

タイラギの中腸腺の構造

山元憲一[†], 半田岳志

Structure of the digestive diverticula of the pen shell, *Atriana (Servatriana) lischkeana* (Mollusca : Bivalvia : Isofilibranchia)

Ken-ichi Yamamoto[†] and Takeshi Handa

Abstract : The corrosion resin-casts and the tissue preparations of the digestive diverticula of the pen shell, *Atriana (Servatriana) lischkeana* were observed. The resin-casts were made of the prepolymerization methyl methacrylate (Mercox CL-2R) containing 10% Mercox MA. The tissue preparations were stained with Azan. The digestive diverticula divided into three groups and located at the right and the left sides of the stomach, and at the esophageal orifice. The tubules were clearly observed with a stereoscope after the membrane covering the digestive diverticula was removed. The stomach had three main ducts of the digestive diverticula. These ducts had the openings (the orifices) in the inner wall of the stomach. The inner walls of the main and the secondary ducts had a similar tissue structure which were made up of the uniform flagellated cells covered with the cilia. The tubules of digestive diverticula branched out the smaller tubules after separating from the secondary ducts.

Key words : Pen shell ; Isofilibranchia ; Corrosion resin-cast ; Digestive diverticula ; Duct ; Tubule

緒 言

二枚貝の中腸腺は、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^{1,2)}。このような中腸腺は、胃の周囲に位置し³⁾、胃に開口した導管で連絡している⁴⁻⁷⁾。中腸腺の導管と中腸腺細管の構造は組織像の観察から模式的に図示されており⁷⁻⁹⁾、胃と導管の構造は、ゼラチンを利用した鋳型からマガキ *Crassostrea gigas* で図示されている¹⁾。しかし、胃と導管、導管と中腸腺細管の位置関係を立体的に明らかにした例は見られない。

そこで、著者らは、腹足綱の原始腹足目のクロアワビ *Haliotis (Nordotis) discus discus*¹⁰⁾、サザエ *Turbo (Batillus) cornutus*¹¹⁾、中腹足目のマルタニシ *Cipangopaludina chinensis*¹²⁾、ツメタガイ *Glossaulax didyma*¹³⁾、新腹足目のアカニシ *Rapana venosa*¹⁴⁾ および二枚貝綱のウゲイスガイ目で擬弁鰓型を示すアコヤガイ *Pinctada fucata martensii*¹⁵⁾、カキ目で擬弁鰓型を示すマガキ¹⁶⁾の中腸腺について、半重合メチルメタクリレートを使って鋳型を作成し、切片標本の観察および

固定標本を切開した断面像の観察を行って、胃と中腸腺の立体構造を明らかにしている。本研究では、二枚貝綱のイガイ目で擬弁鰓型を示すリシケタイラギ *Atrina (Servatrina) lischkeana* (以降、タイラギと表す) を用いて、前記と同様にして鋳型および切片標本を作成し、固定標本を観察して中腸腺の立体構造および組織像を調べたので報告する。なお、分類は波部ら¹⁷⁾ および奥谷¹⁸⁾ に従った。

材料および方法

実験には、熊本県荒尾地先の干潟で採集した殻長151±16mm (平均値±標準偏差) のもの50個体および殻長12.4±1.8mm のもの10個体のタイラギを用いた。タイラギは、入手後、0.5 μm 以上の粒子を除去した海水を 1 l/min 注入した状態で 5~10 日間蓄養して実験に供した。

鋳型 鋳型の作成は、Handa and Yamamoto¹⁹⁾ に準じて、主剤 (MERCOX CL-2 R, 応研商事株式会社) 3 ml 当り硬化剤 (MERCOX MA, 応研商事株式会社) 約0.1gを混入し

2008年4月14日受付. Received April 14, 2008.

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

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、タイラギを約0.4M/lの塩化マグネシウム水溶液²⁰⁾に、約20分間浸漬して左殻を取り除いた。口から食道へ濾過海水を満たしたポリエチレン細管(外径約1mm、長さ20cm、Hibiki No. 3)を約5mm挿入し、プラスチック製の注射筒(5ml, Top)を使って2分間に約1.5mlの速さで総量約6mlの樹脂を注入した。注入後、樹脂の逆流を防ぐために細管の一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夜浸漬して肉質部を除去し、水洗した。

胃の断面像 観察は、Davidson液(エタノール:ホルマリン:氷酢酸:蒸留水=66:44:23:67)²¹⁾で固定後、安全剃刀で胃の部分を中心にして軟体部を切り開いて行った。

組織像 観察は、10個体の小さい方のタイラギを用いて、山元ら²²⁾と同様にしてDavidson液で固定した後、常法に従ってパラフィン切片(10μm)を1個体丸ごとのものを作成し、アザン染色して行った。

結果

中腸腺は、殻を除去すると外部からD1, D2およびD3の3つの部分に分かれて展開している様子が見えていた(Fig. 1)。鋳型でも、中腸腺は食道付近(D1)および胃の左右(D2およびD3)の3つの部分に分かれて展開している様子が確認された(Fig. 2)。それぞれの中腸腺への導管は、いずれも1本の太いもの(DD1, DD2およびDD3)が胃壁の1箇所から1本ずつ、胃壁に直接開口して(Orifices構造を示して)出ており、胃壁から出た後直ちに枝分かれしていた(Fig. 3)。胃の断面像および組織像からも同様に、中腸腺が食道付近(D1)および胃の左右(D2およびD3)の3つの部分に分かれて展開し、3つの部分へそれぞれ1本の太い導管(DD1, DD2およびDD3)が胃壁の3箇所から出ている様子が観察された(Figs. 4, 5)。しかし、中腸腺は、殻の会合部分に面した噴門部から幽門部にかけての胃の外側には展開していないかった(Figs. 2, 4, 7)。腸は、胃から真っ直ぐに伸びた後反転して胃の近くまで伸び、再び直ぐに伸びる単純な型をしていた(Fig. 2)。

導管は1本の主導管が胃壁から出て、これが枝分かれを繰り返して次第に細くなり、その末部は二次導管を形成して、中腸腺細管(Tubule)に連なっていた(Figs. 2, 5, 6, 9)。主導管と二次導管は、全体に一様で、内壁がFlagellated cellからなり、纖毛で覆われ、縦に走る皺が先

端まで走っていた。これらの導管の周囲は、アザン染色で赤く染まるFlagellated cellで囲まれていた(Fig. 9)。

中腸腺細管(Tubule)は、殻を除去すると外部から見ることができ、中腸腺を覆っている膜を除去して、実体顕微鏡観察するとその形状が鮮明に細部まで見ることができた(Fig. 8 A-C)。鋳型でも全く同様な像が実体顕微鏡で観察された(Fig. 8 D, E)。

中腸腺細管(Tubule)の組織像は、導管と異なってアザン染色で青く染まる消化細胞(Digestive cell)で周囲を囲まれていた(Fig. 9)。また、中腸腺細管は二次導管から出た後、分岐している様子が認められた(Fig. 9)。

考察

Yonge¹⁾は、原鰓類、糸鰓類、真弁鰓類の34種を調べて、中腸腺はいずれも胃を囲むようにして存在していると報告している。タイラギでも同様に食道および胃の周囲に位置している様子は鋳型、組織像および胃を中心とした断面像からも明らかであるが、殻の会合部分に面した噴門部から幽門部にかけての胃の外側には中腸腺が存在していなかった。等糸鰓類のタイラギでのこのような様子は、擬弁鰓目のアコヤガイ¹⁵⁾やカキ目のマガキの場合¹⁶⁾と良く一致している。

しかし、タイラギでは、中腸腺はアコヤガイ¹⁵⁾やマガキ¹⁶⁾と異なって、殻を除去すると胃の周囲に3つの部分に分かれて展開している様子が外部から見えていた。実体顕微鏡観察すると、外部から中腸腺細管の形状まで鮮明に見ることができた。これらのことから、タイラギでは中腸腺を3つの部位に分けて摘出することが容易であると考えられる。また、中腸腺細管から内容物を採取することも可能であると考えられる。そこで、タイラギは、軟体動物の中腸腺に関する消化・吸収などの生理機能を明らかにする上で、有効な実験動物の一つとして活用できると考えられる。

Purchon⁴⁻⁶⁾は、中腸腺の導管が胃壁に開口している部位を2つに分けており、1つは導管が直接胃壁に開口しているところをOrifices、胃壁の湾入したところに開口しているところをEmbaymentsとしている。タイラギは、Embayments構造を示すアコヤガイ¹⁵⁾やその仲間である *Pinctada vulgaris*⁴⁾とは異なって、Orifices構造を示し、胃壁の3箇所からそれぞれ1本ずつ導管が伸びていることが明らかとなった。

導管が胃から中腸腺細管へ進むに従って枝分かれして次

第に細くなる構造は、原鰓類のクルミガイ科Nuculidae, 等糸鰓類および真弁鰓類について図示されている⁷⁾ものと同様である。しかし、等糸鰓類および真弁鰓類では、導管は主導管 (Main duct) と二次導管 (Secondary duct) とに分かれ、主導管は断面をみると繊毛で覆われている部分と刷子縁で覆われている部分に分かれて構成され、二次導管は全体が後者の部分と同様の組織からなっている⁸⁾。山元ら¹⁶⁾は、擬弁鰓類であるマガキでは、二次導管も等糸鰓類や真弁鰓類の主導管と同様に2つに分かれた構造であることを報告している。一方、原鰓類のクルミガイ科の *Nucula sulcata*では、主導管がマガキの二次導管と同様な構造を示し、二次導管は主導管と全く異なって内壁全体が長い繊毛で覆われている⁷⁾。しかし、タイラギの導管は、アコヤガイ¹⁵⁾と同様に、*N. sulcata*やマガキのような主導管と二次導管の構造の違いがなく、全体に一様で、内壁がFlagellated cellからなり、繊毛で覆われ、縦に走る皺が先端まで走っていた。これらのことから、タイラギの導管は、アコヤガイと同様に、原鰓類、等糸鰓類および真弁鰓類と異なり、同じ擬弁鰓類であるマガキとも異なる様相を示していると考えられる。

中腸腺細管は、糸鰓類である *Anadara subcrenata*や *Brachidontes senhousia*では導管の末端から出た後に、中腸腺細管が枝分かれする型 (Simple branching type I) を、等糸鰓類や真弁鰓類では導管の末端に1つずつ独立して出ている型 (Simple branching type II) を示すとされている⁸⁾。等糸鰓類と真弁鰓類の中間に位置する擬弁鰓類に分類されるアコヤガイ^{17,18)}では、中腸腺細管と導管の関係は等糸鰓類や真弁鰓類と同様にtype IIの様相を示している。しかし、等糸鰓類に分類されるタイラギでは、中腸腺細管は二次導管から出た後枝分かれするtype Iの様相を示していた。これらのことから、タイラギは、中腸腺細管からみる限り、糸鰓類の特徴を残した体構造を示す等糸鰓類であると考えられる。

中腸腺細管の暗細胞は、繊毛を備えており、若い細胞で将来栄養細胞になると推測されている¹⁾。このような暗細胞は、真弁鰓類ではCryptに存在していることが知られている²³⁾。しかし、原鰓類ではある *N. sulcata*や等糸鰓類であるムラサキイガイ *Mytilus edulis*ではCryptが存在せず、暗細胞の中腸腺細管での位置は一定の傾向を認めがたいと報告されている²³⁾。山元ら¹⁵⁾は、擬弁鰓類のアコヤガイでもCryptが認められず、暗細胞は後者と同様の様相を示すことを報告している。タイラギでも、同じ等糸鰓類であるムラサキイガイ²³⁾と同じ様相を示していた。これらのこ

とから、中腸腺細管のCrypt構造は、真弁鰓類になって発達した構造であると推測される。

要 約

タイラギの中腸腺の構造を鋳型および組織像から調べた。中腸腺は、食道付近および胃の左右の3つの部分に分かれて展開している様子が殻を除去すると外部から観察された。これら3箇所の中腸腺への導管は、それぞれ1本ずつ合計3本が胃壁の3箇所からOrifices構造を示して出ていた。導管は主導管と二次導管から成り、それらの導管は組織像が一樣で内壁がFlagellated cellからなり、繊毛で覆われ、縦に走る皺が先端まで走っていた。中腸腺細管は二次導管から出た後枝分かれする型を示していた。

文 献

- 1) Yonge C M : Structure and physiology of the organs of feeding and digestion in *Ostrea edulis*. *J Mar Biol Ass UK*, **14**, 295-386 (1926)
- 2) Mathers N F : 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) Yonge C M : The digestive diverticula in the lamellibranchs. *Trans Roy Soc Edinb*, **54**, 703-718 (1926)
- 4) Purchon R D : The stomach in the Filibranchia and Pseudolamellibranchia. *Proc Zool Soc, London*, **129**, 27-60 (1957)
- 5) Purchon R D : The stomach in the Eulamellibranchia; Stomach type IV. *Proc Zool Soc, London*, **131**, 487-525 (1958)
- 6) Purchon R D : The stomach in the Eulamellibranchia ; Stomach type IV and V. *Proc Zool Soc, London*, **135**, 431-489 (1960)
- 7) Owen G : Observations on the stomach and digestive diverticula of the lamellibranchia. II. The Nuculidae. *Quart J micr Sci*, **97**, 541-567 (1955)
- 8) 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)
- 9) 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)
- 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) 山元憲一, 半田岳志, 近藤昌和: サザエの中腸腺の構造. 水大校研報, 55, 71-89 (2007)
 - 12) 山元憲一, 半田岳志, 近藤昌和: マルタニシの中腸腺の構造. 水大校研報, 55, 149-159 (2007)
 - 13) 山元憲一, 半田岳志, 近藤昌和: ツメタガイの中腸腺の構造. 水大校研報, 55, 91-99 (2007)
 - 14) 山元憲一, 半田岳志, 近藤昌和: アカニシの中腸腺と唾液腺の構造. 水大校研報, 55, 101-114 (2007)
 - 15) 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)
 - 16) 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, 71-80 (2003)
 - 17) 波部忠重, 浜谷巖, 奥谷喬司: 分類. 波部忠重, 奥谷喬司, 西脇三郎 (編), 軟体動物概説 (上巻). サイエントティスト社 (1994)
 - 18) 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)
 - 19) Handa T and Yamamoto K : Corrosion casting of the digestive diverticula of the pearl oyster, *Pinctada fucata martensii* (Mollusca : Bivalvia). *J Shell Res*, 22(3), 777-779 (2003)
 - 20) Namba K, Kobayashi M, Aida S, Uematsu K, Yoshida M, Kondo Y and Miyata Y : Persistent relaxation of the adductor muscle of oyster *Crassostrea gigas* induced by magnesium ion. *Fish Sci*, 61, 241-244 (1995)
 - 21) Bell T A and Lightner D V : A handbook of normal Penaeid shrimp history. World aquaculture society, USA, pp 2.
 - 22) 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(4), 461-467 (2001)
 - 23) Owen G : Lysosomes, peroxisomes and bivalves. *Sci Prog, Oxf*, 60, 299-318 (1972)

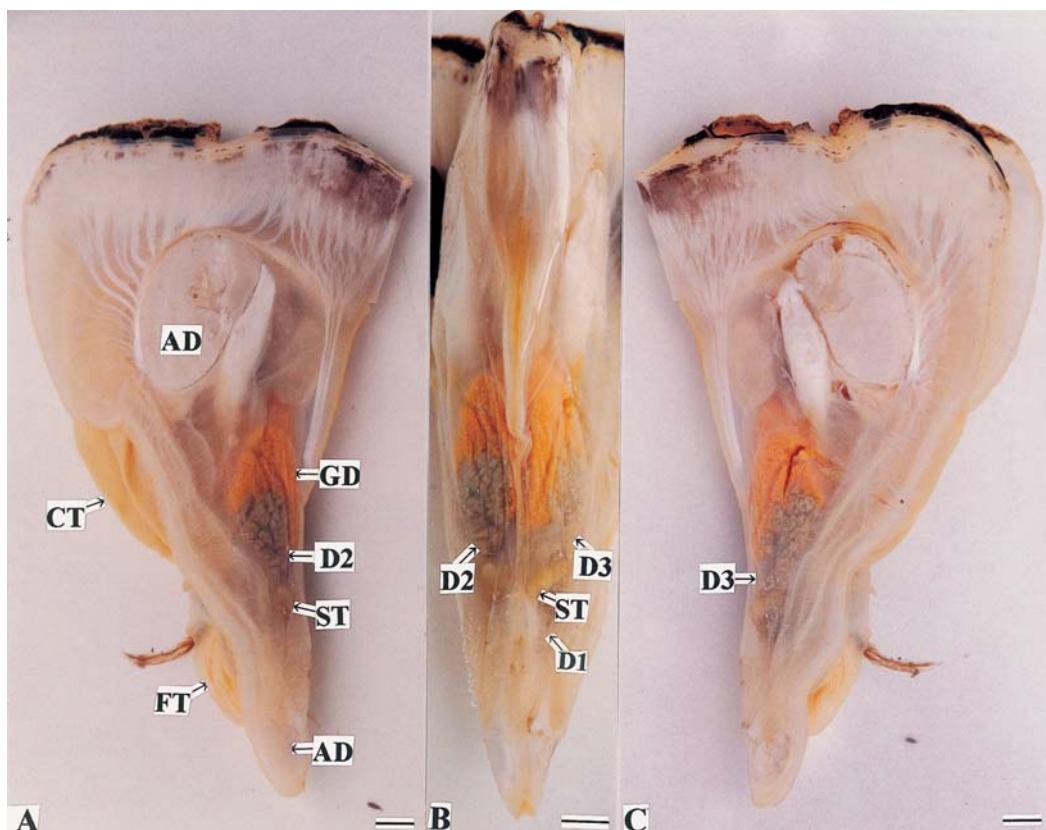


Fig. 1. Exterior view of the soft part of the pen shell, *Atriana (Servatiana) lischkeana*. A : lateral view (right), B : dorsal view, C : lateral view (left), D 1, D 2 and D 3 : digestive diverticula, CT : ctenidium, GD : gonad, ST : stomach, FT : foot, AD : adductor. Bars= 1 cm.

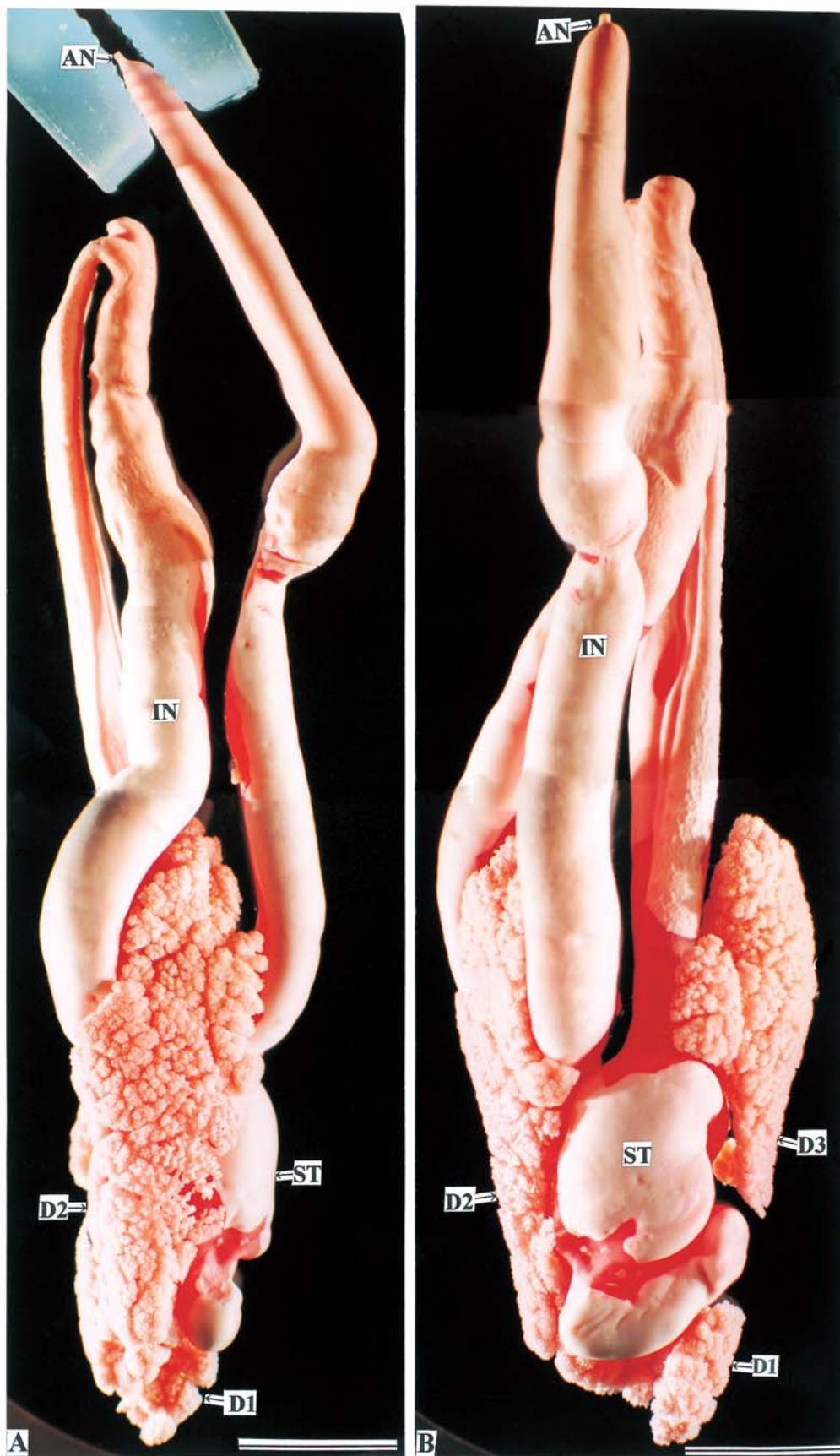
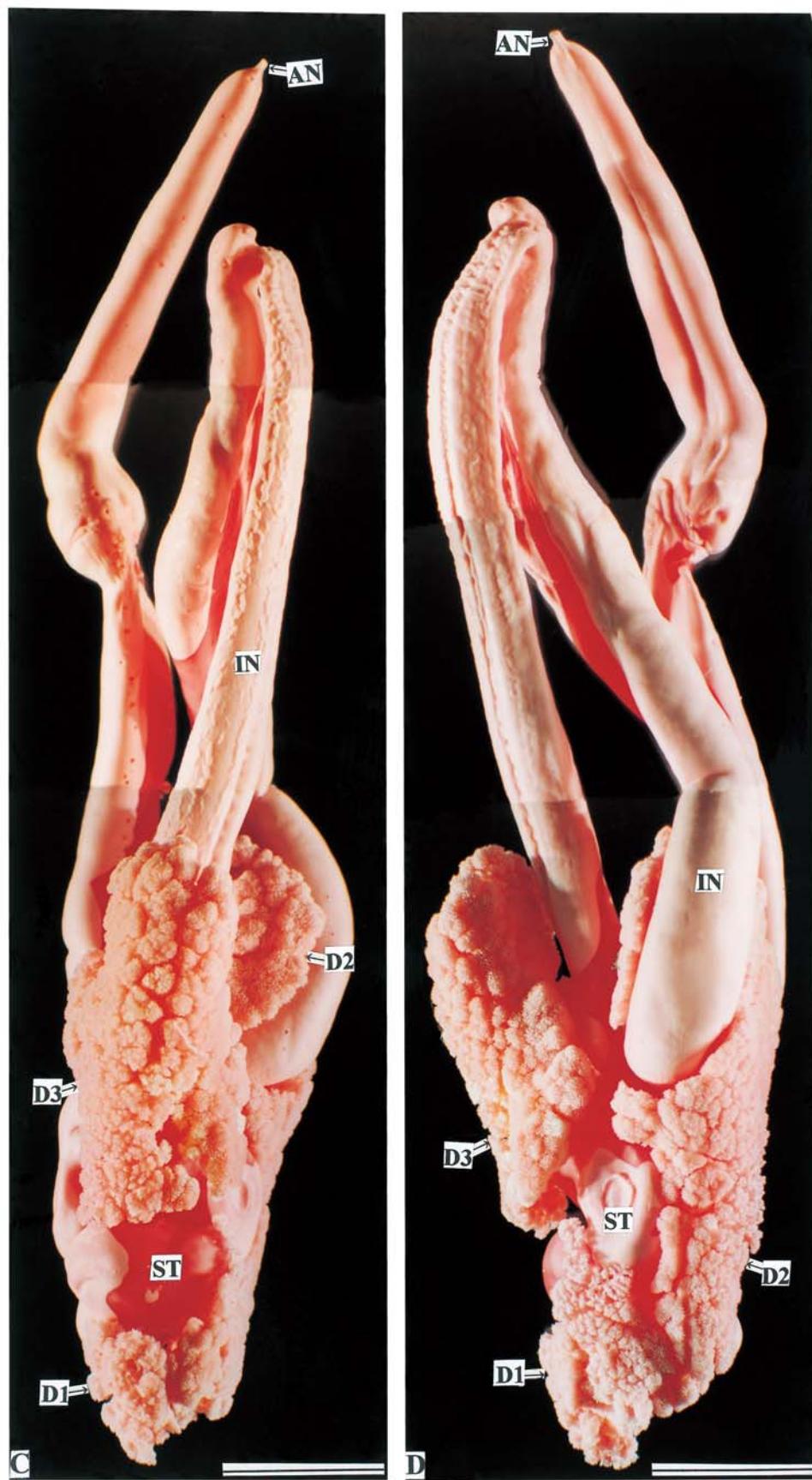


Fig. 2. Corrosion resin-cast of the digestive organ of the pen shell. A : lateral view (right), B : dorsal view, C : frontal view, D : lateral view (left), D 1 , D 2 and D 3: digestive diverticula, ST : stomach, IN : intestine, AN : anus. Bars= 1 cm.



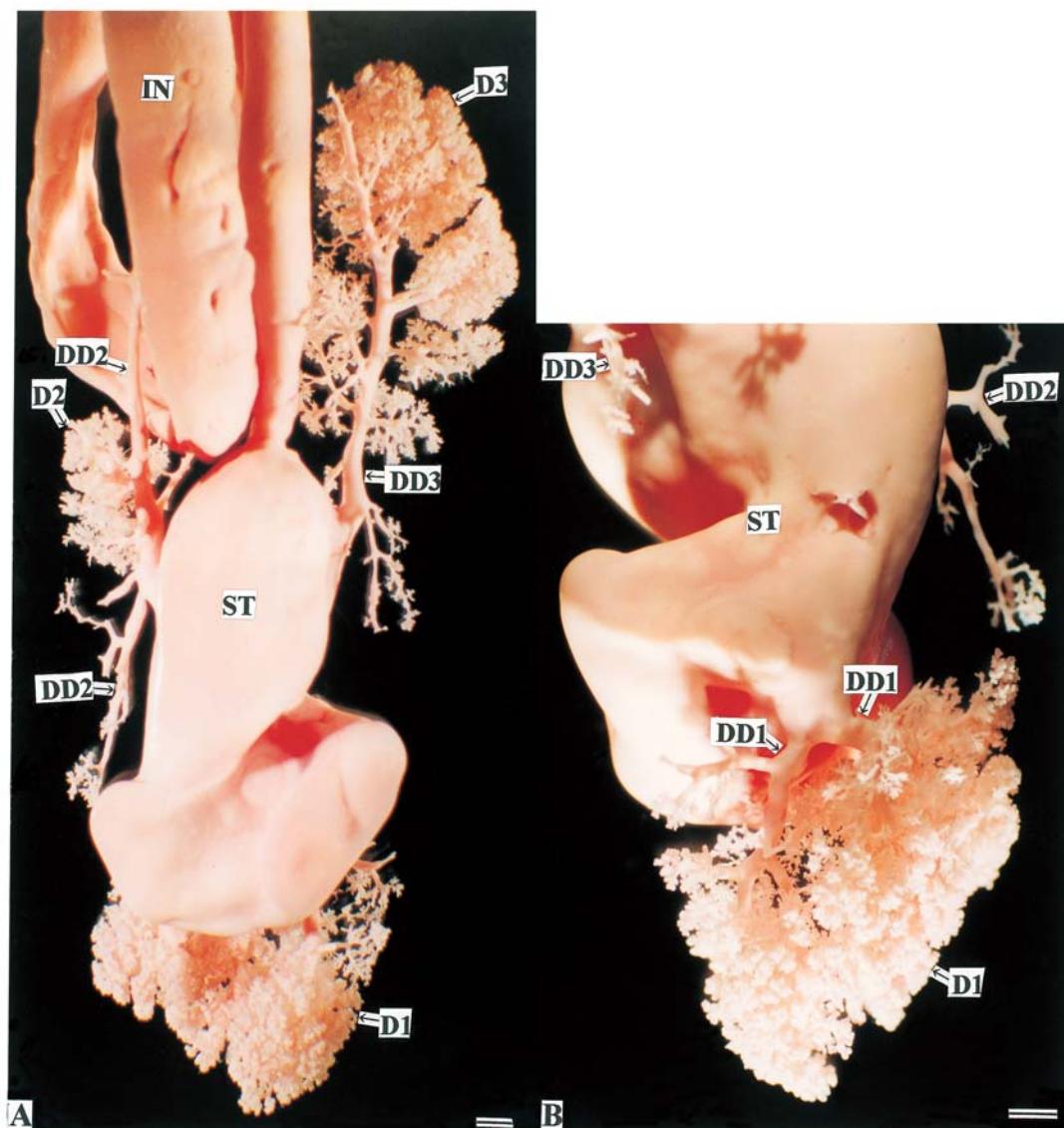


Fig. 3. Corrosion resin-cast of the digestive organ of the pen shell. A : dorsal view, B : lateral view (left), D 1 , D 2 and D 3: digestive diverticula, DD 1 , DD 2 and DD 3: duct, ST : stomach, IN : intestine. Bars= 1 mm.

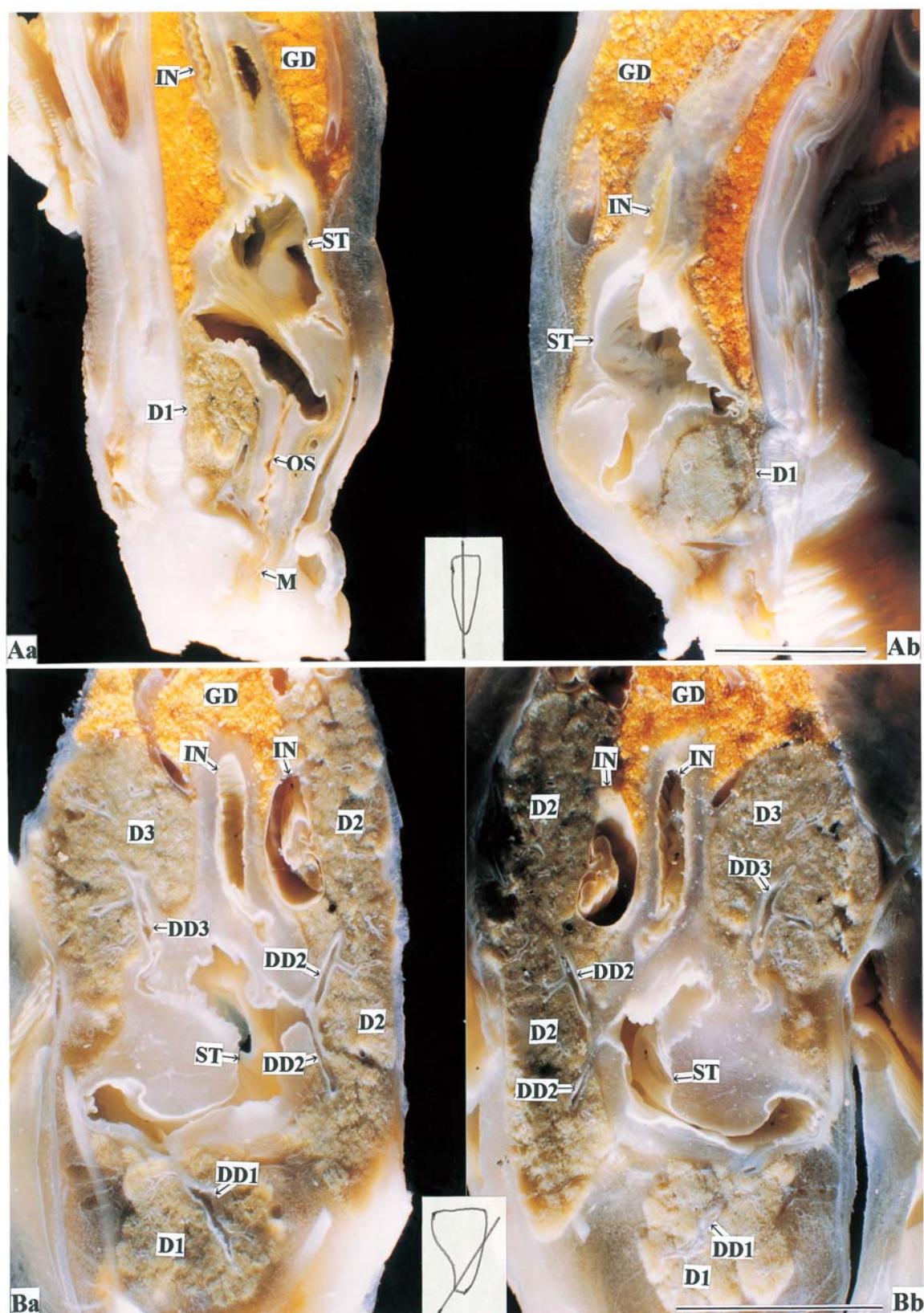


Fig. 4. Cutting surfaces of the soft part of the pen shell. a and b are viewed from the different direction. A : vertical section, B : oblique section, D1 , D2 and D 3 : digestive diverticula, DD 1 , DD 2 and DD 3 : duct, ST : stomach, OS : oesophagus, IN : intestine, GD : gonad. Bars= 1 mm.

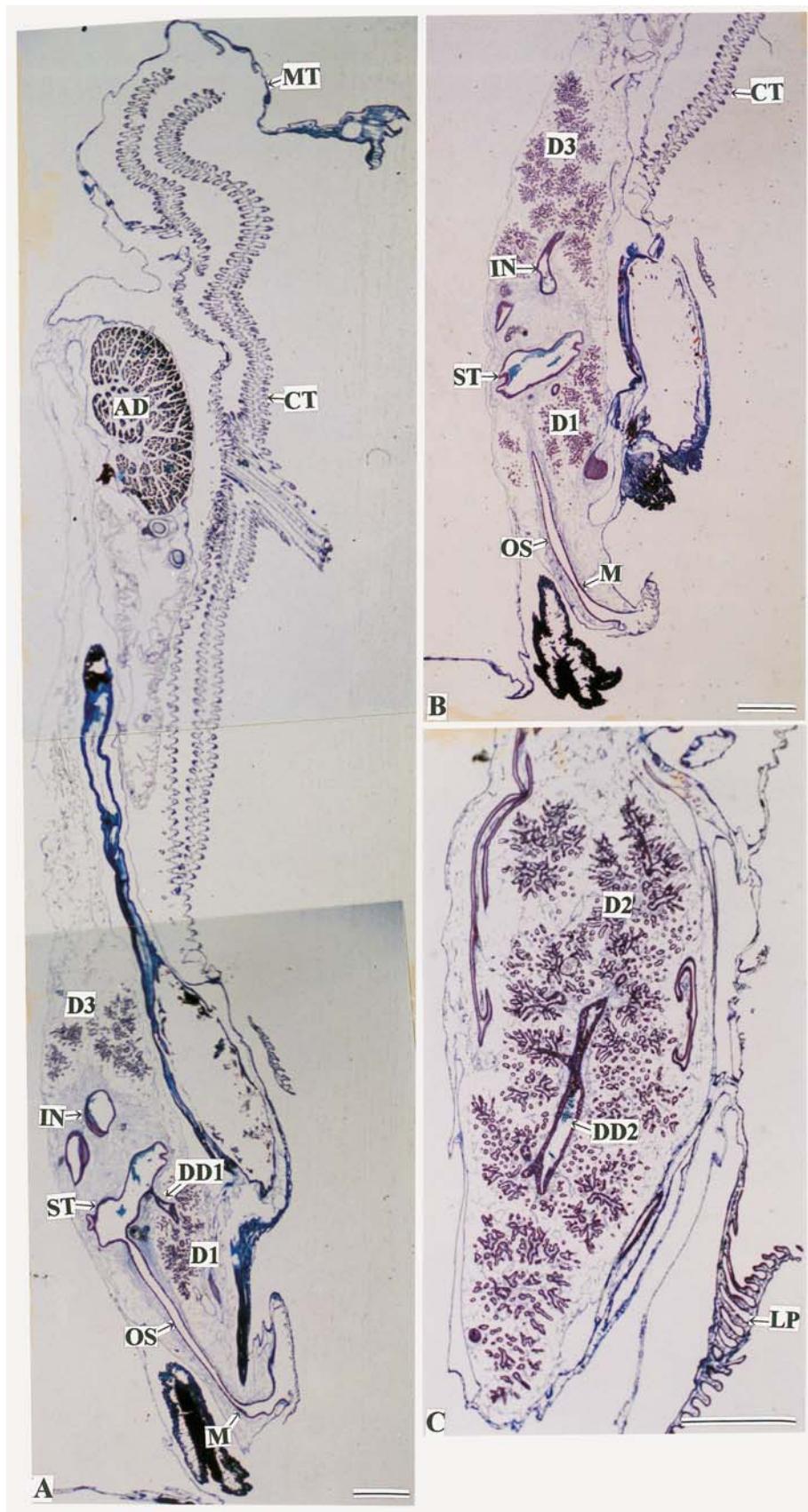


Fig. 5. Lateral view (left) of vertical sections of the soft part of the pen shell. A to C : center to right parts, D 1 , D 2 and D 3 : digestive diverticula, DD 1 and DD 2 : duct, ST : stomach, IN : intestine, OS : oesophagus, M : mouth, AD : adductor, CT : ctenidium, MT : mantle, LP : labial pulp. Azan staining. Bars= 1 mm.

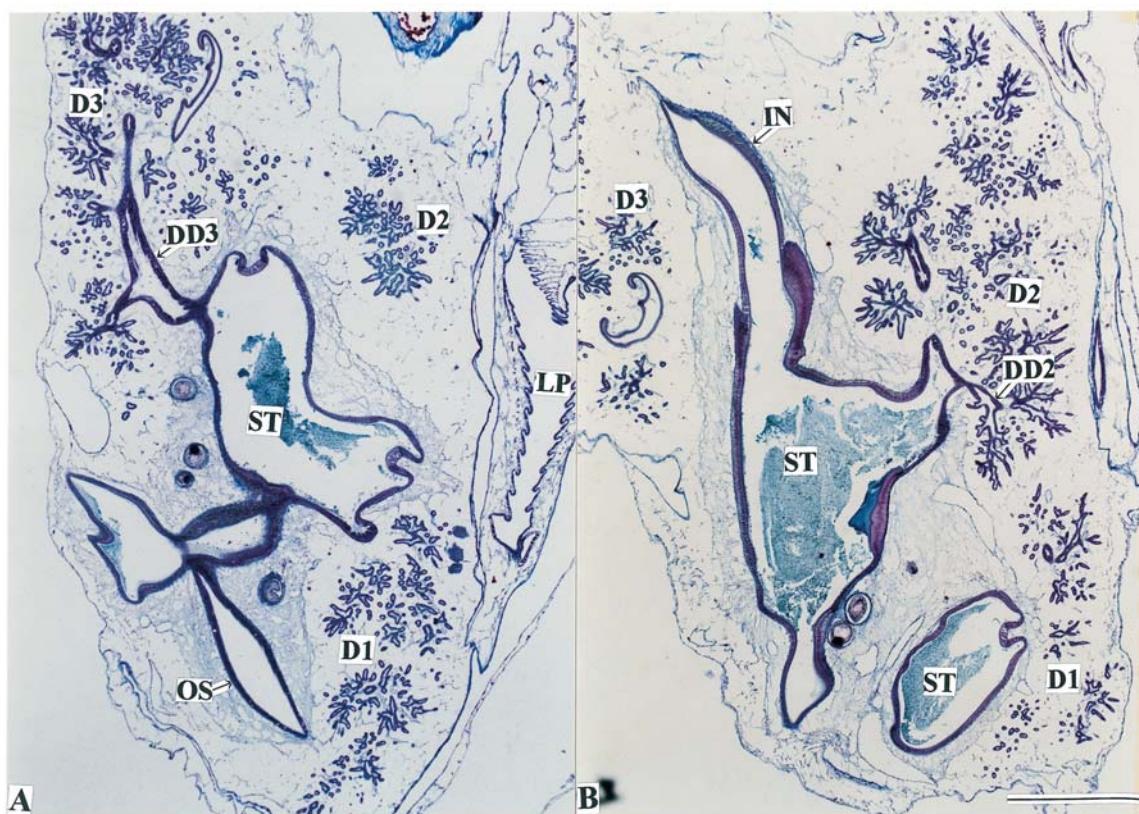


Fig. 6. Lateral view of vertical sections of the body of the pen shell. A : left view, B : right view, D 1, D 2 and D 3 : digestive diverticula, DD 2 and DD 3 : duct, ST : stomach, IN : intestine, OS : oesophagus, LP : labial pulp. Azan staining. Bars= 1 mm.

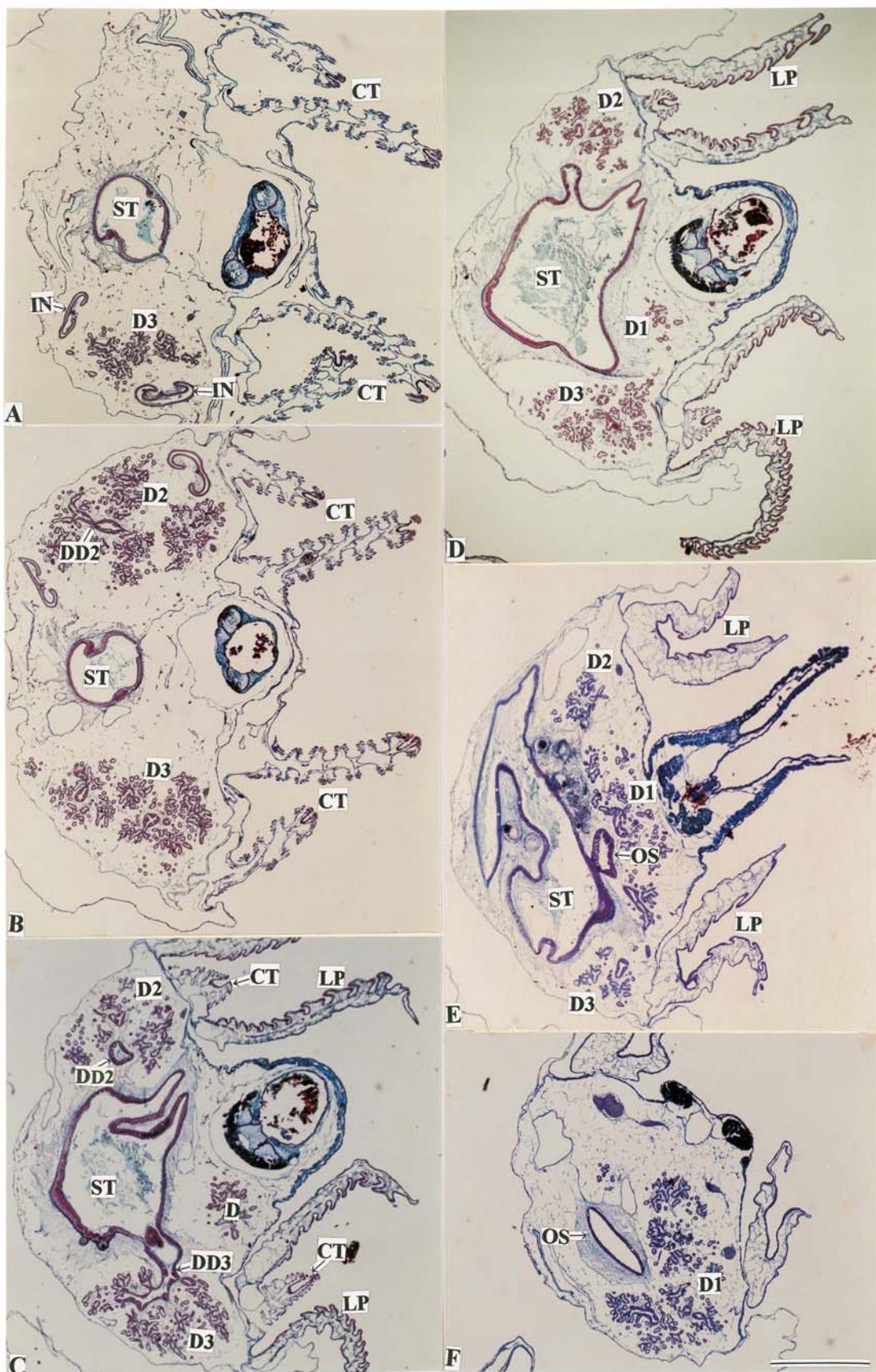


Fig. 7. Horizontal sections of the body of the pen shell. A to F : lower to upper parts, D 1 , D 2 and D 3 : digestive diverticula, DD 2 and DD 3 : duct, ST : stomach, IN : intestine, OS : oesophagus, CT : ctenidium, LP : labial pulp. Azan staining. Bars= 1 mm.

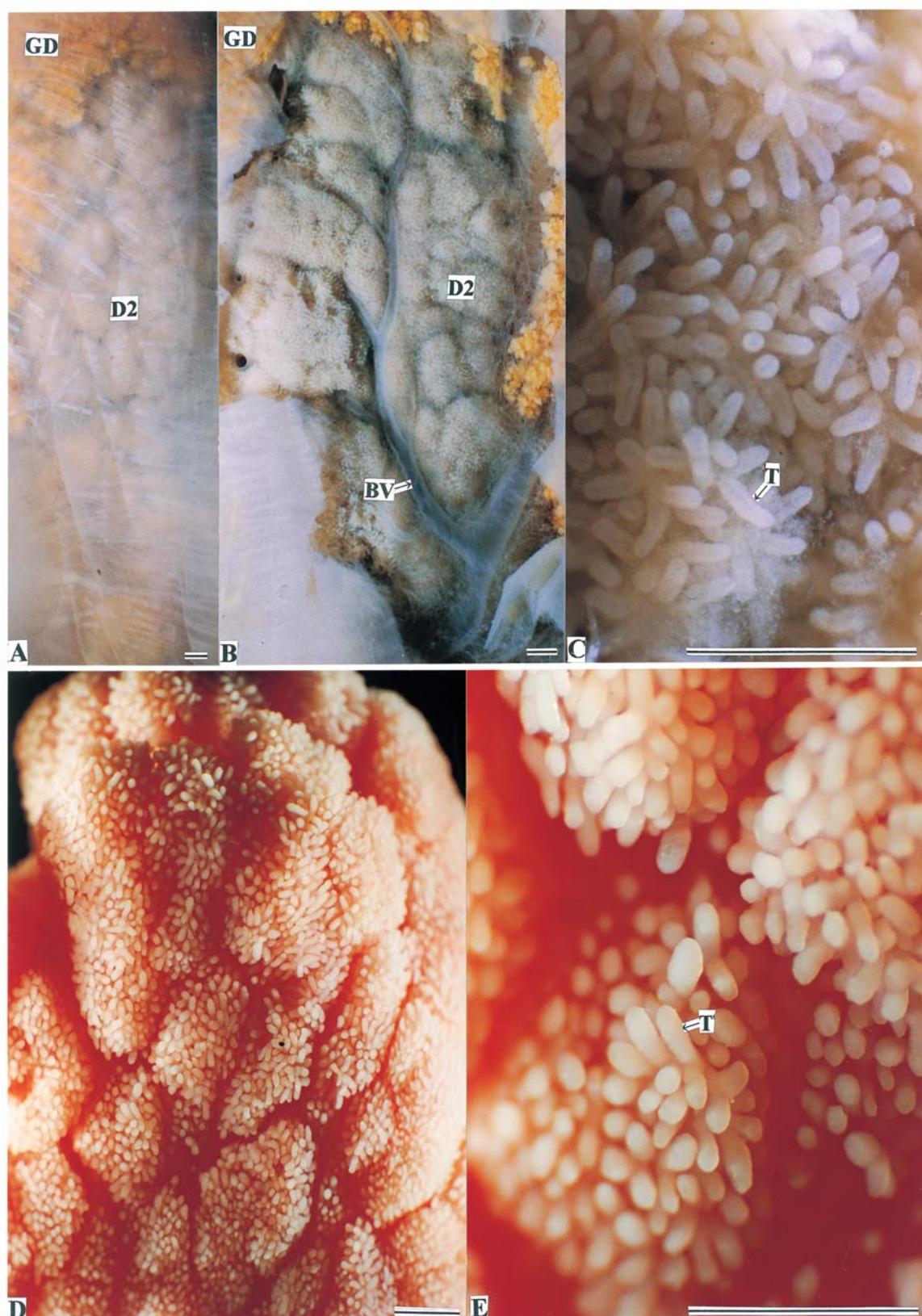


Fig. 8. Digestive diverticula of the pen shell. A : external feature of the digestive diverticula, B and C : view of the digestive diverticula removed the epidermis, D and E : corrosion resin-east of the digestive diverticula, D 2: digestive diverticula, GD : gonad, BV : blood vessel, T : tubule. Bars= 1 mm.

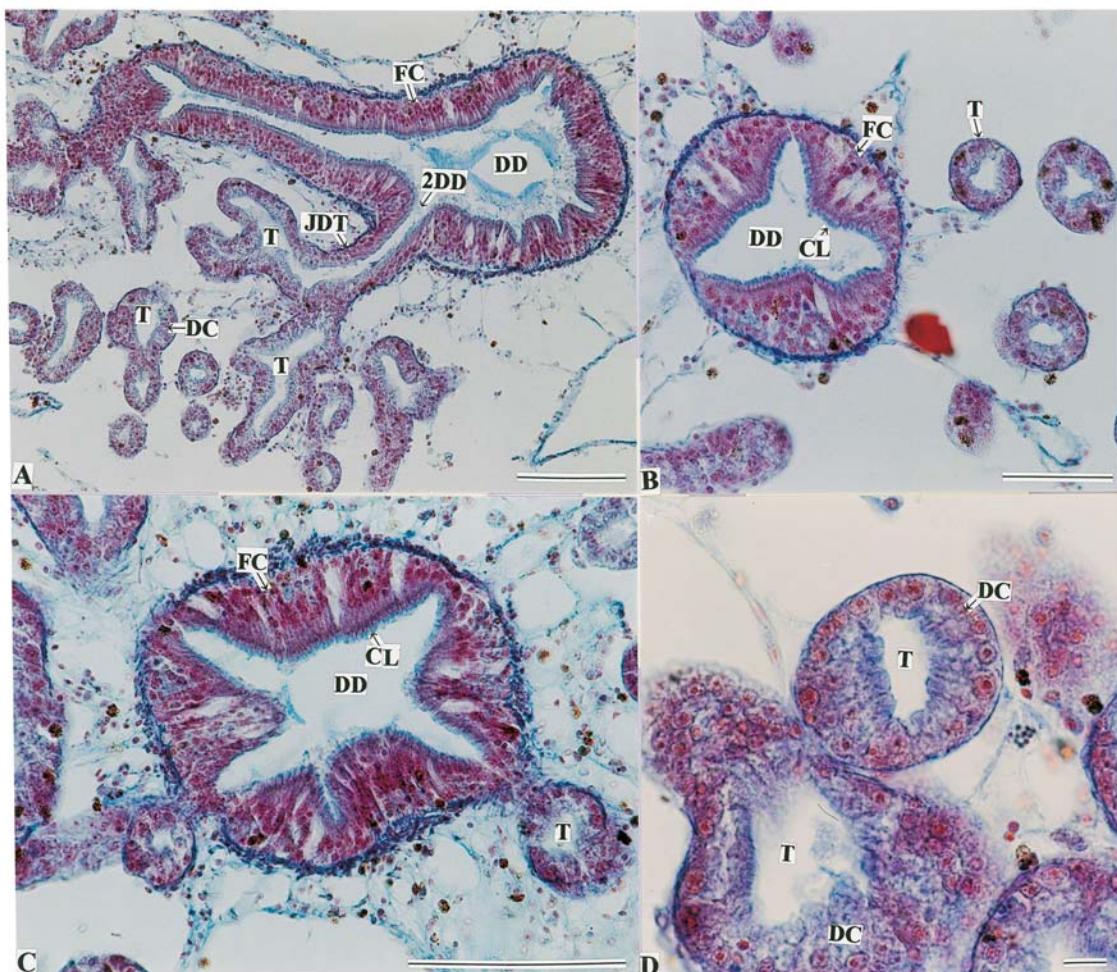


Fig. 9. Duct and tubule of digestive diverticula of the pen shell. DD : main duct, 2DD : secondary duct, T : tubule, JDT : junction of a duct with a tubule, DC : digestive cell, FC : flagellated cells, DC : digestive cell, CL : cilium. Azan staining. Bars in A-C=100 μ m and Bar in D=10 μ m