

サザエの鰓構造

山元憲一[†], 半田岳志, 近藤昌和

Ctenidium structure of the top shell, *Turbo cornutus* (Gastropoda : Turbinidae)

Ken-ichi Yamamoto[†], Takeshi Handa and Masakazu Kondo

Abstract : The structure of the ctenidium of the top shell, *Turbo cornutus*, was examined with corrosion casts and histological structures. The casts were made using the prepolymerization methyl methacrylate (MercoxCL-2 R) containing 10 % Mercox MA. The ctenidial plate was constructed with two triangular walls connected to each other by many trabeculae. The interior space of each ctenidial plate was communicated with the blood vessel of ctenidial axis (CAV) which joined the afferent branchial vessel (AV) to the efferent branchial vessel (EV). The blood filling every interior space of the ctenidial plate flew from AV to EV and the blood flow in the ctenidium and the water flow, which was generated by the lateral cilia, on the ctenidium were in opposite directions.

Key words : top shell ; branchial vessel ; corrosion cast ; ctenidium ; histology ; trabecula

緒言

軟体動物の鰓は、進化の上で基本構造が多板綱、腹足綱、二枚貝綱、頭足綱の4つの形に発達したとされている¹⁾。サザエ *Turbo cornutus* も含まれている前鰓亜綱の原始腹足目の鰓は、軸を中心に左右に鰓葉が発達した左右1対の等大の鰓を持つ両櫛歯形のもの、左鰓が右鰓よりもやや大きい鰓を1対持つもの(双鰓類あるいは楯鰓類)、両櫛歯形あるいは軸の片側だけに鰓葉が発達している片櫛歯形の左鰓1個をもつものなど種々の形を示すことが知られている^{2,3)}。その中で、サザエと同じ属である *Turbo rugosus* では、両櫛歯形の左鰓1個をもつことが報告されている¹⁾。前鰓亜綱、盤足目、ハイカブリニナ科の *Ifremeria nautilei* では、鰓葉の断面の組織像が示されている⁴⁾。一方、Yonge¹⁾ は、前鰓亜綱の鰓では側繊毛の働きで水流を起こして各鰓葉の間に水を流しており、その水流と鰓葉内の血流が対向流となっていることを模式的に示している。山元ら⁵⁻⁷⁾ は、サザエの鰓における酸素利用率が50%以上を示すことから、鰓弁での水流と鰓弁内の血流が対向流となっていることを

明らかにしている。しかし、サザエの鰓構造については、同じ属である *Turbo rugosus* で模式的に示されているのみで、組織像も含めた構造の詳細については紹介されていない。

そこで、呼吸・循環などに関する研究を進める上での基礎的知見を得る目的で、サザエを用いて、鰓の鑄型および切片標本を作成し、その立体構造および組織像を明らかにしたので報告する。

材料および方法

実験には、殻高 63.6 ± 25.2 mm (平均値 \pm 標準偏差、以下同様に表す)のもの30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、随時取り上げて約0.4M/lの塩化マグネシウム水溶液に1~3時間浸漬し、体を伸展させた^{8,10)}後実験に供した。また、サザエの入水口と出水口の位置は、サザエを飼育水槽からガラス水槽に移して、海水で希釈した2%エバンスブルー(和光

2007年10月11日受付。Received October 11, 2007.

水産大学校生物生産学科 (Department of Applied Aquabiology, National Fisheries University)

[†] 別刷り請求先 (corresponding author) : yamagenk@fish-u.ac.jp

純薬) 溶液を入水口付近に滴下して, その流れから確認した。

鑄型 鑄型の作成は, Handa and Yamamoto¹²⁾ に準じて, 主剤 (MERCOS CL-2 R, 応研商事株式会社) 3 ml 当り硬化剤 (MERCOS 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1 mm, 長さ20cm, Hibiki No. 3) に濾過海水を満たし, これを入鰓血管あるいは出鰓血管に約10mm挿入し, プラスチックシリンジ (5 ml, 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。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。

鰓観察 観察は, 鰓が十分に見えるまで殻を除去して軟体部の構造について行った後, 鰓を摘出してDavidson液 (エタノール:ホルマリン:氷酢酸:蒸留水=66:44:23:67)¹³⁾ で固定し, 鰓の細部について行った。同時に, 鰓の組織像の観察を, 常法に従って鰓のパラフィン切片 (6~10 μm) を作成し, アザン染色して行った。

結果および考察

サザエは, 活発に移動している時には入水口 (IO) と出水口 (EO) を大きく開いている様子が観察された (Fig. 1 A, B)。この時, 滴下したエバンスブルー溶液は入水口から外套腔内に吸入され, 出水口から排出される様子が観察された。長時間空中に露出させた後に海水中に戻した場合や著しい低酸素に長時間曝露させた場合には, 入水口と出水口を大きく開け, 鰓の先端を殻の外に大きく出して盛んに動かす様子が観察された (Fig. 1 C)。殻を大きく除去して観察すると, 外部から鰓 (CT), 出鰓血管 (EV), 入鰓血管 (AV) および囲心腔 (PC) が確認された (Fig. 1 C, D)。この時, 出鰓血管 (EV) は酸素化されて青く色付いた血液で満たされており, 入鰓血管 (IV) は還元化して透明になった血液で満たされた様子が確認された (Fig. 1 C, D)。エバンスブルー溶液の流れの様子および出鰓血管と入鰓血管の位置関係から, 鰓葉での水と血液の流れは逆向き (対向流) であることが確認された。

摘出した鰓を観察すると, 三角形をした板状の鰓葉が並んでいる様子が確認された (Fig. 2 A, B, C)。鰓葉を摘

出して観察すると, その中央部分は波状を呈し, 組織像から確認される側部繊毛が位置する部位 (a) は, 出鰓血管 (EV) 付近から出鰓側の鰓葉の血管 (EPV, 出鰓細管) に平行して鰓葉の縁辺部を左右に延びている様子が確認された (Fig. 2 D-a)。

鑄型では, 鰓は全体および細部にわたる形が前記の摘出した鰓の形と全く同じ像を示していた (Figs. 2, 3)。このことから, 各鰓葉の内部は全体に血液が充満して流れていることが明らかとなった。鰓葉の鑄型を拡大すると, 鰓葉の全体に樹脂が入らずに丸く抜けている部位 (TB) が散在している様子が確認された (Fig. 4)。しかし, 鰓葉の左右の縁辺部分に延びている出鰓細管 (EPV) には, そのような鑄型が丸く抜けている像は確認されなかった (Fig. 4 B, D)。鰓葉の出鰓側の左右の縁辺部分は, 出鰓細管 (EPV) に隣接して鑄型の薄い部分 (a), 次いで比較的厚い部分が平行に伸びている様子が確認された (Fig. 4 B, D)。また, 鰓葉の中央部分に位置する鰓軸 (CA) の中は, 血液で満たされており, 入鰓血管 (AV) と出鰓血管 (EV) を血管 (CAV, 鰓軸血管) で連絡している様子が確認された (Fig. 4 A)。

鰓葉の縦断面の組織像を見ると, 鰓葉内は, 外側が前部繊毛 (FC) で覆われた出鰓細管 (EPV), 側部繊毛 (LC) をもつ良く発達した繊毛細胞 (FLC) で挟まれて幅が狭くなった血管の部分, 薄い細胞で挟まれた鰓葉の中央付近の血管 (CPV), 外側が後部繊毛 (AC) で覆われた丸い構造をした鰓葉の血管 (IPV, 入鰓細管) と出鰓側から入鰓側へと血管で繋がっており, 所々Trabecula (結締組織繊維柱, TB) で血管壁が連結されている様子が観察された。また, 入鰓細管と出鰓細管の周囲には, 粘液細胞が多数認められた (Fig. 5 B, E)。

鰓葉の横断面を見ると, 左右に出鰓細管 (EPV) が, 中央には鰓軸 (CA) が認められ (Fig. 6 A), 鰓軸内は鰓軸血管 (CAV) となっていた (Fig. 6 E)。左右の鰓葉は鰓軸から交互に伸びて, 各鰓葉の血管は鰓軸血管 (CAV) から分岐して出鰓細管 (EPV) へと延びており, 所々結締組織繊維柱 (TB) で血管壁が連結されている様子が観察された (Fig. 6 E)。

出鰓血管と入鰓血管から斜めに切った断面を見ると, 各鰓葉血管 (CPV) はそれぞれ出鰓血管 (EV) へ繋がっている様子が確認された (Fig. 7 A)。一方, 各鰓葉血管 (CPV) はそれぞれ入鰓血管 (AV) に繋がって伸びている様子が確認された (Fig. 7 B)。

鰓葉の各部位を拡大すると, 横断面では, 鰓葉の血管は

前部繊毛 (FC) で覆われた出鰓細管 (EPV) の部分, 側部繊毛 (LC) をもつ良く発達した繊毛細胞 (FLC) で挟まれた部分, 薄い細胞で挟まれた部分 (CPV), 比較的幅の広い繊毛細胞の部分, 鰓軸血管 (CAV) の部分からなっていた (Fig. 8 A, C, D, E)。縦断面では, 鰓葉の血管は前部繊毛 (FC) で覆われた出鰓細管 (EPV) の部分, 側部繊毛 (LC) をもつ良く発達した繊毛細胞 (FLC) で挟まれた部分, 薄い細胞で挟まれた部分 (CPV), 後部繊毛 (AC) で覆われた入鰓細管 (IPV) からなっていた (Fig. 8 C, D, E, F)。繊毛は, 側部繊毛 (LC) が最も長く, 他の部位のもの (CL) は非常に短い, この短い繊毛は側部繊毛の部位を除いた各部位のいずれにも認められた。

鰓葉の鋳型を拡大すると出鰓細管 (EPV) および入鰓細管 (IPV) の部分を除いた全面に鋳型が丸く抜けた部分 (TB) が展開している様子が認められた (Fig. 4 C, E, 9 A)。一方, 組織像を見ると, 出鰓細管 (EPV) および入鰓細管 (IPV) の部分には認められないが, その他の部位には全面に結締組織繊維柱が分布していた (Figs. 5 E, 8 F, 9 B, C, D, E, F)。また, 出鰓細管 (EPV) に隣接して鋳型の薄い部分 (Fig. 4 Ba, Da, 9 Aa) が走っていたが, この部分は組織像と照らし合わせると側部繊毛 (LC) をもつ幅の広い繊毛細胞 (FLC) の部分 (Figs. 5 E, 8 F, 9 B, C) と一致していた。これらのことから, 鰓葉の鋳型が丸く抜けた部分は結締組織繊維柱で鰓葉の両壁を固定している部位であると推測した。また, 出鰓血管付近から左右に伸びる鋳型の比較的薄い部分は, 樹脂を注入する際に, 良く発達した繊毛細胞で押さえられて血管壁が広がらなかった結果生じたものと考えられる。

以上のことから, サザエの鰓葉は, 三角形をなした2枚の壁内の全体を血液で満たした状態で入鰓血管から出鰓血管へと血液が流れ, しかも各鰓葉の内部は鰓軸血管 (CAV) で連絡されて血液が流れており, 鰓葉の壁は所々が結締組織繊維柱で固定されて一定の幅に保たれた構造となっていることが明らかとなった。また, 各鰓葉の間は側部繊毛の働きで入水口の方から出水口へ向けて水を流し, 鰓葉内はこれと対向流をなして入鰓細管から出鰓細管へと血液を流している (Fig.10) ことが明らかとなった。

要 約

サザエの鰓構造を鋳型および切片標本を作成して明らかにした。鰓葉は三角形の2枚の壁の所々を結締組織繊維柱

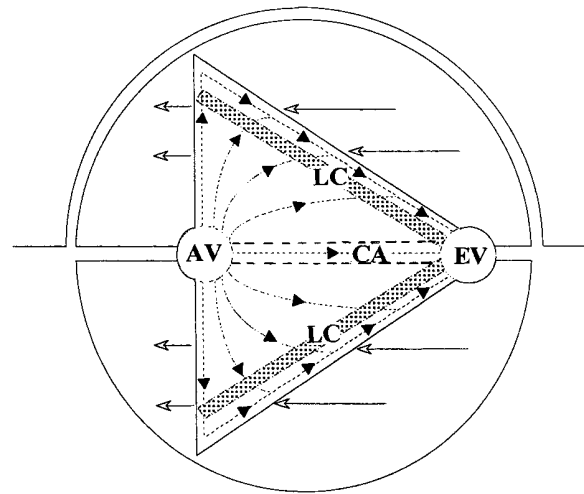


Fig.10. Schematic diagram of blood and water flows at the ctenidial plate. AV: afferent branchial vessel, EV: efferent branchial vessel, CA: ctenidial axis, LC: lateral cilia, Open arrows: direction of water flow, Broken arrows: direction of blood flow.

で固定した構造で, 各鰓葉の内部は連絡していた。血液は各鰓葉内の全体を充滿して入鰓血管から出鰓血管へと流れており, 各鰓葉の外側はこれと対向流をなして側部繊毛の働きで水を流している構造となっていた。

引用文献

- 1) Yonge C M: The pallial organ in the Aspidobranch Gastropoda and their evolution throughout the mollusca. *Phil Trans B*, 232, 493-518 (1947)
- 2) 西脇三郎: 呼吸と循環. 渡辺忠重, 奥谷喬, 西脇三郎 (共編), 軟体動物学概説下巻. サイエンス社, 東京, 89-111 (1999)
- 3) 岩田文男: 前鰓類. 内田亨, 山田真弓 (監), 動物系統分類学5 (下) 軟体動物 (II). 中山書店, 東京, 7-168 (1999).
- 4) Windoffer R, Giere O: Symbiosis of the hydrothermal vent gastropod *Ifremeria nautilei* (Provannidae) with endobacteria - structural analyses and ecological considerations. *Biol Bull*, 193, 381-392 (1997)
- 5) 山元憲一, 河原邦昌, 嶋田誠, 藤井淳, 寺戸寛史: 酸素飽和海水中で安静状態にあるサザエの鰓における酸素摂取. 水大校研報, 44, 89-95 (1996)
- 6) 山元憲一, 河原邦昌, 藤井淳: サザエの酸素摂取と鰓繊毛運動に及ぼす水温の影響. 水大校研報, 46, 33-37 (1997)

- 7) 山元憲一, 半田岳志, 河原邦昌: サザエの酸素摂取. 水大校研報, **56**, 237-249 (2008)
- 8) 山元憲一, 半田岳志, 近藤昌和: マガキの中腸腺の鋳型作成の試み. 水大校研報, **51**, 95-100 (2003)
- 9) 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)
- 10) 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)
- 11) Namba K M, Kobayashi S, Aida K, Uematsu M, Yoshida Y, Kondo K, Miyata Y: Persistent relaxation of the adductor muscle of oyster *Crassostrea gigas* induced by magnesium ion. *Fish Sci*, **61**, 241-244 (1995)
- 12) Handa T, Yamamoto K: Corrosion casting of the digestive diverticula of the pearl oyster, *Pinctada fucata martensii* (Mollusca: Bivalvia). *J Shell Res*, **22**, 777-779 (2003)
- 13) Bell T A, Lightner D V: A handbook of normal Penaeid shrimp history. World aquaculture society, USA, pp. 2 (1988)

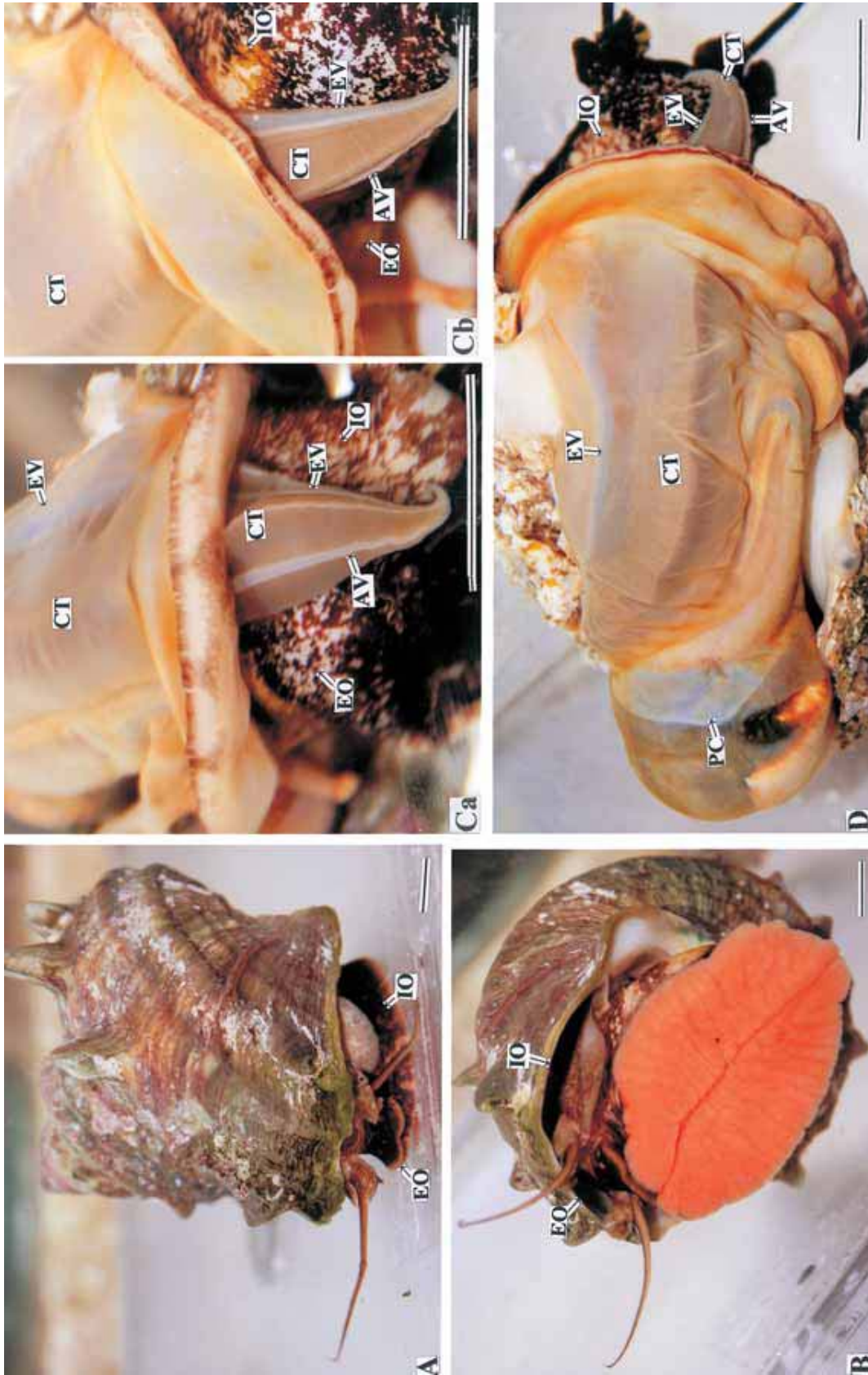


Fig. 1. Whole body (A and B) and soft part (C and D) of the top shell *Turbo cornutus*. IO : inhalent orifice, EO : exhalent orifice, CT : ctenidium, AV : afferent branchial vessel, EV : efferent branchial vessel, PC : pericardium. Bars = 1 cm.

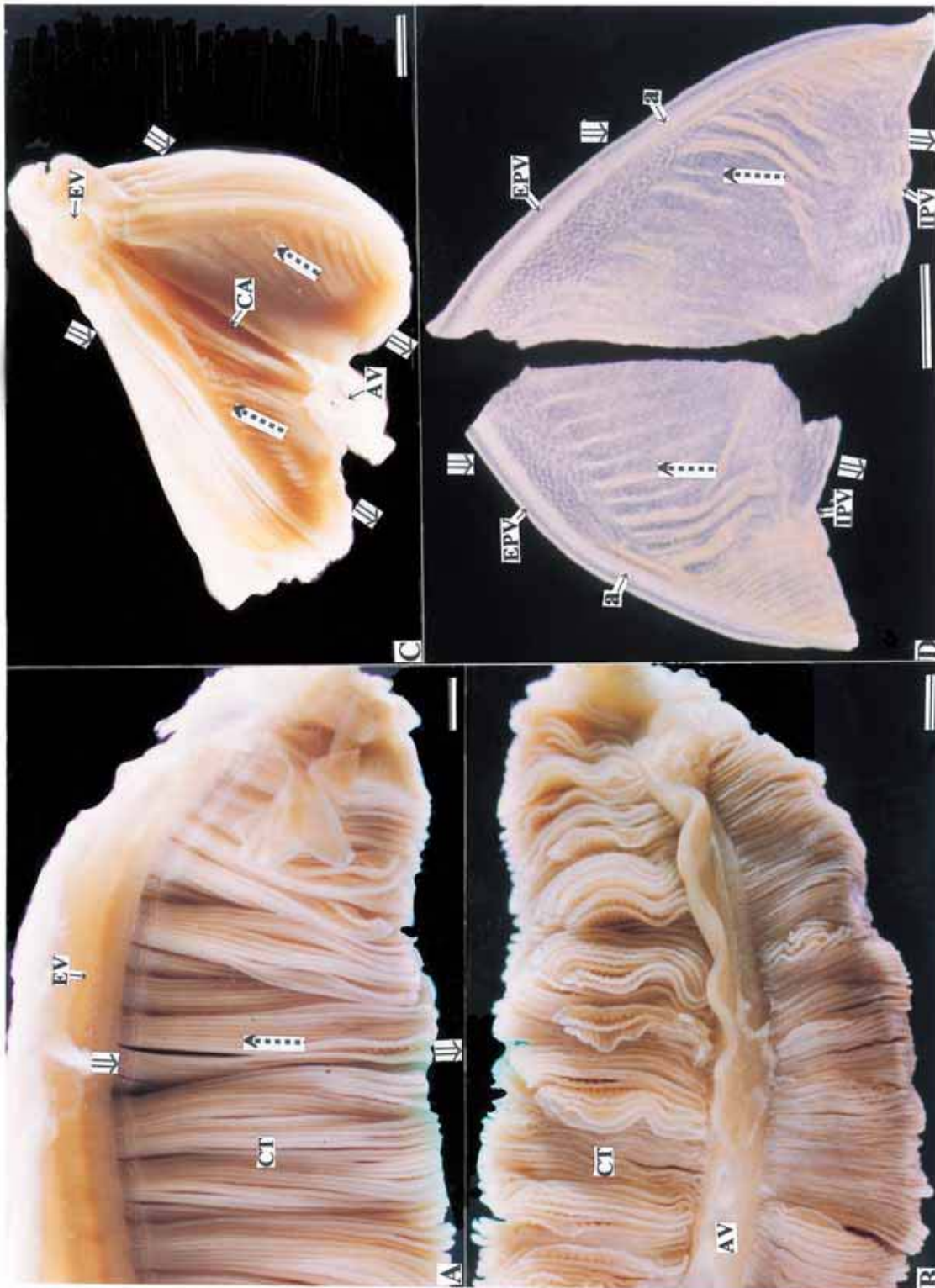


Fig. 2. Ttenidium (A and B) and ttenidial plate (C and D) of the top shell. CT : ttenidium, AV : afferent branchial vessel, EV : efferent branchial vessel, IPV : blood vessel of the afferent side in ttenidial plate, EPV : blood vessel of the efferent side in ttenidial plate, CA : ttenidial axis, a : area of the lateral cilia, Open arrows : direction of water flow, Broken arrows : directions of blood flow. Bars = 1 mm.

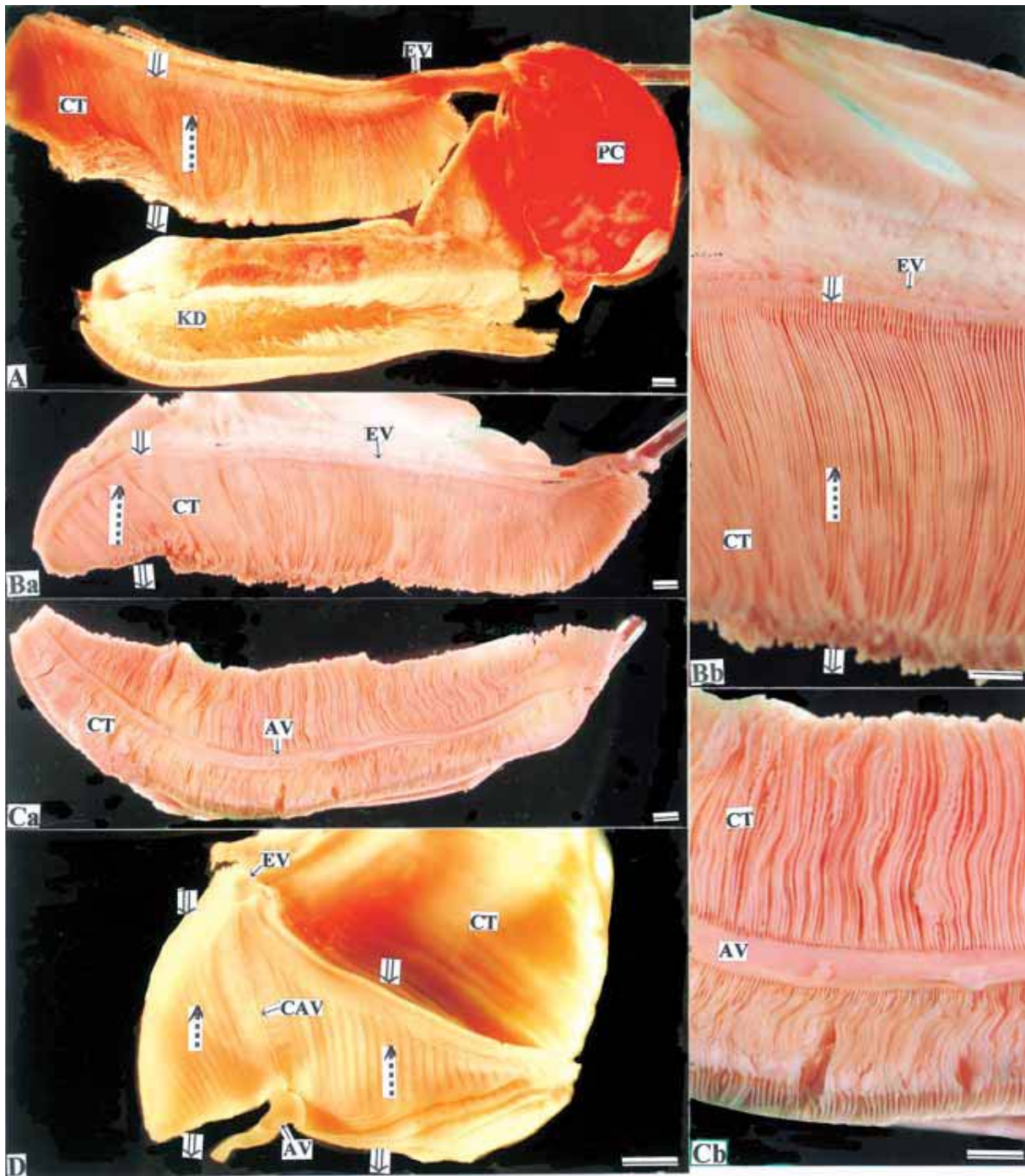


Fig. 3 . Corrosion cast of the ctenidium. Fig. Bb : magnified Fig. Ba, Fig. Cb : magnified Fig. Ca, CT : ctenidium, AV : afferent branchial vessel, EV : efferent branchial vessel, PC : pericardium, KD : kidney, CAV : blood vessel of the ctenidial axis, Open arrows : direction of water flow, Broken arrows : direction of blood flow. Bars= 1 mm.

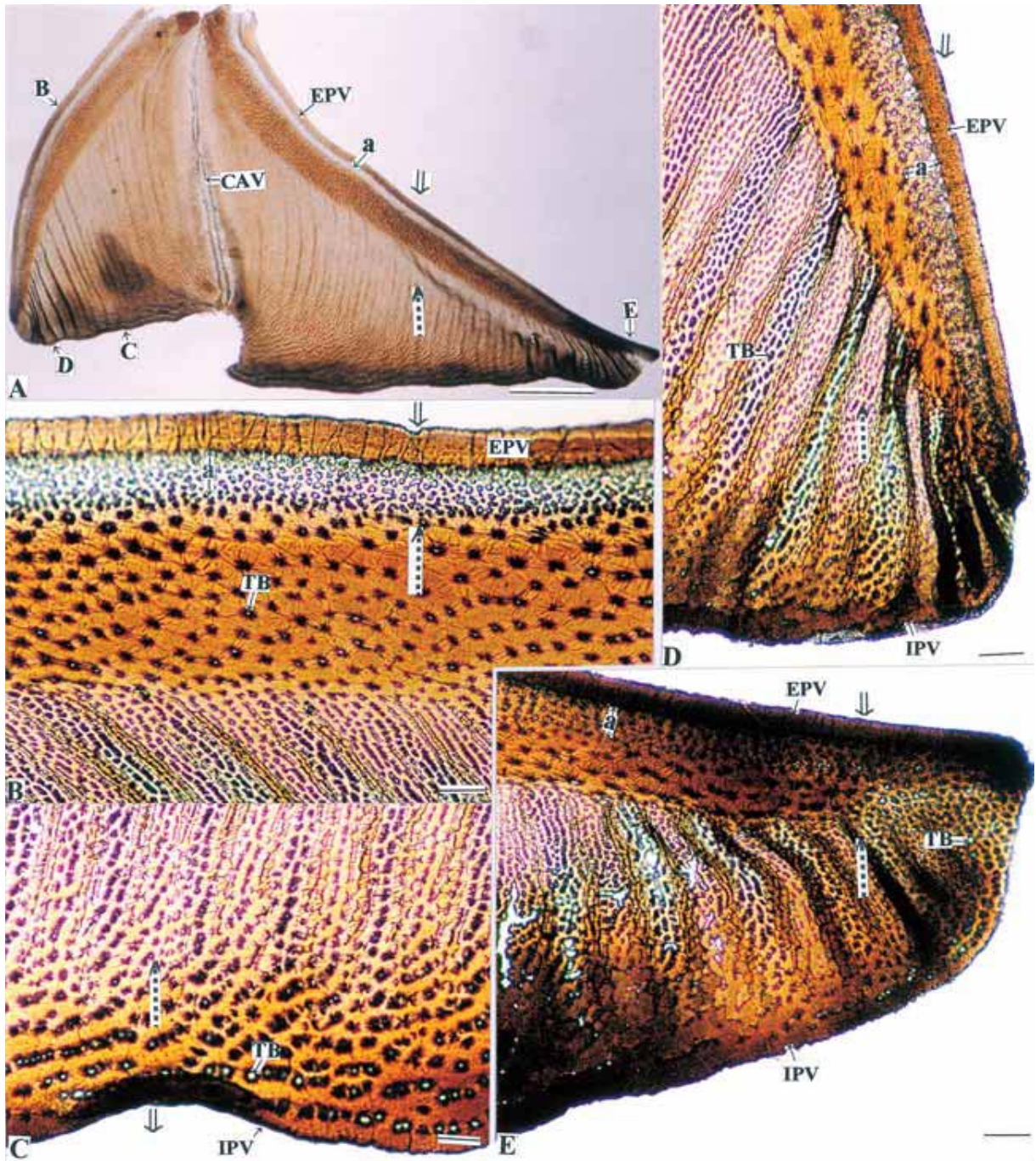


Fig. 4 . Corrosion cast of the ctenidium. Figs. B-E are the magnified sites of B-E in Fig. A. IPV : afferent blood vessel in the ctenidial plate, EPV : efferent blood vessel in the ctenidial plate, a : lateral cilia zone, CAV : ctenidial axis blood vessel, TB : trabecula, Open arrows : direction of water flow, Broken arrows : direction of blood flow. Bar in A= 1 mm. Bars in B-E=100 μ m.

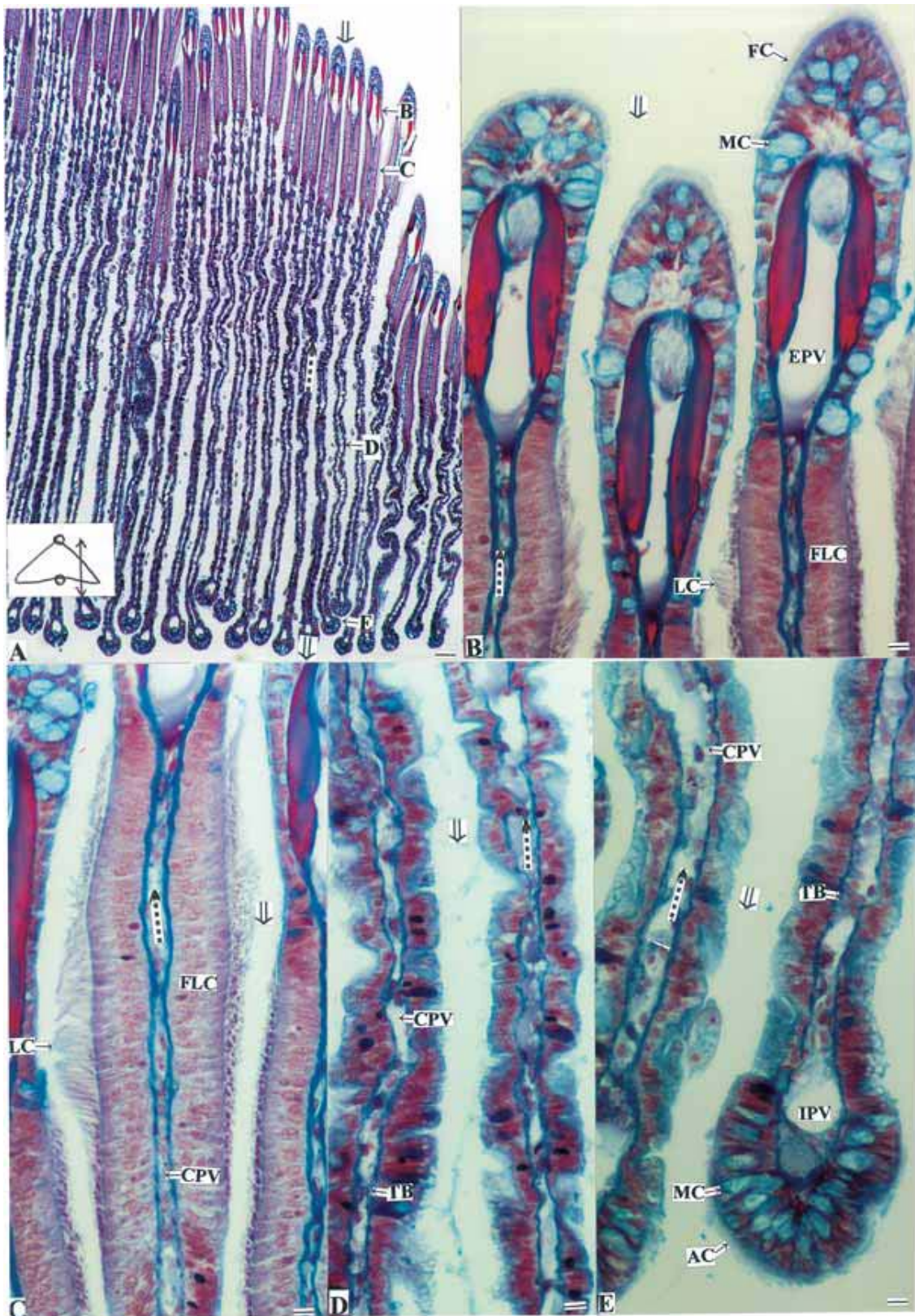


Fig. 5. Vertical section of the ctenidial plate. Figs. B-E are magnified sites of B-E in Fig. A. IPV : afferent blood vessel in the ctenidial plate, EPV : efferent blood vessel in the ctenidial plate, CPV : blood vessel of the ctenidial plate, FC : frontal cilia, LC : lateral cilia, AC : abfrontal cilia, FLC : fragellated cell, MC : mucous cell, TB : trabecula, Open arrows : direction of water flow, Broken arrows : direction of blood flow. Bar in A=100 μ m. Bars in B-E=10 μ m. Azan staining.

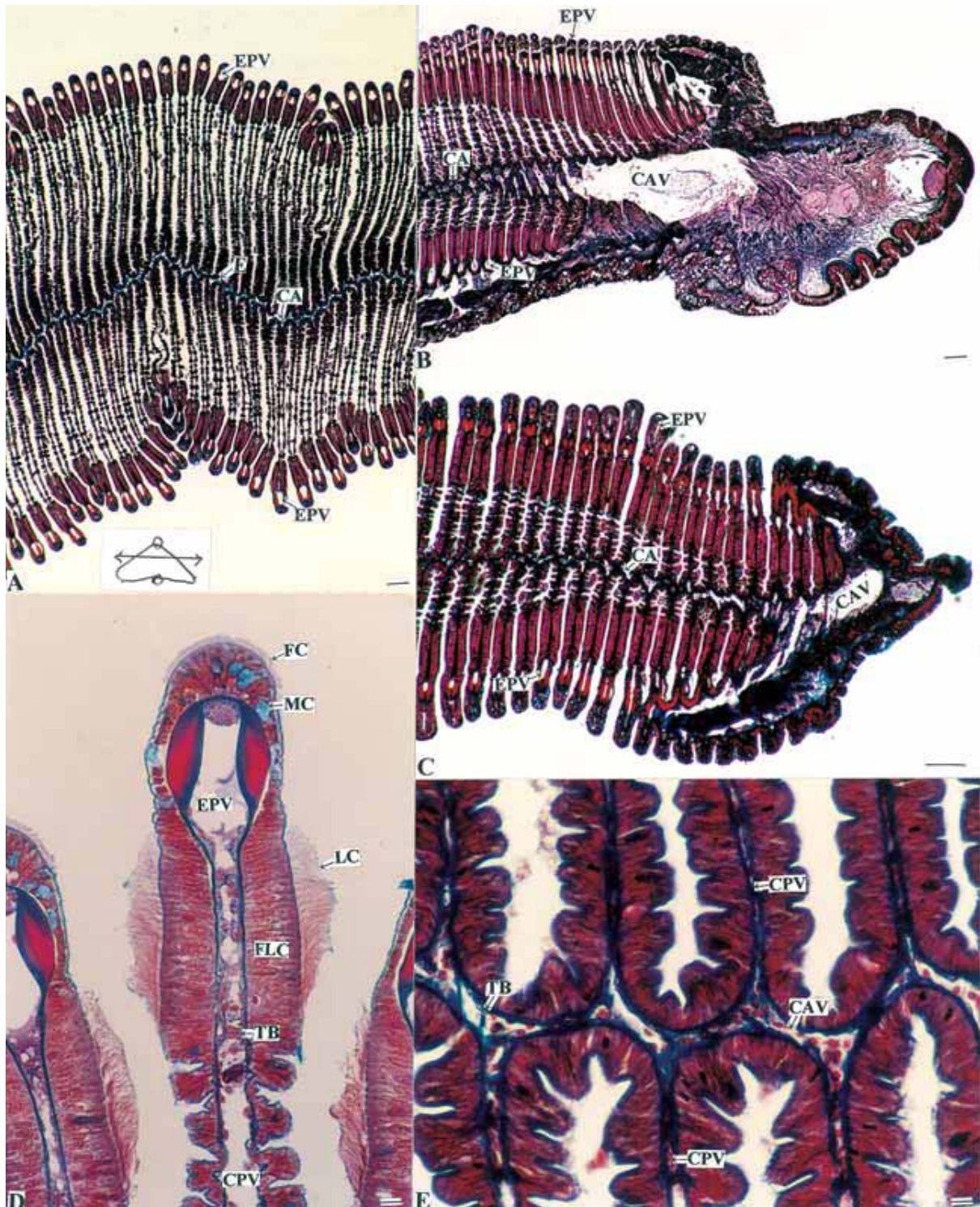


Fig. 6. Horizontal section of the ctenidial plate. Fig. E : magnified E in Fig. A. CA : ctenidial axis, EPV : efferent blood vessel in the ctenidial plate, CAV : ctenidial axis blood vessel, CPV : blood vessel of the ctenidial plate, FC : frontal cilia, LC : lateral cilia, FLC : fragellated cell, MC : mucous cell, TB : trabecula. Bar in A=100 μ m. Bars in B-E=10 μ m. Azan staining.

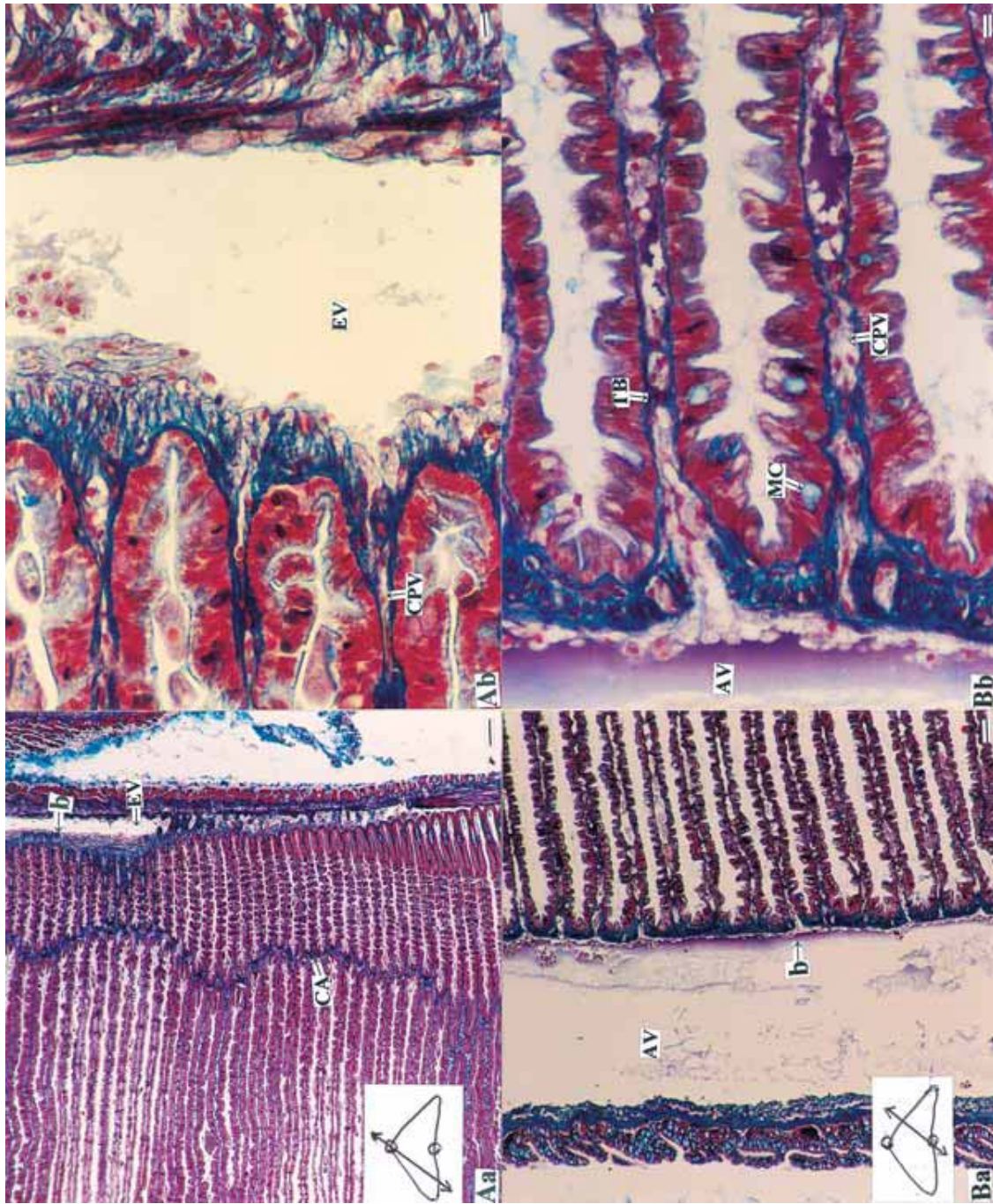


Fig. 7. Oblique section of the ctenidial plate. Fig. Aa, Fig. Ab : magnified b in Fig. Aa, Fig. Bb : magnified b in Fig. Ba, AV : afferent branchial vessel, EV : efferent branchial vessel, CA : ctenidial vessel, CPV : blood vessel of the ctenidial plate, TB : trabecula, MC : mucous cell. Bars in Aa and Ba = 100 μ m. Bars in Ab and Bb = 10 μ m. Azan staining.

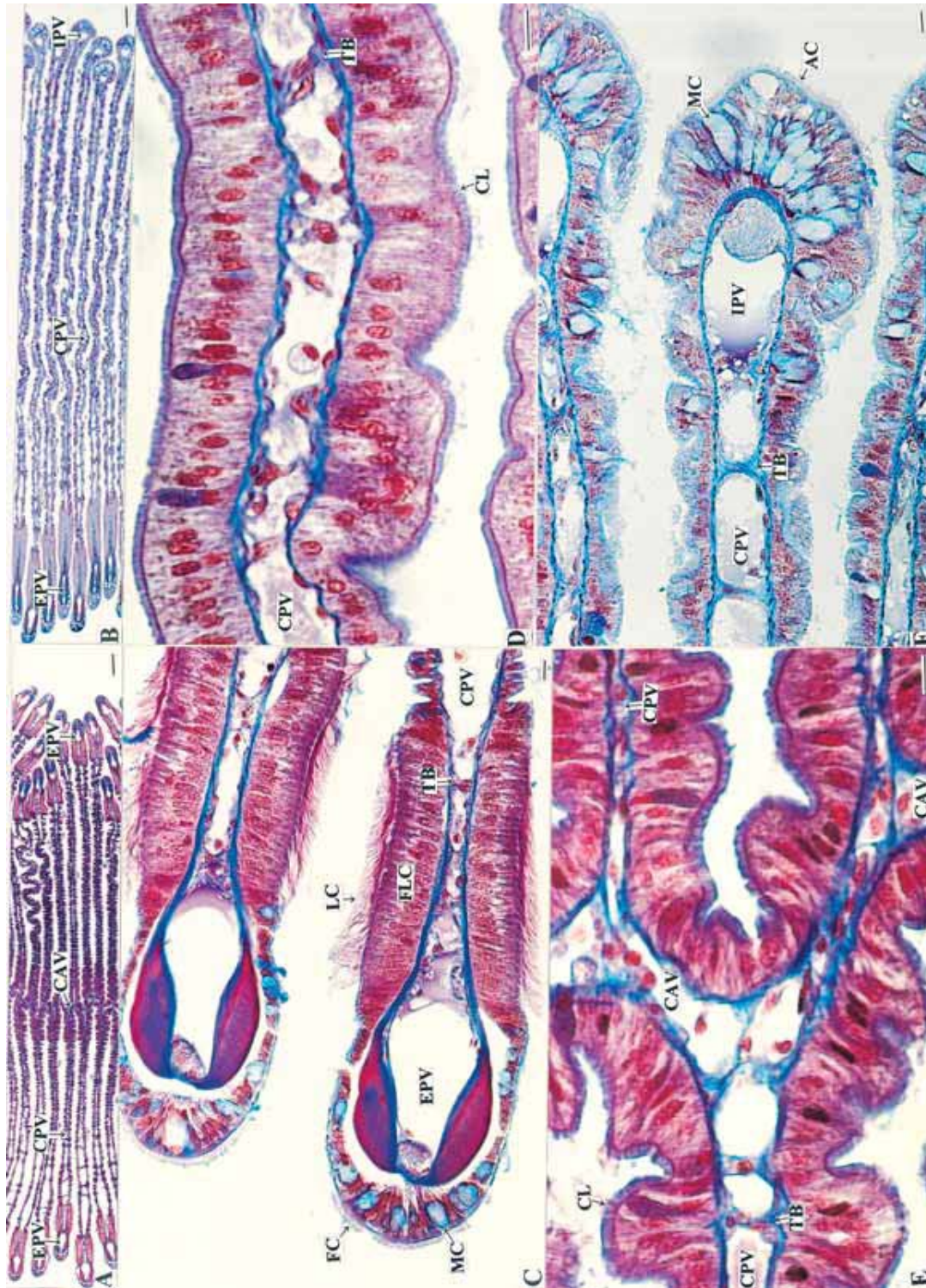


Fig. 8. Horizontal (Fig.A) and vertical (Fig. B) sections of the tentidial plate, C : position of the efferent branchial vessel, D : position of the blood vessel of the tentidial plate, E : position of the tentidial axis, F : position of the afferent branchial vessel, EPV : efferent blood vessel in the tentidial plate, CAV : tentidial axis blood vessel, CPV : blood vessel of the tentidial plate, IPV : blood vessel of the afferent side in tentidial plate, FC : frontal cilia, LC : lateral cilia, AC : abfrontal cilia, CL : cilium, FLC : fragellated cell, MC : mucous cell, TB : trabecula. Bars in A and B=100 μ m. Bars in C-F=10 μ m. Azan staining.

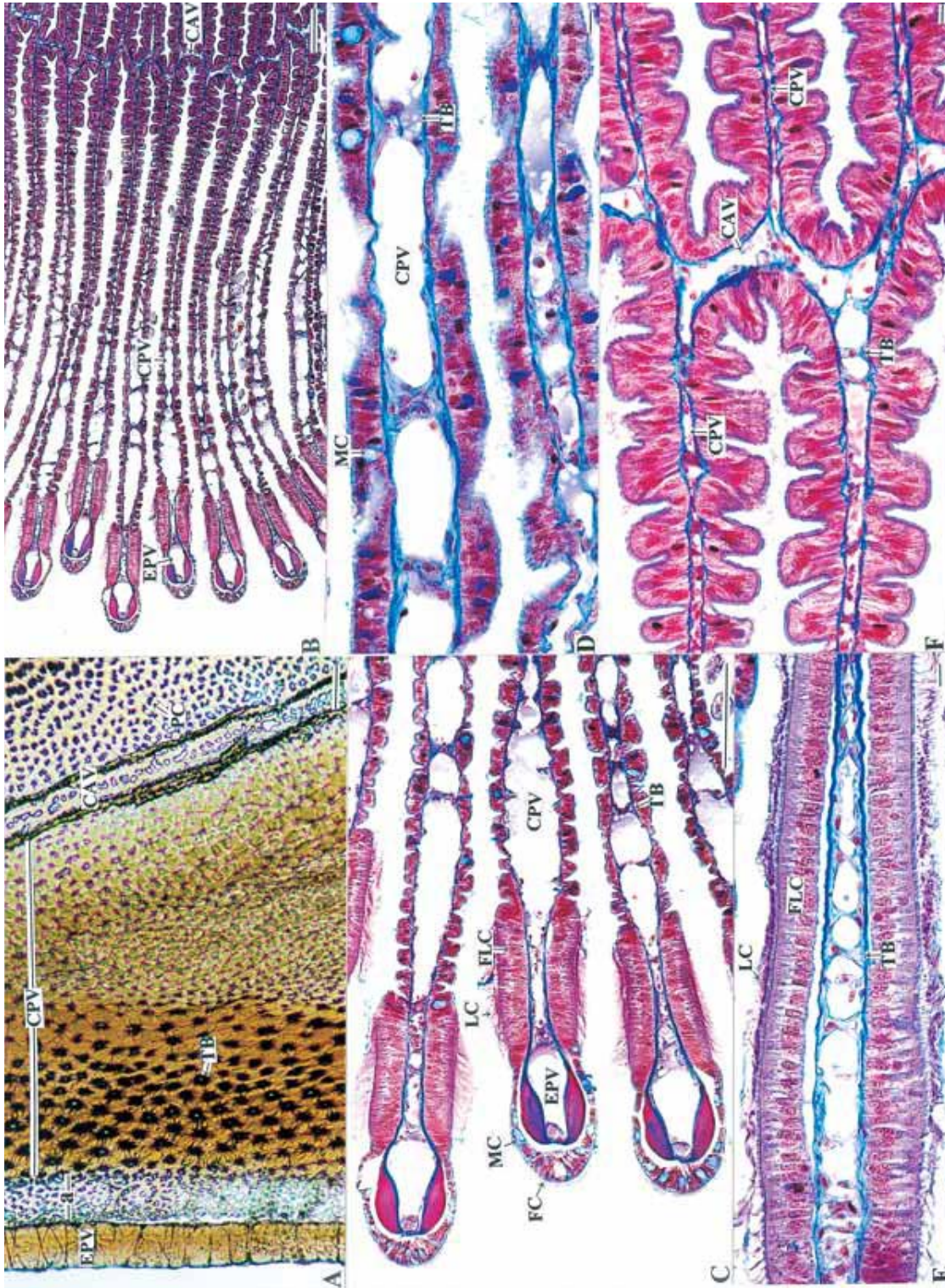


Fig. 9. Blood vessel and trabecula of the ctenidial plate. Fig. A : Corrosion cast, Figs. B-F : Azan staining, TB : trabecula, EPV : efferent blood vessel of the ctenidial plate, CPV : blood vessel of the ctenidial plate, CAV : ctenidial axis blood vessel, a : area of the lateral cilia, FC : frontal cilia, LC : lateral cilia, MC : mucous cell, FLC : flagellated cell. Bars in A and B=100 μ m. Bars in C-F=10 μ m