

サザエの中腸腺の構造

山元憲一¹・半田岳志¹・近藤昌和¹

Structure of digestive diverticula of the top shell, *Turbo (Batillus) cornutus* (Gastropoda : Archaeogastropoda)

Ken-ichi Yamamoto¹, Takeshi Handa¹, and Masakazu Kondo¹

Abstract : The structure of the digestive diverticula of the top shell, *Turbo (Batillus) cornutus*, was examined with corrosion casts and histological structures. The cast was made using the prepolymerization methyl methacrylate (MercoxCL-2R) containing 10% Mercox MA. The two main-ducts of the digestive diverticula were very short and grew in two parts from one embayment between the pyloric area of stomach and coecum. One duct has been connected with the tubules developed between the stomach and the body whorl, and another duct with it developed between the stomach and the apex. The tubules repeated the junction with the shape similar to the ducts in bivalves, when it were observed in the mold. The each branch of tubules was partitioned with the septum.

Key words : top shell ; corrosion cast ; digestive diverticula

緒 言

軟体動物の中腸腺は、栄養吸収および老廃物の排泄に関与していると言われている¹⁻³⁾。このような中腸腺は、胃の周囲に位置し、胃に開口した導管で胃と連絡している⁴⁻⁷⁾。中腸腺の組織は、腹足類および二枚貝類などについて調べられている⁸⁻¹⁰⁾。中腸腺の立体構造については、二枚貝類では組織像の観察から模式的に図示されている⁸⁻¹⁰⁾。また、ゼラチンを利用した鋳型から、マガキ、*Crassostrea gigas*では胃と導管の一部が図示されている¹⁾。山元ら¹¹⁾は、半重合メチルメタクリレートを使って作成した鋳型から、マガキ、アコヤガイ、*Pinctada fucata martensii*およびクロアワビ*Haliotis discus discus*の中腸腺を観察している。しかし、サザエ*Turbo (Batillus) cornutus*については、中腸腺の立体構造については調べられていない。

そこで、サザエを用いて、鋳型および切片標本を作成し、中腸腺の位置、立体構造および組織像を調べ、同じ腹足綱の原始腹足目に属するクロアワビおよび二枚貝綱のマガキやアコヤガイと比較検討した。

材料および方法

実験には、殻高 61.4 ± 21.6 mm (平均値±標準偏差、以下同様に表す)のもの95個体および殻高 13.3 ± 2.4 mmのもの10個体を用いた。サザエは、水産大学校に隣接する岩礁域で採取して野外の水槽(25ton)でアナアオサを主体とした海藻を与えて飼育し、随時取り上げて室内の水槽(10l)に移し、海水を1l/min注入した状態で蕃養して1週間以上絶食させ、約0.4M/lの塩化マグネシウム水溶液に1~3時間浸漬して体を伸展させた¹²⁾後、実験に供した。

鋳型 鋳型の作成は、Handa and Yamamoto¹²⁾に準じて、主剤(MERCOX CL-2R, 応研商事株式会社)3ml当り硬化剤(MERCOX MA, 応研商事株式会社)約0.1gを混入したもの(以降、樹脂と表す)を用いて、次のようにして行った。まず、サザエの殻口付近の殻を鰓が見えるまでニッパーで割って除去し、先端近くを膨らませたポリエチレン細管(外径約1mm, 長さ20cm, Hibiki No. 3)に濾過海水を滴らし、これを肛門から約10mm挿入し、プラスチックシリンジ(5ml, Top)を使って約1.5ml/minの速さで

総量約 5 ml の樹脂を注入した。この時、殻は樹脂の注入に伴う内圧の上昇による体型の変化を小さくするためにできるだけ多くを残しておいた。注入後、樹脂の逆流防止のために細管の端を炎であぶって封入し、海水中に浸漬して樹脂を硬化させた。硬化後、20%水酸化ナトリウム水溶液に一昼夜浸漬して肉質部を溶かし、殻を除去して水洗した。

断面像 観察は、殻をできるだけ除去してDavidson液（エタノール：ホルマリン：氷酢酸：蒸留水=66：44：23：67）¹⁴⁾で固定し、殻を完全に除去した後、安全剃刀で胃の部分を中心にして軟体部を水平に切開して行った。なお、摂食した状態も調べるために、飼育水槽から取り上げて直ちに固定した個体についても同様にして観察した。

組織像 観察は、小形のサザエを用いて前記と同様に殻をできるだけ除去した後、山元ら¹⁵⁾と同様にしてDavidson液¹⁴⁾で固定した後、1個体丸ごと常法に従ってパラフィン切片（10 μm）を作成し、アザン染色して行った。

結 果

中腸腺は、殻を除去すると、胃と殻頂の間および胃と鰓や腎臓の間に位置している様子が外部から観察された（Figs. 1, 2）。軟体部の断面をみると、中腸腺は大きな胃を取り巻いた部分から殻頂に向かって展開している様子が確認された（Figs. 1, 2）。捕食後の個体では、胃および螺旋の部分の中腸腺に食物が充満していた（Fig. 1）が、絶食個体では、それらの部位は空所となっていた（Fig. 2）。また、中腸腺は、鋳型標本から、胃から殻頂にかけての部分（D1）と胃から殻口にかけての部分（D2）の2つに分かれて展開している様子が確認された（Figs. 3, 4）。一方、腸は非常に長く、胃から出てしばらくすると螺旋構造を示した部分となり、その後肛門まで延びていた（Fig. 5）。また、この螺旋構造を示した部位とその前後の管には輪状の皺が認められ（Fig. 5）、そのような様相は軟体部の断面像からも確認された（Fig. 1, 2）。

鋳型からみると、中腸腺の導管様の太い管は、胃の噴門部（CA）に胃盲嚢（CM）が接する部位に認められる1箇所の開口部（EB）から太いものが2本出ており、そのうち1本は直ちに2つに分かれて胃の噴門部（CA）と幽門部（PR）の間および幽門部（PR）から螺旋の部分へと延びてD1で示した部分を形成し、もう1本は噴門部（CA）から殻口へ向けて延びてD2で示した部分を形成していた（Figs. 5-9）。このように、導管様の管は、鋳型を見る

限り、太い幹から枝別れを繰り返して広がっている様相を示していた（Figs. 5-7）。

中腸腺の組織像は、胃の周辺と螺旋の部位（D1）をみると、中央に大きな空所があり、所々にそれよりも小さい空所が認められた（Fig. 10）。このような空所は胃から殻口に展開する中腸腺の部分（D2）でも同様であった（Fig. 11）。しかし、それらの空所の周囲の細胞は、中腸腺の末端部位に位置する中腸腺細管の部位（T）と同様にアザン染色で青く染まった消化細胞（DC）と赤く染まった暗細胞（DSC）から成っていた（Figs. 10-12）。消化細胞（DC）は中腸腺細管の内壁が盛り上がった部位に、暗細胞（DSC）は内壁が皺状に食い込んだ奥、つまり同細管のCrypt様構造の部位に局在していた（Figs. 10, 11）。前記の空所を取り巻く細胞群および中腸腺細管の先端のいずれもすべて周囲は隔膜（SP）で囲まれていた（Figs. 10-12）。

考 察

中腸腺は腹足類や二枚貝類のいずれも胃を囲むようにして存在していることが知られている^{1, 2)}。クロアワビでも、基本構造は同様である¹⁶⁾。しかし、鋳型、組織像および胃を中心とした断面像をみると、胃の噴門部、胃盲嚢および幽門部の腹面部位の大半は中腸腺で囲まれていないと報告されている。クロアワビと同じ腹足綱の原始腹足目に属するサザエでも同様に胃のそれらの部位は中腸腺で囲まれていないことが観察された。

Nakajima³⁾は、サザエでは胃の一部としてSpinal coccumが認められるとしている。しかし、鋳型からみると、その部位は明らかに胃から肛門へ延びた細い管の途中に位置していた。また、アワビの胃の構造と対比させてみると、サザエの胃はFigs. 3-9に示したように噴門部、胃盲嚢、幽門部の各部位が確認された。これらのことから、Nakajima³⁾が胃の一部としているSpinal coccumは、胃の一部と考えるよりも腸の一部が螺旋構造を示していることが明らかである。

腹足類の中腸腺は1本または複数の管で胃と繋がっているとされている¹⁰⁾。Purchon⁶⁻⁸⁾は、二枚貝類について中腸腺の導管が胃壁に開口している部位を、それぞれの導管が1本ずつ直接胃壁に開口しているところ（Orifices）と数本の導管が1箇所の胃壁の湾入した部位に開口しているところ（Embayments）の2つの型に分けている。クロアワビでは導管の開口部は全てOrificesの形式で、3本の導管が胃の3箇所からそれぞれ中腸腺細管へ延びていること

が明らかにされている¹⁴。Graham¹⁵は、サザエ科も属している原始腹足目のニシキウズガイ上科の一つであるニシキウズガイ科の*Monodonta lineata*および*Calliostoma zizyhimum*では、ともに胃盲嚢の付け根の部位に1箇所から導管が出ている様子を図示している。サザエでも、クロアワビと異なって、前記のニシキウズガイ科の2種と同様に導管は胃の噴門に胃盲嚢が接する部位の1箇所から出ており、鋳型からみるとクロアワビと異なってEmbaymentを形成している様子が確認された。

導管が胃から中腸腺細管へ進むに従って枝分かれを繰り返して次第に細くなる構造は、二枚貝綱、原鰓類のNuculidae、等糸鰓類および真弁鰓類について図示されている¹⁶。それらの二枚貝綱の貝類の導管は主導管と二次導管で構成されている^{17,18}。一方、二枚貝類の導管は主導管から二次導管へと枝分かれしていることが知られている^{19,20}。しかし、クロアワビでは、組織像から見ると、胃から出た導管は非常に短くて、直ちに中腸腺細管に連絡し、中腸腺細管が複雑な枝分かれをしていると報告されている¹⁴。サザエでも同様で、組織像から見ると、中腸腺として観察される部位は全て複雑に入り込んだ中腸腺細管で構成されていた。これらのことから、腹足綱の原始腹足目に属する貝類の中腸腺は、二枚貝類とは基本構造が異なり、導管系は発達しておらず、二次導管系を欠き、主導管も極短いと考えられる。

中腸腺細管は、二枚貝類ではそれぞれの小さな室が導管の末端の二次導管に連なって、房状を呈している^{14,20}。このような導管と中腸腺細管の関係および中腸腺細管の形から、Nakazima²¹は二枚貝類のような型をSimple branching type (単分枝型)としている。また、腹足類については、中腸腺細管は大きな袋状を呈し、内部が皺状に凹凸をしているMonopodial branching type (単軸分枝型)と中腸腺細管が枝状に分岐を繰り返して展開しているDicotomous branching type (叉状分枝型)の2つに分けている。山元ら²²はクロアワビでは中腸腺細管は前者の単軸分枝型を示すことを報告している。しかし、サザエの中腸腺細管は叉状分枝型を示していた。

組織像からみると、絶食個体では中腸腺に大きな空所として、摂食後には食物が充満した状態で確認された部位も、細胞は、二枚貝類での中腸腺細管を構成している細胞(消化細胞および暗細胞)^{14,20}と同様の細胞で構成されていた。中腸腺細管は枝状に分岐を繰り返している部位をはじめ、先端も含めて全て隔膜でお互いが仕切られていた。鋳型では、中腸腺の立体像は、二枚貝類での主導管、二次

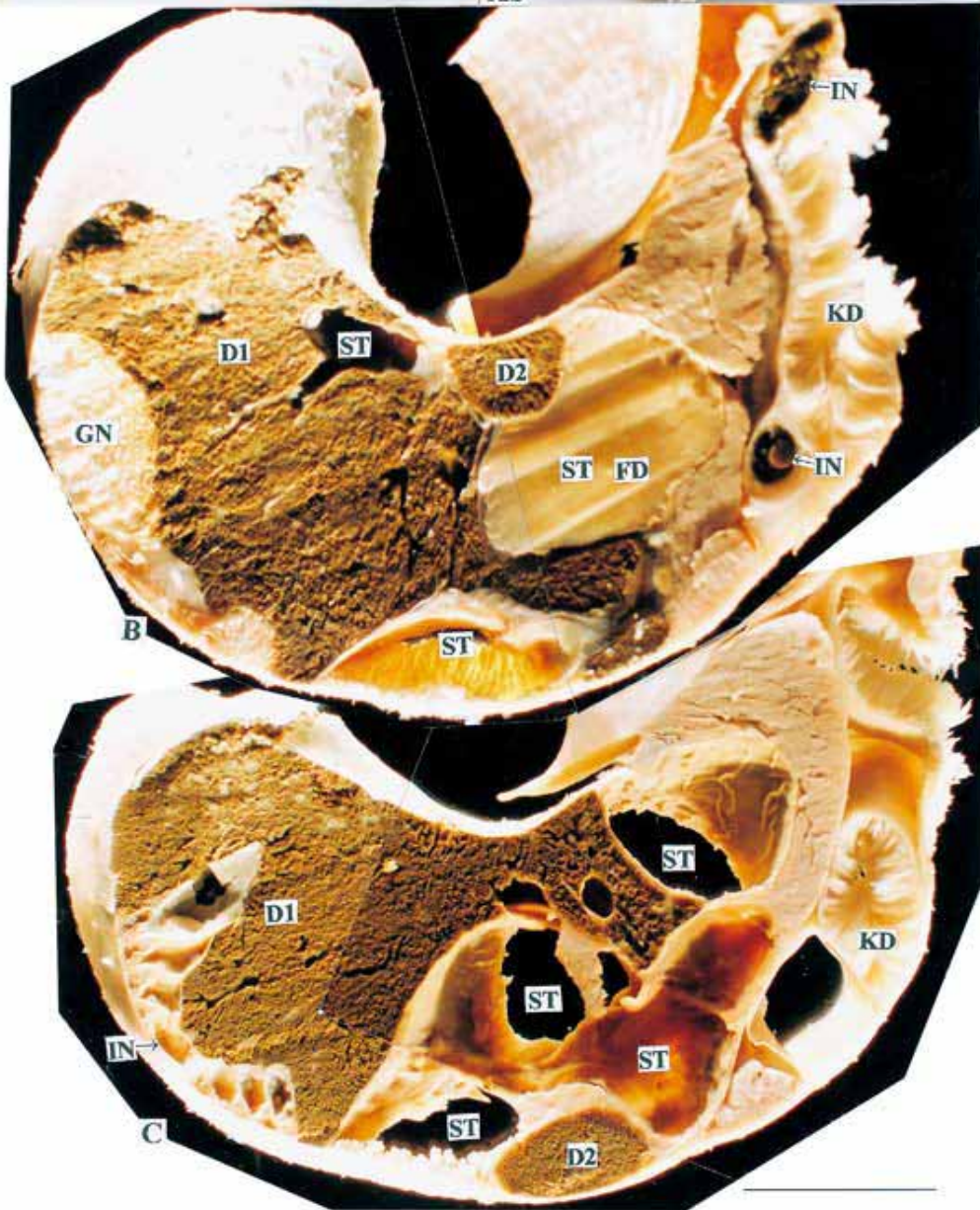
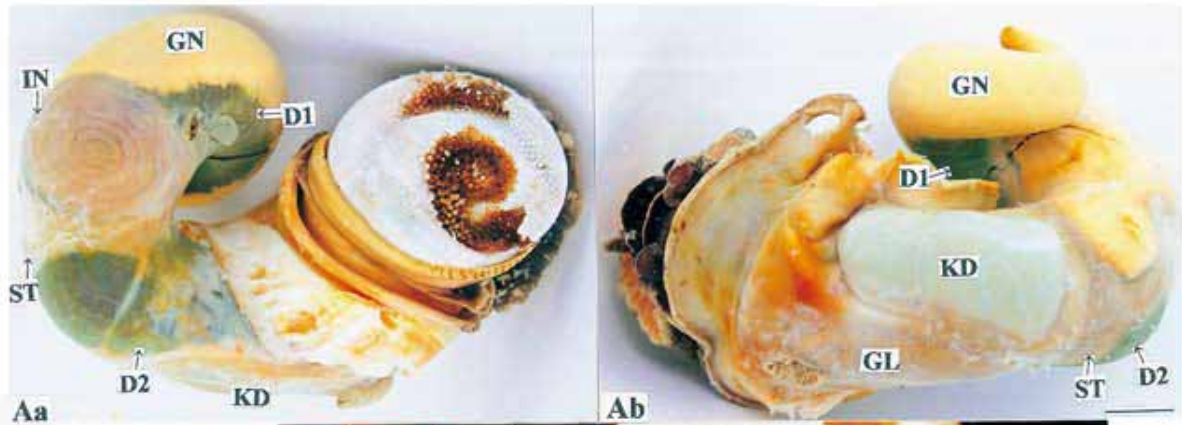
導管および中腸腺細管で構成された立体構造^{14,20}と同様な単分枝型の様相を示していた。このように二枚貝類と中腸腺の基本構造が異なるサザエにおいても二枚貝類と同様な鋳型標本が出来上がった原因として、中腸腺細管を取り巻く隔壁が二枚貝類での主導管および二次導管の細胞壁と同様に作用して樹脂の注入時の圧による膨張を防ぎ、樹脂が中腸腺細管の先端まで行き渡ったためと考えられる。

中腸腺細管を構成する細胞は暗細胞と消化細胞から成っており¹⁴、暗細胞は二枚貝綱、真弁鰓類ではcryptに局在し、二枚貝綱の*Nucula sulcata* (原鰓類)、ムラサキイガイ、*Mytilus edulis* (等糸鰓類)やアコヤガイ(擬弁鰓類)ではcrypt構造を示さずに中腸腺細管壁に散在している²³。クロアワビでは、前者と同様に暗細胞はCrypt構造のところに局在していた¹⁴。サザエもクロアワビと同様であった。これらのことから、サザエは、クロアワビと同様で、二枚貝類と中腸腺細管の形は異なるが、中腸腺細管の消化細胞と暗細胞の位置関係は二枚貝綱の真弁鰓類と同じであると考えられる。

等糸鰓類や真弁鰓類では、胃および中腸腺で消化したものは導管の刷子縁のところや中腸腺細管で吸収し、中腸腺細管まで運ばれた微細な粒子は中腸腺細管の消化細胞で細胞捕食しているとされている²⁴。Mathers²⁵はヨーロッパガキ、*Ostrea edulis*にC¹⁴でラベルした*Isochrysis galbana*を捕食させて、導管の刷子縁のところおよび中腸腺細管での取り込みを確認している。サザエでは、クロアワビ²⁶と同様に、中腸腺のほとんどを中腸腺細管が占めていることから、消化・吸収はもっぱら中腸腺細管で行っていると考えられる。しかし、サザエの中腸腺細管は枝状に分岐して展開した構造を示すことから、サザエはそれらの先端まで捕食した食物をどのようにして送り、そこで生じた老廃物をどのように排出しているのか非常に興味を持たれるところである。

要 約

サザエの中腸腺の構造を鋳型および組織像から調べた。導管は、極短いものが胃の噴門部と胃盲嚢の間付近の1箇所から2本伸び、1本は胃から殻頂部に展開している中腸腺細管に、1本は胃から体層部に展開している中腸腺細管につながっていた。中腸腺細管は、分岐を繰り返して、隔膜で仕切られた状態で枝状に広がっていた。しかし、中腸腺細管は、鋳型標本では二枚貝類での導管と同様に枝状を示して展開していた。



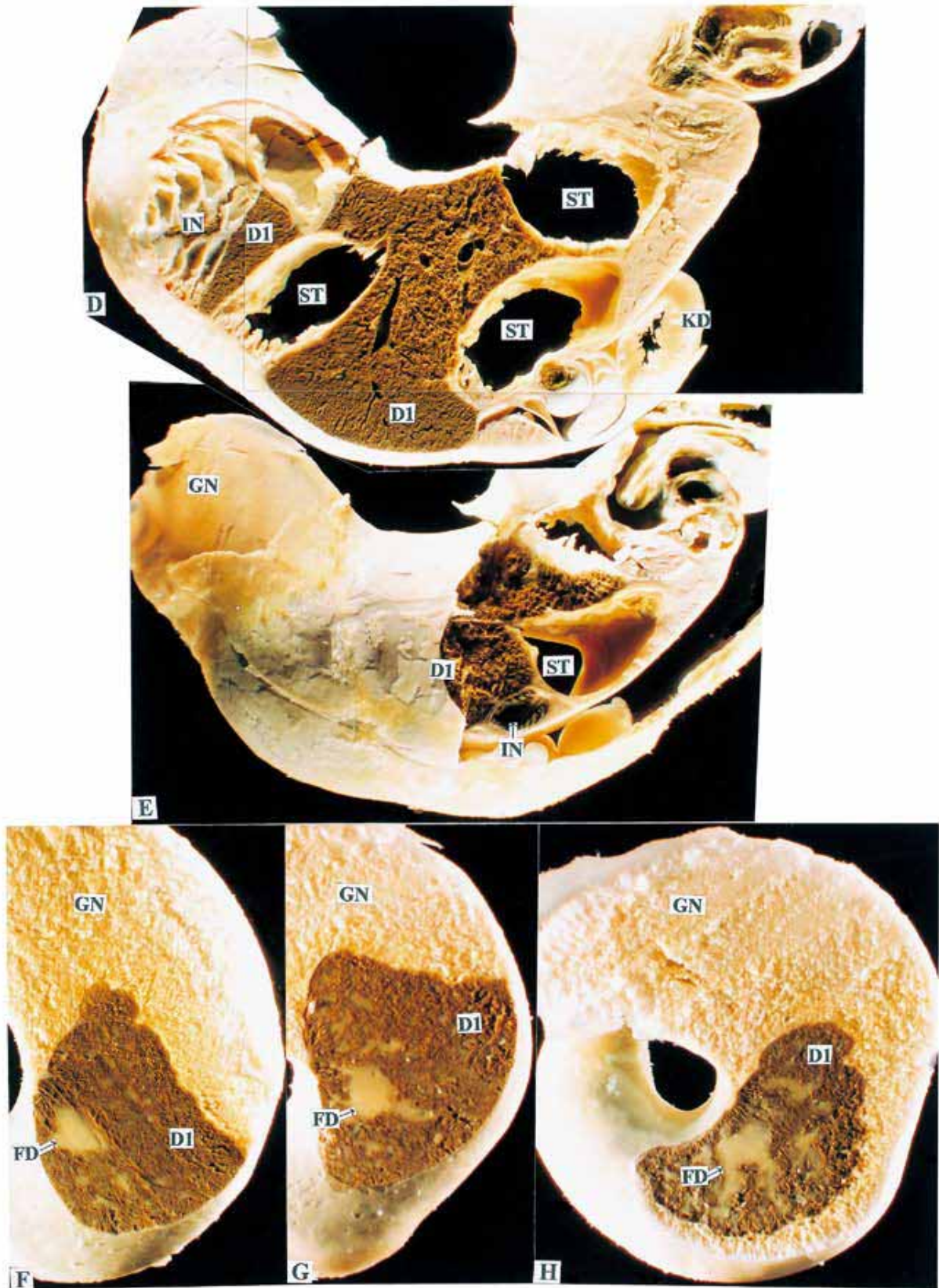
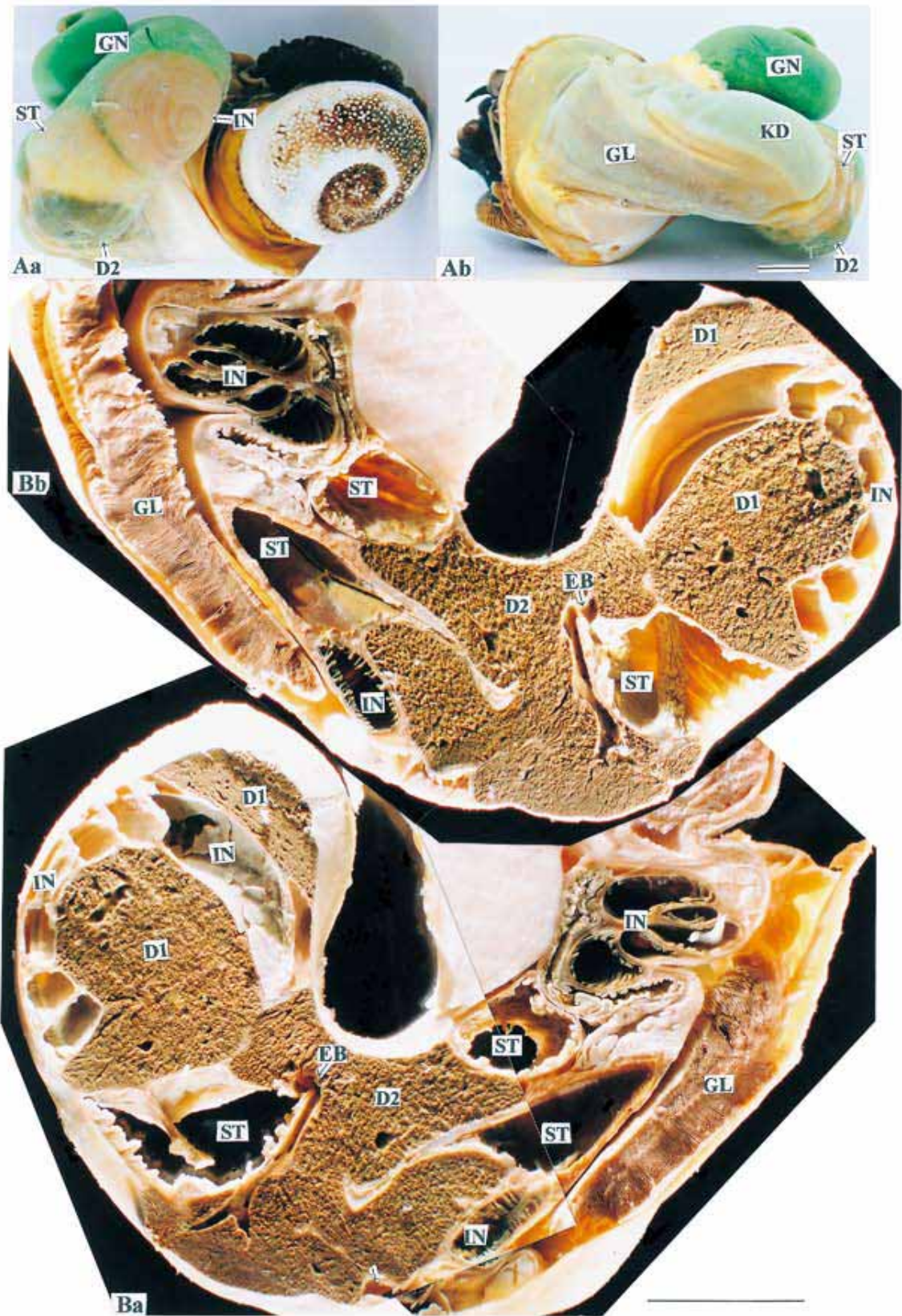


Fig. 1. Appearances of the top shell *Turbo (Batillus) cornutus* (A) and cross section of the body (B-H) after feeding. a and b show the right and the left side views, respectively. D 1 : digestive diverticula developed between stomach and apcx, D 2 : digestive diverticula developed between stomach and aperture, GD : gonad, KD : kidney, GL : gills, ST : stomach, IN : intestine, FD : food. Bar=10mm.



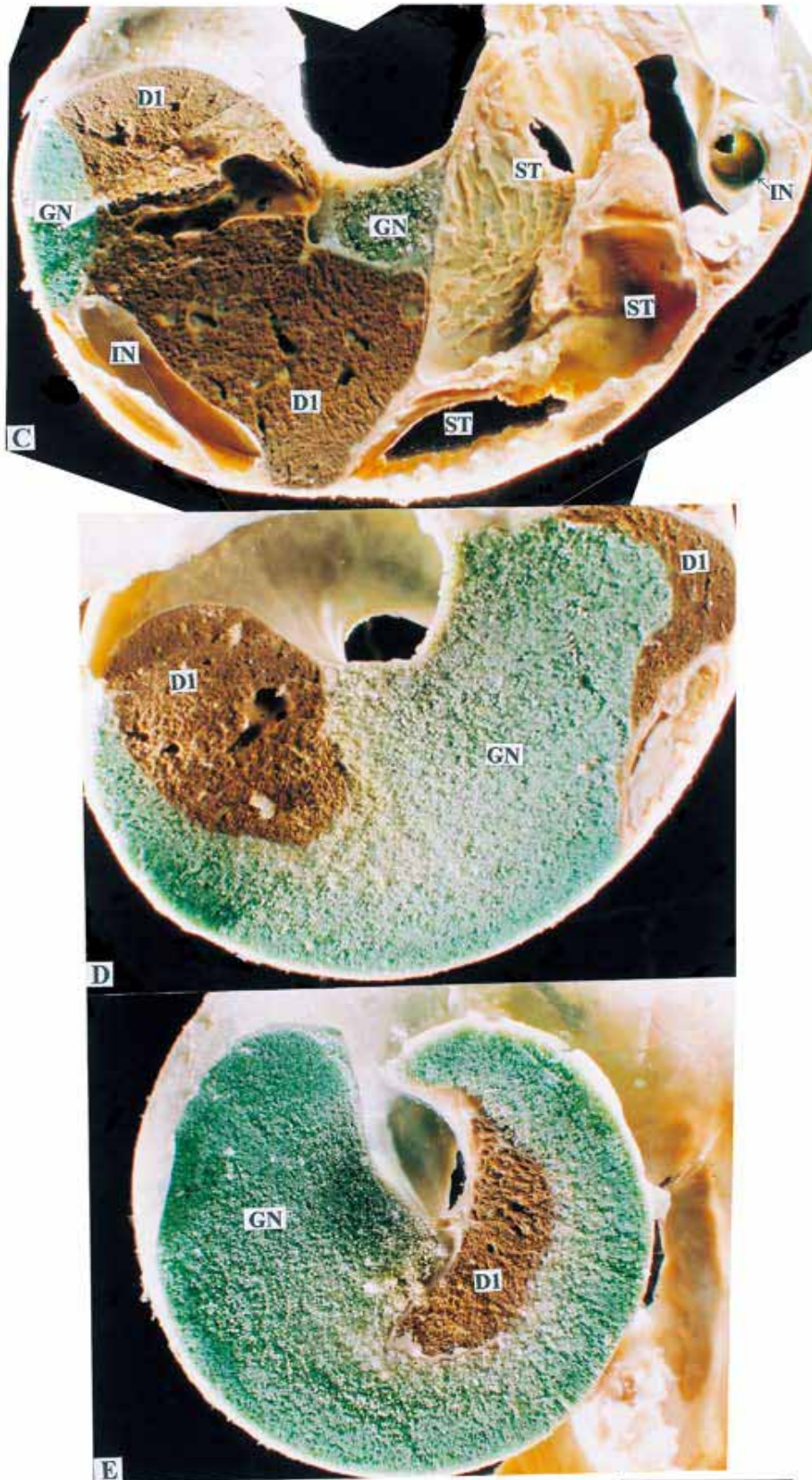
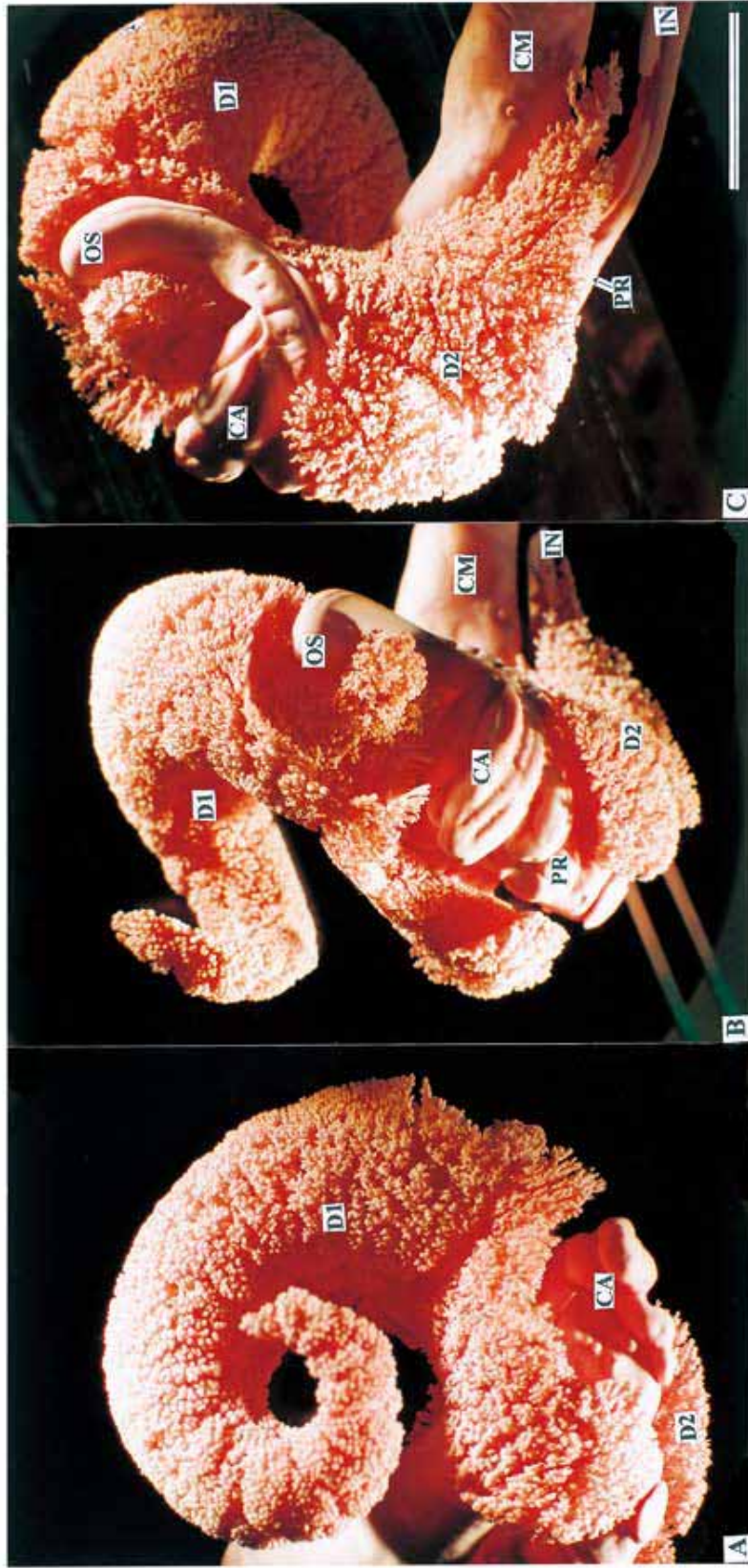


Fig. 2. Appearances of the top shell (A) and cross section of the body (B-E) after starved for 7 days. a and b show the right and the left side views, respectively. D 1 : digestive diverticula developed between stomach and apex, D 2 : digestive diverticula developed between stomach and aperture, Em : embayment, GD : gonad, KD : kidney, GL : gills, ST : stomach. Bar=10mm.



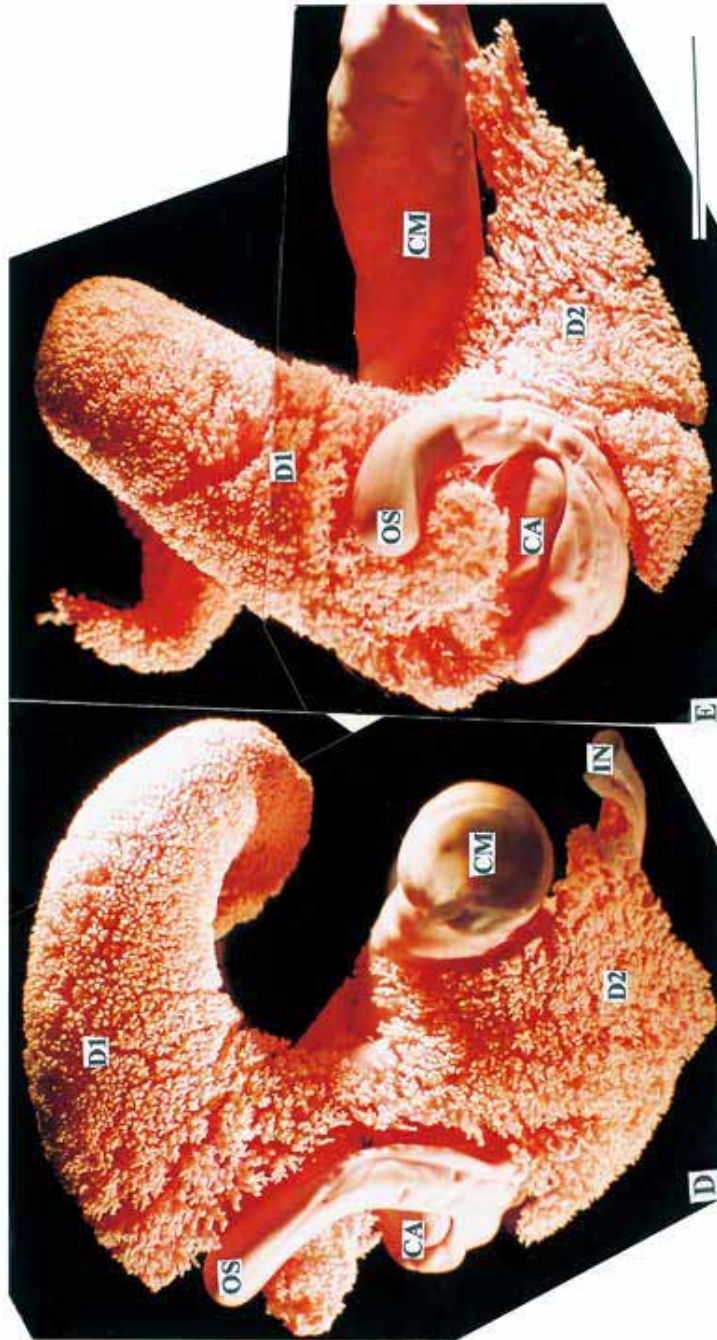


Fig. 3. Corrosion east of the digestive diverticula of the top shell. A-E are viewed from the different direction. D 1 : digestive diverticula developed between stomach and apex. D 2 : digestive diverticula developed between stomach and aperture. CA : cardiac area of stomach, CM : cocum, PR : pyloric region of stomach, IN intestine, OS : oesophagus. Bar=10mm.

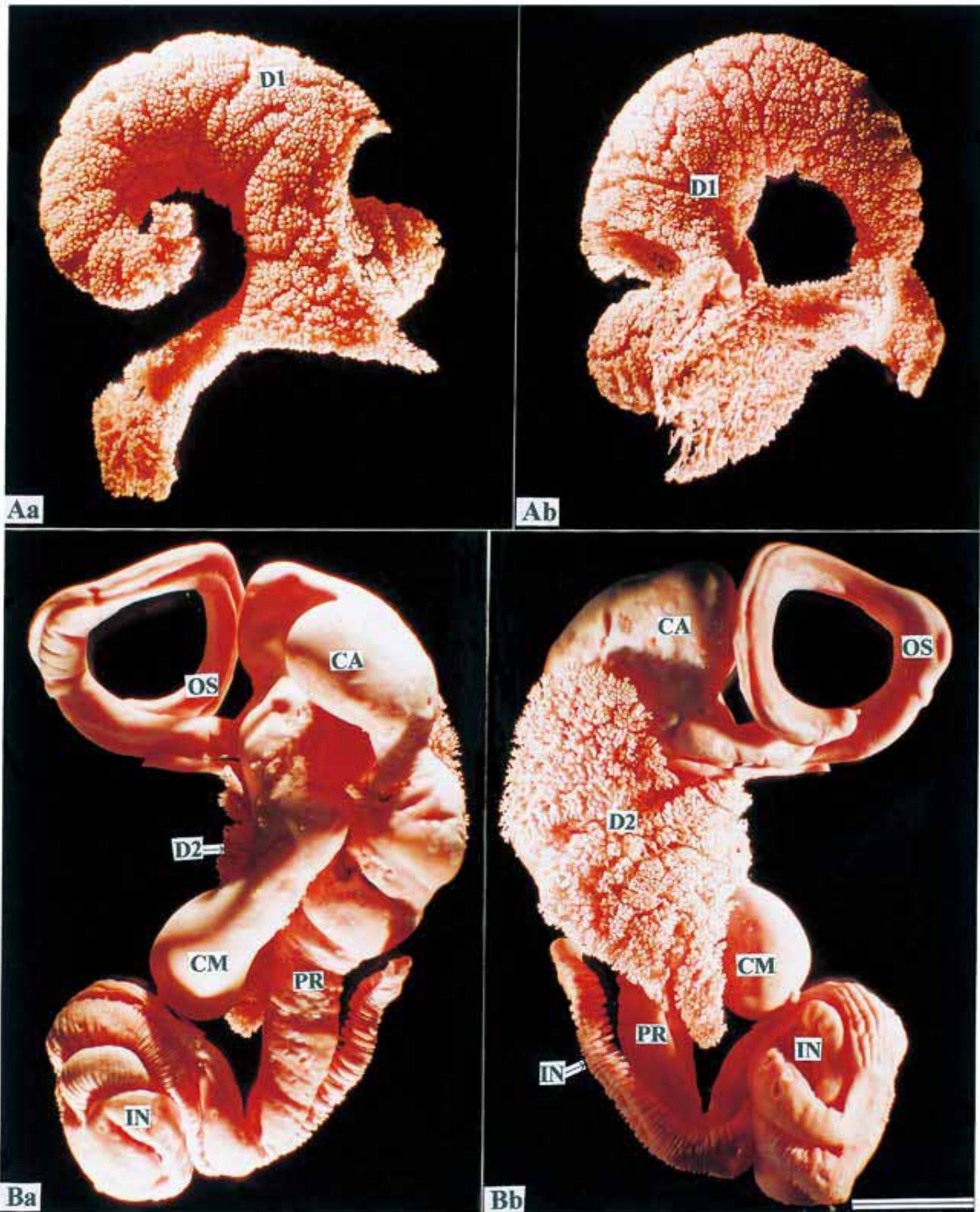


Fig. 4. Corrosion cast of the digestive diverticula of the top shell. a and b show the right and the left side views, respectively. D 1: digestive diverticula developed between stomach and apex, D 2: digestive diverticula developed between stomach and aperture, CA: cardiac area of stomach, CM: coecum, PR: pyloric region of stomach, IN: intestine, OS: oesophagus, Bar=10mm.

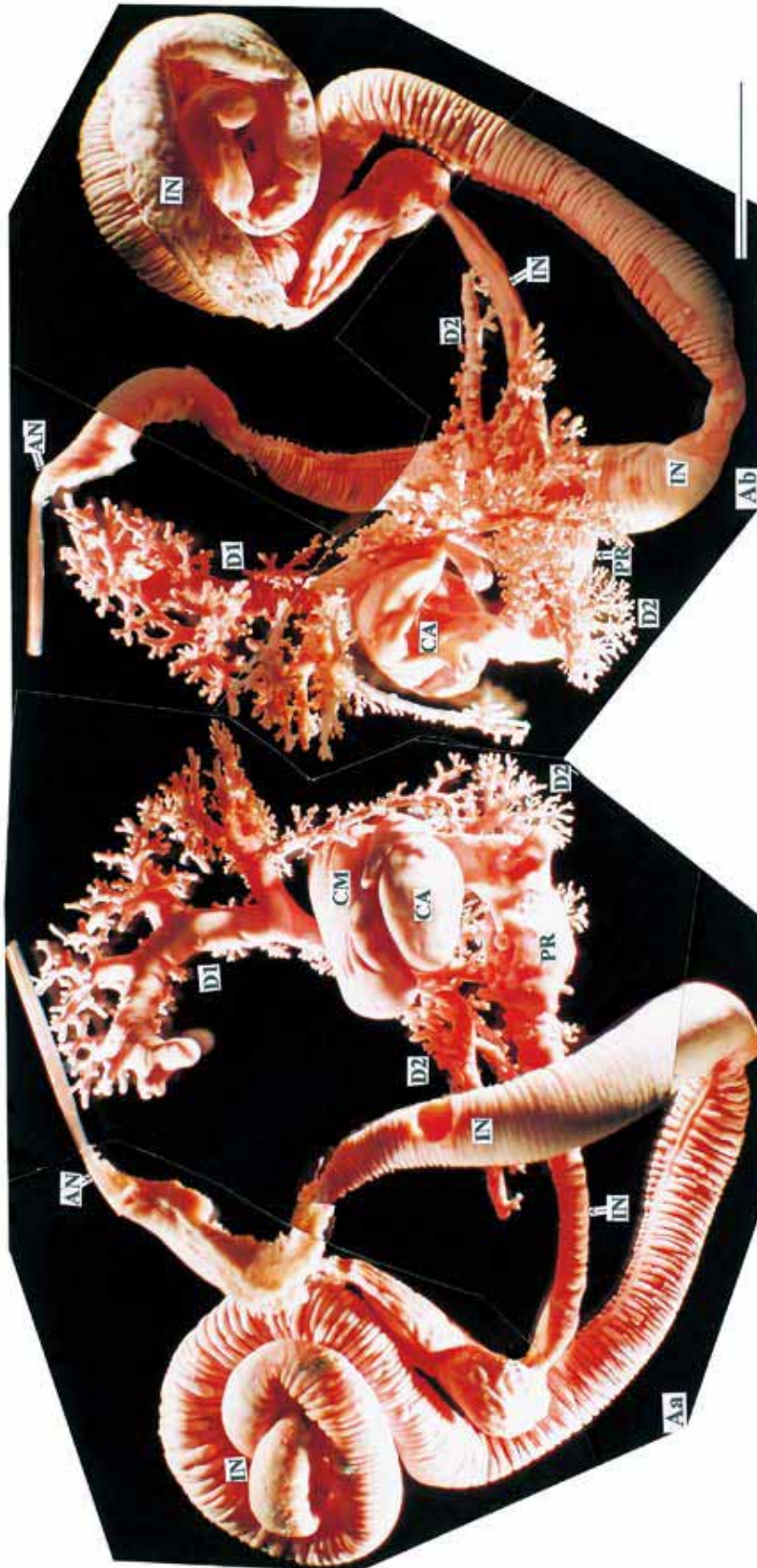


Fig. 5. Corrosion cast of the digestive diverticula of the top shell. a and b show the right and the left side views, respectively. D 1: digestive diverticula developed between stomach and apex. D 2: digestive diverticula developed between stomach and aperture. CA: cardiac area of stomach, CM: coecum, PR: pyloric region of stomach, IN: intestine, OS: oesophagus, AN: anus. Bar=10mm.

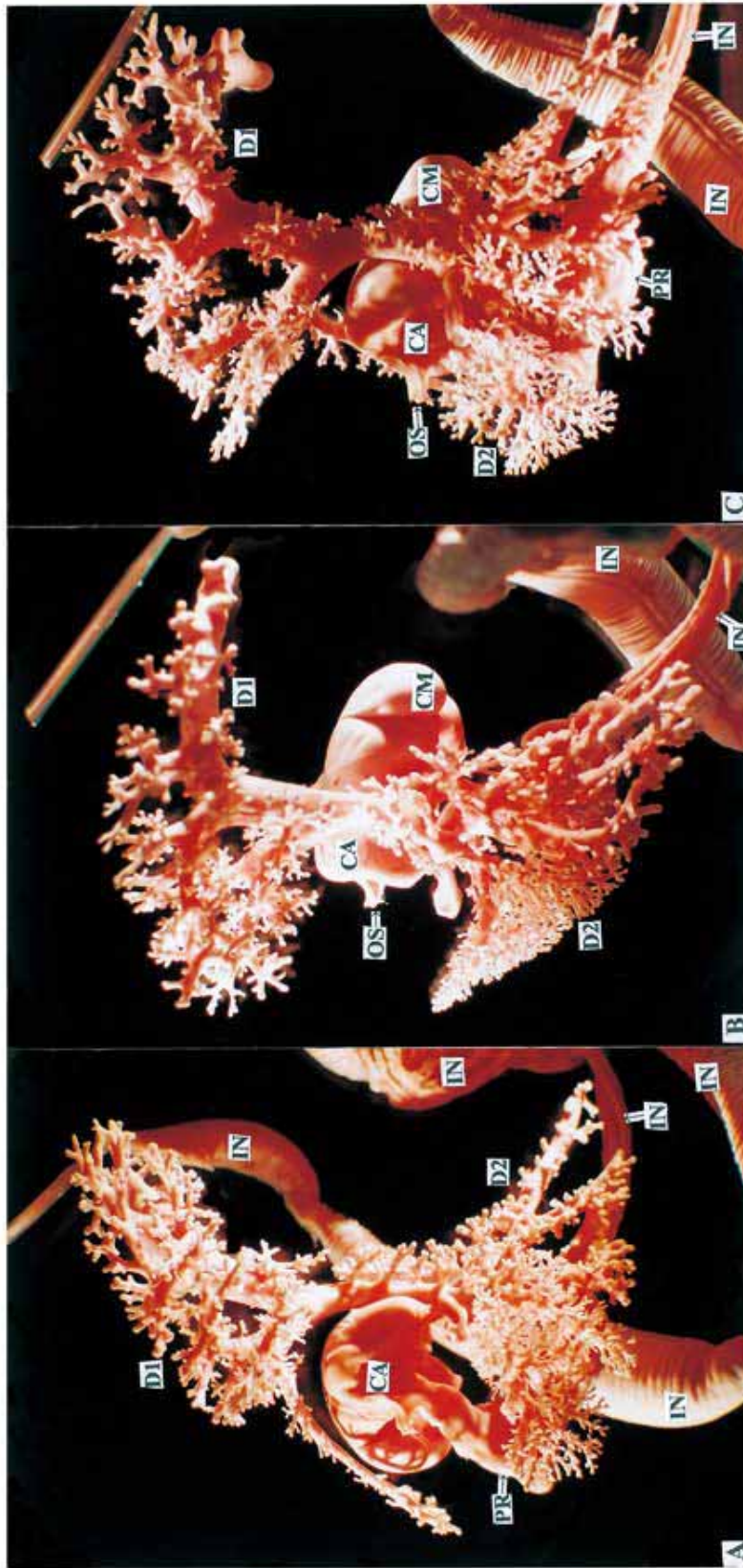


Fig. 6. Corrosion cast of the digestive diverticula of the top shell. A-C are viewed from the different direction. D 1 : digestive diverticula developed between stomach and apex. D 2 : digestive diverticula developed between stomach and aperture. CA : cardiac area of stomach, CM : coecum, PR : pyloric region of stomach, IN : intestine, OS : oesophagus. Bar = 10mm.

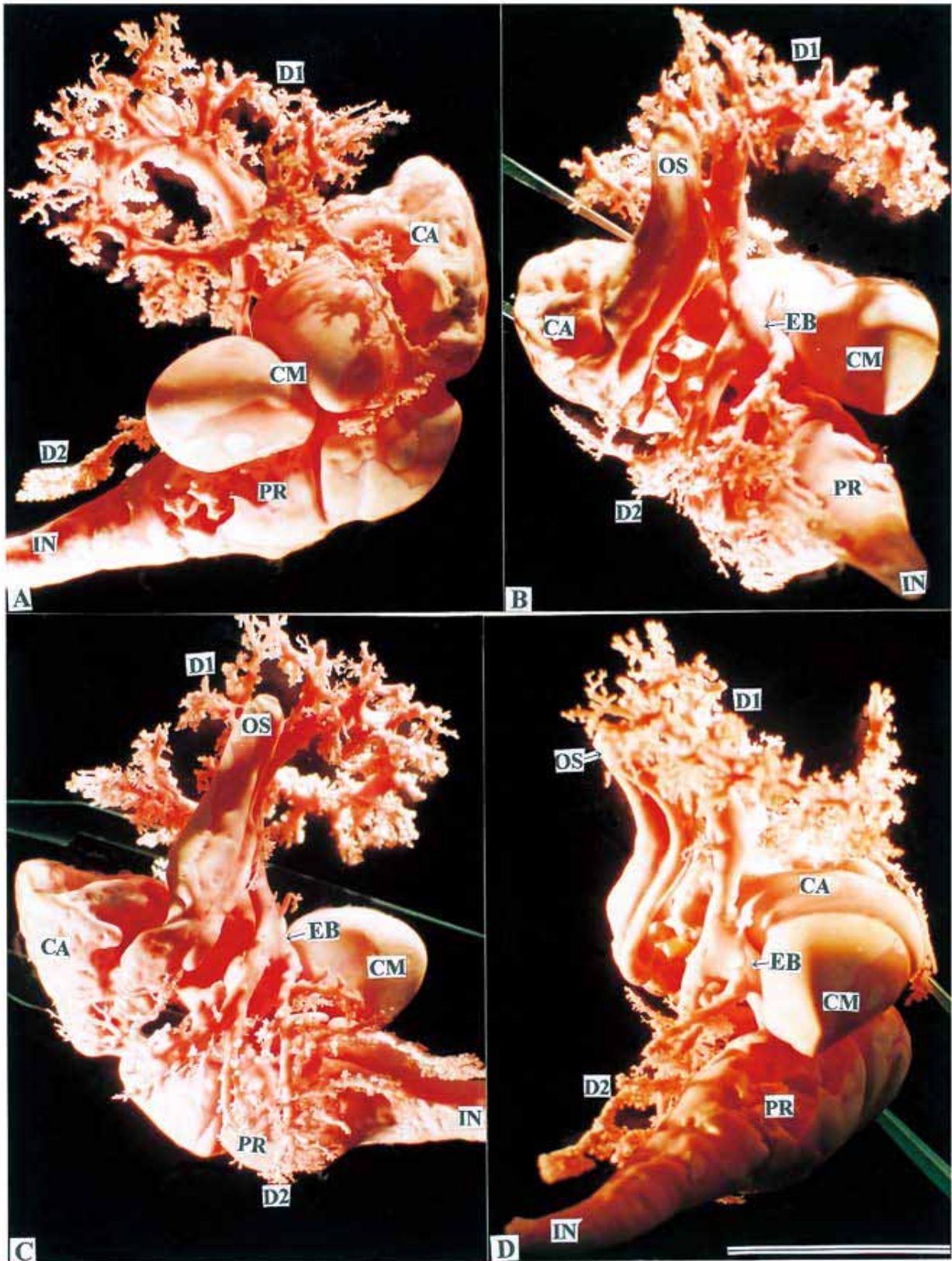


Fig. 7. Corrosion cast of the digestive diverticula of the top shell. A-D are viewed from the different direction. D 1 : digestive diverticula developed between stomach and apex, D 2 : digestive diverticula developed between stomach and aperture, EB : embayment, CA : cardiac area of stomach, CM : coecum, PR : pyloric region of stomach, IN : intestine, OS : oesophagus. Bar=10mm.

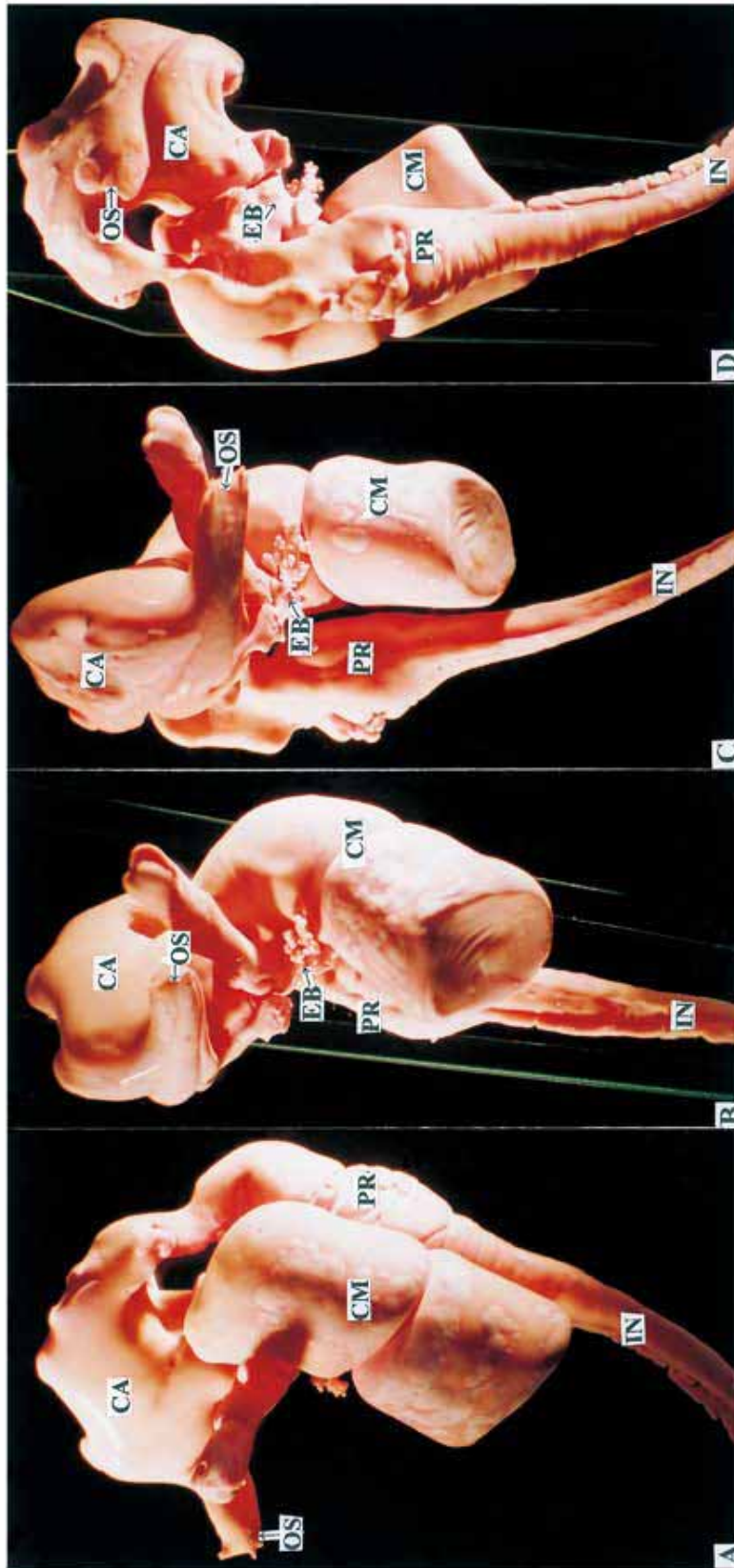


Fig. 8. Corrosion cast of the digestive diverticula of the top shell. A-D are viewed from the different direction. EB: esophagus, CA: cardiac area of stomach, CM: coecum, PR: pyloric region of stomach, IN: intestine, OS: oesophageus. Bar=10mm.

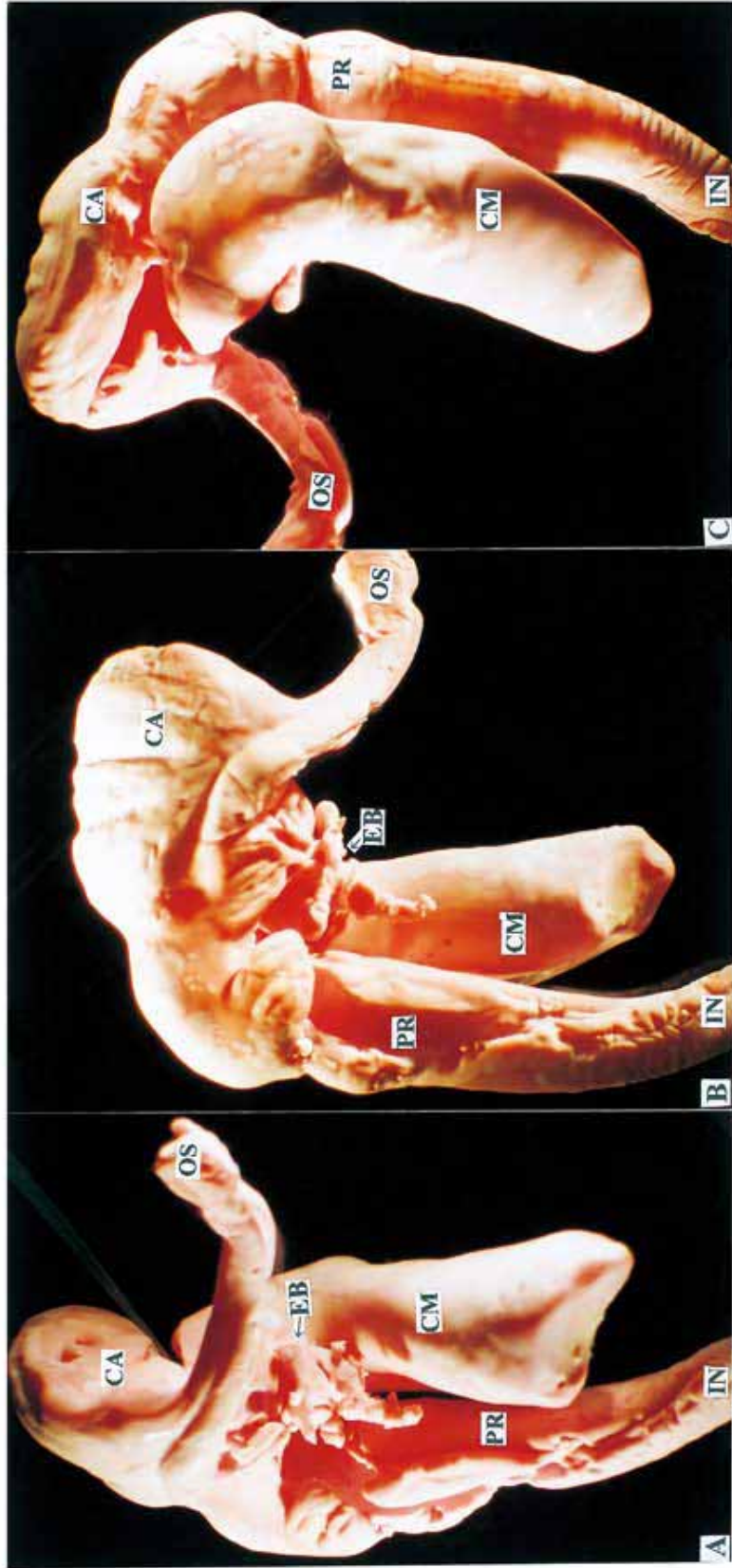


Fig. 9. Corrosion cast of the digestive diverticula of the top shell. A-C are viewed from the different direction. EB: oesophagus. CA: cardiac area of stomach, CM: coecum, PR: pyloric region of stomach, IN: intestine, OS: oesophageus. Bar=10mm.

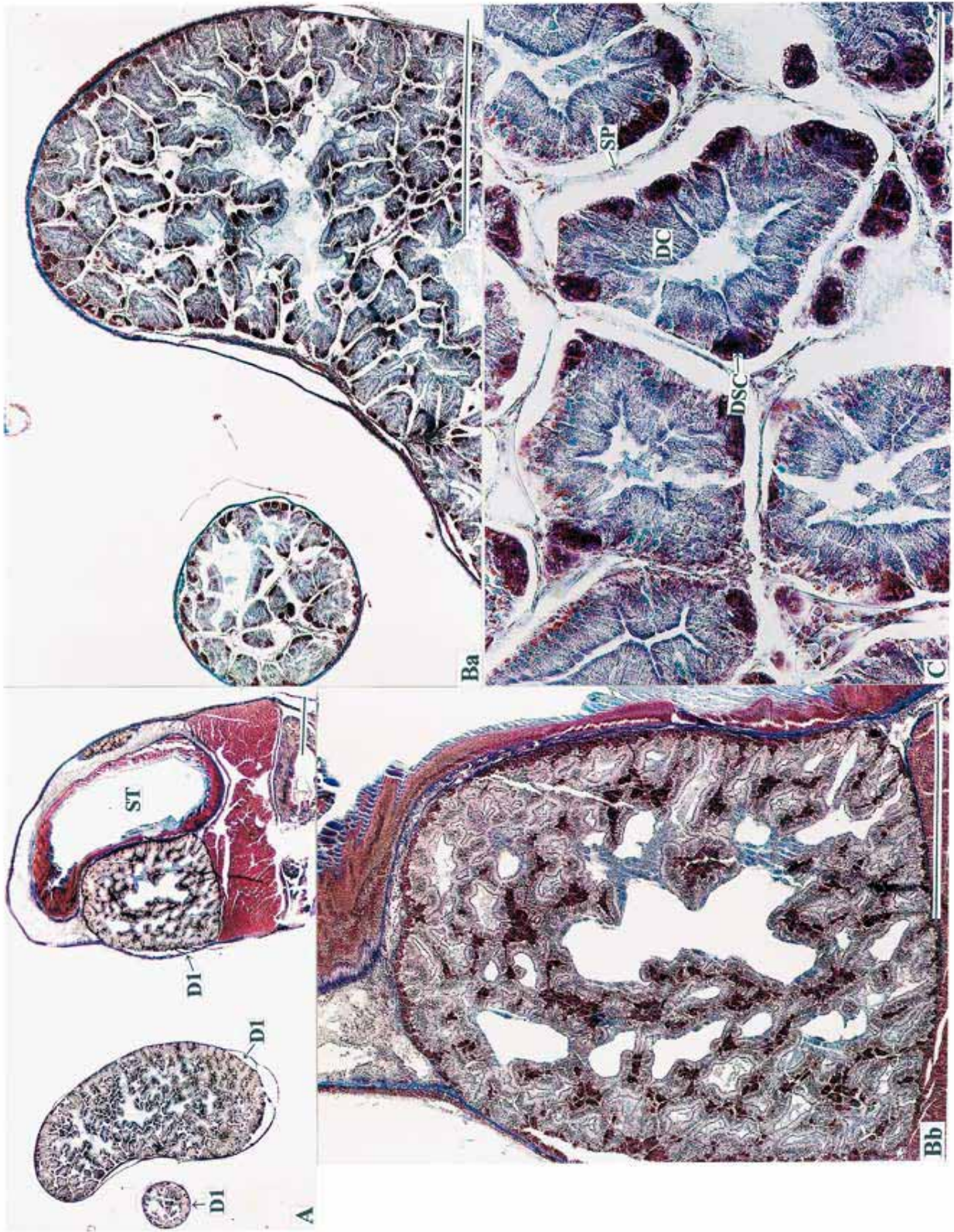


Fig. 10. Digestive diverticula developed between the stomach and the apex of the top shell. Ba expands the digestive diverticula between the spire and the apex, and Bb near the stomach in Fig. A. D 1; digestive diverticula, ST; stomach, DC; digestive cell, DSC; darkly staining cell, SP; septum. Bars in Figs. A and B=100 μ m, bar in Fig. C=10 μ m.

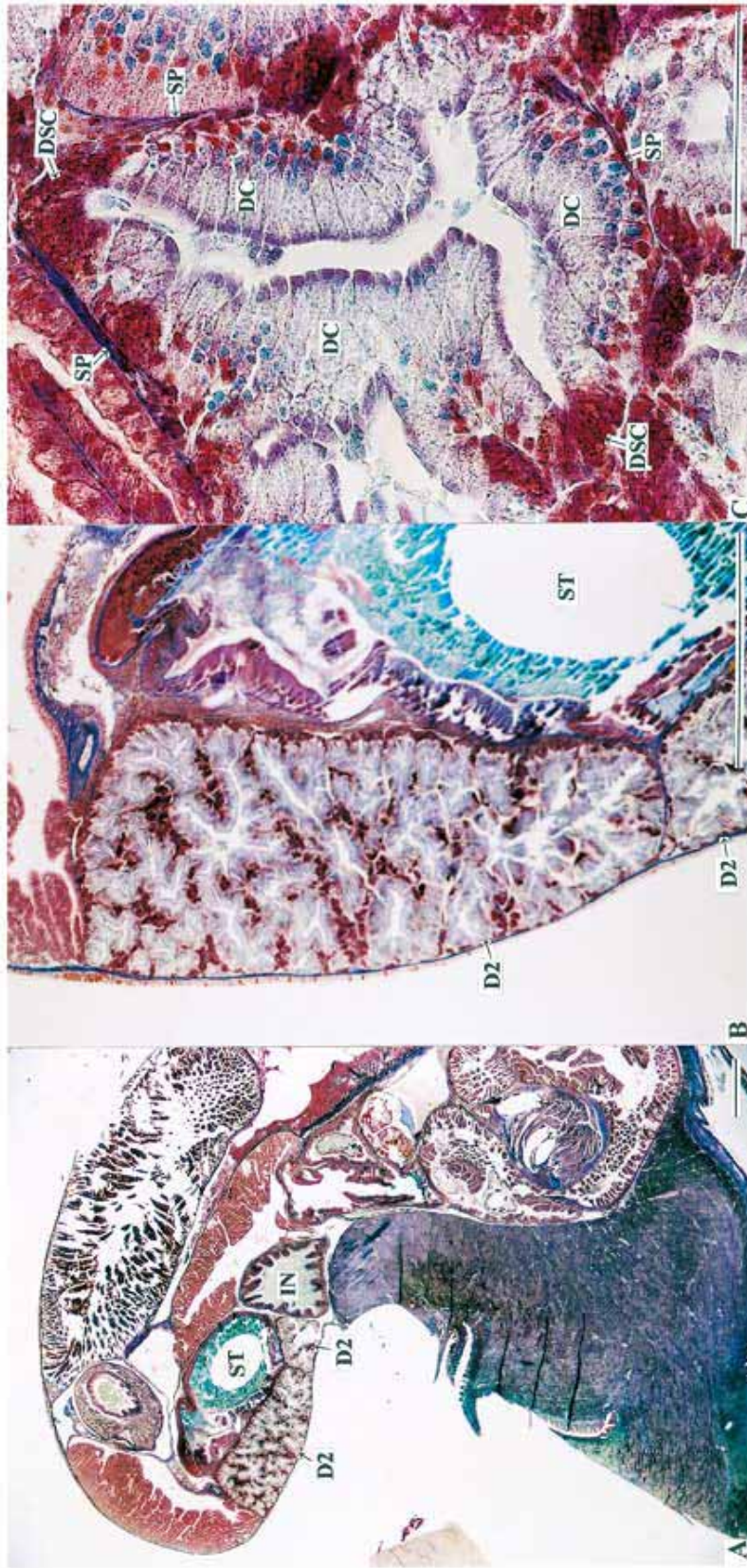


Fig. 11. Digestive diverticula developed between the stomach and the aperture of the top shell. ST : stomach, IN : intestine, DC : digestive cell, DSC : darkly staining cell, SP : septum. Azan stain. Bars in Figs. A and B = 100 μ m, bar in Fig. C = 10 μ m.

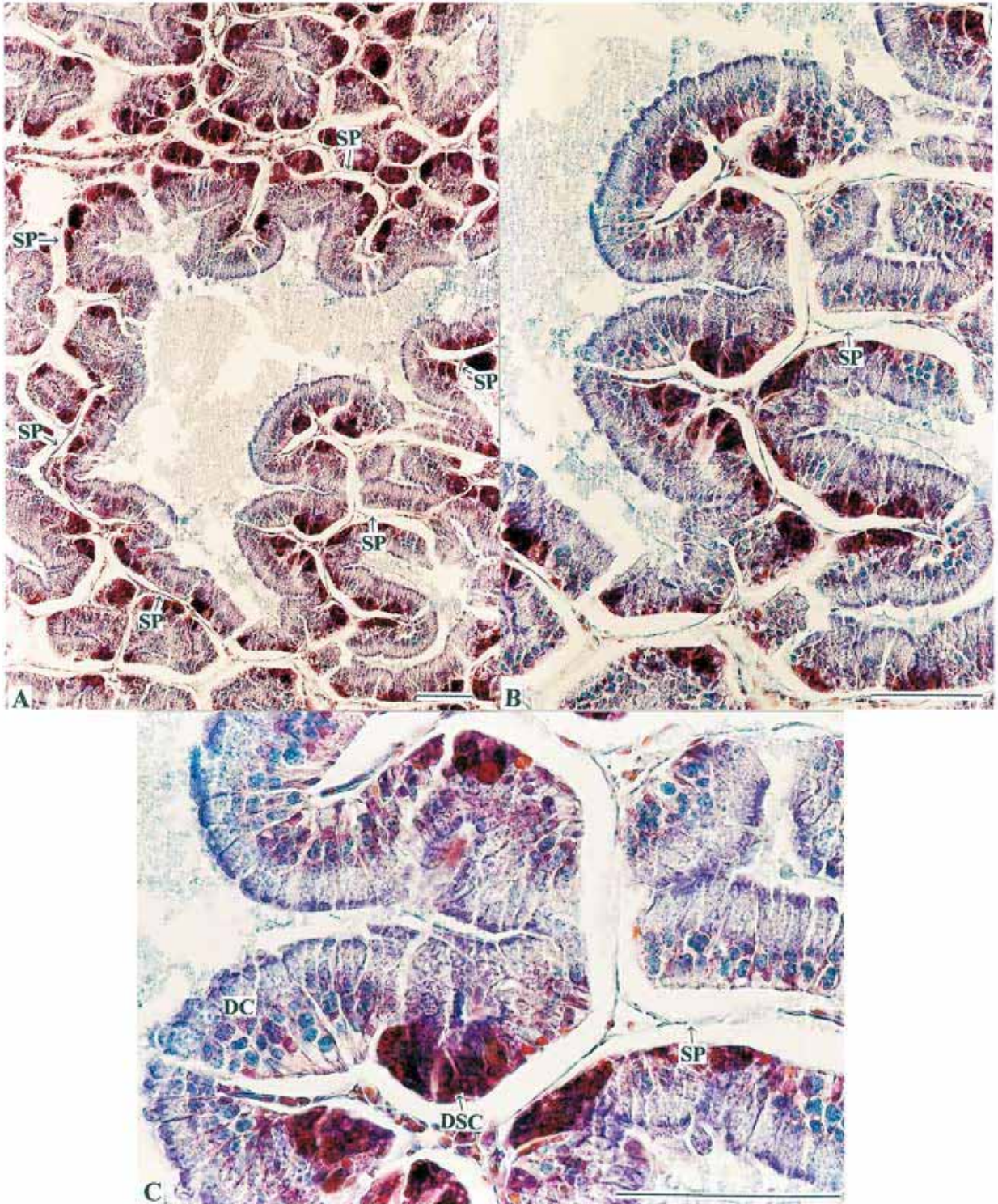


Fig. 12. Septum in the digestive diverticula of the top shell. SP : septum, DC : digestive cell, DSC : darkly staining cell. Azan stain. Bars = 10 μ m.

文 献

- 1) Yonge CM : Structure and physiology of the organs of feeding and digestion in *Ostrea edulis*. *J Mar Biol Ass U K*, **14**, 295-386 (1926)
- 2) Mathers NF : The tracing of a natural algal food labelled with a carbon 14 isotope through the digestive tract of *Ostrea edulis* L. *Proc malac Soc Lond*, **40**, 115-124 (1972)
- 3) Voltzow J : Vol. 5. Gastropoda: Prosobranchia. Microscopic anatomy of invertebrates. In: Harrison FW, Kohn AJ (eds) *Mollusca I*. Wiley-liss, USA, pp. 111-252 (1994)
- 4) Yonge CM : The digestive diverticula th the lamellibranchs. *Trans Roy Soc Edinb*, **54**, 703-718 (1926).
- 5) Nakazima M : On the structure and function of the mid-gut gland of Mollusca with a general consideration of the feeding habits and systematic relation. *Jpn J Zool*, **11**, 469-566 (1956)
- 6) Purchon R D : The stomach in the filibranchia and pseudolamellibranchia. *Proc Zool Soc, London*, **129**, 27-60 (1957)
- 7) Purchon R D : The stomach in the Eulamellibranchia : Stomach type IV. *Proc Zool Soc, London*, **131**, 487-525 (1958)
- 8) Purchon R D : The stomach in the Eulamellibranchia: Stomach type IV and V. *Proc Zool Soc, London*, **135**, 431-489 (1960)
- 9) Owen G : Observations on the stomach and digestive diverticula of the lamellibranchia. II. The Nuculidae. *Quart J micr Sci*, **97**, 541-567 (1955)
- 10) Owen G : Observations on the stomach and digestive diverticula of the lamellibranchia. I. The Anisomyaria and Eulamellibranchia. *Quart J micr Sci*, **97**, 517-537 (1955)
- 11) 山元憲一, 半田岳志, 近藤昌和 : マガキの中腸腺の铸型作成の試み. *水大校研報*, **51**, 95-100 (2003)
- 12) 山元憲一, 半田岳志, 近藤昌和 : アコヤガイの中腸腺の構造. *水大校研報*, **52**, 31-43 (2004)
- 13) 山元憲一, 半田岳志, 近藤昌和 : クロアワビの中腸腺の構造. *水大校研報*, **53**, 105-116 (2005)
- 14) Namba K, Kobayashi M, Aida S, Uematsu K, Yoshida M, Kondo Y and Miyata M : Persistent relaxation of the adductor muscle of oyster *Crassostrea gigas* induced by magnesium ion. *Fish Sci*, **61**, 241-244 (1995)
- 15) Bell TA and Lightner DV : A handbook of normal Penaeid shirimp histology. World aquaculture society, USA, pp. 2 (1988)
- 16) Handa T and Yamamoto K : Corrosion casting of the digestive diverticula of the pearl oyster, *Pinctada fucata martensii* (Mollusca : Bivalvia). *J Shell Res*, **22**, 777-779 (2003)
- 17) 山元憲一, 近藤昌和, 半田岳志, 林安章 : アコヤガイの鰓換水に及ぼすホルマリンの影響. *水産増殖*, **49**, 461-467 (2001)
- 18) 岩田文男 : 前鰓類. 動物系統分類学 5 (下) 軟体動物 (II) (内田亨・山田真弓監修). 中山書店, 東京, pp. 7-168 (1999)
- 19) Graham A : The molluscan stomach. *Trans Roy Soc Edinburg*, **61**, 737-778 (1949)