかでないが、今後更に資料を収集し検討して行く価値はあるものと考えられる。

幽門垂数と鰓耙数の関係 サケ科魚類の幽門垂数と鰓耙数との関係を図6に示した。生活史のほとんどを淡水域で生息するイワナ属、ニジマス属とサケ属の中でも淡水生活期間の長いサクラマスは幽門垂数および鰓耙数と

もに少ない傾向にある。サケ属の中でも動物プランクトンを優占的に摂餌するベニザケとカラフトマスは鰓耙数が多いものの幽門垂数は中間的な位置を占める傾向を示した。比較的雑食性のサケは幽門垂数が多く、鰓耙数も比較的多い傾向にある。そして、生活史の大半を淡水域で生活し、完全な肉食性であるイトウは鰓耙数が少ないものの、幽門垂数が著しく多い傾向を示した。図から明らかなように、両者の関係は個体の分

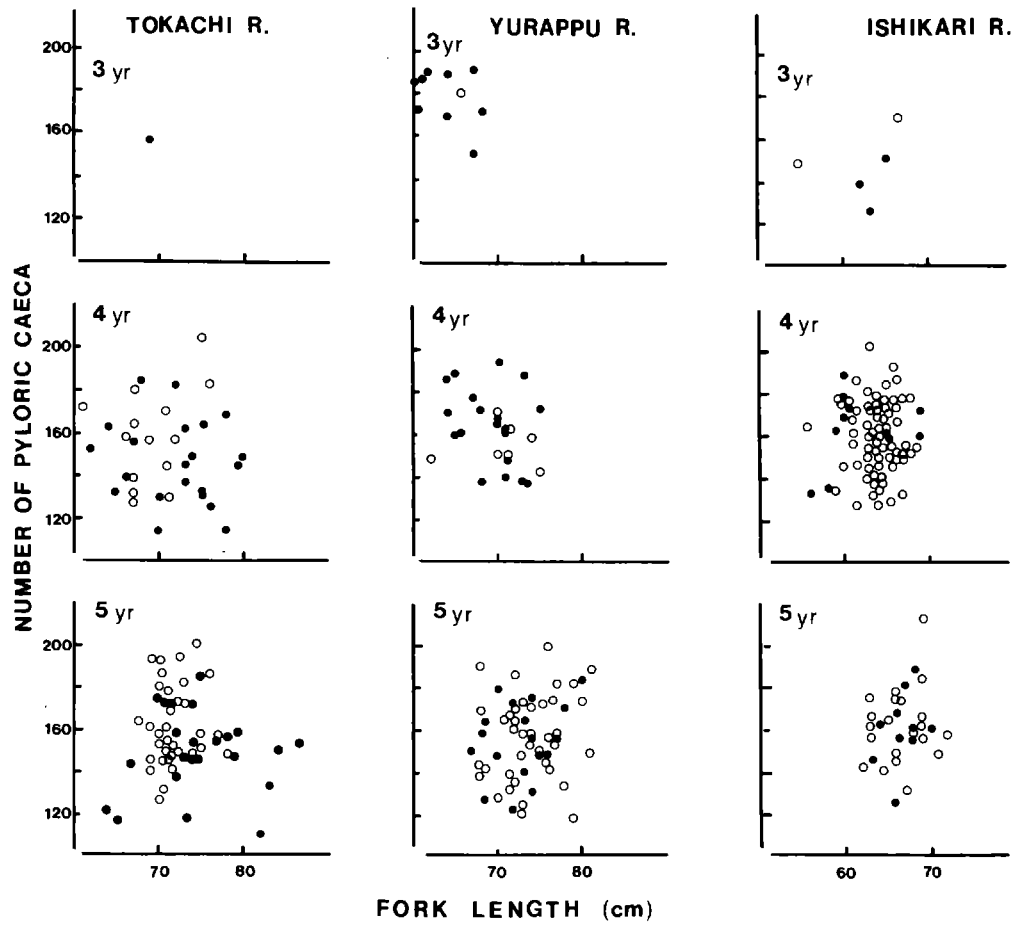


Fig. 4. Relationship between fork length and number of pyloric caeca for chum salmon populations. Solid circle: male, open circle: female.

図4 サケの体長と幽門垂数との関係。

表2 北日本で採集されたサケ親魚の幽門垂数。

Table 2. Number of pyloric caeca of chum salmon captured in the Hokkaido and northern Honshu, Japan.

No.	Sample Locality	Developmental stage	No. of sample	Number of pyloric caeca Average (SD*)	Range
1	Shari Rvier	Mature	30	164 (19)	134-200
2	Tokachi R.	Mature	116	160 (15)	110-208
3	Ishikari R.	Mature	100	160 (18)	126-213
4	Yurappu R.	Mature	97	160 (19)	118-199
5	Shiriuchi R.	Mature	100	164 (21)	117-221
6	Kesenuma-Oh R.	Mature	100	157 (22)	119-224
7	Gakko R.	Mature	102	159 (18)	127-200
8	Monbetsu Coast	Pre-maturing	20	209 (19)	184-240
9	Rausu & Abashiri Cs.	Immature	26	195 (22)	169-248
10	Abashiri C.	Maturing	5	152 (14)	137-167

*SD: Standard deviation

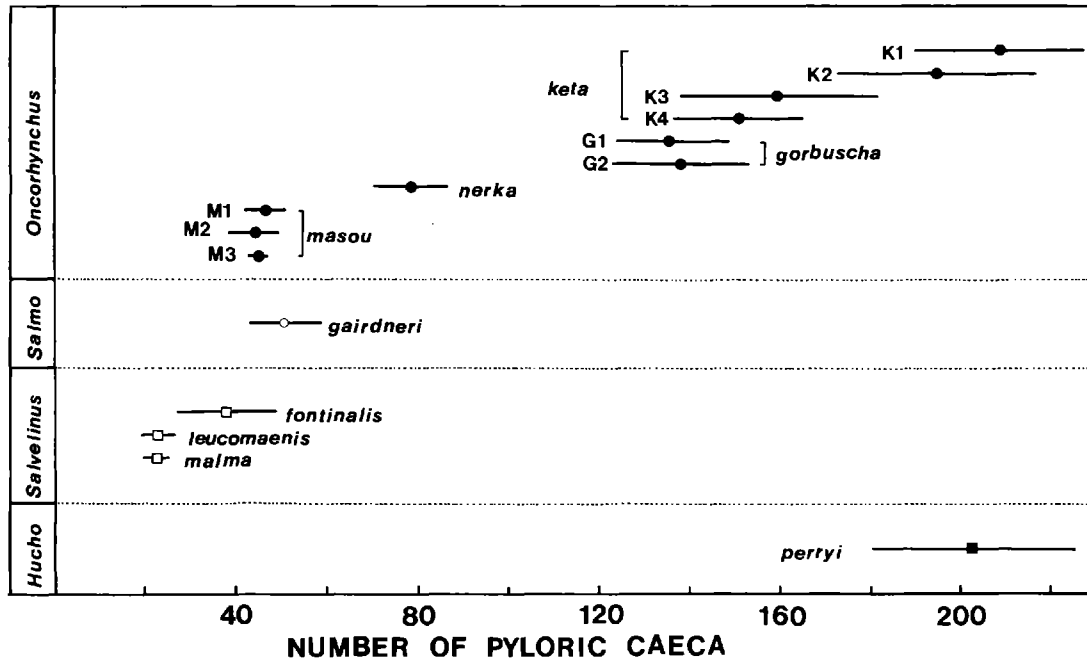


Fig. 5. Average numbers of pyloric caeca with standard deviations in salmonids throughout the northern Japan. K1: pre-maturing chum salmon ("Tokishirazu") captured in the Monbetsu Coast, K2: immature chum salmon ("Keiji") captured in Abashiri and Rausu coasts, K3: mature chum salmon captured in the northern Japan, K4: maturing chum salmon ("Mejika") captured in the Abashiri Coast, G1 and G2: mature pink salmon captured in the Abashiri and Rausu coasts, M1 and M2: adult masu salmon ("Kuchiguro") captured in the Abashiri and Rausu coasts, M3: smolt masu salmon captured in the Ichani and Nishibetsu rivers.

図 5 北日本産サケ科魚類の幽門垂数。

表 3 北日本で採集されたサケ科魚類の幽門垂数の種間比較。

Table 3. Comparison of number of pyloric caeca among salmonids captured in the Hokkaido and northern Honshu, Japan.

No.	Species	Developmental stage	No. of sample	Number of pyloric caeca	
				Average (SD*)	Range
Genus Hucho					
1	<i>H. perryi</i>	Immature	17	203(24)	163-229
Genus Salvelinus					
2	<i>S. malma malma</i>	Immature	7	23(4)	20-30
3	<i>S. leucomaenis</i>	Immature	20	23(3)	18-29
4	<i>S. fontinalis</i>	Immature	3	38(11)	28-49
Genus Salmo					
5	<i>S. gairdneri</i>	Juvenile & Immature	10	51(8)	41-65
Genus Oncorhynchus					
6	<i>O. masou</i>	Smolt & Immature	39	45(5)	41-48
7	<i>O. nerka</i>	Mature	19	79(8)	69-85
8	<i>O. keta</i>	Mature	690	160(18)	110-224
9	<i>O. keta</i>	"Tokishirazu"	20	209(19)	184-240
10	<i>O. keta</i>	"Keiji"	26	195(22)	169-248
11	<i>O. gorbuscha</i>	Mature	70	137(14)	103-172

*SD: Standard deviation

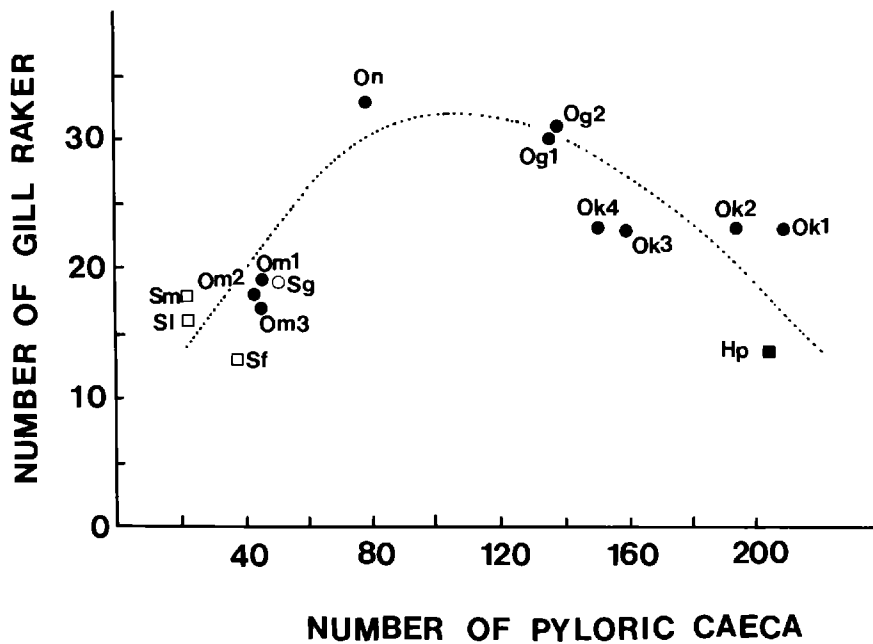


Fig. 6. Relationship between the number of pyloric caeca and the number of gill raker. Ok1: pre-maturing chum salmon ("Tokishirazu") captured in the Monbetsu Coast, Ok2: immature chum salmon ("Keiji") captured in the Abashiri and Rausu coasts, Ok3: mature chum salmon captured in the northern Japan, Ok4: maturing chum salmon ("Mejika") captured in the Abashiri Coast, Og1 and Og2: mature pink salmon captured in the Rausu and Abashiri coasts, Om1 and Om2: adult masu salmon ("Kuchiguro") captured in the Abashiri and Rausu coasts, Om3: smolt masu salmon captured in the Ichani and Nishibetsu rivers. Sg: rainbow trout captured in the Nishibetsu River and the Shikotsu Lake, Sf: brook trout captured in the Nishibetsu River, SI: white spotted charr captured in the Ichani River, the Nishibetsu River, and the Shikotsu Lake, Sm: dolly varden captured in the Ichani River, Hp: Japanese huchen held in the Soya Branch of Hokkaido Fish Hatchery.

図6 北日本産サケ科魚類の幽門垂数と鰓耙数との関係。

布域の広さと食性との相互関係により決まり、一般的に幽門垂数は、イトウを除いて、分布域の広い種ほど多く、鰓耙数はプランクトン食性の種ほど多い傾向を示す。

謝 辞

標本の採集に当り、種々ご配慮を頂いた北海道さけ・ますふ化場の職員各位、北海道立水産孵化場宗谷支場長 河村 博氏(現在、北海道立水産孵化場真狩支場長)、宮城県水産試験場 熊谷五典氏および山形県水産普及員 笠原 裕氏に深く感謝する。

引用文献

- Bernard, F. (1949): Anatomie comparee des caecums pyloriques chez les salmonides. Trav. Lab. D'Hydrob. Piscicul. L'Univ. Grenoble Fond. L. Ldger. p.25-42.
- 平野義見(1953): サケ属魚類標識放流試験結果概観. p.1-134. 北海道立水産試験場, 余市.
- 帰山雅秀(1985): サケ属魚類の適応と分化に関する生態学的考察. 海洋と生物, 7(6), 426-432.

- 梶山雅秀(1986)：サケ *Oncorhynchus keta* (Walbaum)の初期生活に関する生態学的研究，さけ・ますふ研報，(40)，31-92.
- 小林哲夫(1977)：沿岸滞泳期におけるサケ・マス幼魚期の生態。水産海洋研究会報，(31)，39-44.
- クリコワ，N. I. (1972)：ケタ *Oncorhynchus keta* (Walb.)の変異並びに形態形成の過程。魚学諸問題，12(2-73)，211-224。(大屋善延訳，ソ連北洋漁業関係文献集，(97)，24-46.)
- 益田 一・尼岡邦夫・荒賀忠一・上野輝彌・吉野哲夫(1984)：日本産魚類大図鑑，第1版，p. 35。東海大学出版会，東京。
- 松原喜代松・落合 明・岩井 保(1979)：新版魚類学(上)，第1版，p. 62，恒星社厚生閣，東京。
- Mayama, H. (1985)：Technical innovations in chum salmon enhancement with special reference to fry condition and timing of release. *NOAA Technical Report, NMFS27*, 83-86.
- Okazaki, T. (1979)：Genetic differences and possible origins of maturing and immature chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in autumn collections near the southern Kuril Islands. *Bull. Far Seas Fish. Res. Lab.*, (17), 141-157.
- Okazaki, T. (1986)：Distribution, migration and possible origin of genetically different populations of chum salmon *Oncorhynchus keta* along the eastern coasts of northern Japan. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 52 (6), 983-994.
- 尾崎久雄(1972)：魚類生理学講座4. 消化の生理 [下]，第1版，p. 241-261，緑書房，東京。
- Rounsefell, G. A. (1962)：Relationships among north American salmonidae. *Fish. Bull.* 62, 235-270.
- 白石芳一・高木正浩(1955)：日光湯ノ湖産マス類の食性よりみたる生態と形態の関係について。淡水研報，5(1)，11-30.
- 梅津武司(1960)：幽門垂，魚類生理(川本信之編)，第1版，p. 109-133，恒星社厚生閣，東京。