

## アカガイの鰓組織

山元憲一・荒木晶・半田岳志<sup>†</sup>

### Histological Structure on the Ctenidium of the Chest-shell *Scapharca broughtonii* (Arcoida: Arcidae)

Ken-ichi Yamamoto, Akira Araki and Takeshi Handa<sup>†</sup>

**Abstract** : The structure of the ctenidium in the chest-shell *Scapharca broughtonii* (Arcoida: Arcidae) was histomorphologically examined. The histological structures are as follows: 1). The fused border of outer lamella of outer ctenidium and the fused border of inner lamella of inner ctenidium do not fuse to the mantle and the visceral mass (VM), respectively. 2). The dorsal bent of ctenidium (DB) is filaments (OF) bending to the branchial cavity and the food groove is not formed on the ridge of DB. 3). The interlamellar connecting membrane is observed about 10-20% length of OFs which are ascending from the ventral bend of the ctenidium (VB). 4). The interlamellar extension of filament is formed at abfrontal side of all OFs in the outer lamella of inner ctenidium and in the inner lamella of outer ctenidium is spreading out between the vessel of ordinary filament and the vessel-like interlamellar connecting vessel. 5). Neighboring OFs are connected each other with the cilia at the interfilamentar junction, VB and DB. And the coarse frontal cilia and the fine frontal cilia are arranged at the center and the both sides of the frontal surface of OF, respectively. 6). In the labial palp, the proximal oral grooves extend between the inner lip and the outer lip on either side of the oral aperture and OL is equipped with the membranous flap of lip. 7). The lateral oral grooves extend between the inner palp of labial palp (IPP) and the outer palp of labial palp, and the tip of IPP is fixed on VM with the suspensory membrane of labial palp.

**Key words** : Chest-shell; Dorsal bent of ctenidium; Interlamellar extension of filament; Membranous flap of lip; Ordinary filament; Ventral bend of the ctenidium.

## 緒 言

二枚貝類の鰓構造は、ウグイスガイ目ウグイスガイ科のアカヤガイ *Pinctada fucata martensii*, シロチョウガイ *Pinctada maxima* およびハボウキガイ科のタイラギ *Pinna japonica*, イシガイ目イシガイ科のイケチョウガイ *Hyriopsis schlegeli* で報告されている<sup>1-4)</sup>。著者らは、貝類の呼吸・循環や捕食に関する研究を進める上での基礎資料を得る目的で、各種二枚貝類について、鰓構造を解剖学および組織学的に明らかにしてきた<sup>5-19, 22, 23)</sup>。イガイ目イガイ科のムラサキイガイ *Mytilus galloprovincialis* およびムラサキイコ *Septifer virgatus* では、鰓葉は常鰓糸が平坦に並んだ構造で、隣接する常鰓糸が繊毛で連結された糸鰓型を示

していた<sup>5, 6)</sup>。ウグイスガイ目ウグイスガイ科のマベ *Pteria penguin*, アコヤガイおよびクロチョウガイ *Pinctada margaritifera*, ハボウキガイ科のリシケタイラギ *Atrina (Servatrina) lischkeana*, イタヤガイ科のヒオウギ *Mimachlamys nobilis* およびホタテガイ *Patinopecten yessoensis* では、鰓葉は主鰓糸と十数本の常鰓糸を一組として波形に並んだ構造を示し、各鰓糸の間が繊毛で連結された擬弁鰓型を示していた<sup>7-14)</sup>。しかし、ヒオウギやホタテガイでは、他の二枚貝と異なり、外鰓外葉の基部は外套膜から自由に離れる構造となっていた<sup>11-14)</sup>。イタボガキ科のマガキ *Crassostrea gigas* およびイタボガキ *Ostrea denselamellosa*, マルスダレガイ目ナタメガイ科のアゲマキガイ *Sinonovacula constricta*, マテガイ科のマテガイ *Solen strictus*, マルスダレガイ科のアサ

り *Ruditapes philippinarum* では、鰓葉は主鰓糸と十数本の常鰓糸を一組として波形に並んだ構造を示すが、隣接する鰓糸は膜状の組織で連結された弁鰓型を示していた<sup>15-19</sup>。ただし、アサリでは、外鰓外葉の基部が著しく拡張した構造を示していた<sup>17</sup>。また、同じ弁鰓型のサラガイ *Megangulus venulosus* (マルスダレガイ目ニッコウガイ科) では、他のニッコウガイ科で知られているように<sup>20, 21</sup>、鰓葉は常鰓糸が平坦に並んだ糸鰓型と同様の構造を示し、外鰓は外葉が欠落し、内葉が上方に展開していたが、内鰓は前記の二枚貝類と同様に外葉と内葉が下方に延びた形を示していた<sup>22, 23</sup>。このように、二枚貝類の鰓構造は、種によって異なる構造を有している。本研究では、糸鰓型として知られるフネガイ科のアカガイ *Scapharca broughtonii* の鰓構造を組織学的に調べた。なお、二枚貝の分類は奥谷<sup>24</sup>)に従った。

## 材料および方法

実験には、山口県栽培漁業公社より入手した殻長 $18.2 \pm 2.3$  mm (平均値  $\pm$  標準偏差, 以降同様に表す), 殻高 $14.2 \pm 1.6$  mm, 殻幅 $12.1 \pm 0.4$  mm のアカガイ12個体を用いた。アカガイは、約0.4 M の塩化マグネシウム水溶液<sup>25</sup>)に2~4時間浸漬して軟体部を伸展させ、Davidson液<sup>26</sup>)で固定した。組織像は常法に従ってパラフィン切片(10  $\mu$ m)を作成し、アザン染色を施して光学顕微鏡で観察した<sup>27</sup>。

## 結果および考察

### 鰓の形

Ridewood<sup>20</sup>)およびAtkins<sup>21</sup>)は糸鰓型および擬弁鰓型の鰓では、縦断面は外鰓と内鰓の大きさがほぼ同じであり、「w型」を示すと報告している。このような型は、アカガイにもあてはまり(Figs. 1-1, 1-2, 1-3), これまでに明らかにしてきたムラサキガイ, ムラサキインコ, マベ, アコヤガイ, クロチョウガイ, リシケタイラギ, ヒオウギ, ホタテガイ, イタボガキ, マガキの型と同様であった<sup>5-16</sup>)。しかし、外鰓外葉および内鰓内葉の鰓葉背側屈曲部(dorsal bend of ctenidium, DB)は、ヒオウギ<sup>11, 12</sup>)やホタテガイ<sup>13, 14</sup>)と同じ形を示していた(Figs. 1-1, 2, 3, 4-1, 4-2)。また、ヒオウギ<sup>11, 12</sup>)やホタテガイ<sup>13, 14</sup>)と同様に、外鰓外葉の鰓葉背側屈曲部の外鰓外葉合着縁(fused border of outer lamella of outer ctenidium, FOC)は外套膜に接着していなかった(Figs. 2C, 4-1D)。同様に、内鰓内葉の鰓葉背側屈曲部の内

鰓内葉合着縁(fused border of inner lamella of inner ctenidium, FIC)は左右の内鰓内葉の間あるいは内臓塊の側壁に接着していなかった(Figs. 1-2B-E)。外鰓外葉合着縁(FOC)と内鰓内葉合着縁(FIC)の表面には、ヒオウギ<sup>11, 12</sup>)やホタテガイ<sup>13, 14</sup>)と同様に繊毛は認められなかった(Figs. 2C, 2D, 4-1D, 4-1E, 4-2H, 4-2I)。これらのことから、アカガイはヒオウギ<sup>11, 12</sup>)やホタテガイ<sup>13, 14</sup>)と同様に、鰓葉を十分に伸展させた状態では、外鰓外葉と内鰓内葉の鰓葉背側屈曲部の外鰓外葉合着縁と内鰓内葉合着縁をそれぞれ外套膜と内臓塊の側壁に接触させているが、鰓葉を収縮させると、二つの合着縁はそれぞれの部位から剥離させると考えられる。また、アカガイは、殻腔内の水圧を急激に変化させた時にも両合着縁をそれぞれの接触部位から剥離させて、鰓葉の損傷を防ぐと推測される。

### 鰓上腔

鰓葉基部に存在し、鰓糸の間を通過させた水を出水溝(EO)へ導く通路である鰓上腔(SBC)は、背側から腹側にかけて次のように変化していた。背側では、鰓上腔は、左右の鰓葉のいずれも外鰓外葉(OLO)と外鰓内葉(ILO)の間および内鰓外葉(OLI)と内鰓内葉(ILI)の間に1本ずつ、合計4本が形成されていた(Figs. 1-1A, 1-2B-E)。次いで、鰓上腔は、左右の鰓葉の外鰓外葉と外鰓内葉の間に1本ずつの2本、および左右の鰓葉の内鰓内葉合着縁がお互いに接着して左右の鰓葉の内鰓外葉の二つが一緒になった1本、合計3本が形成されていた(Fig. 1-3F)。出水溝(EO)に近づくと鰓軸(CA)が体壁から離れて、鰓上腔は左右の鰓葉のそれぞれで外鰓外葉と外鰓内葉の間が連絡して一つとなり、更に左右の鰓葉の内鰓内葉合着縁のお互いが接着して左右の鰓葉の間が一緒になって、1本となり(Fig. 1-3G, 1-3H), 出水溝に連結されていた(Fig. 1-3I)。

### 鰓葉背側屈曲部

アカガイの鰓葉背側屈曲部(dorsal bend of ctenidium, DB)はヒオウギ<sup>11, 12</sup>)やホタテガイ<sup>13, 14</sup>)と同様に、常鰓糸の外鰓外葉および内鰓内葉の背側の末端が外側に屈曲した構造となっていた(Figs. 2C, 2D, 3D, 4-1D, 4-1E, 4-2H)。外鰓外葉および内鰓内葉の鰓葉背側屈曲部の先端は、ヒオウギ<sup>11, 12</sup>)やホタテガイ<sup>13, 14</sup>)と同様にそれぞれ外鰓外葉合着縁(FOC)および内鰓内葉合着縁(FIC)を形成していた(Figs. 2C, 2D, 3D, 4-1D, 4-1E, 4-2H, 16A, 16B)。ヒオウギ<sup>11, 12</sup>)やホタテガイ<sup>13, 14</sup>)の鰓葉背側屈曲部では、鰓糸の血管はお互い

に内部が連絡した組織像が示されている。しかし、アカガイの鰓葉背側屈曲部では、隣接した常鰓糸の間は鰓糸間連結部(IFJ)を構成して繊毛で接着した構造となっており、常鰓糸血管(VOF)は隣接する常鰓糸の間を連絡していなかった(Figs. 2C, 2D, 3D, 4-1D, 4-1E, 4-2H)。従って、アカガイの鰓葉背側屈曲部の末端は常鰓糸血管の走行の末端となっており、マベ、アコヤガイ、クロチョウガイ、リシケタイラギ、イタボガキ、マガキで見られる縦走血管<sup>7-10, 15, 16</sup>が認められなかった。

### 鰓葉腹側屈曲部

マベ、アコヤガイ、クロチョウガイ、リシケタイラギ、イタボガキ、マガキでは、鰓葉腹側屈曲部は食物溝を形成し、食物溝を構成する各鰓糸の内部は縦走血管で連絡されている<sup>7-10, 15, 16</sup>。しかし、Atkins<sup>21, 28</sup>は、フネガイ科の二枚貝類では鰓葉腹側屈曲部は食物溝を形成しないと報告している。アカガイでも、鰓葉腹側屈曲部は常鰓糸が鰓葉を下降し、次いで上昇することで形成された丸く屈曲した簡単な構造を示し、食物溝は認められなかった(Figs. 5B, 5E, 5F, 6A, 6C)。また、アカガイの鰓葉腹側屈曲部では、常鰓糸はお互いが鰓糸間連結部を構成して繊毛で接着し、常鰓糸血管(VOF)は互いが連絡していなかった(Fig. 9C)。

### 基底溝

鰓葉背側屈曲部の内側(鰓腔側)は、外鰓外葉(OLO)には外鰓外葉基底溝(BTO)が、内鰓内葉(ILI)には内鰓内葉基底溝(BTI)が形成されていた(Figs. 2C, 2D, 4-1D, 4-1E, 4-2H, 4-2I)。これらの基底溝は、湾曲した常鰓糸で構成されていた。従って、基底溝の表面は、常鰓糸の前繊毛(FCL)に相当する繊毛で覆われた構造となっていた(Figs. 4-1D, 4-1E, 4-2H, 4-2I)。一方、内鰓外葉(OLI)と外鰓内葉(ILO)の境には、内外鰓外内葉基底溝(BTL)が形成されていた(Figs. 4-1C, 4-2G, 5C, 9B)。ヒオウイギやホタテガイでは、同基底溝は内鰓外葉の常鰓糸と外鰓内葉のそれぞれの常鰓糸が交互に交差した構造を示している<sup>11-14</sup>。アカガイでもヒオウイギ<sup>11, 12</sup>やホタテガイ<sup>13, 14</sup>と同様に、内外鰓外内葉基底溝が内鰓外葉と外鰓内葉の常鰓糸で構成されていた(Figs. 4-1C, 4-2G, 5C, 8A-D, 9B)。また、内外鰓外内葉基底溝の表面も、外鰓外葉基底溝や内鰓内葉基底溝と同様に、常鰓糸の前繊毛に相当する繊毛で覆われていた(Figs. 4-1C, 4-2G, 5C)。これらことから、3つの基底溝は鰓葉で捕捉した懸濁粒子を集めて運搬する通路であることが明らかである。

### 鰓葉間連結膜

内鰓と外鰓のそれぞれの鰓葉腹側屈曲部近くの内葉と外葉の間は、お互いが連結されていた(Fig. 6C)。このような鰓葉間の連結は、鰓葉腹側屈曲部から鰓葉の長さの10-20%までの間に認められた。そこで、鰓葉腹側屈曲部から鰓軸に向かって約100  $\mu\text{m}$  間隔で鰓糸の横断切片を観察すると、内葉と外葉の常鰓糸の間は同一部位が横断切片毎に連続して連結していた(Fig. 7A-E)。この状態から、アカガイの内葉と外葉の常鰓糸の間は、ムラサキイガイ<sup>5</sup>、ムラサキインコ<sup>6</sup>やリシケタイラギ<sup>10</sup>で認められる棒状の構造(鰓葉間連結棒)による連結ではなく、膜構造(鰓葉間連結膜, ICM)で連結していると判断した。

鰓葉間連結膜は、マベ、アコヤガイ、クロチョウガイ、リシケタイラギ、ヒオウイギ、ホタテガイ、イタボガキおよびマガキでは、内葉と外葉の相対する主鰓糸の間を連結している<sup>7-16</sup>。しかし、アカガイの鰓葉間連結膜は、前記の二枚貝類と異なって、全ての相対する常鰓糸の間を連結していた(Figs. 7A-E)。

### 鰓糸拡張

Atkins<sup>28</sup>は、フネガイ目タマキガイ科のホンタマガイ *Glycymeris glycymeris* およびフネガイ科のカドバリフネガイ *Arca tetragona* の内鰓外葉および外鰓内葉の鰓糸には、鰓糸拡張(interlamellar extension of filament, IEF)が認められると報告している。特に、イタヤガイ目イタヤガイ科の二枚貝類では、主鰓糸背面呼吸膜(respiratory expansion)と呼ばれる発達した鰓糸拡張が、内鰓外葉および外鰓内葉の主鰓糸にその基部から約1/3の長さまでの間に展開している<sup>29</sup>。同じイタヤガイ科のヒオウイギやホタテガイでも同様に、内鰓外葉および外鰓内葉の主鰓糸に主鰓糸背面呼吸膜が展開している<sup>11-14</sup>。アカガイでも内鰓外葉および外鰓内葉の鰓糸には、前記の主鰓糸背面呼吸膜に比べると幅が狭いが、鰓糸拡張が展開していた(Figs. 4-2F, 6A, 6B, 9B, 12A)。しかし、アカガイの鰓糸拡張は、主鰓糸にのみ展開しているヒオウイギ<sup>11, 12</sup>やホタテガイ<sup>13, 14</sup>の主鰓糸背面呼吸膜と異なって、常鰓糸の全てに展開していた(Figs. 4-2F, 6A, 6B, 9B, 12A)。アカガイの鰓糸拡張は、内鰓外葉および外鰓内葉の基部付近から鰓葉腹側屈曲部に進むに伴って幅が狭くなり(Figs. 6A, 12A)、更に、同屈曲部を屈曲して内鰓内葉および外鰓外葉に至ると非常に狭くなっていた(Figs. 5B, 5E, 9A)。

アカガイの鰓糸拡張は鰓葉基部の入鰓静脈(ABV)から延

びる血管(鰓葉間連結血管様血管, LICV)と常鰓糸の間に展開していた(Figs. 2D, 6B, 8A-D, 9B, 12A, 12B)。また、鰓糸拡張の内部は、常鰓糸血管と鰓葉間連結血管様血管を連絡する血管となっていた(Fig. 12B)。この血管は、二枚の膜で挟まれた板状の構造で、常鰓糸血管と鰓葉間連結血管様血管の間を常鰓糸の走行に平行に連続して連結していた。

### 鰓糸連結

鰓糸は、糸鰓類のムラサキイガイ<sup>5)</sup>やムラサキインコ<sup>6)</sup>と同様に、常鰓糸が平坦に並んだ構造を示していた(Figs. 3A, 5D-F, 6C, 7A-E, 10C-E, 11B-D)。隣接する常鰓糸の間は、ムラサキイガイ<sup>5)</sup>と同様に、お互いが鰓糸連結部(IFJ)を形成して繊毛で接着している(Figs. 10C, 10E, 10G, 11C, 11D, 12B-D)。マベ、アコヤガイやクロチョウガイでは、鰓糸の間は相対する鰓糸に瘤状に盛り上がった連結盤を構成し、相対する連結盤の間を繊毛で連結している<sup>7,9)</sup>。しかし、アカガイでは、鰓糸連結部はムラサキイガイ<sup>5)</sup>と同様にこれらの構造よりも貧弱で、鰓糸の細胞壁に局在する繊毛細胞から延びた繊毛で相対する繊毛細胞の間を接着した簡単な構造となっていた(Figs. 10G, 10D, 12B-D)。ムラサキイガイ<sup>5)</sup>やムラサキインコ<sup>6)</sup>の鰓糸連結部は常鰓糸の鰓上腔側の表面を常鰓糸の走行とほぼ直角に、しかも等間隔に、鰓葉背側屈曲部(DB)と鰓葉腹側屈曲部(VB)の間を数十条が平行に並んでいる。しかし、アカガイの鰓葉の組織像からは、それらの屈曲部の間を常鰓糸の鰓糸連結部は一箇所程度しか確認されなかった(Fig. 11C)。これらのことから、アカガイの鰓糸連結部の数は、ムラサキイガイ<sup>5)</sup>やムラサキインコ<sup>6)</sup>と比較して、非常に少ないと推測された。一方、鰓葉背側屈曲部では、常鰓糸は鰓糸連結部(IFJ)を形成してお互いが繊毛で連結されていた(Figs. 2C, 2D, 4-1D, 4-1E, 4-2H, 4-2I, 10E-F)。鰓葉腹側屈曲部でも同様に繊毛で連結されていた(Fig. 9C)。

### 鰓糸

鰓糸を構成する常鰓糸は、糸鰓型のムラサキイガイ<sup>5)</sup>やムラサキインコ<sup>6)</sup>と同様に、前面が前繊毛(FCL)で覆われていた(Figs. 10C-E, 12B-D)。糸鰓型のフネガイ科では、前繊毛は粗大前繊毛(CFC)と微小前繊毛(FFC)で構成され、前者は常鰓糸の前面の中央に、後者は粗大前繊毛の両脇に配置されている<sup>21, 28)</sup>。粗大前繊毛は、鰓葉で捕捉した比重の大きな懸濁粒子に反応して、これを鰓葉腹側屈曲部へ運び、微小前繊毛は比重の小さい懸濁粒子を鰓葉背側屈曲部へ運

ぶとされている<sup>21, 28)</sup>。鰓葉背側屈曲部へ運ばれた懸濁粒子は、外鰓外葉基底溝、内鰓内葉基底溝および内外鰓外内葉基底溝の繊毛運動で唇弁へ運ばれて捕食されると報告されている<sup>21, 28)</sup>。しかし、鰓葉腹側屈曲部へ運ばれた懸濁粒子は、フネガイ科およびナミマガシワガイ科の二枚貝類では、他の二枚貝類と異なって、同屈曲部の繊毛運動で唇弁と反対側に運ばれることが知られている<sup>21, 28)</sup>。アカガイでも、前繊毛は粗大前繊毛と微小前繊毛で構成され、前者は常鰓糸の前面の中央に、後者は粗大前繊毛の両脇に配置されていた(Figs. 13A-D)。これらのことから、アカガイでも鰓葉で捕捉した比重の小さな懸濁粒子は鰓葉背側屈曲部へ運ばれ、三つの基底溝の繊毛運動によって唇弁へ運んで捕食すると考えられる(Fig. 13E)。一方、鰓葉で捕捉した比重の大きな懸濁粒子は、他のフネガイ科の貝類と同様に、鰓葉腹側屈曲部へ運ばれ、同屈曲部の繊毛運動で唇弁と反対側に送られていると推測される(Fig. 13E)。

### 鰓糸の血行

鰓軸(CA)の部位では、鰓糸へ血液を送る入鰓静脈(ABV)と鰓糸より血液を送り出す出鰓静脈(EBV)が並走している(Figs. 1-3F-I)。内外鰓外内葉基底溝(BTL)では、出鰓静脈は常鰓糸血管(VOF)と連絡していた。入鰓静脈は、入鰓静脈から鰓軸の中を延びている血管(本報告では、この血管も入鰓静脈と表記する)を経由して、マベ、アコヤガイ、クロチョウガイ、リシケタイラギ、イタボガキおよびマガキでも認められている鰓葉間連結血管<sup>7, 10, 15, 16)</sup>に相当する血管(鰓葉間連結血管様血管, LICV)へと連絡していた(Figs. 5D, 5E, 6B, 6C, 7E, 8A-D, 9B, 10C, 12B-D, 13D)。これらのことから、鰓糸への血液は、入鰓静脈から鰓葉間連結血管様血管を経由して送られることは明らかである。

出鰓静脈から延びた常鰓糸血管(VOF)は鰓糸拡張に展開している板状の血管で鰓葉間連結血管様血管と連絡されていた(Figs. 2C, 2D, 6B, 8A-D, 9B)。常鰓糸血管と鰓糸拡張内に展開している板状の血管との境付近には、アザン染色で青く染色されるキチン層(CH)が認められた(Figs. 2C, 2D, 9B)。しかし、この鰓糸拡張の幅は鰓葉腹側屈曲部(VB)へ進むに伴って狭くなっていた(Figs. 6A, 12A)。鰓葉腹側屈曲部では、鰓葉の外葉と内葉のそれぞれの相対する常鰓糸の間は、全ての常鰓糸が鰓葉間連絡膜で連結されており、相対する常鰓糸の常鰓糸血管(VOF)は鰓葉間連絡膜血管(VICM)で連結されていた(Figs. 6C, 7A-E)。しかし、鰓葉間連結血管様血管と常鰓糸血管の境は、鰓葉腹側屈曲部を

湾曲して鰓葉背側屈曲部へ延びる間では、見分けられなかった(Figs. 5E, 12C)。そこで、常鰓糸の断面は内部の全てを常鰓糸血管が占めた様相を呈していた(Figs. 5E, 12C)。また、鰓糸の項で記したように、常鰓糸は、内外鰓外内葉基底溝から鰓葉腹側屈曲部を経て鰓葉背側屈曲部に至るまでの全域において、お互いを繊毛で接着させ、並走した構造を示していた(Fig. 5F)。従って、常鰓糸血管は、鰓葉背側屈曲部に位置する内鰓内葉合着縁および外鰓外葉合着縁までは常鰓糸毎に独立して延び、先端は盲端となっていると考えられる。

以上の構造から、常鰓糸での血流は、主に鰓葉の拡張および収縮に伴って起こり、次のようであると推測される。鰓葉の拡張時には、血液は入鰓静脈から鰓葉間連結血管様血管へ流入し、同血管内を鰓葉背側屈曲部へ流れる。この間、血液は鰓葉間連結血管様血管から鰓糸拡張内の血管へ流入して常鰓糸血管へも流入する。鰓葉背側屈曲部に近づくと、血液の一部は鰓葉間連絡膜血管を介して内葉から外葉あるいは外葉から内葉の常鰓糸血管へ短絡して流入する。一部は、鰓葉背側屈曲部へ流れ、この部位を過ぎると鰓葉間連結血管様血管が合流した常鰓糸血管内へと流入する。ここで、前記2経路の血液は合流して、常鰓糸血管内を鰓葉背側屈曲部へと流れ、内鰓内葉合着縁および外鰓外葉合着縁の先端部に至る。このようにして、血液は鰓葉の各血管内を満たして、鰓葉は伸展した状態となる。

鰓葉の収縮時には、鰓葉の収縮に伴って、血液は常鰓糸血管から出鰓静脈へ流出する。血液は、常鰓糸血管へは鰓糸拡張内の血管から、同血管へは鰓葉間連結血管様血管からと徐々に流出して行く。内鰓内葉合着縁および外鰓外葉合着縁の先端部からは、血液は常鰓糸血管内を鰓葉背側屈曲部へと流れる。鰓葉背側屈曲部へ近づくと、一部は鰓葉間連絡膜血管を短絡し、一部は鰓葉背側屈曲部を経由して、常鰓糸血管、鰓糸拡張内の血管および鰓葉間連結血管様血管へと流出し、常鰓糸血管を経由して出鰓静脈へ流出する。このようにして、血液は鰓葉の各血管内から流出して、鰓葉は収縮した状態となる。

## 唇弁

内唇(IL)と外唇(OL)に挟まれた近位口溝(POG)は口からその左右へ延び、内唇弁(IPP)と外唇弁(OPP)に挟まれた側位口溝(LOG)へと連絡していた(Figs. 14-1A-C)。更に、腹側へ進むと、内唇弁と外唇弁が側位口溝を挟んでいる様子が顕著になった(Figs. 14-1D, 14-2E-H)。近位口溝と側位口溝

の内壁は、繊毛で覆われていた(Fig. 15C)。内唇弁と外唇弁の内壁も、繊毛で覆われていた(Figs. 16C, 16D, 16F, 17D, 17E)。

外唇(OL)には唇膜様弁(membranous flap of lip<sup>28</sup>), MFL)が認められた(Figs. 18A, 18B, 19B, 19C)。唇膜様弁は、近位口溝や口を覆って保護していると考えられており<sup>28</sup>、アカガイが属するフネガイ科の他にも、ナミガシワ科、マテガイ科、キヌタアゲマキ科で認められている<sup>28</sup>。イタヤガイやヒオウギでは、唇膜様弁が発達したとされる複雑な襞状の外唇と内唇が組み合った構造を示すことが報告されている<sup>28</sup>。山元ら<sup>11-14</sup>も、ヒオウギおよびホタテガイの唇は瘤状を呈した唇葉の構造を示すことを明らかにしている。また、アカガイの内唇弁は、ヒオウギ<sup>12</sup>やホタテガイ<sup>14</sup>と同様に、その先端が唇弁支持膜(SML)で内臓塊に固定されていた(Fig. 17A)。

内唇弁内面(RIP)および外唇弁内面(ROP)には、唇弁に運ばれた懸濁粒子を口の方向へ繊毛運動で運ぶ役割を果たしていると考えられる唇弁内面稜線前側面隆起部(anterior fold in palp ridged surface<sup>30-34</sup>, AFR)と唇弁内面稜線後側面隆起部(posterior fold in palp ridged surface<sup>30-34</sup>, PFR)が確認された(Figs. 16C, 16D, 16F, 17D, 17E)。唇弁に運ばれた懸濁粒子を唇弁復縁部(ventral margine of palp)の方向へ繊毛運動で運ぶとされる部位である唇弁内面稜線排泄通路(crest rejection tract in palp ridged surface<sup>30-34</sup>, CRT)と唇弁内面深部排泄通路(deep rejection tract in palp ridged surface<sup>30-34</sup>, DRT)が確認された(Figs. 16C, 16F, 17D, 17E)。これらの排泄通路で唇弁腹縁部へ運ばれた懸濁粒子は、最終的には擬糞となって殻腔外に排泄されると考えられている<sup>30-34</sup>。また、唇弁に運ばれた懸濁粒子を唇弁背縁部(dorsal margine of palp)の方向へ繊毛運動で運ぶとされる部位である唇弁内面再選別通路(re-sorting tract in palp ridged surface<sup>30-34</sup>, RST)が確認された(Figs. 16F, 17D, 17E)。この再選別通路で運ばれた懸濁粒子は、再び口に運ばれる経路に加えられるとされている<sup>30-34</sup>。

以上の観察結果より、アカガイの鰓は、ヒオウギやホタテガイと次のような類似の構造示すことが明らかとなった。1) 鰓葉背側屈曲部の先端は、外套膜などの体壁に接着していない。2) 内鰓外葉および外鰓内葉の鰓糸は、ヒオウギやホタテガイの主鰓糸背面呼吸膜に相当する鰓糸拡張が常鰓糸に認められる。3) 内唇弁は先端が唇弁支持膜で内臓塊に固定されている。4) 外唇に、ヒオウギやホタテガイの主鰓糸背面呼吸膜に相当する唇膜様弁が認められる。

## 要 約

アカガイの鰓構造を組織学的に調べた。鰓葉背側屈曲部の外鰓外葉合着縁および内鰓内葉合着縁は外套膜や内臓塊と接着しない。鰓葉腹側屈曲部は常鰓糸が屈曲した構造を示し、食物溝を形成しない。鰓葉間連結膜が鰓葉腹側屈曲部から鰓葉の長さの10~20%まで、全ての相対する常鰓糸の間に認められる。内鰓外葉と外鰓内葉の常鰓糸に、鰓糸拡張が認められる。鰓糸拡張は入鰓静脈から延びる鰓葉間連結血管様血管と常鰓糸血管の間に展開している。常鰓糸は、鰓糸連結部、鰓葉腹側屈曲部および鰓葉腹側屈曲部で、お互いが繊毛で連結されている。常鰓糸は前面の中央に粗大前繊毛を、その両脇に微小前繊毛を配置している。唇弁は、口から左右へ内唇と外唇に挟まれて近位口溝が延び、次いで内唇弁と外唇弁に挟まれた側位口溝が延びている。内唇弁は先端が、唇弁支持膜で内臓塊に固定されている。外唇には唇膜様弁が認められる。

## 文 献

- 1) 椎野季雄：あこやがい(真珠貝)解剖図。三重県試験場(1952)
- 2) 竹村嘉夫, 加福竹一郎：シロチョウガイ *Pinctada maxima* (JAMESON)の解剖。東海区水研報, **16**, 1-23 (1959)
- 3) 岡田彌一郎：タイラギ(*Pinna japonica* Reeve)の解剖。動雑, **26**, 15-20, 29-34, 57-60, 79-82 (1914)
- 4) 中村正人, 松井魁, 網尾勝：イケチヨウガイ *Hyriopsis schlegeli* の解剖。水大校研報, **13**, 61-74 (1963)
- 5) 山元憲一, 半田岳志：ムラサキイガイの鰓構造。水大校研報, **61**, 123-142 (2013)
- 6) 山元憲一, 半田岳志：ムラサキインコの鰓構造。水大校研報, **61**, 143-155 (2013)
- 7) 山元憲一, 半田岳志：マベの鰓と唇弁および消化管の構造。水大校研報, **59**, 92-120 (2011)
- 8) 山元憲一, 半田岳志, 近藤昌和：アコヤガイの鰓構造。水大校研報, **57**, 81-110 (2008)
- 9) 山元憲一, 半田岳志：クロチョウガイの鰓と唇弁の構造。水大校研報, **59**, 53-73 (2010)
- 10) 山元憲一, 荒木晶, 半田岳志：リシケタイラギの鰓構造。水大校研報, **64**, 144-171 (2016)
- 11) 山元憲一, 半田岳志, 荒木晶：ヒオウギの鰓構造。水大校研報, **64**, 120-142 (2016)
- 12) 山元憲一, 半田岳志, 荒木晶：ヒオウギの鰓組織。水大校研報, **65**, 47-67 (2017)
- 13) 山元憲一, 半田岳志：ホタテガイの鰓構造。水大校研報, **63**, 189-208 (2015)
- 14) 山元憲一, 半田岳志：ホタテガイの鰓組織。水大校研報, **65**, 167-184 (2017)
- 15) 山元憲一, 半田岳志：イタボガキの鰓構造。水大校研報, **63**, 69-82 (2015)
- 16) 山元憲一, 半田岳志：マガキの鰓構造。水大校研報, **61**, 190-210 (2013)
- 17) 山元憲一, 荒木晶, 半田岳志：アゲマキガイの鰓構造。水大校研報, **64**, 104-119 (2016)
- 18) 山元憲一, 半田岳志, 荒木晶：マテガイの鰓構造。水大校研報, **64**, 204-220 (2016)
- 19) 山元憲一, 半田岳志, 荒木晶：アサリの鰓構造。水大校研報, **65**, 69-111 (2017)
- 20) Ridewood WG : On the structure of the gills of the Lamellibranchia. *Phil Trans Roy Soc Lond B*, **195**, 147-284 (1903)
- 21) Atkins D: On the ciliary mechanisms and interrelationships of lamellibranchs. Part III: Types of lamellibranch gills and their food currents. *Q J Microsc Sci*, **79**, 375-421 (1937)
- 22) 山元憲一, 荒木晶, 半田岳志：サラガイの鰓構造。水大校研報, **65**, 147-165 (2017)
- 23) 山元憲一, 荒木晶, 半田岳志：サラガイの鰓組織。水大校研報, **66**, 13-34 (2017)
- 24) 奥谷喬司：日本近海産貝類図鑑。奥谷喬司(編)。東海大学出版会(2000)
- 25) Namba K, Kobayashi M, 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)
- 26) Bell TA, Lightner DV: A Handbook of Normal Penaeid Shrimp Histology. World aquaculture society, USA, 2 (1988)
- 27) 山元憲一, 半田岳志：カサガイ目と古腹足目の中腸腺細管の構造。水大校研報, **59**, 121-148 (2011)
- 28) Atkins D: On the ciliary mechanisms and interrelationships of lamellibranchs. Part I: New observations on sorting mechanisms. *Q J Microsc Sci*,

- 79, 181-303 (1936)
- 29) Atkins D: On the ciliary mechanisms and interrelationships of lamellibranchs. Part V: Note on gills of *Amusium pleuornectes* L. *Q J Microsc Sci*, **80**, 321-329(1938)
  - 30) Nelson TC: The feeding mechanism of the oyster. II. On the gills and palps of *Ostrea edulis*, *Crassostrea virginica* and *C. angulata*. *J Morphology*, **107**, 163-191 (1960)
  - 31) Ansell AD: The functional morphology of the British species of Veneracea (Eulamellibranchia). *J mar: biol Ass UK*, **41**, 489-515 (1961)
  - 32) Narchi W: Comparative study of the functional morphology of *Anomalocardia brasiliana* (Gmelin, 1791) and *Tivela mactroides* (Born, 1778) (Bivalvia, Veneridae). *Bull Mar Sci*, **22**, 643-670 (1972)
  - 33) Foster-Smith RL: The role of mucus in the mechanism of feeding in three filter-feeding bivalves. *Proc Malac Soc Land*, **41**, 571-588 (1975)
  - 34) Foster-Smith RL: The function of the pallian organs of bivalves in controlling ingestion. *J Moll Stud*, **44**, 83-99 (1978)

## Short forms used in the figures

AAM, anterior adductor muscle	前閉殻筋
ABV, afferent branchial vein	入鰓静脈
AFR, anterior fold in palp ridged surface	唇弁内面稜線前側面隆起部
BC, branchial cavity	鰓腔
BTI, based ciliated tract of inner lamella of inner ctenidium	内鰓内葉基底溝
BTL, based ciliated tract of inner and outer lamellae of ctenidia	内外鰓外内葉基底溝
BTO, based ciliated tract of outer lamella of outer ctenidium	外鰓外葉基底溝
CA, ctenidial axis	鰓軸
CFC, coarse frontal cilia	粗大前纖毛
CH, chitinous layer	キチン層
CL, cilia	纖毛
CRT, crest rejection tract in palp ridged surface	唇弁内面稜線排泄通路
CT, ctenidium	鰓葉
DB, dorsal bend of ctenidium	鰓葉背側屈曲部
DD, digestive diverticula	中腸腺
DRT, deep rejection tract in palp ridged surface	唇弁内面深部排泄通路
EBV, efferent branchial vein	出鰓静脈
EO, exhalent orifice	出水溝
FCL, frontal cilia	前纖毛
FFC, coarse frontal cilia	微小前纖毛
FIC, fused border of inner lamella of inner ctenidium	内鰓内葉合着縁
FICB, fused border of inner lamellae of inner ctenidia of both sides	左右内鰓内葉合着縁
FOC, fused border of outer lamella of outer ctenidium	外鰓外葉合着縁
FT, foot	足
ICM, interlamellar connecting membrane	鰓葉間連結膜
IEF, interlamellar extension of filament	鰓糸拡張
IFS, intra-filamentar septum	鰓糸内隔膜
IFJ, interfilamentar junction	鰓糸間連結部
IL, inner lip	内唇
ILI, inner lamella of inner ctenidium	内鰓内葉
ILO, inner lamella of outer ctenidium	外鰓内葉
IO, inhalent orifice	入水溝
IPP, inner palp of labial palp	内唇弁
L, lip	唇
LC, left ctenidium	左鰓葉
LCL, lateral cilia	側纖毛
LICV, vessel-like interlamellar connecting vessel	鰓葉間連結血管様血管
LOG, lateral oral groove	側位口溝
LP, labial palp	唇弁



MFL, membranous flap of lip	唇膜様弁
MT, mantle	外套膜
OA, oral aperture	口
OF, ordinary filament	常鰓糸
OL, outer lip	外唇
OLI, outer lamella of inner ctenidium	内鰓外葉
OLO, outer lamella of outer ctenidium	外鰓外葉
OPP, outer palp of labial palp	外唇弁
OS, oesophagus	食道
PAM, posterior adductor muscle	後閉殻筋
PDM, palp dorsal margin	唇弁背縁部
PFR, posterior fold in palp ridged surface	唇弁内面稜線後側面隆起部
POG, proximal oral groove	近位口溝
RB, red blood cell	赤血球
RC, right ctenidium	右鰓葉
RIP, ridged surface of inner labial palp	内唇弁内面
ROP, ridged surface of outer labial palp	外唇弁内面
RST, re-sorting tract in palp ridged surface	唇弁内面再選別通路
SBC, supra-branchial cavity	鰓上腔
SIP, smooth surface of inner labial palp	内唇弁外面
SM, suspensory membrane of filament	鰓葉懸垂膜
SML, suspensory membrane of labial palp	唇弁支持膜
SOP, smooth surface of outer labial palp	外唇弁外面
ST, stomach	胃
VB, ventral bend of ctenidium	鰓葉腹側屈曲部
VICM, vessel of interlamellar connecting membrane	鰓葉間連結膜血管
VM, visceral mass	内臓塊
VOF, vessel of ordinary filament	常鰓糸血管

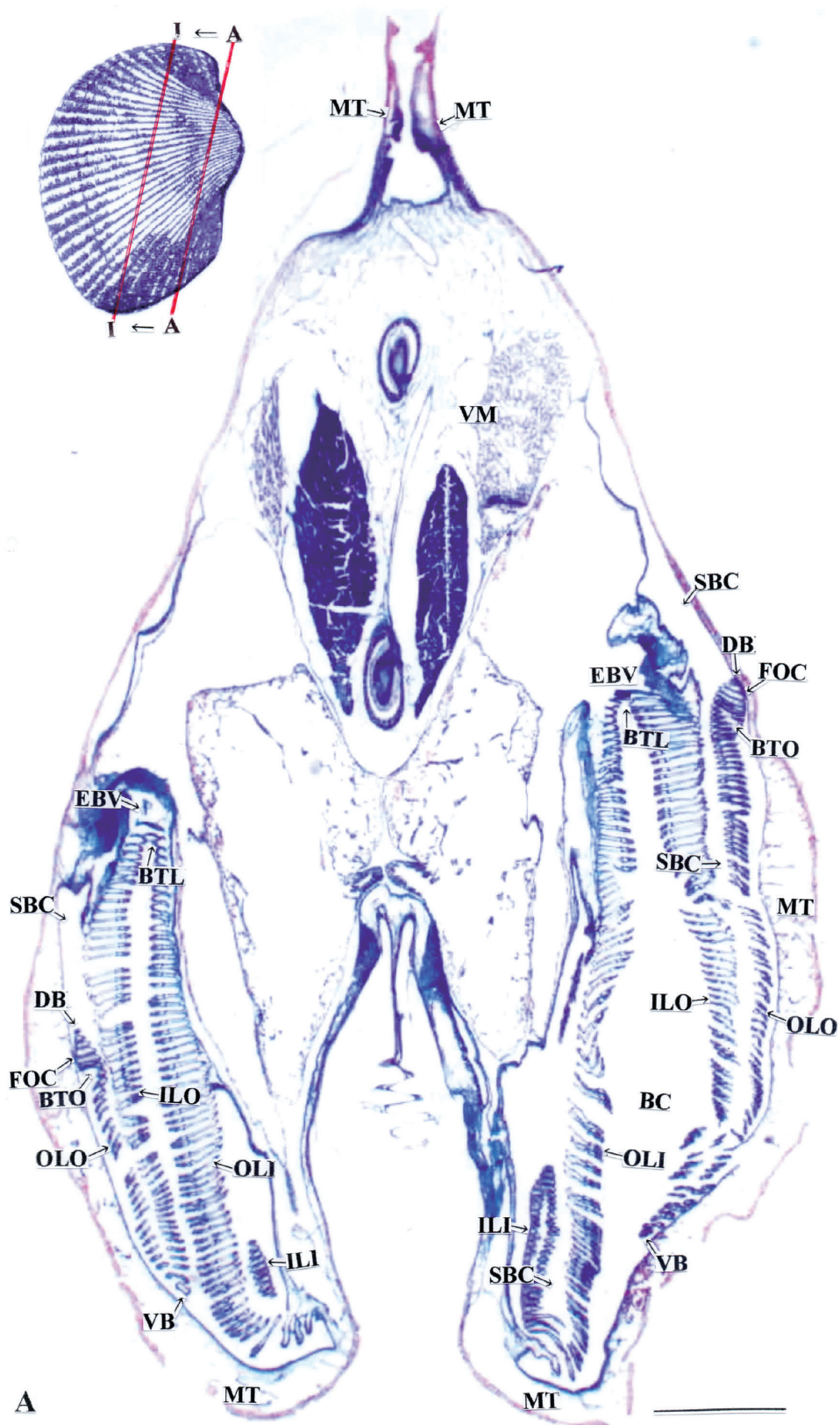


Fig. 1-1. Oblique section of the soft body in the chest-shell *Scapharca broughtonii*. Red lines in the upper-left small figure represent the cutting-plane lines from A to I of the soft body. The figures continue alphabetically from Fig. 1-1 to Fig. 1-3. Figure A shows the parts of four supra-branched cavities (SBC). Scale bar = 1 mm. Azan stain.

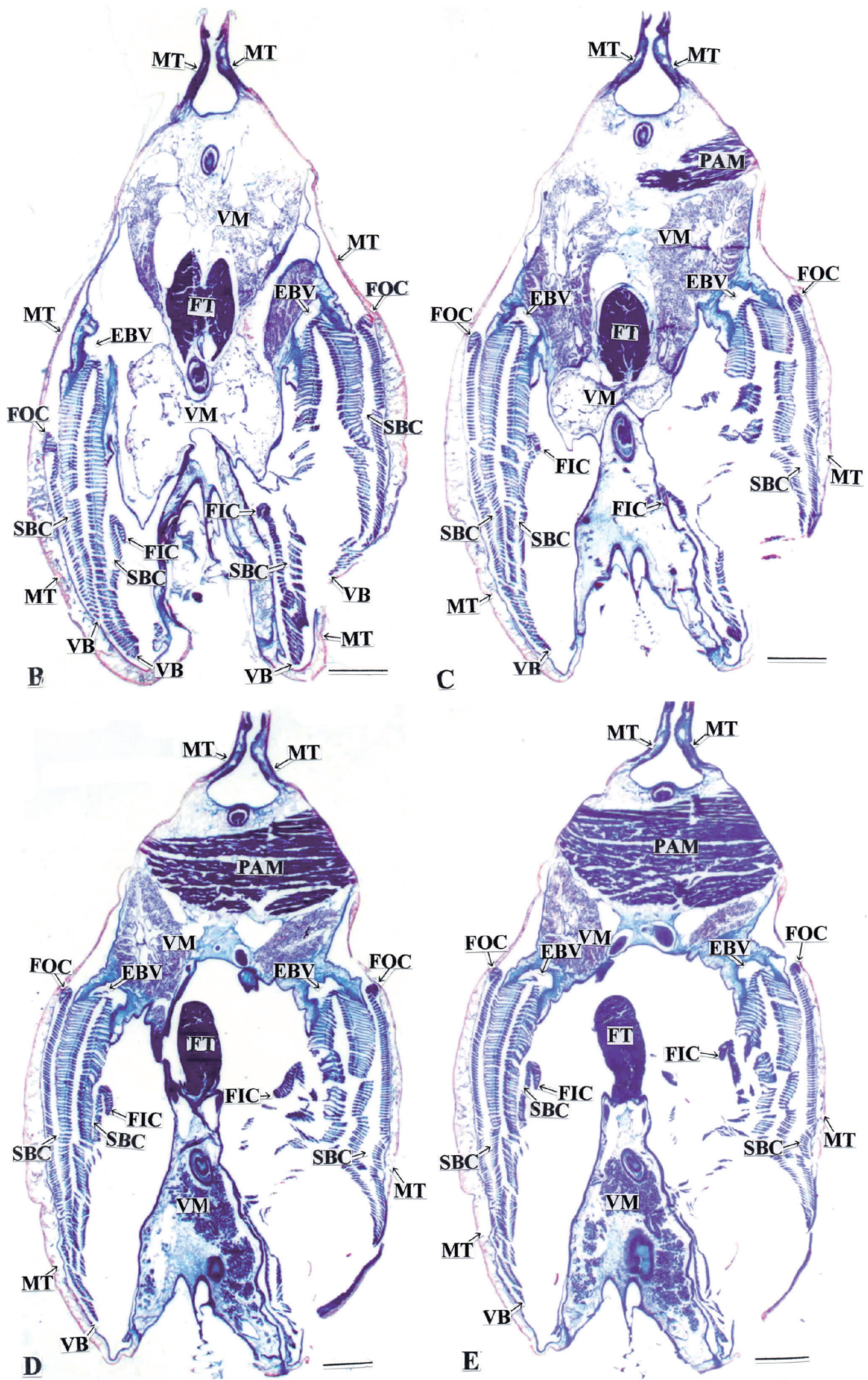


Fig. 1-2. Oblique sections of the soft body in the chest-shell. Figures B-D and E show the parts of four and three SBC, respectively. Scale bars = 1 mm. Azan stain.

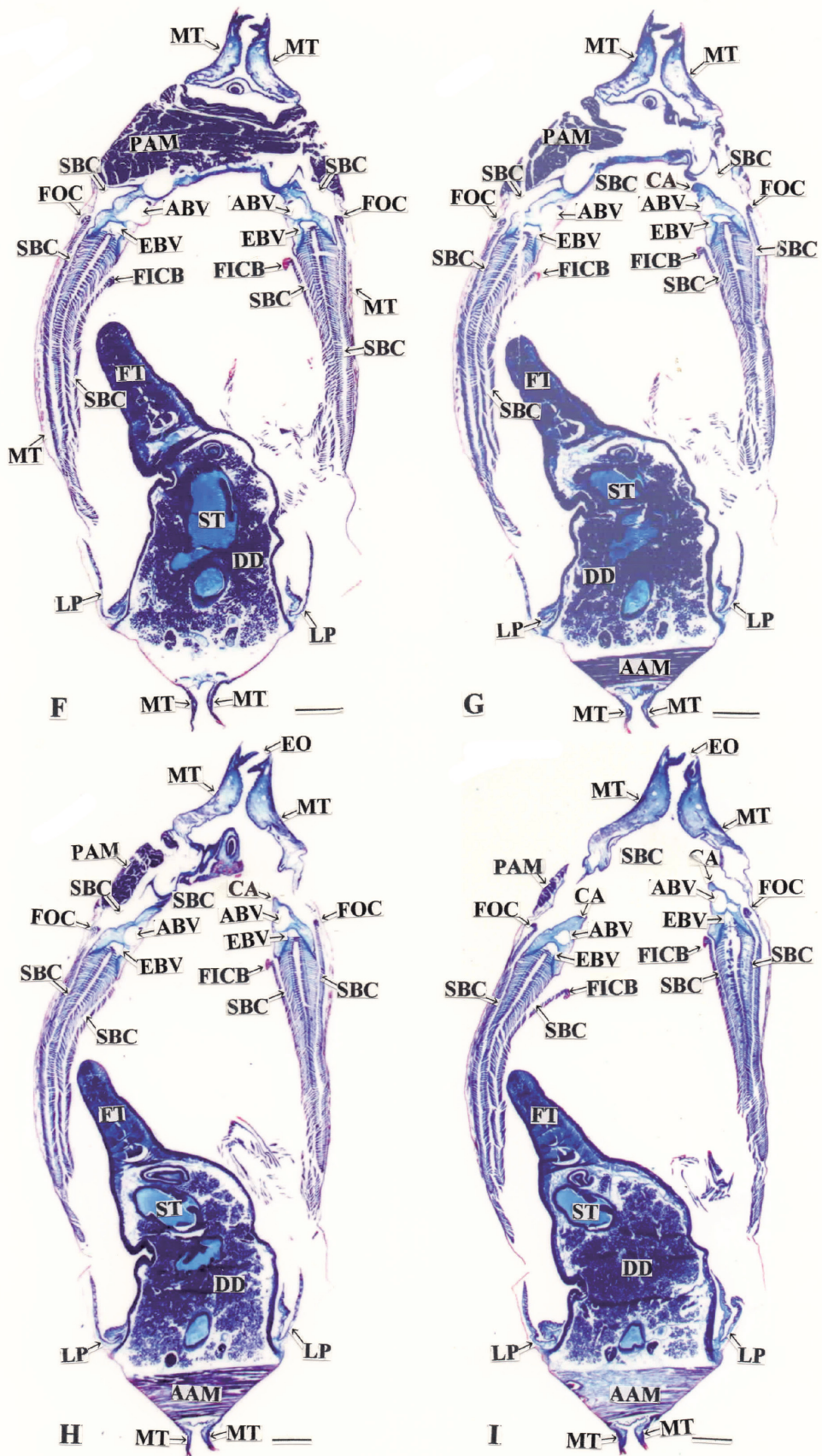


Fig. 1-3. Oblique sections of the soft body in the chest-shell. Figures F and G, H, and I show the parts of three, two and one SBC, respectively. Scale bars = 1 mm. Azan stain.

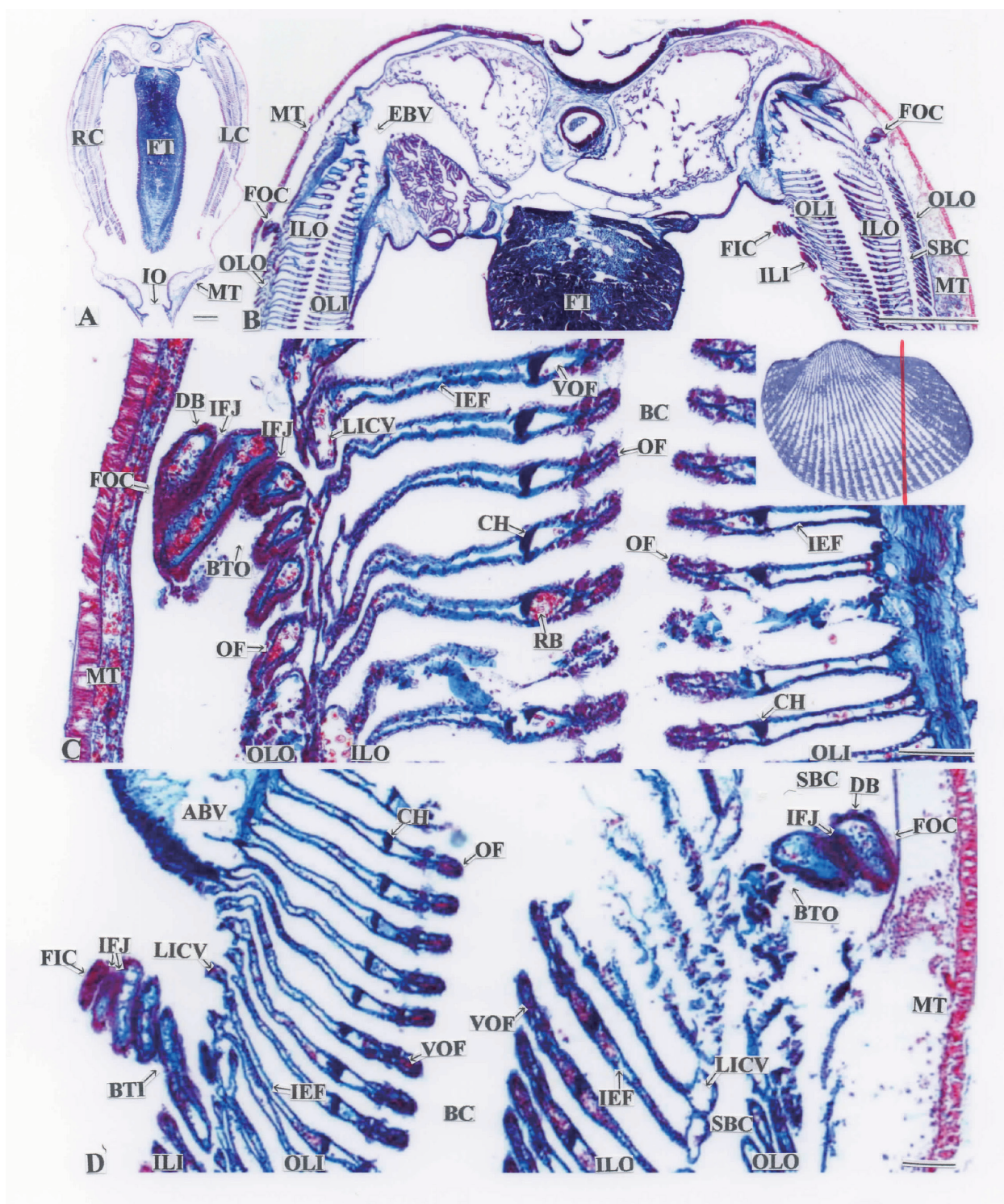


Fig. 2. Vertical section of the soft body in the chest-shell. Red line in the middle-right small figure represents the cutting-plane line of the soft body. The cutting plane is shown in A. Figure B is magnified view of the bottom of the ctenidia in A. Figure C is magnified view of the fused border of outer lamella of outer ctenidium (FOC) of the right ctenidium in A. Figure D is magnified view of FOC and the fused border of inner lamella of inner ctenidium of the left ctenidium in A. Scale bars in A and B = 1 mm, and the bars in C and D = 100  $\mu$ m. Azan stain.

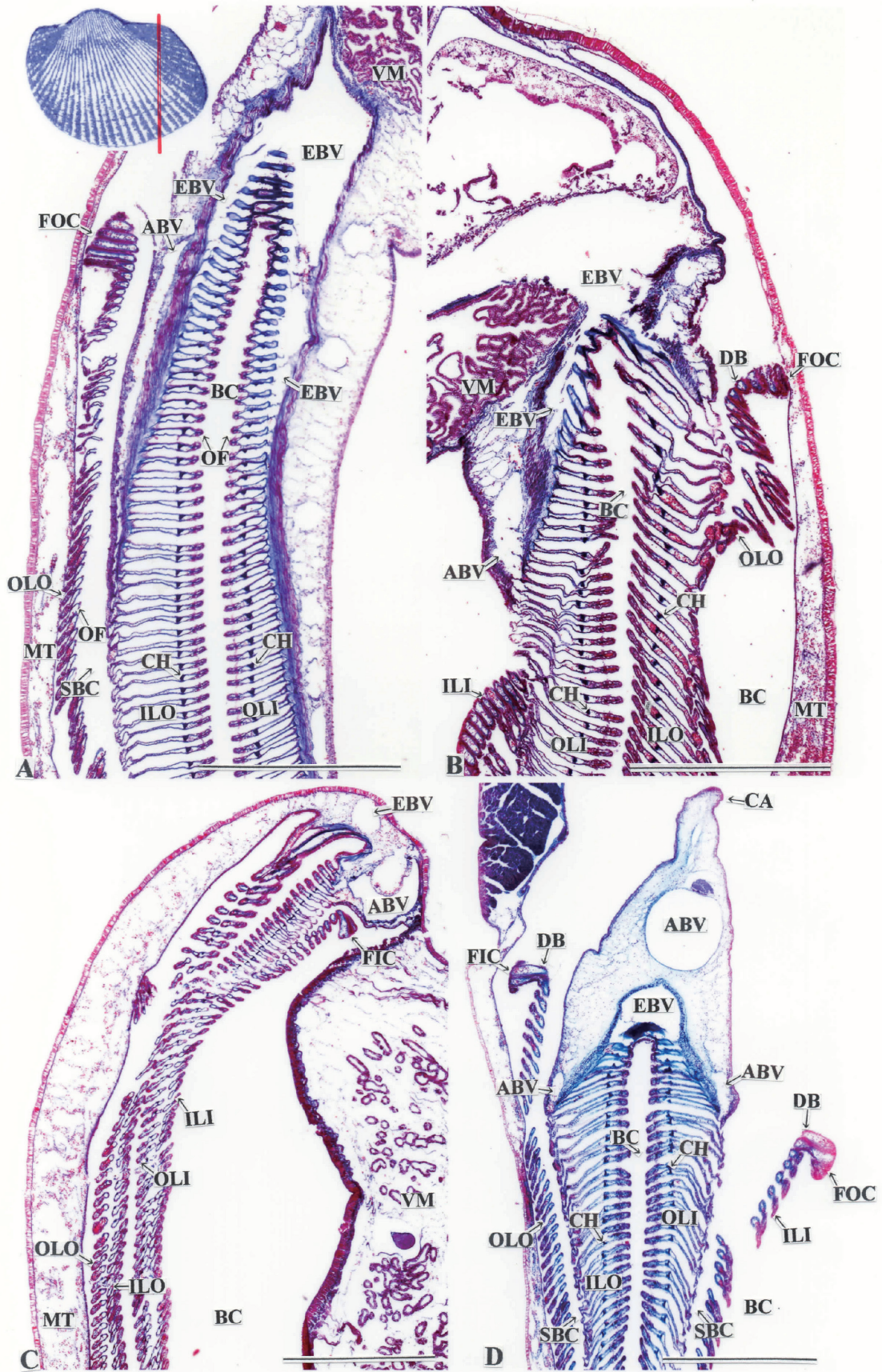


Fig. 3. Vertical sections of the soft body in the chest-shell. Red line in the upper-left small figure represents the cutting-plane line of the soft body. The cutting plane is shown in A-D. Figures A and C, and B and E are magnified views of the bottom of the right and the left ctenidia, respectively. Scale bars = 100  $\mu$ m. Azan stain.

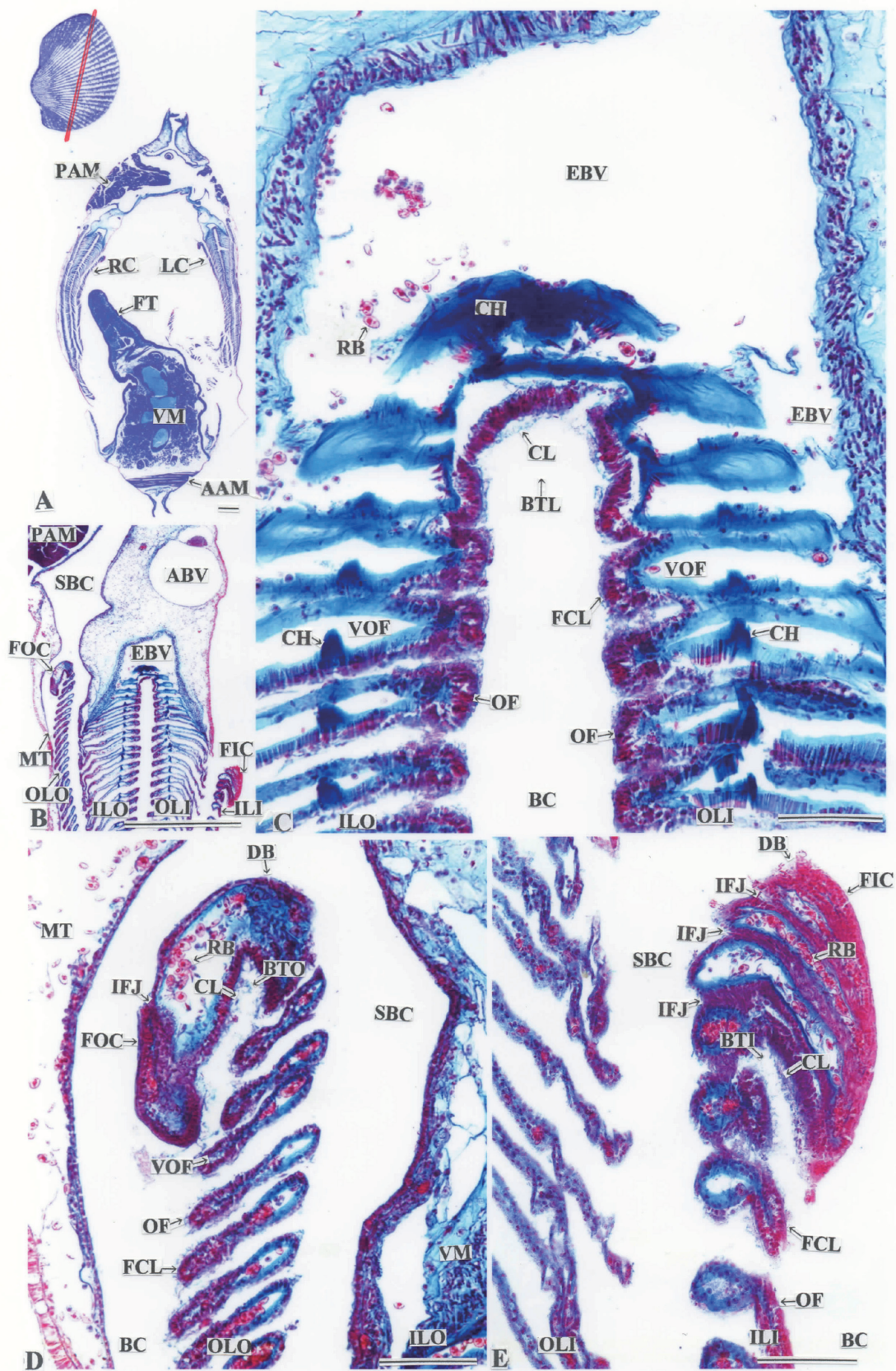


Fig. 4-1. Oblique section of the soft body in the chest-shell. Red line in the upper-left small figure represents the cutting-plane lines of the soft body in Figs. 4-1 and 4-2. The cutting plane is shown in A. Figure B is magnified view of the bottom of the right ctenidia in A. Figure C is magnified view of the based ciliated tract of inner and outer ctenidia (BTL) in B. Figure D is magnified view of the fused border of outer lamellae of outer ctenidium (FOC) in B. Figure E is magnified view of the fused border of inner lamella of inner ctenidium (FIC) in B. Scale bars in A and B = 1 mm, and the bars in C-E = 100  $\mu$ m. Azan stain.

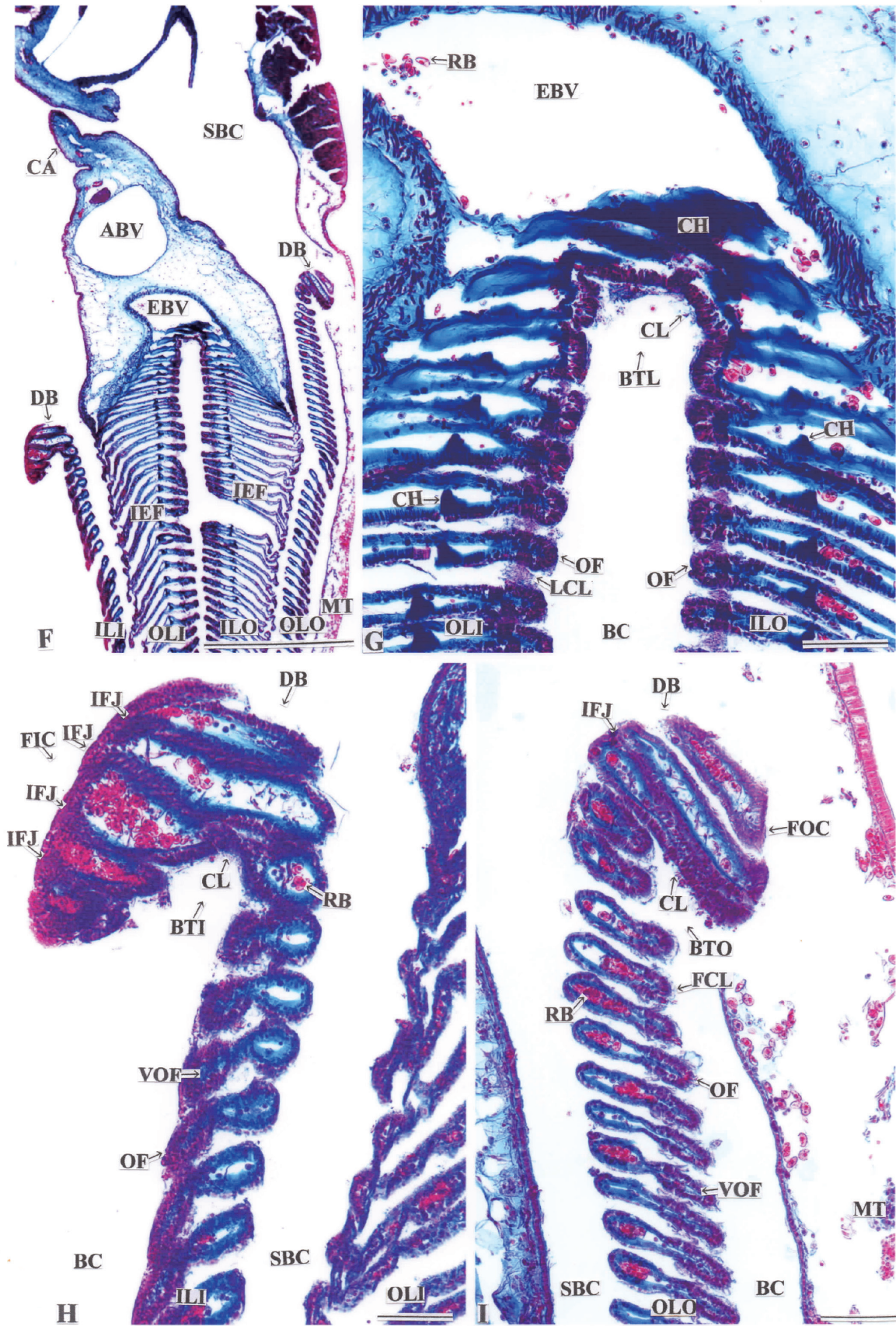


Fig. 4-2. Oblique section of the soft body in the chest-shell. Figure F is magnified view of the bottom of the left ctenidia in Fig. 4-1A. Figures G, H, and I are magnified view of BTL, FOC, and FIC in F, respectively. Scale bar in F = 1 mm, and the bars in G-I = 100  $\mu$ m. Azan stain.



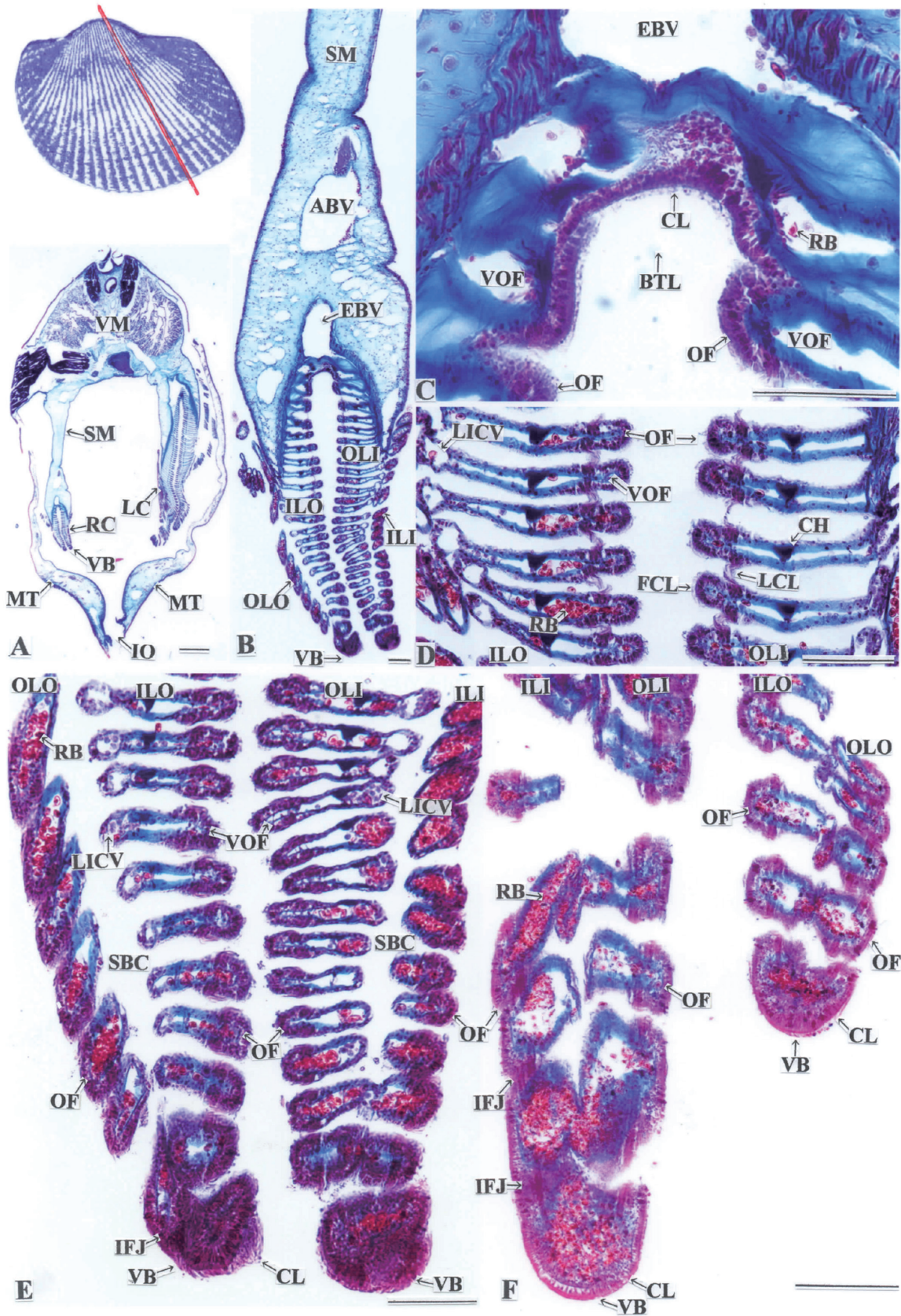


Fig. 5. Vertical section of the soft body in the chest-shell. Red line in the upper-left small figure represents the cutting-plane line of the soft body. The cutting plane is shown in A. Figure B is magnified view of the right ctenidia in A. Figure C is magnified view of the based ciliated tract of inner and outer lamellae of ctenidium in B. Figure D is magnified view of the ordinary filaments of the lamella in B. Figures E and F are magnified views of the ventral bends of right ctenidium and left ctenidium in A, respectively. Scale bar in A = 1 mm, the bars in B-F = 100  $\mu$ m. Azan stain.

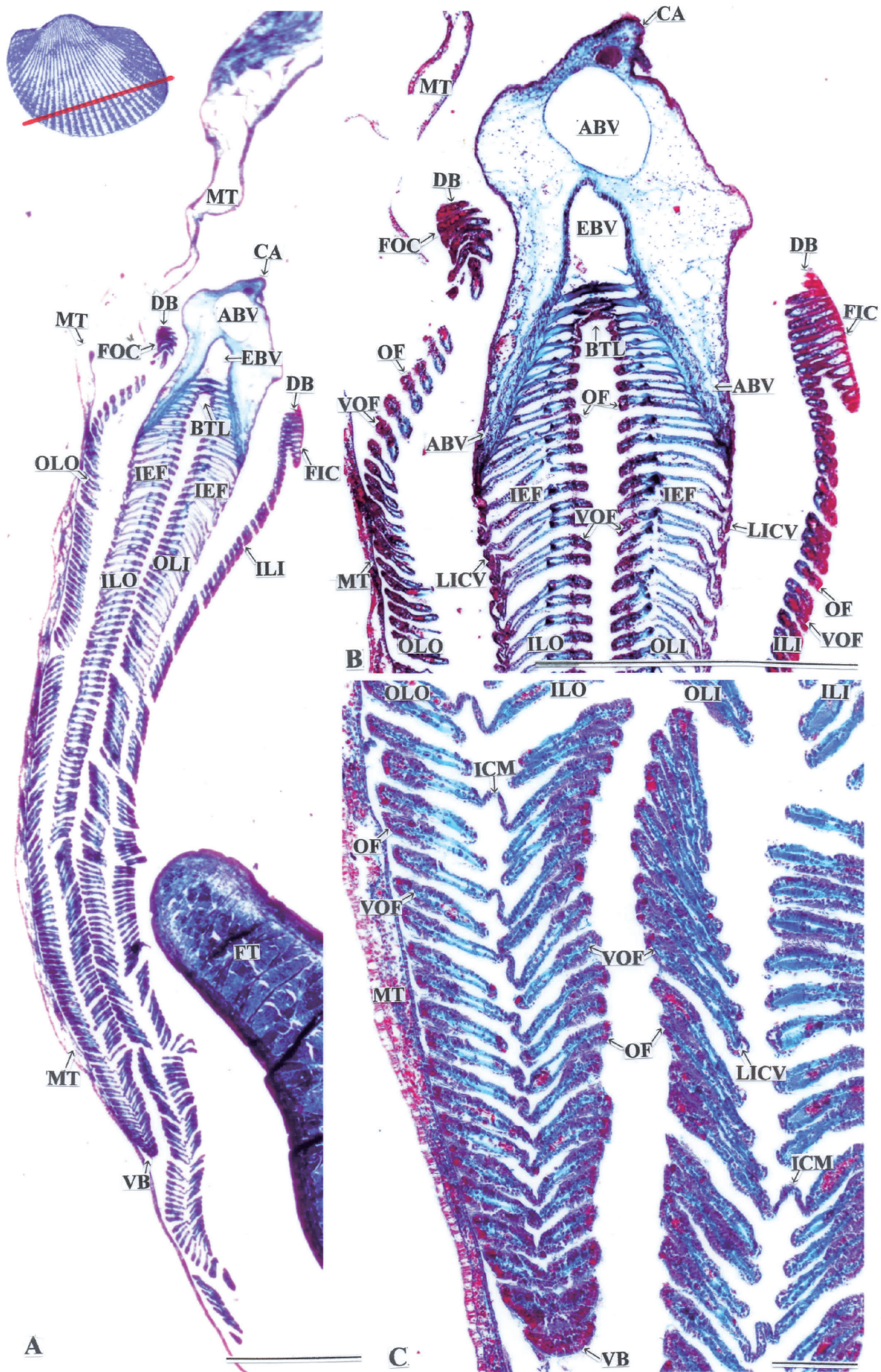


Fig. 6. Transverse section of the soft body in the chest-shell. Red line in the upper-left small figure represents the cutting-plane line of the soft body. The cutting plane is shown in A. Figure B is magnified view of the dorsal bend of the ctenidia and the based ciliated tract of inner and outer lamellae of ctenidium in A. Figure C is magnified view of the ventral bend of the ctenidia in A. Scale bars in A and B = 1 mm, and the bar in C = 100  $\mu$ m. Azan stain.

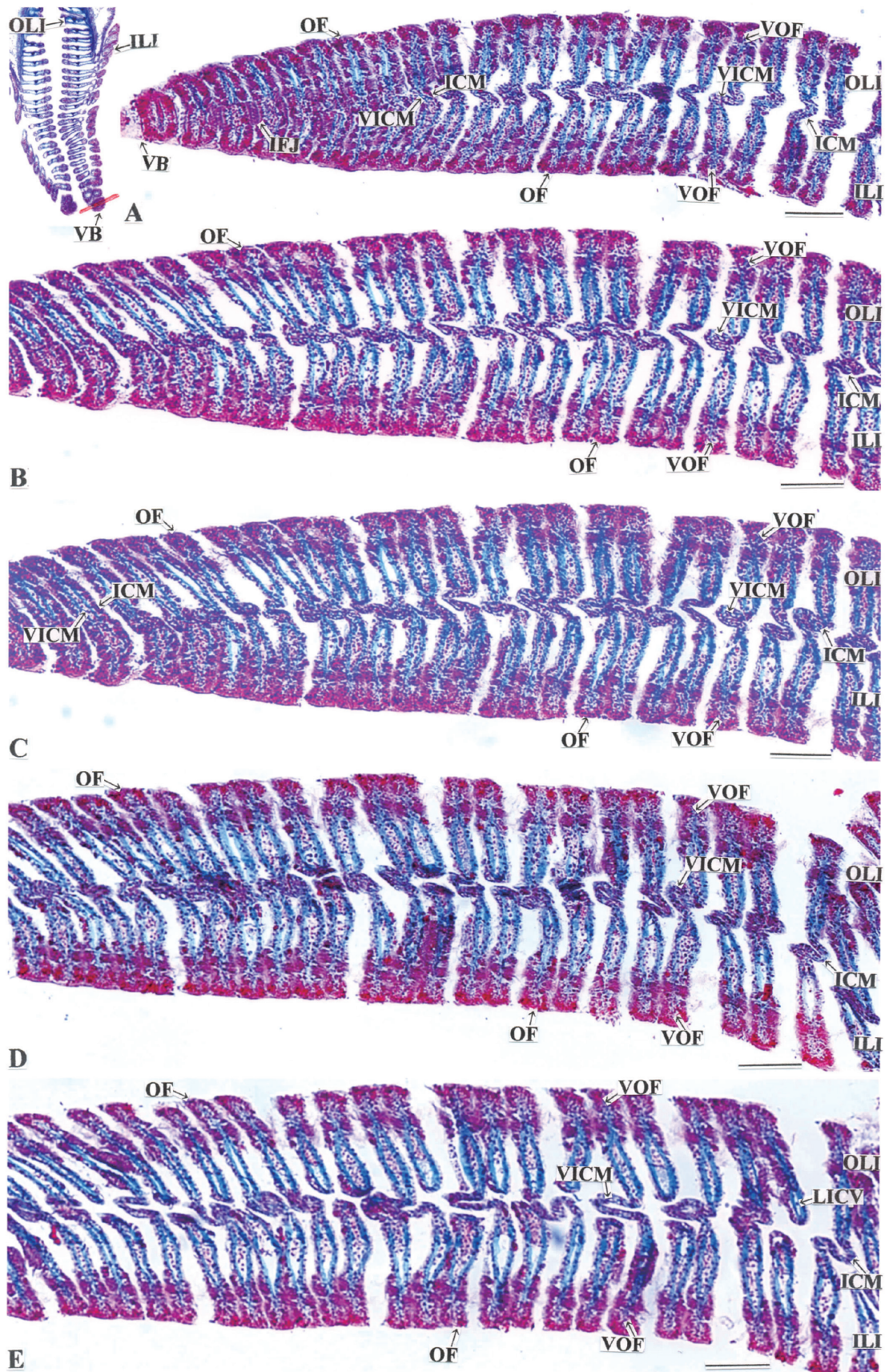


Fig. 7. Transverse sections of the lamella near the ventral bend of ctenidia in the chest-shell. Red line in the upper-left small figure represents the starting region of serial transversally sectioning of the lamella. The cutting plane is shown in A-E. The figures continue alphabetically from A to E (every 100 μm). Scale bars = 100 μm. Azan stain.

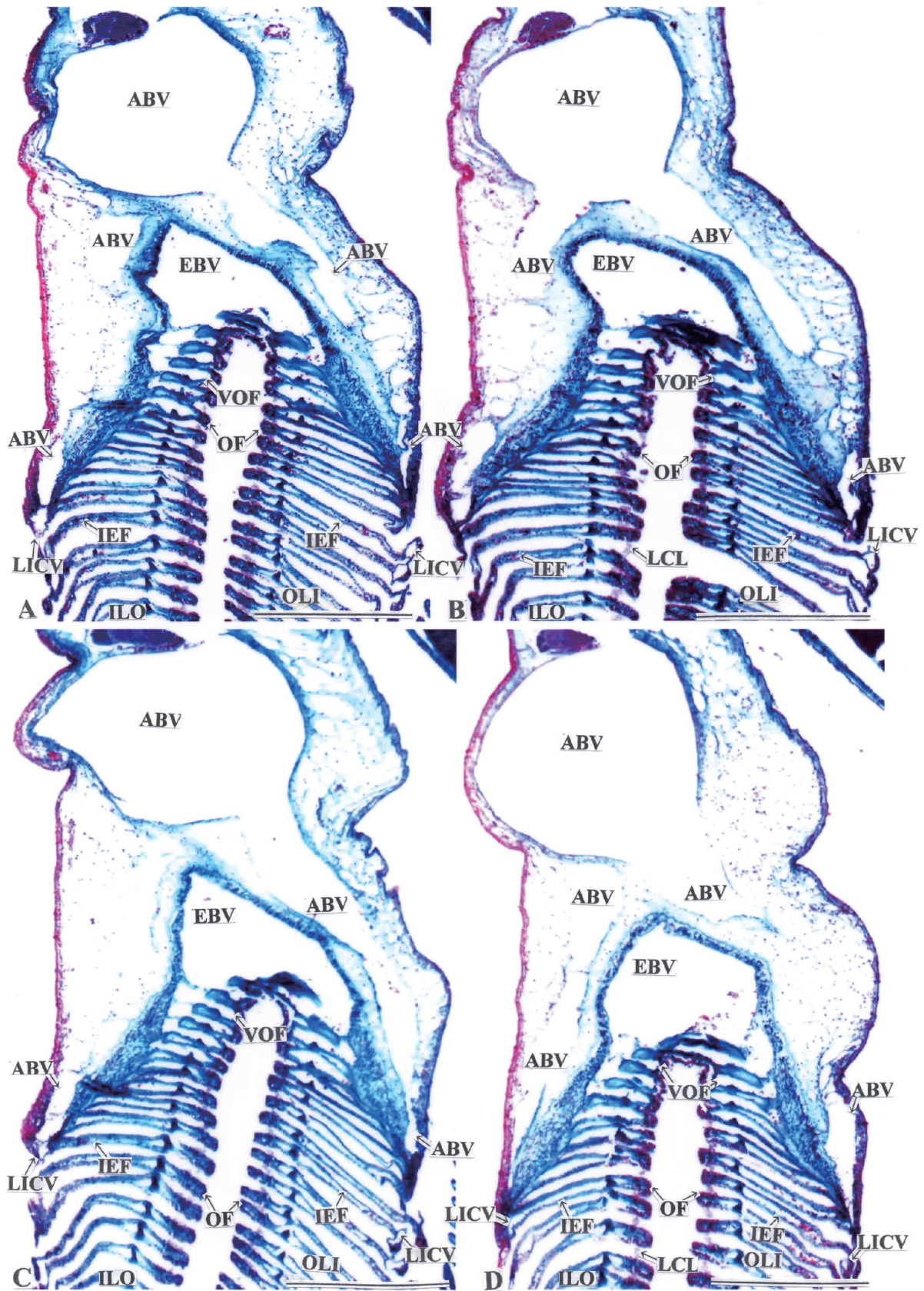


Fig. 8. Vertical sections of the lamella in the chest-shell. Note the connections between the efferent branchial vein and the vessel of ordinary filament (VOF), and between the afferent branchial vein and the vessel like the interlamellar connecting vessel. Scale bars = 1 mm. Azan stain.

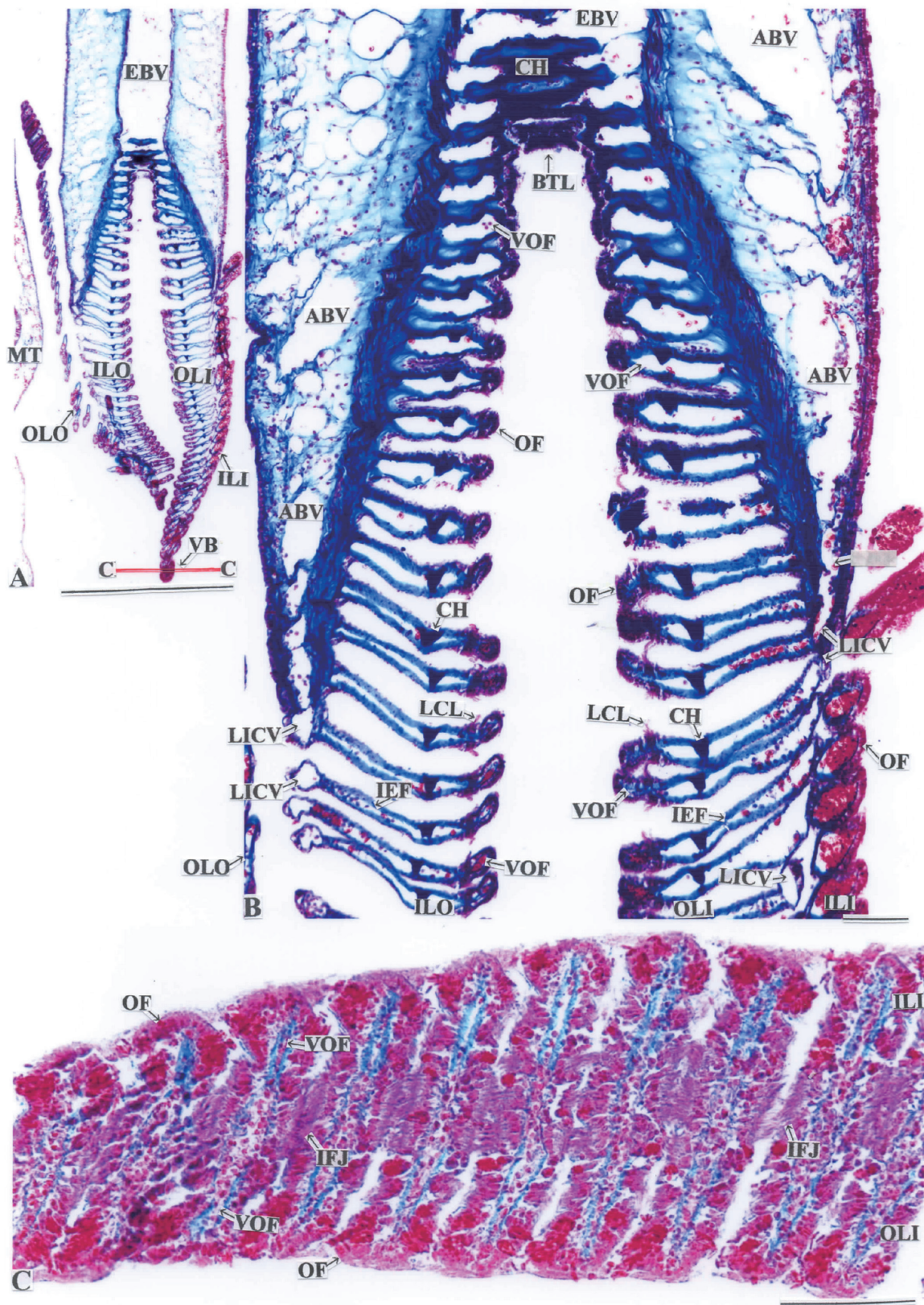


Fig. 9. Vertical (A and B) and transverse (C) sections of the lamella in the chest-shell. Figure B is magnified view near the bottom of the ttenidia in A, and show the connections between the efferent branchial vein and the vessel of ordinary filament, and between the afferent branchial vein and the vessel like the inter-lamellar connecting vessel. Figure C is magnified view of the cutting-plane of the lamella near the ventral bend of the ttenidium. The cutting-plane is shows with red-line (C-C) in A. Figure C shows the interfilamentar junction and the interlamellar connecting membrane. Scale bar in A = 1 mm, and the bars in B and C = 100  $\mu$ m. Azan stain.

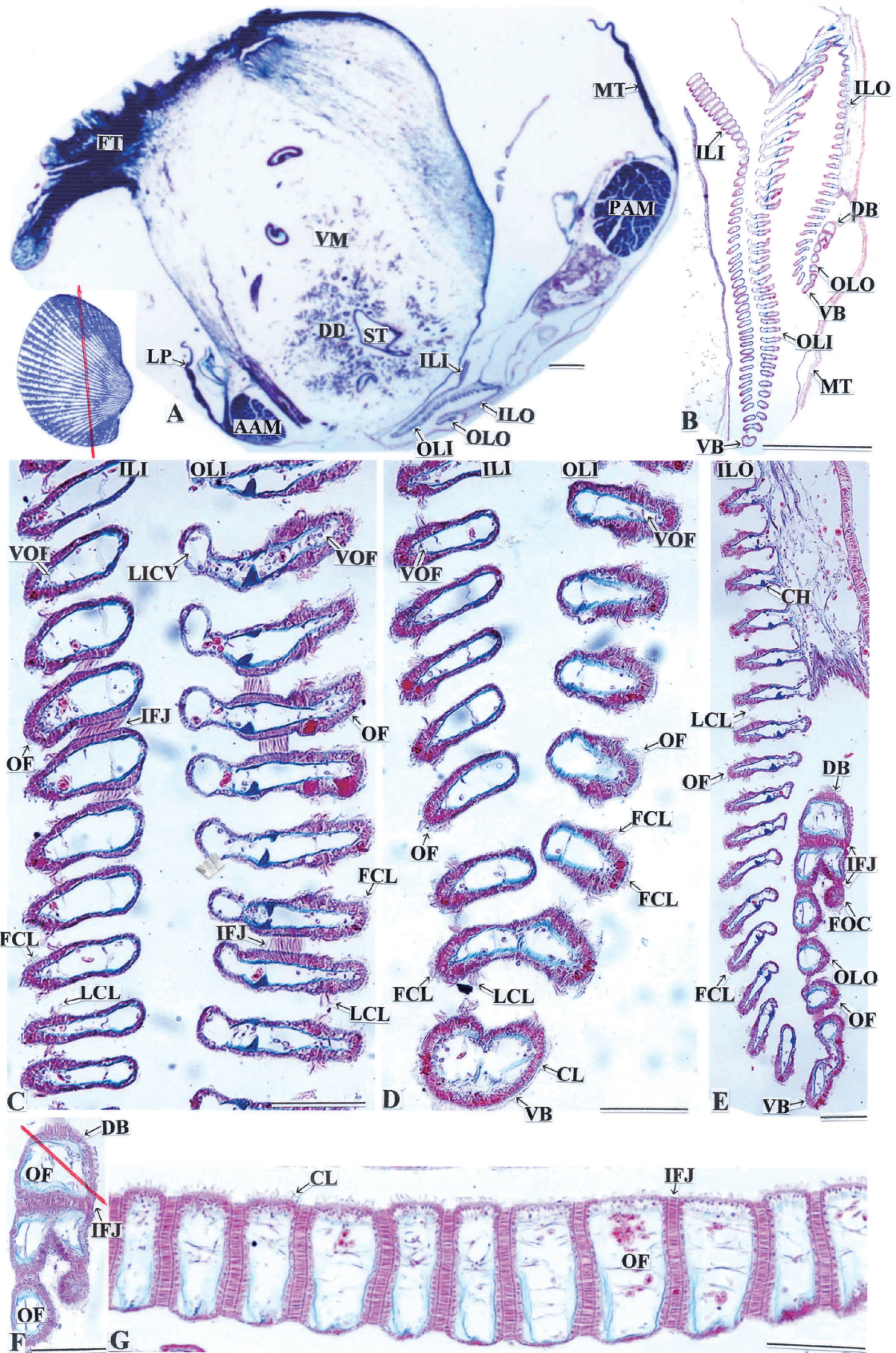


Fig. 10. Transverse section of the soft body in the chest-shell. Red lines in the upper-left small figure and in F represent the cutting-plane lines of the ctenidia in A and of the dorsal bend of ctenidium in G, respectively. Figures A, and C, D and E are magnified views of the ctenidia in A and B, respectively. Figure F is magnified view of the dorsal bend of ctenidium (DB) in E. Figure G shows the interfilamentar junction at DB. Scale bars in A and B = 1 mm, and the bars in C-G = 100  $\mu$ m. Azan stain.

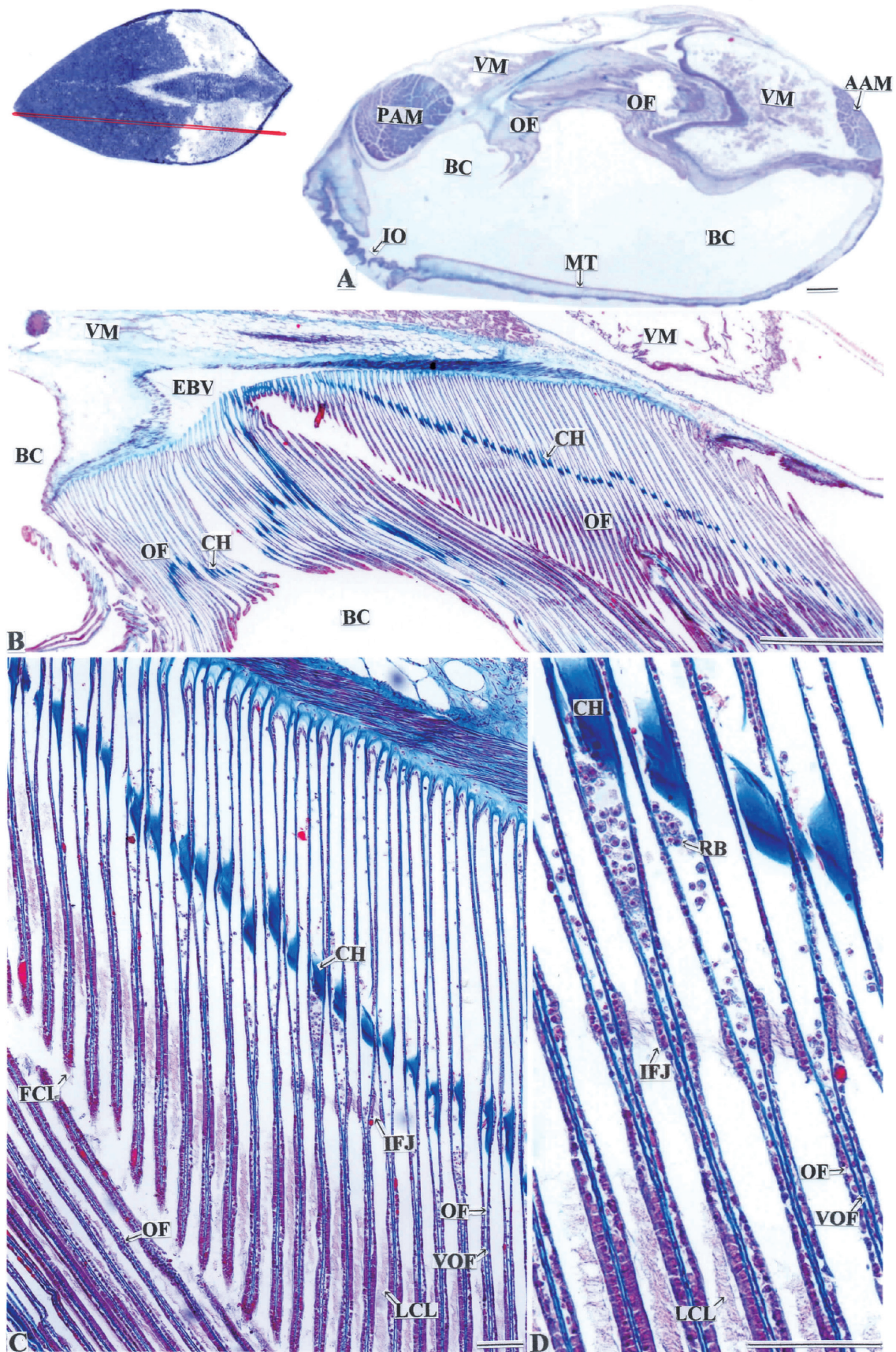
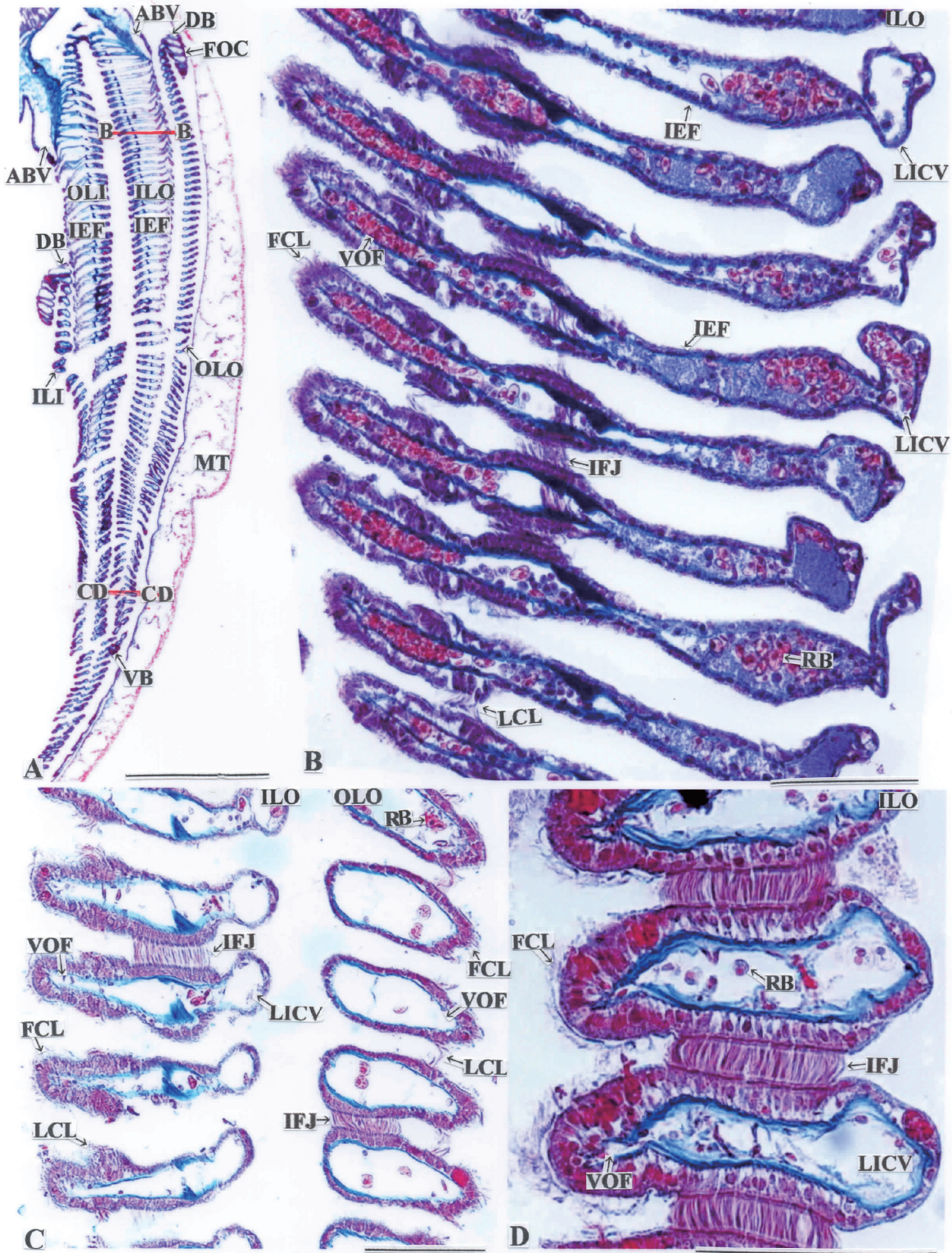


Fig. 11. Horizontal section of the soft body in the chest-shell. Red line in the upper-left small figure represents the cutting-plane line of the soft body. The cutting plane is shown in A. Figures B, C, and D are magnified view of the lamella in A, B, and C, respectively. Scale bars in A and B = 1 mm, and the bars in C and D = 100  $\mu$ m. Azan stain.



**Fig. 12.** Vertical section of the ctenidia in the Chest-shell. Red lines in A represent the cutting-plane lines of the lamella. The cutting planes along the line B-B, C-C and D-D are shown in B, and C and D, respectively. Note the interfilamentar junction (IFJ) of the inner lamella of outer ctenidium (ILO) near bottom of the ctenidium in B, IFJ of ILO and the outer lamella of outer ctenidium near the ventral bend of ctenidium (VB) of the ctenidium in C and D, and IFJ of ILO near VB of the ctenidium in D. Scale bar in A = 1 mm, and the bars in B-D = 100  $\mu$ m. Azan stain.



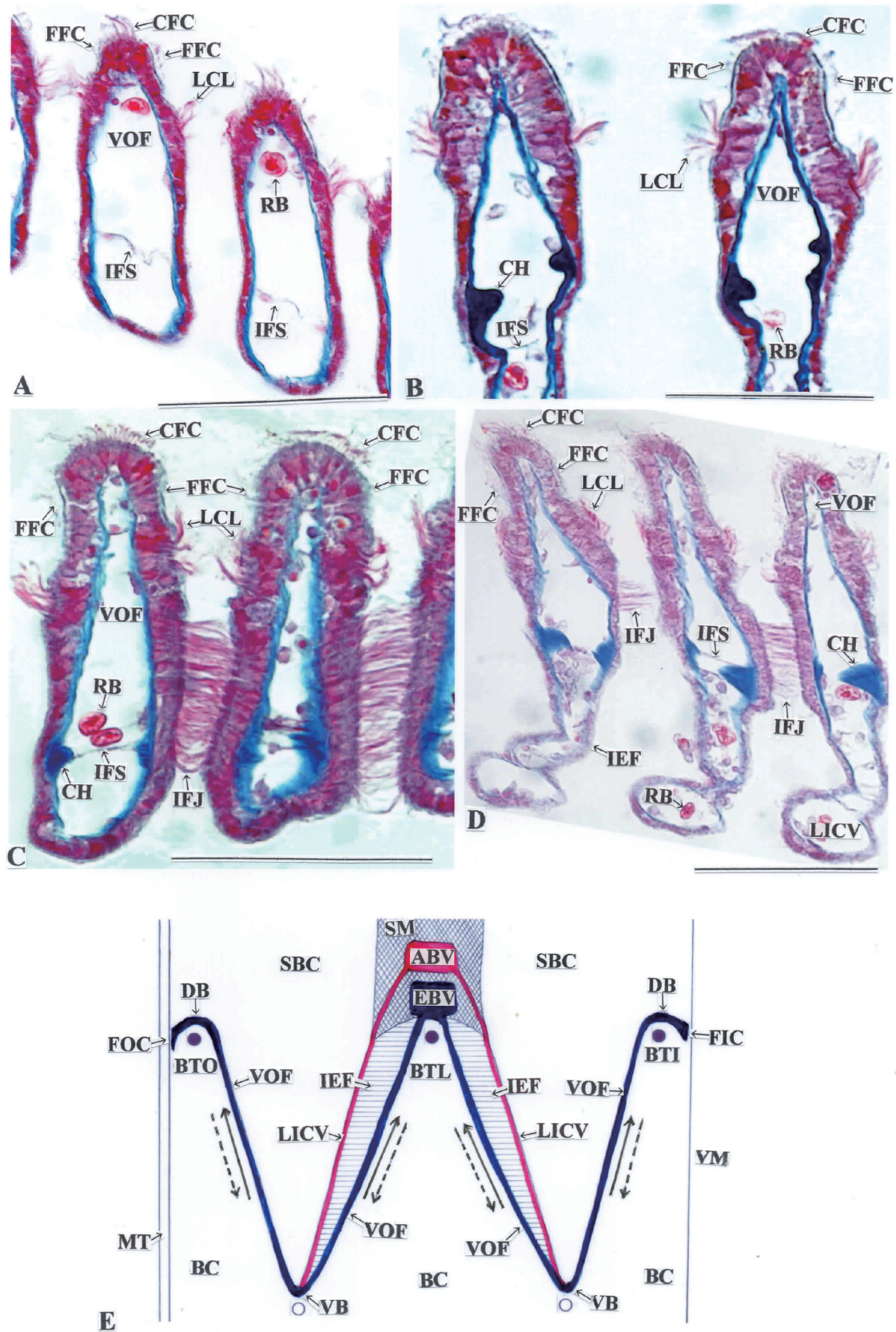


Fig. 13. Cross sections of the ordinary filament (A-D), and diagram of transverse section of the outer and inner ctenidia (E) in the chest-shell. Closed circles in E show the position of oralward longitudinal currents. Open circles at VB and DB in E show the position of posteriorly directed longitudinal currents. Solid lines on the lamellae in E show the ventralward currents being due to the coarse frontal cilia. Dashed lines on the lamellae in E show the dorsalward currents being due to the fine frontal cilia. Scale bars = 100  $\mu$ m. Azan stain.

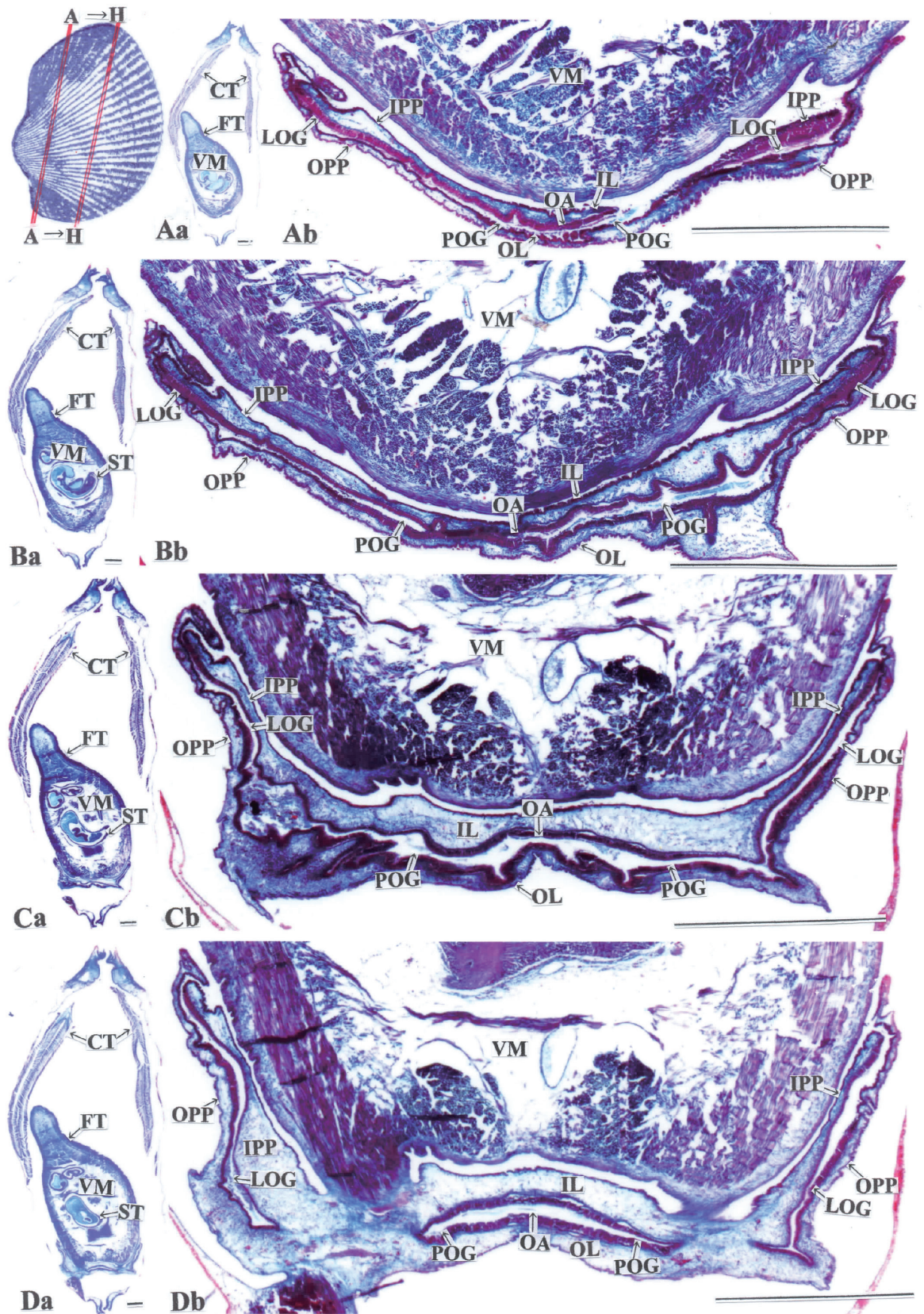


Fig. 14-1. Transverse section of the soft body in the chest-shell. Red lines from A to H in the upper-left small figure represent the cutting-plane lines of the labial palp. Figures continue alphabetically from Figs. 14-1 to Figs. 14-2. Figures Ab, Bb, Cb and Db are magnified views of the part of the labial palp in Aa, Ba, Ca and Da, respectively. Scale bars = 100  $\mu$ m. Azan stain.

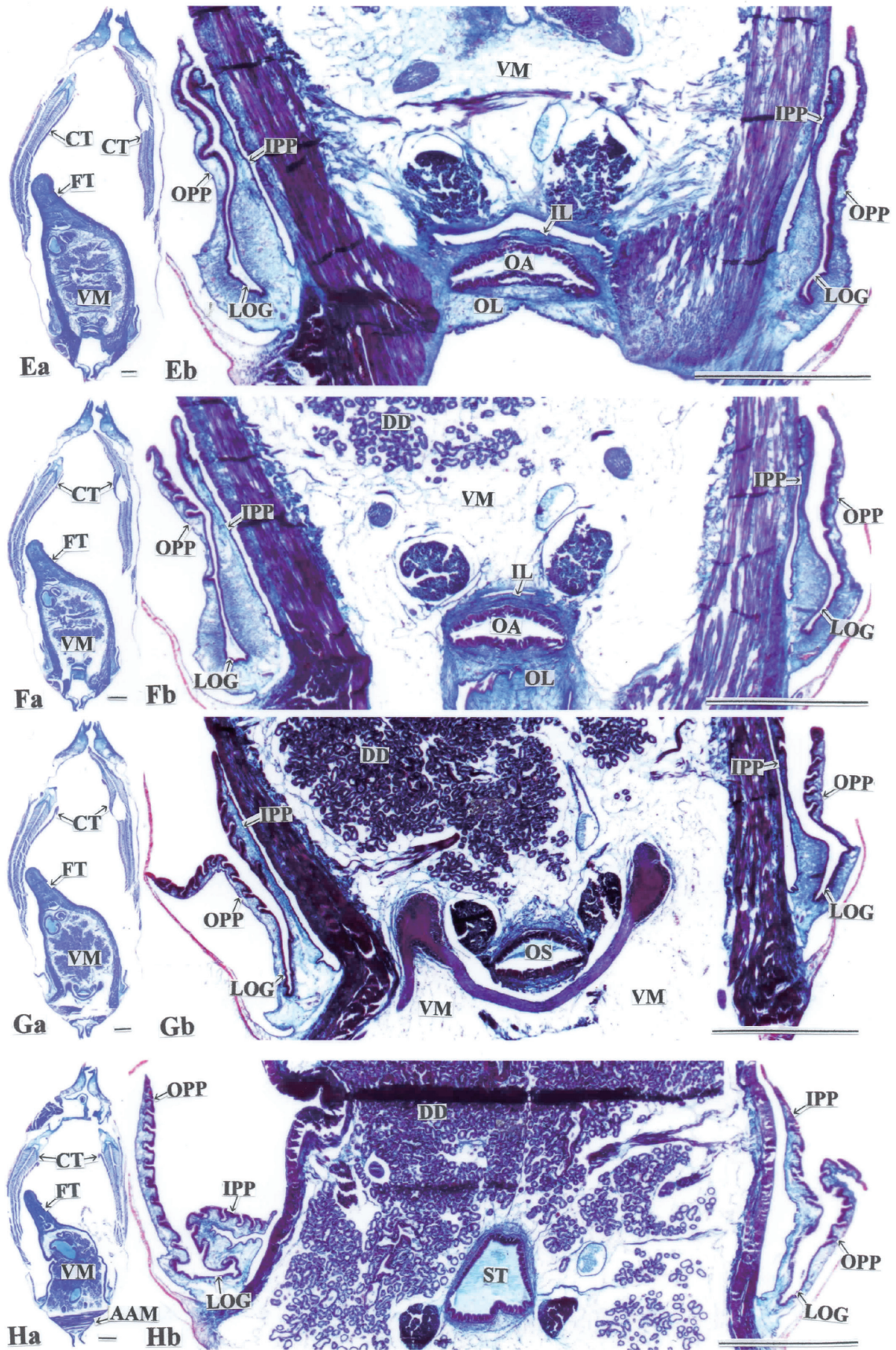


Fig. 14-2. Transverse section of the soft body in the chest-shell. Figures Eb, Fb, Gb and Hb are magnified views of the part of the labial palp in Ea, Fa, Ga and Ha, respectively. Scale bars = 100  $\mu$ m. Azan stain.

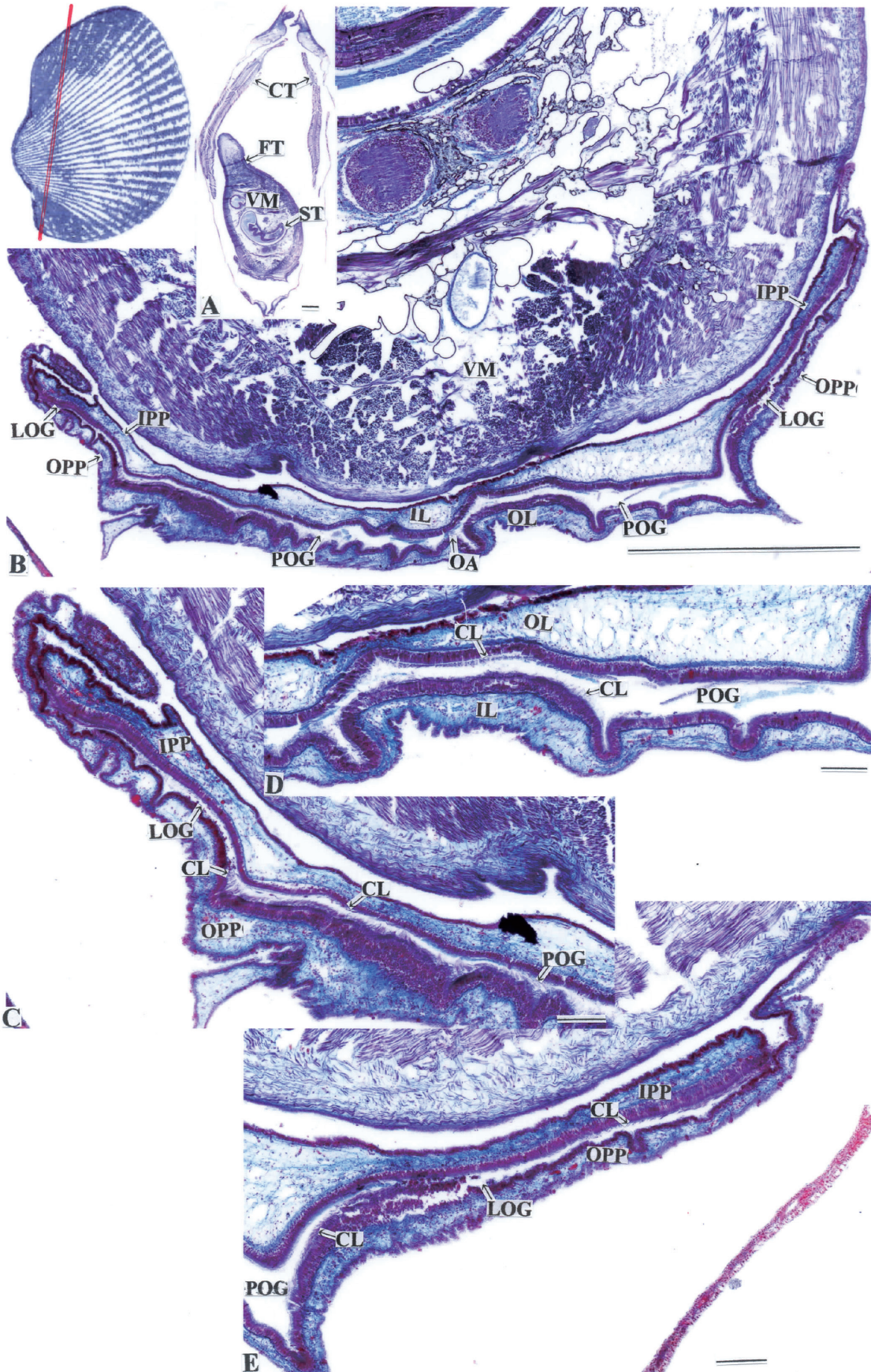


Fig. 15. Transverse section of the soft body in the chest-shell. Red line in the upper-left small figure represents the cutting-plane line of the soft body. The cutting plane is shown in A. Figures B and C-E are magnified views of the part of the labial palp in A and B, respectively. Scale bars = 100  $\mu$ m. Azan stain.

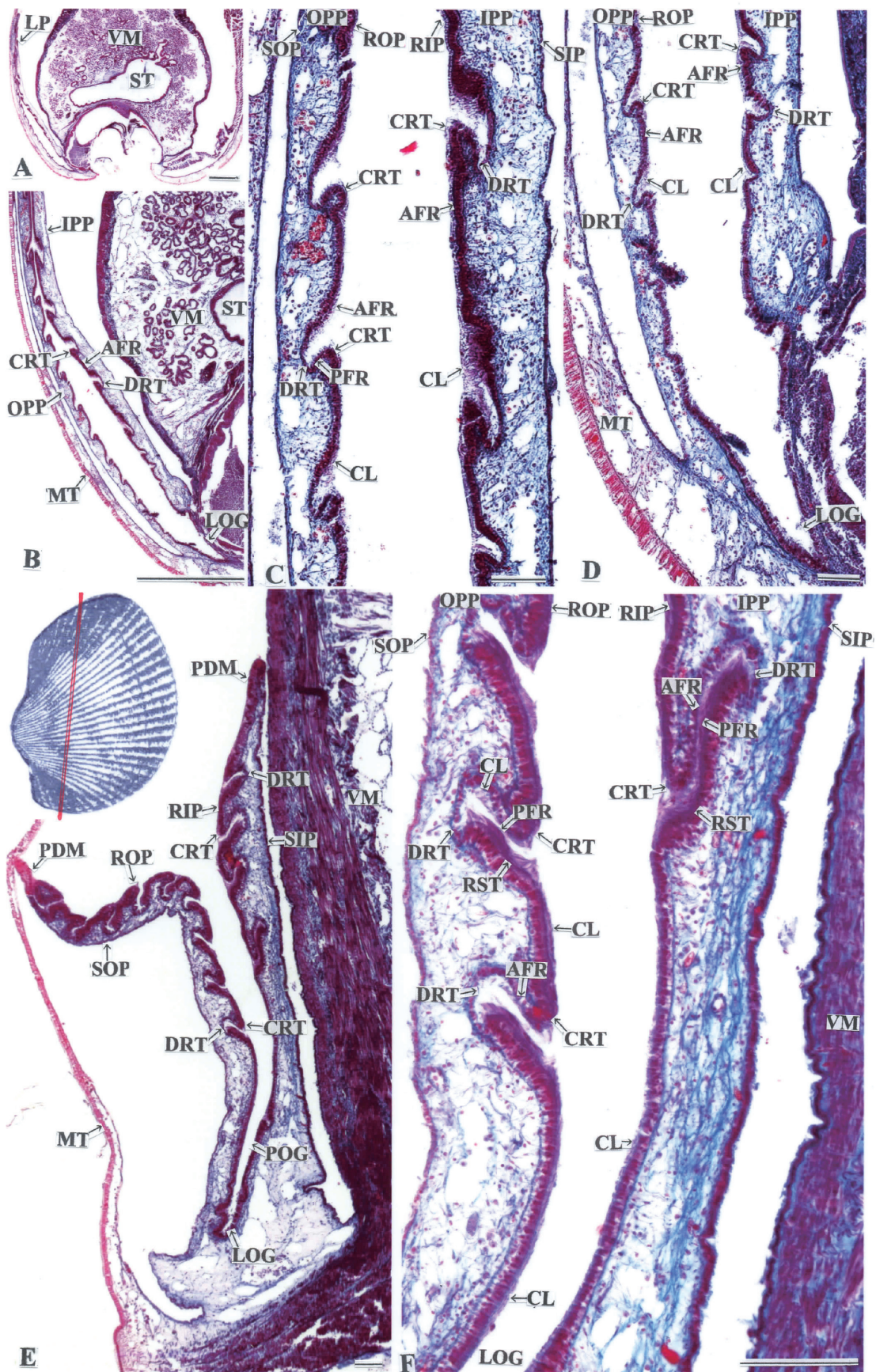


Fig. 16. Transverse sections of the soft body in the chest-shell. Red line in the middle-left small figure represents the cutting-plane lines of the labial palp. The cutting plane is shown in A and E. Figures B, C and D, and F are magnified views of the labial palp in A, B and E, respectively. Scale bars in A and B = 1 mm, and the bars in C-F = 100  $\mu$ m. Azan stain.

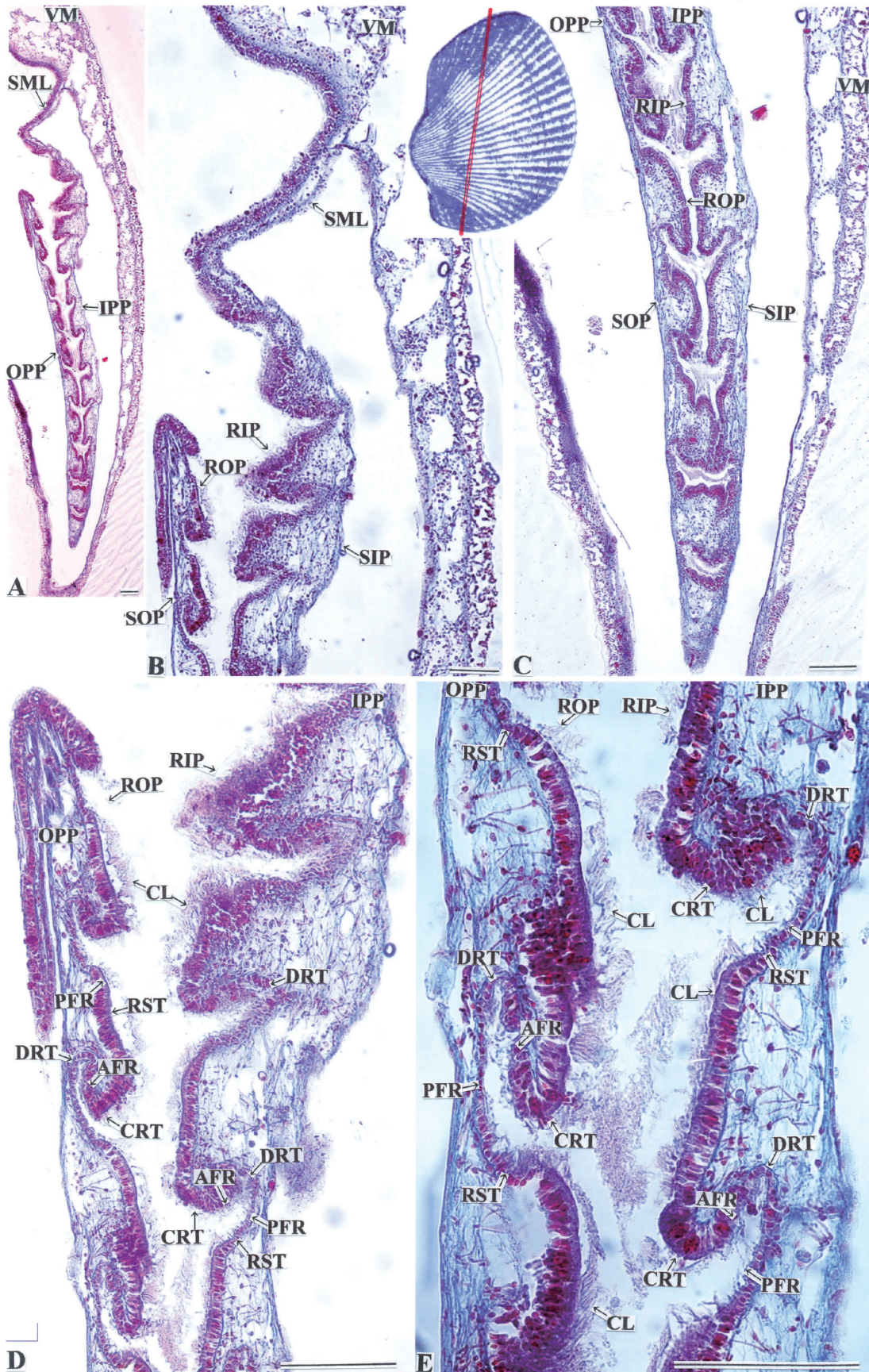


Fig. 17. Transverse section of the soft body in the chest-shell. Red line in the upper-middle small figure represents the cutting-plane line of the labial palp. The cutting plane is shown in A. Figures B and C, D, and E are magnified view of the labial palp in A, B and D, respectively. Scale bar in A = 1 mm, and the bars in B-E = 100  $\mu$ m. Azan stain.

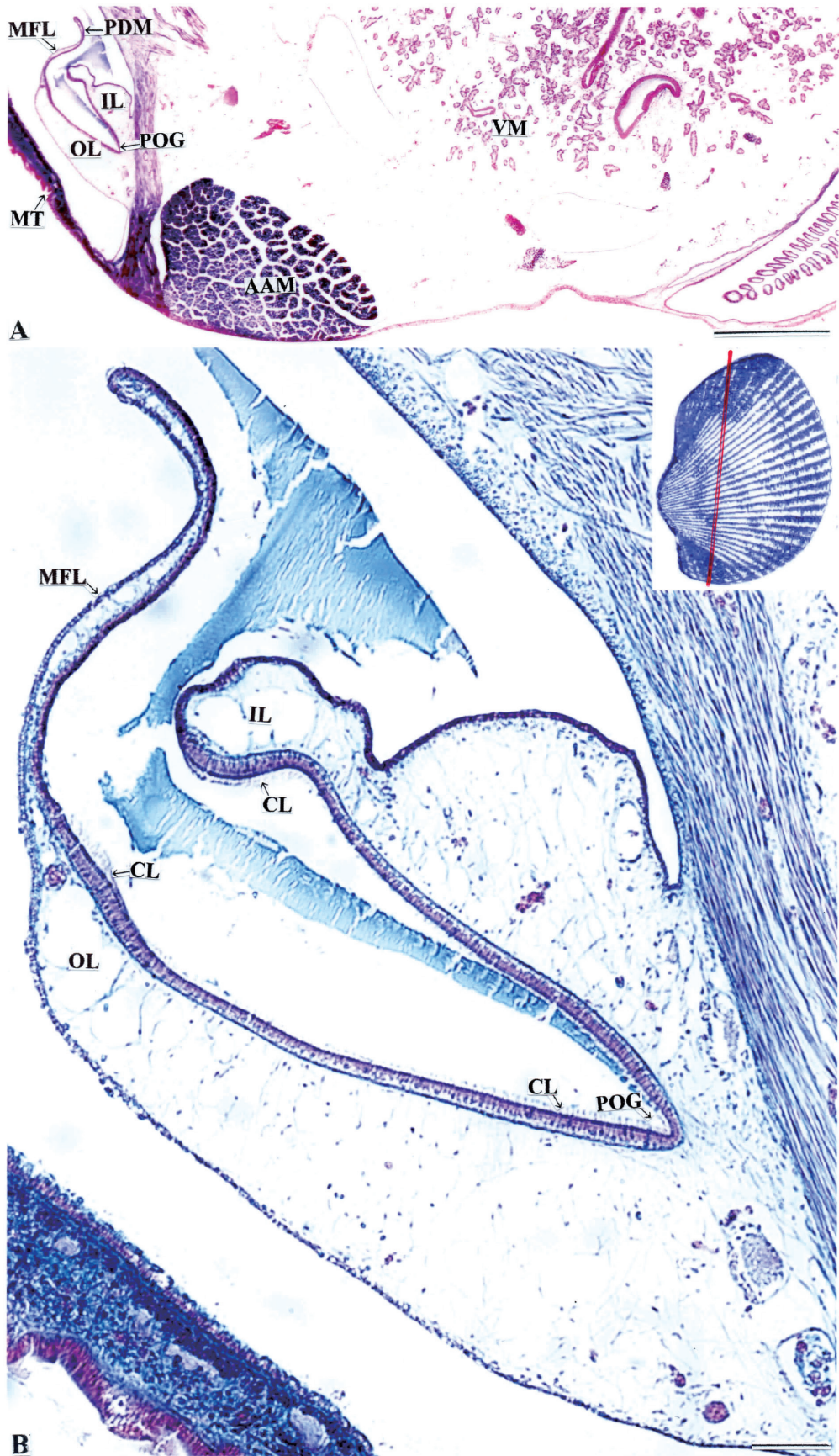
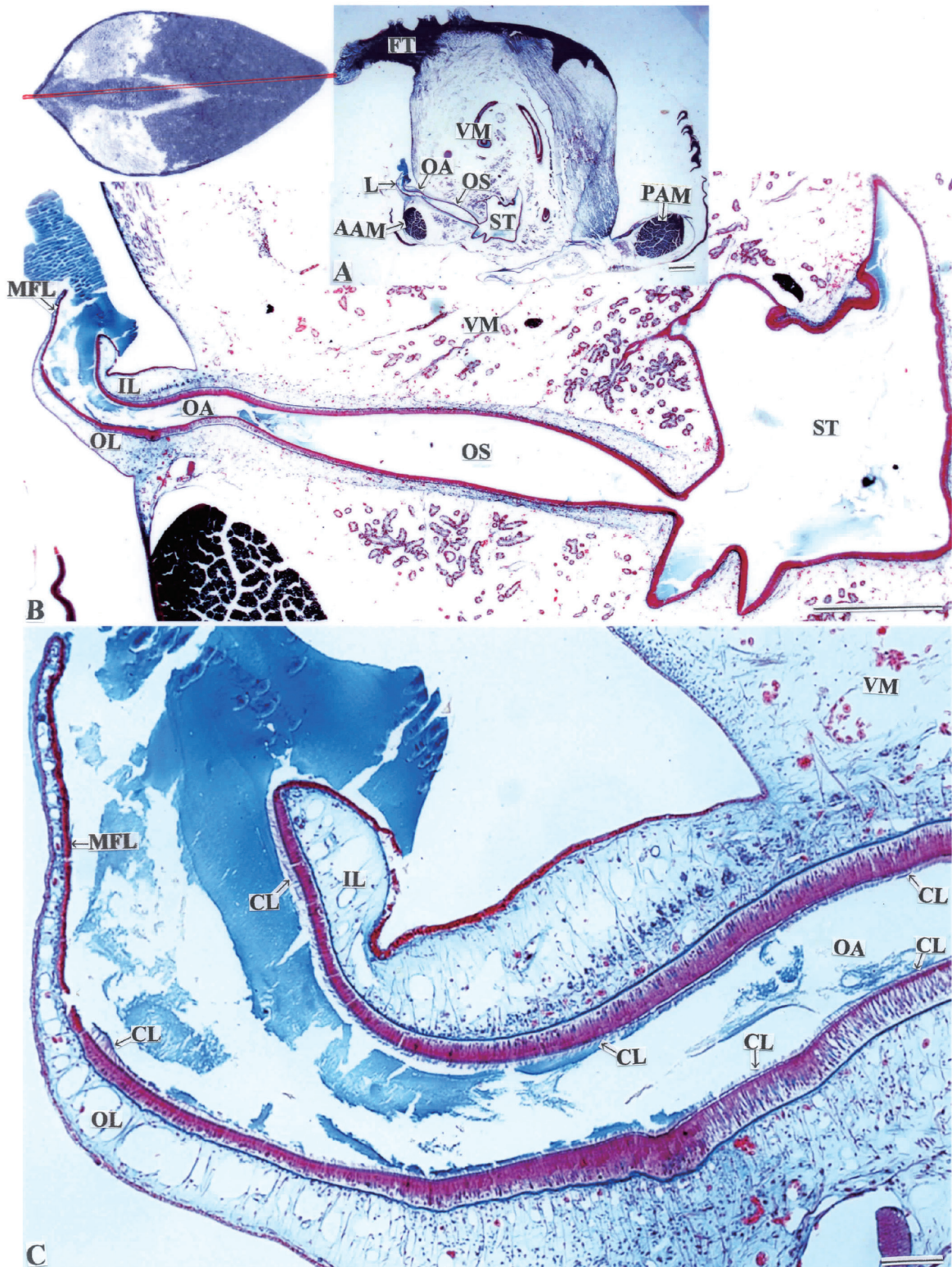


Fig. 18. Transverse section of the soft body in the chest-shell. Red line in the upper-right small figure represents the cutting-plane line of the lip. The cutting plane is shown in A. Figure B is magnified view of the inner lip and the outer lip in A. Scale bar in A = 1 mm, and the bar in B = 100  $\mu$ m. Azan stain.



**Fig. 19.** Horizontal section of the soft body in the chest-shell. Red line in the upper-left small figure represents the cutting-plane line of the lip and the mouth. The cutting plane is shown in A. Figures B and C are magnified views of the three parts (the inner lip, the outer lip and the mouth) in A and B, respectively. Scale bars in A and B = 1 mm, and the bar in C = 100  $\mu$ m. Azan stain.