

## アコヤガイの鰓構造

山元憲一<sup>†</sup>, 半田岳志, 近藤昌和

### Ctenidium structure of the pearl oyster, *Pinctada fucata martensii* (Pteriidae : Pseudolamellibranchia : Bivalvia)

Ken-ichi Yamamoto<sup>†</sup>, Takeshi Handa and Masakazu Kondo

**Abstract :** The structure of the ctenidium of the pearl oyster, *Pinctada fucata martensii*, was examined with corrosion casts and histological sections, and by SEM. The casts were made using the prepolymerization methyl methacrylate (MercoxCL-2 R) containing 10 % Mercox MA. The food groove was formed by the ordinary filaments with the extended and deformed tip and the primary filaments connecting close to the center of the supra-brachial chamber side. The rows of ciliary disk run at even intervals and on a parallel with the base line of the ctenidium. The inter-laminar connecting membrane was constituted of two plate-like membranes. The inner walls of the inter-laminar connecting membrane were supported in places by the trabeculae. The lumen of the membrane connected to the whole junctional region of the primary filament vessels and to the several places of the inter-laminar connecting vessels. The vessel of the ordinary filament diverged from the longitudinal vessel passing on the base line of the lamina and branched into around the vessels of the ordinary filament. The branched vessels united into one vessel and joined to the efferent branchial vessel. The frontal surfaces of the ordinary filament and the primary filament were covered with the cilium, which were also observed on the abfrontal surfaces of both filaments. The results of histochemical staining suggested that the mucus in the mucus cell in both surfaces of the filaments probably was a sulfuric acid mucopolysaccharide.

**Key words :** pearl oyster ; Pseudolamellibranchia ; corrosion cast ; ctenidium ; histology ; mucus cell

#### 緒 言

軟体動物の二枚貝綱は、鰓の構造から原鰓類、弁鰓類、隔鰓類に大別され、更に弁鰓類は糸鰓類、真弁鰓類とに分けられ、さらに糸鰓類は糸鰓類、等糸鰓類、擬弁鰓類に、擬弁鰓類は糸鰓型、擬弁鰓型とに分けられている<sup>1)</sup>。アコヤガイ、*Pinctada fucata martensii* は擬弁鰓類の糸鰓型の鰓構造を示すとされている<sup>1)</sup>。

アコヤガイの鰓構造の概略については、椎野<sup>2)</sup>が「あこやがい（真珠貝）解剖図」のなかで紹介している。山元らは、アコヤガイの鰓換水に及ぼすオゾン処理海水の影響<sup>3)</sup>、アコヤガイの鰓換水に及ぼすホルマリンの影響<sup>4)</sup>、アコヤガイの鰓での粒子運搬<sup>5)</sup>を明らかにする目的で、鰓葉の構造について明らかにしている。しかし、これらの報告で

は、アコヤガイの鰓での血管系も含めた詳細な全体構造について示されていない。そこで、著者らは、呼吸・循環などに関する研究および増養殖を進める上での基礎的知見を得る目的で、アコヤガイの鰓の立体構造および組織像を、鰓の鋳型標本および切片標本を作製して明らかにした。

#### 材料および方法

実験には、殻長 $61.2 \pm 5.3\text{mm}$ （平均値±標準偏差、以下同様に表す）のもの430個体のアコヤガイを用いた。アコヤガイは、対馬の養殖場より入手後、殻の付着物を除いて、水産大学校の室内の水槽（200l）に移し、海水を $70\text{l}/\text{min}$ 注入した状態で飼育した。

**鋳型** 鋳型の作成は、Handa and Yamamoto<sup>6)</sup>に準じて、

2008年6月23日受付. Received June 23, 2008.

1 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

主剤 (MERCOPOL CL-2 R, 応研商事株式会社) 3 ml 当り硬化剤 (MERCOPOL 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, 山元ら<sup>7, 8)</sup>に準じて次のようにして行った。まず, アコヤガイの殻を除去して鰓を露出させ, 濾過海水を満たしたポリエチレン細管 (外径約1 mm, 長さ20cm, Hibiki No. 3) を入鰓血管に約10mm挿入し, 注射器 (5 ml, Top) で樹脂を約1.5 ml/min の速さで総量約5 ml注入した。注入後, 細管の端を炎であぶって樹脂の逆流を防止し, 樹脂を海水中で硬化させ, 20%水酸化ナトリウム水溶液に浸して樹脂の周囲の肉質部を溶かした後, これを水洗した。

**鰓観察** 軟体部の観察は, 山元ら<sup>7, 8)</sup>に準じて次のようにして行った。まず, 約0.4M/lの塩化マグネシウム水溶液に1~3時間浸漬し<sup>9)</sup>, 軟体部を伸展させて観察した後, 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)<sup>10)</sup>で固定して細部についても観察した。同時に, 常法に従って鰓のパラフィン切片 (6~10 μm) を作成し, アザン染色して鰓の組織像を観察した。合わせて, 主鰓糸および常鰓糸の粘液細胞を観察するために, 4 μmの連続パラフィン切片を作成し, 常法<sup>11, 12)</sup>に従ってPAS反応, アルシアン青pH2.5-PAS染色 (AB pH2.5-PAS染色), AB pH2.5染色, AB pH1.0染色の順に,あるいはアザン染色, PAS反応, アルシアン青pH2.5染色 (AB pH2.5染色), AB pH1.0染色の順に1枚ずつ染色して粘液成分の推測を行った。

走査電子顕微鏡での観察は, JSM-T-300 (日本電子) を用いて行った。試料は, 切り出した鰓葉を2%グルタルアルデヒドと2%パラホルムアルデヒドを含む0.2Mカコジル酸緩衝液 (pH7.45) に6時間浸漬した後, 0.2Mカコジル酸緩衝液および蒸留水で順に洗浄し, 1%オスミウム酸水溶液で1時間固定した。これを, 蒸留水で洗浄してタンニン・オスミウム法<sup>13)</sup>で導電染色し, 常法に従って脱水した後, 臨界点乾燥機 (HCP-1, 日立) で乾燥し, カーボン製の両面テープ (日本電子) で資料を固定してイオンスパタリング装置 (JUC-500, 日本電子) で白金を2分間蒸着させた。

## 結果および考察

右殻を除去したアコヤガイ (Fig. 1 A) の鰓は, 入水口と出水口を区切っている皺襞 (PD) のところから唇弁 (LP) のところまでに半月形を呈して広がっていた (Fig. 1 B)。この様子を足 (FT) を中心として見ると, 皺襞 (PD) のと

ころから延びている左鰓葉 (LOC, LIC) と右鰓葉 (ROC, RIC) は足のところで左右に分かれ, その先端は左右の唇弁 (LP) へと連なり, 左右の唇弁は中央の口 (OA) へと連なっている様子が観察された (Figs. 1 C, 2 A)。

鰓葉と唇弁の関係を左側の部位で見ると, 左内鰓 (LIC) と左外鰓 (LOC) は平行して並んで, それらの先端は左上唇弁 (LUP) と左下唇弁 (LLP) に挟まれるようにして終わっており, 鰓葉の基底部および食物溝 (FG) で運ばれてきた粒子は唇弁内に渡され, 唇弁で口 (OA) へと運ばれる<sup>5, 14-17)</sup>構造となっていた (Fig. 2 B, C)。鰓葉の先端 (上唇弁と下唇弁に挟まれて終わる部位, Fig. 2 Cの矢印より先端の部位) は, 主鰓糸 (PF) と常鰓糸 (OF) に分かれた鰓の基本構造を示さず, 一様に常鰓糸様の構造を示し, 食物溝 (FG) も未発達であった (Fig. 2 C)。Wardら<sup>16)</sup>は, マガキを用いた観察から, 鰓葉先端の未発達な部位では唇弁内から食物溝に相当する鰓の外縁の上を鰓葉の基本的な構造を示す部位との境に向けて (鰓の基本構造を示す部位の食物溝とは逆向きに) 粒子を運んでおり, 食物溝 (FG) で運ばれてきた粒子と境のところで一緒にし, これを唇弁内へ移動させて捕食しているが, 過剰に粒子が運ばれてきた場合には, この境付近で塊を形成し, 擬糞として鰓葉の外に放出すると報告している。

鰓葉の基部を見ると, 外套膜 (ML) に接している左右の外鰓葉 (OC) の基部にはそれぞれに外鰓葉基底溝 (BTO) が, 左右の内鰓葉 (IC) の会合部 (FIC) にはそれぞれの基部に内鰓葉基底溝 (BTI) が, 左右の外鰓葉 (OC) と内鰓葉 (IC) のそれぞれの会合部には鰓葉基底溝 (BTL) が観察された (Fig. 3)。これら合計6本の溝は, 鰓葉で濾過して捕捉して主鰓糸の前繊毛で運んできた粒子を集め, これを繊毛運動で唇弁へ運ぶ通路であることが知られている<sup>14)</sup>。

右鰓葉 (RC, Fig. 2 A) と左鰓葉 (LC, Fig. 2 A) の境 (FIC) および外套膜 (ML) と左右の外鰓葉 (OC) の境 (FOC) は, いずれも纖維状の組織で接着された構造となっていた (Fig. 3 C, D)。このような構造は, 物理的な影響で外鰓葉と外套膜の間および左右の鰓葉の間が容易に剥離する原因となっていると考えられる。また, アコヤガイへの挿核時に左右の鰓葉の剥離を容易にしていると考えられる。

**食物溝** 各鰓葉の外縁部を構成している食物溝 (FG, Fig. 4 A) は, 連続したほぼ同じ幅の溝状となっており, その側壁は常鰓糸 (OF) の先端部位では幅が広くて丸く盛り上がり, 主鰓糸の先端部付近では幅が狭くなっている形を繰り返した構造となっていた (Fig. 4 B-D)。走査顕

微鏡像では、食物溝 (FG) は纖毛で覆われ、常鰓糸 (OF) が伸びて変形した構造を示していた (Fig. 5)。食物溝 (FG) の鋳型標本は、鰓葉の外観 (Fig. 4 D) とほぼ同じ形を示しており (Fig. 6 A-C)，鰓葉の外葉と内葉のそれぞれの常鰓糸 (OF) の血管は丸く屈曲して外側から食物溝 (FG) の血管に連絡し、主鰓糸 (PF) の血管は食物溝 (FG) の裏側の中央付近に連絡した構造となっていた (Fig. 6)。組織像からも、食物溝 (FG) は常鰓糸 (OF) が伸びて変形した構造を示し、主鰓糸 (PF) がその裏側の中央付近に連絡して下から支えている構造となっている様子が確認された (Fig. 7)。また、食物溝内には血管 (VFG) が走っており、その血管 (VFG) へは食物溝の外側から各常鰓糸内の血管 (VOF) が連絡しており、その裏側の中央付近から主鰓糸内の血管 (VPF) が連絡している様子が確認された (Fig. 7)。食物溝は、鰓葉で捕捉し、常鰓糸 (OF) の前纖毛で運ばれてきた粒子を纖毛運動で唇弁 (LP) へ運ぶ役割を果たしている<sup>5, 14-17)</sup>。山元ら<sup>5)</sup>は、アコヤガイを用いた観察から、食物溝では常鰓糸の前纖毛で運んできた粒子をほぼ90度向きを変えて唇弁へ運んでいるが、両者の運ぶ速度はほぼ同じ値を示すことを報告している。これらのことから、食物溝の纖毛は、常鰓糸が伸びて変形する際に、常鰓糸の前纖毛の配列が向きを90度変えた構造になっているのではないかと推測される。

**鰓糸連結盤** 常鰓糸 (OF) のそれぞれの間および常鰓糸と主鰓糸 (PF) の間は、鰓糸連結盤 (CD) で固定されていた (Figs. 8-11)。それらを固定している鰓糸連結盤 (CD) の位置は、鰓葉の基部から食物溝の間をほぼ等間隔に、鰓葉の基部に平行に並んでいる様子が確認された (Fig. 8 A B)。このことから、鰓葉の成長は、アコヤガイの成長に伴って鰓葉の基部全体で同時に並行して行われていると考えられる。

鰓糸連結盤 (CD) は、常鰓糸 (OF) あるいは主鰓糸 (PF) の一部が盛り上がった構造となっている様子が走査顕微鏡像、鋳型標本および組織像からも確認された (Figs. 8-11)。鰓糸連結盤 (CD) の内部は、常鰓糸 (OF) あるいは主鰓糸 (PF) の血管から枝分かれした盲嚢状の血管となっていた (Figs. 10, 11)。また、それぞれの鰓糸連結盤 (CD) は、纖維状構造で固着されている様子が走査顕微鏡像および組織像から確認された (Figs. 9, 10)。Murakami<sup>18)</sup>は、ムラサキイガイの鰓葉では鰓糸連結盤のところで剥離することができることを報告している。Sunila and Lindstrom<sup>19)</sup>は、ムラサキイガイを用いた実験で、鰓糸連結盤は対になった纖毛の間をmicrovilliで連結した構造となっていた、銅やカドミウムの溶液に浸漬するとmicrovilliのところ

でそれぞれの鰓糸連結盤が剥離することを報告している。アコヤガイでも同様に、観察の際に鰓糸を左右に引っ張ると鰓糸連結盤 (CD) のところで容易に剥離することが可能であった。

**鰓葉間連結膜** 内鰓内葉 (ICI) と内鰓外葉 (ICO) あるいは外鰓内葉 (OCI) と外鰓外葉 (OCO) で対になっている主鰓糸の間は鰓葉間連結膜 (ICM) で連絡されていた (Fig. 12)。この鰓葉間連結膜 (ICM) は二枚の板状の膜構造で、膜の間は主鰓糸の血管 (VPF) と連絡した血管となっており、所々がサザエ<sup>20)</sup> やアワビ<sup>21)</sup> の鰓葉と同様に Trabecula (結締組織纖維柱、TB) で固定した形となっていた (Fig. 12B)。鰓上室側から鰓の基部を見ると、外鰓葉と内鰓葉の会合部からそれぞれの鰓葉の基部に向かってほぼ等間隔に鰓葉間連絡血管 (ICV) が延びている格子状の構造が観察された (Fig. 13B)。これらの格子状を形成している鰓葉間連絡血管 (ICV) の部位では、鰓葉間連結膜 (ICM) は鰓葉の内葉の主鰓糸と外葉の主鰓糸の間を食物溝 (FG) から同血管 (ICV) まで三角形を成して全面に展開し、同血管 (ICV) につながっていた (Figs. 13Aa, b, 14A)。従って、鰓葉の外葉と内葉で囲まれた閉鎖腔は、鰓葉間連絡血管 (ICV) の部位毎に鰓葉間連結膜 (ICM) で小室に仕切られた形となっていた。しかし、鰓葉間連絡血管 (ICV) の間に並んでいる数十本の主鰓糸に展開している鰓葉間連結膜 (ICM) は、同血管のところまでは延びておらず、同血管から離れた位置の主鰓糸になるのに伴って短くなり、従って各鰓葉間連絡血管 (ICV) のほぼ中央に位置する主鰓糸のものが最も短い構造となっていた (Fig. 13Aa, b, C, 14A)。そこで、鰓葉の横断面 (Fig. 12C) をみると、鰓葉間連結膜 (ICM) は食物溝 (FG) 近くではそれぞれの主鰓糸 (PF) 每に内葉 (ICI) と外葉 (ICO) の間を連絡している (Fig. 12Ca) が、食物溝 (FG) から鰓葉間連絡血管 (ICV) の方へ進むに従って内葉 (ICI) と外葉 (ICO) の間を連絡しない主鰓糸 (PF) の数が増えてゆく組織像となっていた (Fig. 12Cb, c)。Dufour and Beninger<sup>22)</sup>は、二枚貝類の鰓の基本構造を鰓糸と鰓葉間連結膜の構造の違いからHomorhabdic filibranch, Heterorhabdic filibranch, Heterorhabdic eulamellibranch, Heterorhabdic pseudolamellibranchの4つの型に分けている。アコヤガイの鰓構造はこれに従うとHeterorhabdic filibranchに相当していた。

**血管系** 鋳型標本を見ると、鰓葉間連結膜の血管 (ICMV) は主鰓糸の血管 (VPF) と全面で繋がった構造を示していた (Fig. 14B)。そこで、組織像で認められる鰓葉間連結

膜 (ICM) の血管と主鰓糸の血管 (VPF) が連絡している様相 (Fig.12B) は、鰓葉間連結膜 (ICM) と主鰓糸 (PF) の間の全面で認められる構造であることが明らかである。一方、鋳型標本を見ると、鰓葉間連結膜の血管 (ICMV) と鰓葉間連絡血管 (ICV) の間では、所々で連絡している様子を示していた (Fig.14C)。このことから、鰓葉間連結膜 (ICM) は、鰓葉間連絡血管 (ICV) とは所々で血管によって連絡された構造となっていると考えられる。また、鋳型標本を見ると、鰓葉間連結膜の血管 (ICMV) には、樹脂が欠落した小さな点 (TB) が散在していた (Fig.14B)。これらの点は、組織像 (Fig.12B) で確認される鰓葉間連結膜 (ICM) の間を固着させている結締組織纖維柱 (TB, Fig.12B) の位置に相当する部位であると考えられる。

鋳型標本を見ると、入鰓静脈 (ABV) は唇弁側の鰓葉の長さの約 1/3 のところから皺襞側へ鰓葉の外葉と内葉の会合部の外側を同会合部に平行して走行しており、同血管からはほぼ等間隔に鰓葉間連絡血管 (ICV) が内葉と外葉へ向けて両方へ出て、それぞれが内葉の鰓葉基部を流れる縦走血管 (LVB) と外葉の鰓葉基部を流れる縦走血管 (LVB) に連絡している様子が確認された (Fig.15)。出鰓静脈 (EBV) は、入鰓静脈 (ABV) に平行して走行し、入鰓静脈 (ABV) よりも唇弁よりのところから鰓葉の外へ延びている様子が確認された (Fig.15)。

鰓葉を外葉と内葉の会合部付近で切開すると、入鰓静脈 (ABV) と出鰓静脈 (EBV) が平行して走行し、入鰓静脈 (ABV) からほぼ等間隔に鰓葉間連絡血管 (ICV) が出ていた様子や出鰓静脈 (EBV) へ各鰓糸からの血管が開放している様子が確認された (Fig.16Da)。また、鰓葉間連絡血管 (ICV) が外葉の鰓葉基部を流れる縦走血管 (LVB) に開口し、同縦走血管に各鰓糸への血管が開放している様子が確認された (Fig.16Db, c)。

鰓葉での血流をその断面像 (Fig.17) をもとに推測するところとなる。血液は、外鰓 (OC) と内鰓 (IC) の会合部を走る入鰓静脈 (ABV) から外葉と内葉へ延びる鰓葉間連絡血管 (ICV) を経て外鰓外葉縦走血管 (LVB) と内鰓外葉縦走血管 (LVB) に送られる。前者の血管 (LVB) からは外鰓外葉の主鰓糸 (PF) および常鰓糸 (OF) の血管へ、後者の血管 (LVB) からは内鰓外葉の主鰓糸 (PF) および常鰓糸 (OF) の血管へと送られる (Figs.15, 16, 17)。この時、鋳型標本で主鰓糸の血管 (VPF) と鰓葉間連結膜 (ICM) の血管が繋がっていることが確認された (Fig.14B) ことから、一部の血液は主鰓糸の血管から鰓葉間連結膜 (ICM) の血管へと流入していると考えられる。

また、鰓葉間連絡血管 (ICV) の走っている部位では、鋳型標本で鰓葉間連絡血管 (ICV) と鰓葉間連結膜 (ICM) の血管が血管で繋がっていることが確認された (Fig.14C) ことから、一部の血液は鰓葉間連絡血管 (ICV) から鰓葉間連結膜 (ICM) の血管へと流入していると考えられる。次いで、外鰓および内鰓の外葉の常鰓糸の血管へ流入した血液は食物溝内の血管へ流入し、外鰓および内鰓の外葉の主鰓糸の血管へ流入した血液および鰓葉間連結膜 (ICM) の血管へと流入した血液は、一部は食物溝内の血管へ流入すると考えられる。しかし、鋳型標本で主鰓糸の血管 (VPF) と鰓葉間連結膜 (ICM) の血管が繋がっていることが確認された (Fig.14B) ことから、外鰓および内鰓の外葉の主鰓糸の血管へ流入した血液は外鰓および内鰓の内葉の主鰓糸の血管へ短絡して流入していることも考えられる。このようにして食物溝の血管に集められた血液は、外鰓および内鰓の内葉の常鰓糸の血管、外鰓および内鰓の内葉の主鰓糸の血管および鰓葉間連結膜の血管に流入し、更に鰓葉間連結膜の血管の血液は外鰓および内鰓の内葉の主鰓糸の血管を経由して、出鰓静脈 (EBV) に集められ、鰓葉の外へと流出していると考えられる。このように、血流は常鰓糸の血管内では比較的単純であるが、主鰓糸および鰓葉間連結膜の血管内では複雑な経路を示すと考えられる。

鰓葉基部を走る縦走血管 (LVB) または出鰓静脈 (EBV) に連なる主鰓糸の血管 (VPF) および常鰓糸の血管 (VOF) を鋳型標本から観察すると、常鰓糸の血管 (VOF) は鰓葉基部を走る縦走血管から出た後十数本のそれぞれの常鰓糸の血管へと分岐し、再び一つに纏まって出鰓静脈へと連なっていた (Fig.18)。主鰓糸の血管 (VPF) は常鰓糸の血管よりも囲鰓腔側から鰓葉基部を走る縦走血管および出鰓静脈に連なっていた (Fig.18)。組織像からも、主鰓糸の血管 (VPF) と常鰓糸の血管 (VOF) が交互に鰓葉基部を走る縦走血管 (LVB) から出て、常鰓糸の血管 (VOF) は十数本の常鰓糸の血管へと分岐していることが観察された (Fig.19)。

**鰓糸** 鰓葉の入水側の表面を走査電子顕微鏡で観察すると、主鰓糸 (PF) および常鰓糸 (OF) のいずれも纖毛で覆われており、所々に粘液細胞が開口 (MC) している様子が確認された (Fig.20)。しかし、Dufour and Beninger<sup>22)</sup> は、鰓葉の出水側 (囲鰓腔側) にも纖毛が存在しているが、それらの密度などの様相は二枚貝類の鰓の基本構造の 4 つの型によって異なり、同一の型でも種類によって異なっていると報告している。Heterorhabdic filibranch の型を示す

*Placopecten magellanicus*では、主鰓糸では比較的密生していたが、常鰓糸ではまばらであると報告されている<sup>22)</sup>。同じ型を示すアコヤガイでも同様に、鰓葉の出水側(囲鰓腔側)を走査電子顕微鏡で観察すると、纖毛は主鰓糸(Fig.21B)では比較的密生しているが、常鰓糸(Fig.21C)では所々に点在している様子が確認された。また、鰓糸連結盤では、纖毛が局部的に密生している様子が確認された(Fig.21A)。

鰓葉の基本構造は、主鰓糸(PF)と数十本の常鰓糸(OF)が交互に配列された形となっている様子が確認された(Fig.22)。主鰓糸(PF)および常鰓糸(OF)は入水側の前面には前纖毛(FCL)を、側面には側纖毛(LCL)を備え(Figs.23,24),それぞれの鰓糸の入水側および出水側(囲鰓腔側)には粘液細胞(MC)が散在していた(Figs.22-24)。二枚貝では、主鰓糸および常鰓糸の側纖毛で鰓糸間を通過する水量を起こして水中に懸濁した粒子を触毛で捕捉し、主鰓糸の前纖毛で鰓葉基底溝へ、常鰓糸の前纖毛で食物溝へ粒子を粘液に絡めて運び、唇弁を経て捕食していることが知られている<sup>14)</sup>。

一方、出水側(囲鰓腔側)にも粘液細胞が存在することは、二枚貝で一般に知られている<sup>22)</sup>。鰓葉の出水側(囲鰓腔側)の纖毛は、各鰓糸間の換水の補助を、あるいは感覚器官の役目を果たしていると推測されている<sup>22)</sup>。鰓葉の出水側(囲鰓腔側)の粘液細胞から分泌される粘液は、囲鰓腔側を滑らかにして、あるいは洗浄する役割を果たして、換水を補助していると推測されている<sup>22)</sup>。

鰓葉の入水側および出水側(囲鰓腔側)の粘液細胞(MC)は、いずれもPAS反応で赤紫色に染色され、アルシアン青pH2.5-PAS染色(ABpH2.5-PAS染色)で青色に染色されている(Fig.22A,B)。これらのことから、鰓葉の入水側および出水側(囲鰓腔側)のいずれも粘液細胞内の粘液は酸性ムコ多糖類と判断される。酸性ムコ物質のカルボシル基と硫酸基の両者を染色するとされるABpH2.5染色では、青く染色され(Figs.22C, 23C, 24C), 同物質の硫酸基のみ染色するとされるABpH1.0染色でも青く染色されている(Figs.22D, 23D, 24D)。これらのことから、粘液細胞内の粘液の主成分は硫酸酸性ムコ多糖類を含む物質であると推測した。酸性の粘液は、容易に水和されず表皮から容易に剥離されないことから、粘性が高く、洗浄効果が高いとされている<sup>22)</sup>。

## 要 約

アコヤガイの鰓構造を鋳型および切片標本を作成し、走

査電子顕微鏡も利用して明らかにした。食物溝は常鰓糸が伸びて変形し、主鰓糸がその裏側の中央付近に連絡した構造となっていた。鰓糸連結盤は等間隔に鰓葉の基部に平行に並んでいた。鰓葉間連結膜は鰓葉の外葉と内葉の主鰓糸間を連絡する二枚の板状の膜構造で、その内部は所々が結締組織纖維柱で固定され、主鰓糸の血管と接合部の全面で連絡されていた。鰓葉間連結膜内と鰓葉間連絡血管は、所々で連絡していた。常鰓糸の血管は鰓葉基部を走る縦走血管から出た後、十数本の常鰓糸の血管へと分岐し、再び一つに纏まって出鰓静脈へと連なっていた。主鰓糸および常鰓糸の入水側の表面は全面纖毛で覆われ、出水側(囲鰓腔側)にも纖毛が確認された。粘液細胞は両側に確認され、それらの粘液細胞からの粘液は、PAS, ABpH2.5-PAS, ABpH2.5, ABpH1.0染色の結果から硫酸酸性ムコ多糖類を含む物質であると推測された。

## 引用文献

- 1) 波部忠重, 浜谷巖, 奥谷喬司:呼吸と循環. 軟体動物学概説上巻(波部忠重, 奥谷喬司, 西脇三郎共編). サイエンティスト社, 東京, 3-134 (1999)
- 2) 植野季雄:あこやがい(真珠貝)解剖図. 三重県試験場(1952)
- 3) 山元憲一, 近藤昌和, 半田岳志, 中村真敏:アコヤガイの鰓換水に及ぼすオゾン処理海水の影響. 水産増殖, 48, 509-516 (2000)
- 4) 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, 48, 461-467 (2001)
- 5) 山元憲一, 半田岳志, 山下勲:アコヤガイの鰓での粒子運搬. 水産増殖, 50, 309-314 (2002)
- 6) 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)
- 7) 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)
- 8) 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)
- 9) 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)

- 10) Bell T A, Lightner D V: A handbook of normal Penaeid shrimp history. World aquaculture society, USA, 2 (1988)
- 11) 羽山正義: アルシン青染色. 月刊 Medical Technology 別冊染色法のすべて. 医歯薬出版, 東京, 104-107 (1990)
- 12) 奥本隆, 稲垣明: PAS反応. 月刊 Medical Technology 別冊染色法のすべて. 医歯薬出版, 東京, 109-11 (1990)
- 13) 高橋元: 導電染色法. 医学・生物学領域の走査電子顕微鏡技術 (田中敬一編). 講談社, 東京, 46-58 (1993)
- 14) Beninger P G, Ward J E, Newell R I E, MacDonald B A, Thompson R J : Gill function and particle transport in *Placopecten magellanicus* (Mollusca : Bivalvia) as revealed using video endoscopy. *Mar Biol*, 114, 281-288 (1992)
- 15) Ward J E, MacDonald B A, Thompson R J : Mechanisms of suspension feeding in bivalves: Resolution of current controversies by means of endoscopy. *Limnol Oceanogr*, 38, 265-272 (1993)
- 16) Ward J E, Newell R I E, Thompson R J, MacDonald B A : *In vivo* studies of suspension-feeding processes in the eastern oyster, *Crassostrea virginica* (Gmelin). *Biol Bull*, 186, 221-240 (1994)
- 17) Ward J E : Biodynamics of suspension-feeding in adult bivalve molluscs : particle capture, processing, and fate. *Invertebrate Biol*, 115, 218-231 (1996)
- 18) Murakami A : On the mechanism of ciliary junctions in gill of *Mytilus*. *J Fac Sci, Tokyo Univ. Section 4 (Zoology)*, 9, 319-332 (1962)
- 19) Sunila I, Lindstrom R : The structure of the interfilamentar junction of the mussel (*Mytilus edulis* L.) gill and its uncoupling by copper and cadmium exposures. *Comp Biochem Physiol*, 81C, 267-272 (1985)
- 20) 山元憲一, 半田岳志, 近藤昌和: サザエの鰓構造. 水大校研報, 56, 273-285 (2008)
- 21) 山元憲一, 半田岳志, 近藤昌和: アワビの鰓構造. 水大校研報, 56, 287-298 (2008)
- 22) Dufour S C, Beninger P G : Functional interpretation of cilia and mucocyte distributions on the abfrontal surface of bivalve gills. *Mar Biol*, 138, 295-309 (2001)

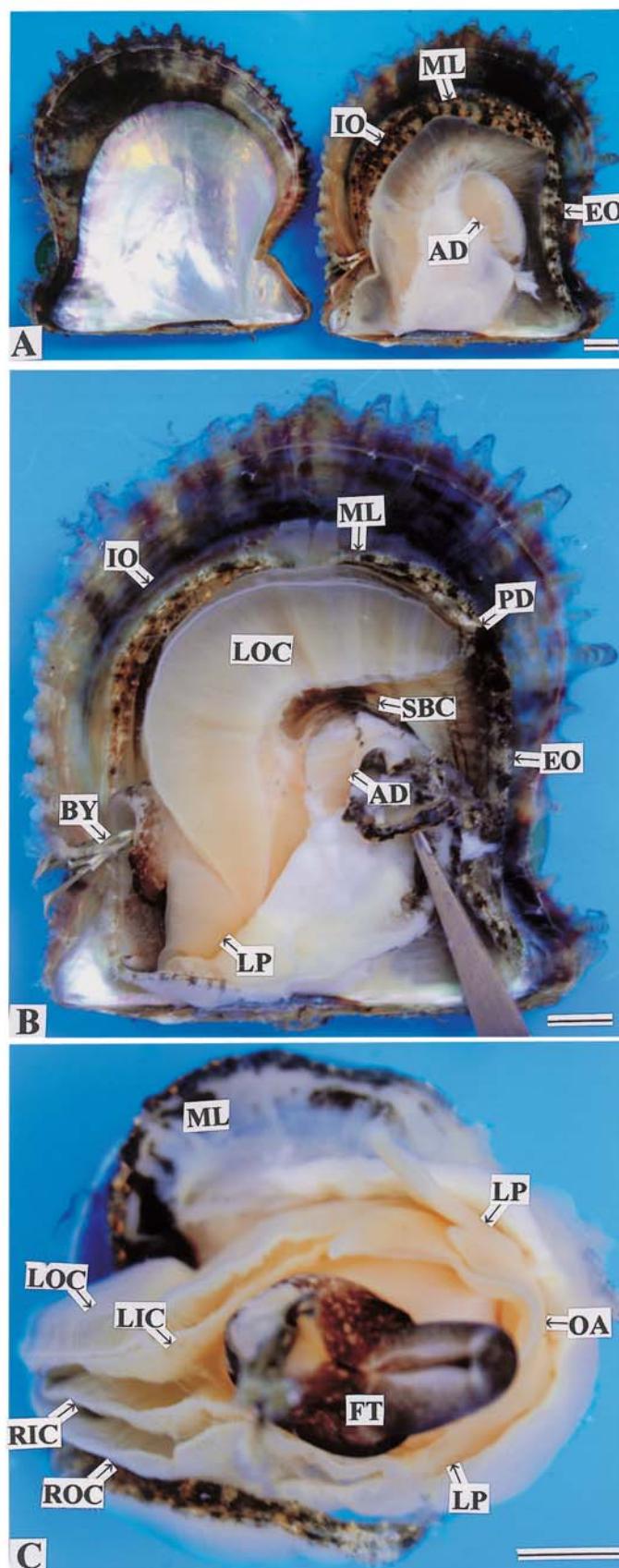


Fig. 1. Soft part of the body in the pearl oyster *Pinctada fucata martensii*. IO : inhalent orifice, EO : exhalent orifice, ML : mantle, AD : adductor, BY : byssus, LP : labial pulp, SBC : supra-branchial chamber, PD : pallial fold, OA : oral aperture, FT : foot, LOC : left outer ctenidium, LIC : left inner ctenidium, RIC : right inner ctenidium, ROC : right outer ctenidium. Bars= 1 cm.

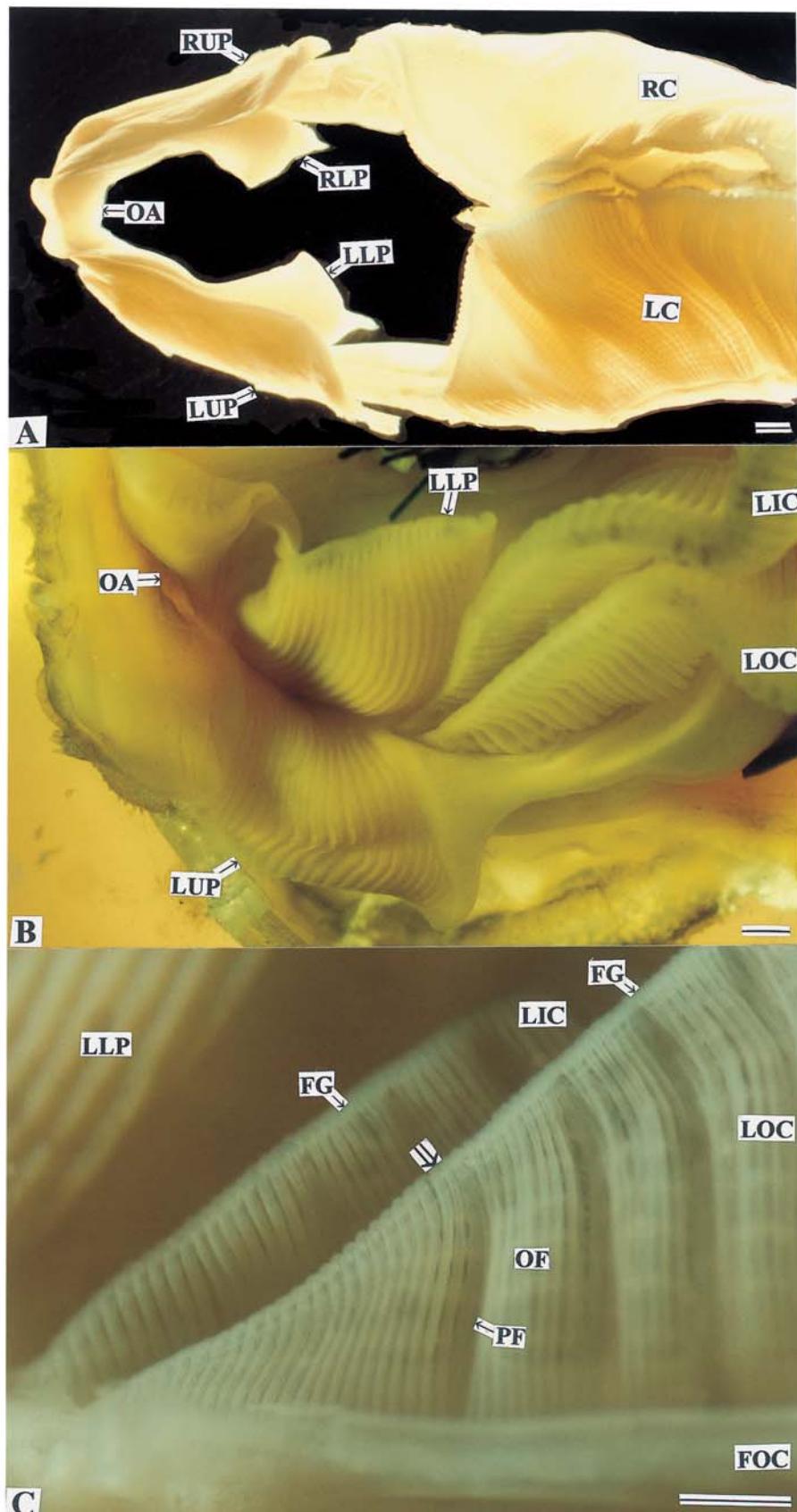


Fig. 2. Ctenidium and labial pulp in the pearl oyster. OA : oral aperture, RUP : right upper labial pulp, RLP : right lower labial pulp, LLP : left lower labial pulp, LUP : left upper labial pulp, RC : right ctenidium, LC : left ctenidium, LOC : left outer ctenidium, LIC : left inner ctenidium, FG : food groove, FOC : fused border of outer laminae of outer ctenidium. Bars= 1 mm.

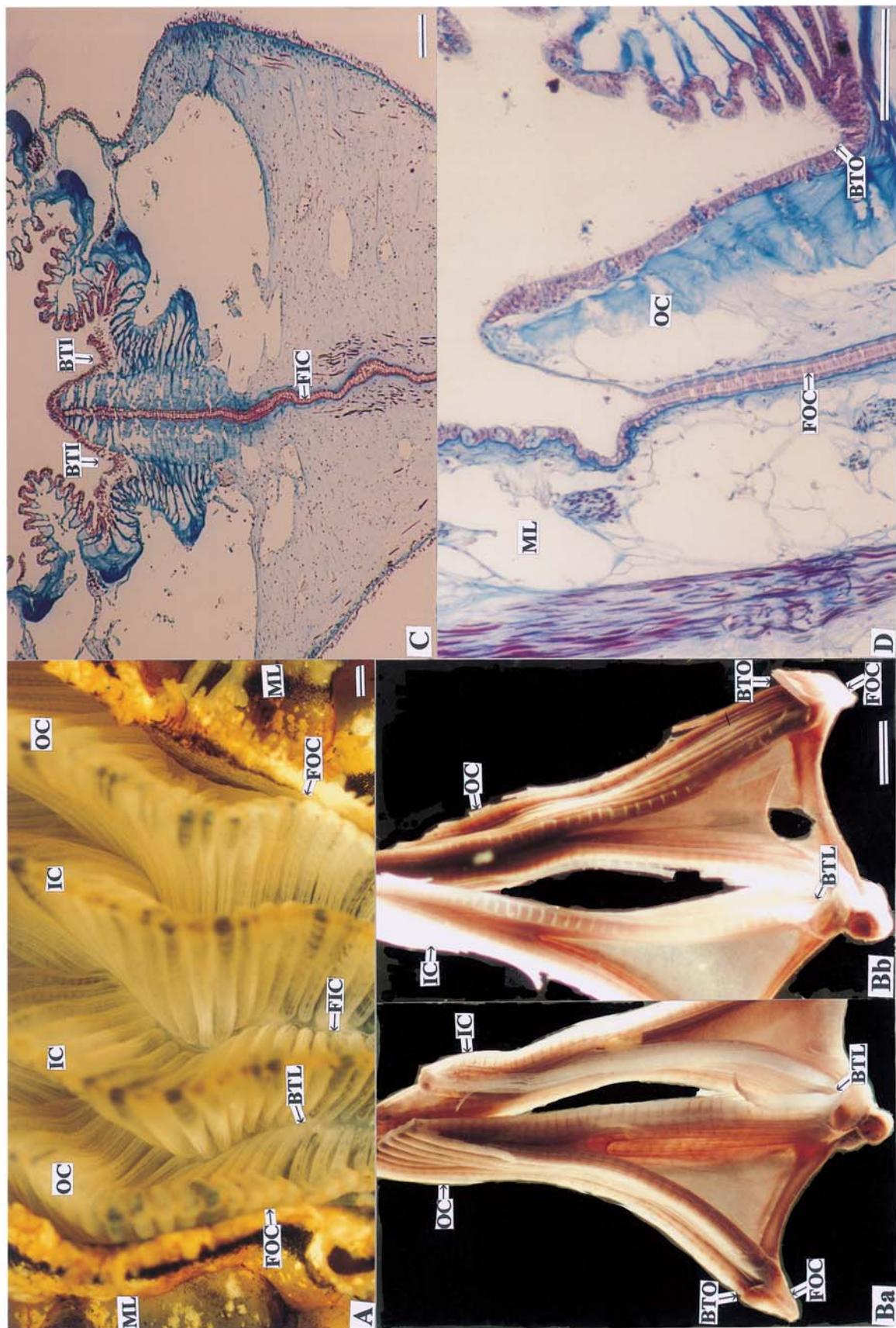
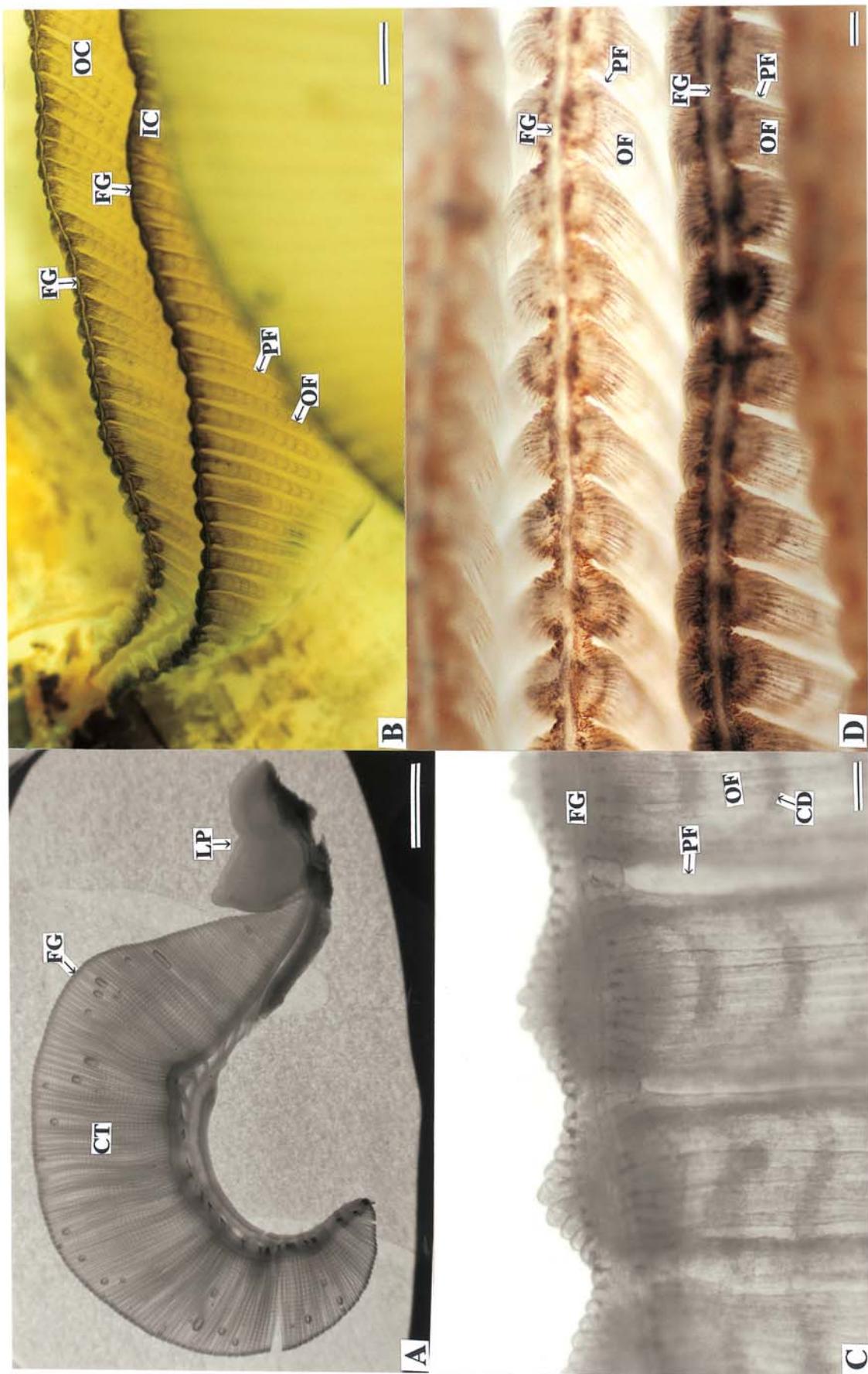


Fig. 3. Cross section of ctenidium in the pearl oyster. ML : mantle, FOC : fused border of outer laminae of outer ctenidium, OC : outer ctenidium, IC : inner ctenidium, BTL : basal ciliated tract of ctenidia, BTO : basal ciliated tract of outer lamina of outer ctenidium, FOC : fused border of inner laminae of outer ctenidium, FOC : fused border of outer laminae of outer ctenidium. Bars in C and D=100  $\mu$ m. C and D=1 mm. Bars in A and B=1 mm.



**Fig. 4.** Food groove in the pearl oyster. CT : ctenidium, LP : labial pulp, FG : food groove, PF : primary filament, OF : ordinary filament, OC : outer ctenidium, IC : inner ctenidium. Bar in A=1 cm, bar in B=1 mm, bars in C and D=100  $\mu$ m.

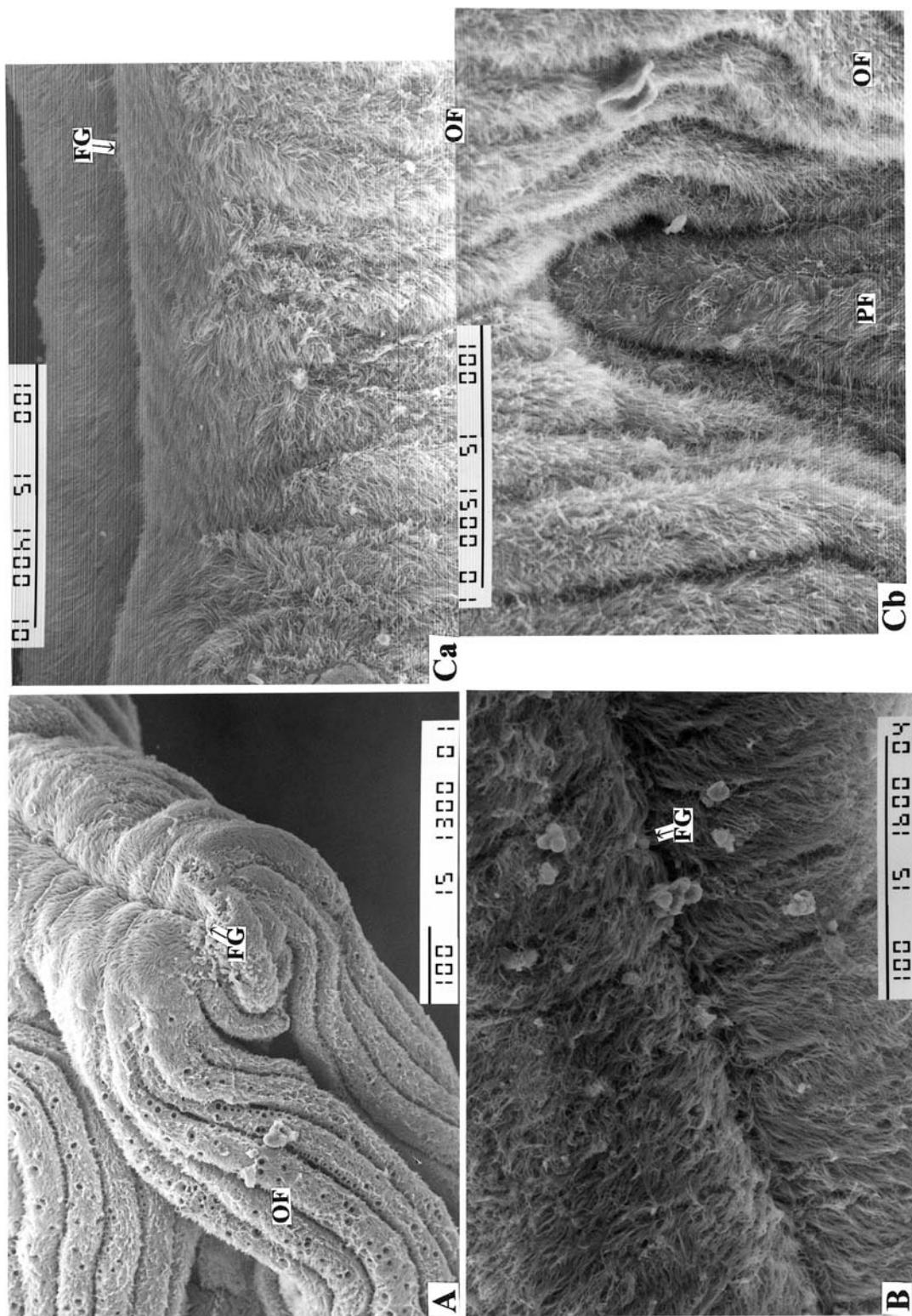


Fig. 5. Surface of food groove and filament in the pearl oyster. FG : food groove, OF : ordinary filament, PF : primary filament. Bars=100/ $\mu$ m. SEM.

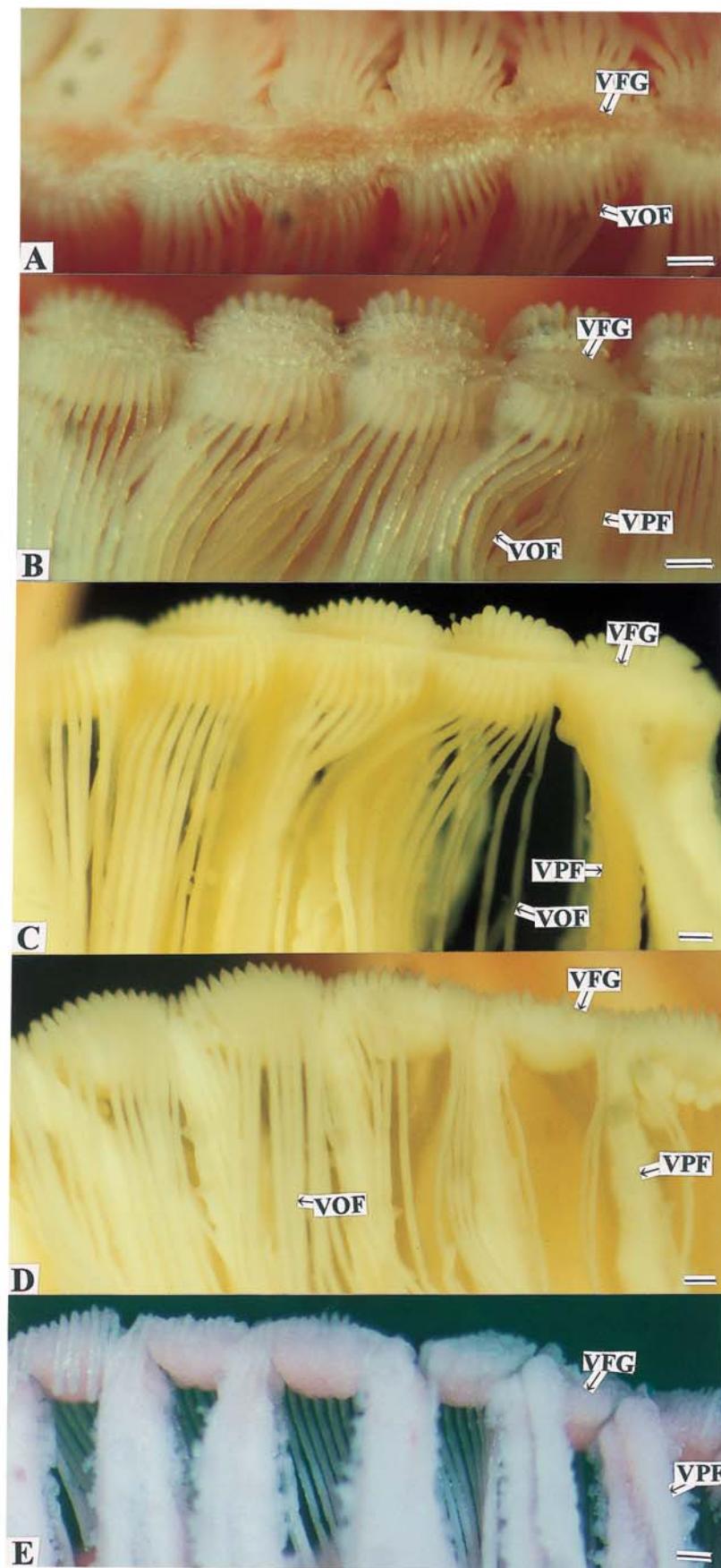


Fig. 6. Corrosion cast of food groove and filaments in the pearl oyster. VFG : vessel of food groove, VPF : vessel of primary filament, VOF : vessel of ordinary filament. Bars=100  $\mu$ m.

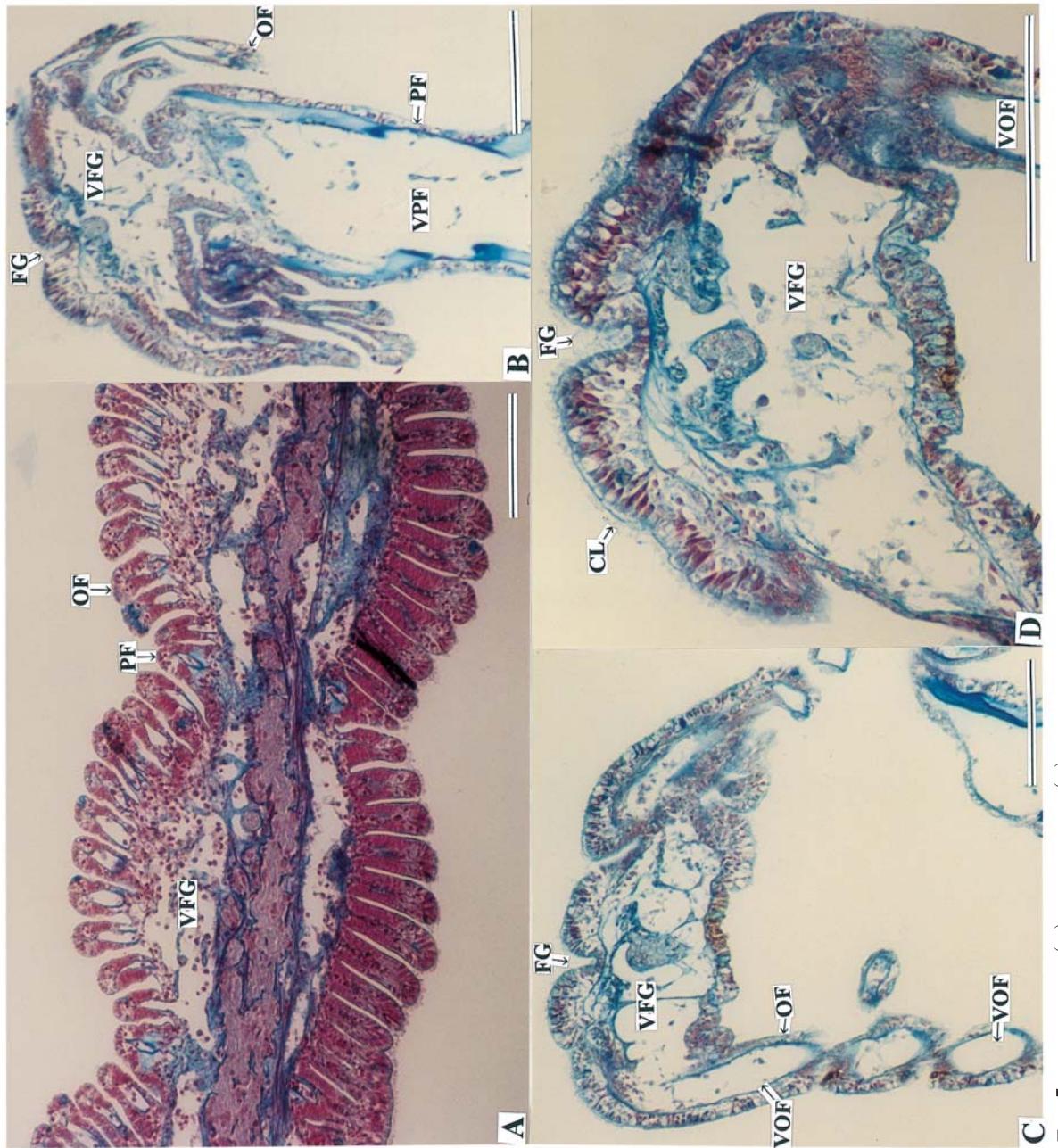


Fig. 7. Horizontal (A) and vertical (B) section of food groove in the pearl oyster. PF : primary filament, OF : ordinary filament, VFG : vessel of food groove, VPF : vessel of ordinary filament, VOF : vessel of primary filament, FG : food groove, CL : cilium. Bars =  $10 \mu\text{m}$ . Azan staining.

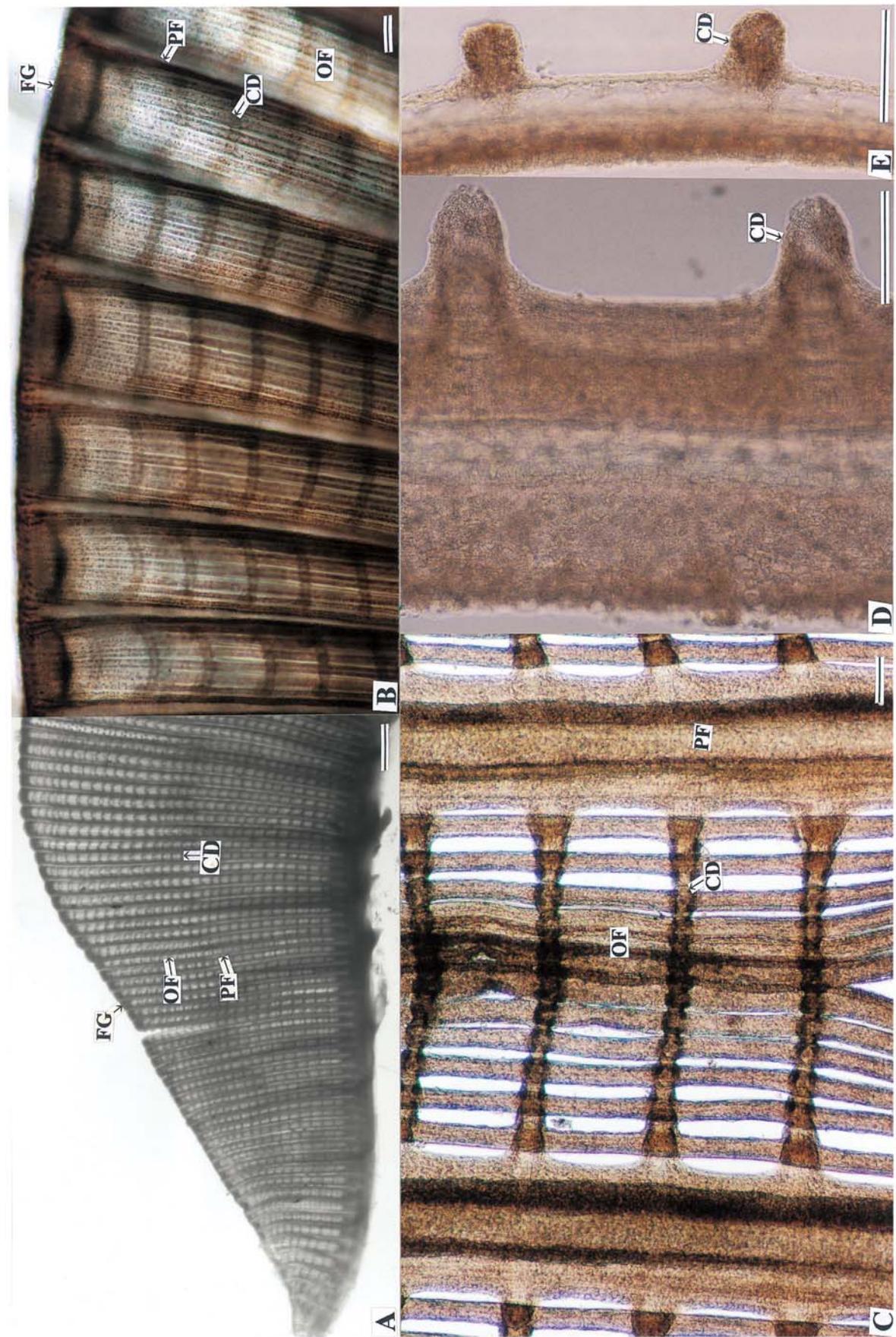


Fig. 8. Ciliary disc of the filament in the pearl oyster. FG : food groove, PF : primary filament, OF : ordinary filament, CD : ciliary disc. Bar in A = 1 mm, bar in B = 100  $\mu$ m, bars in C-E = 10  $\mu$ m.

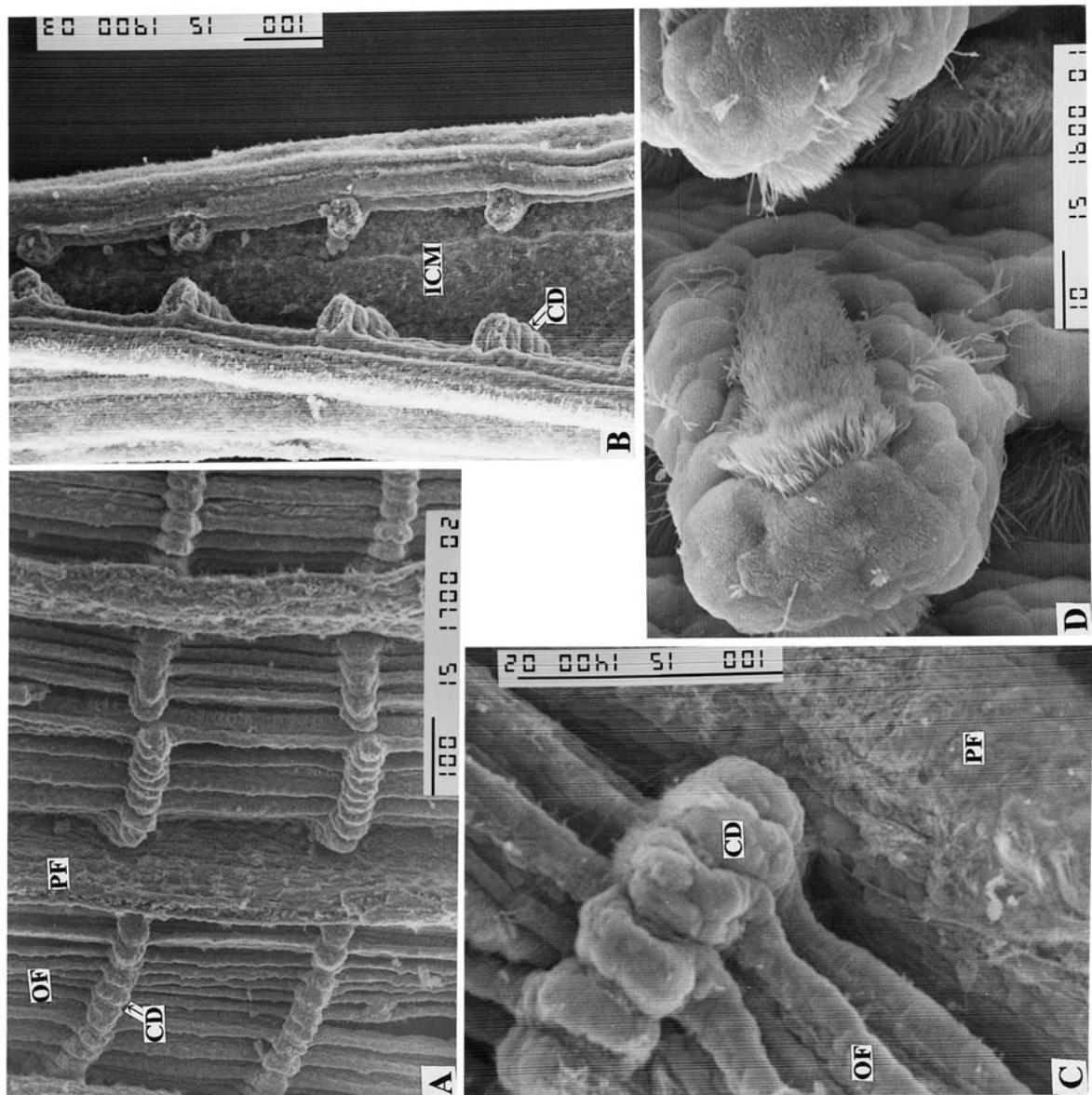


Fig. 9. Abfrontal surface of ciliary disc and filaments in the pearl oyster. CD : ciliary disc, PF : primary filament, OF : ordinary filament, ICM : inter-laminar connecting membrane. Bars in A-C=100  $\mu$ m and bar in D=10  $\mu$ m. SEM.

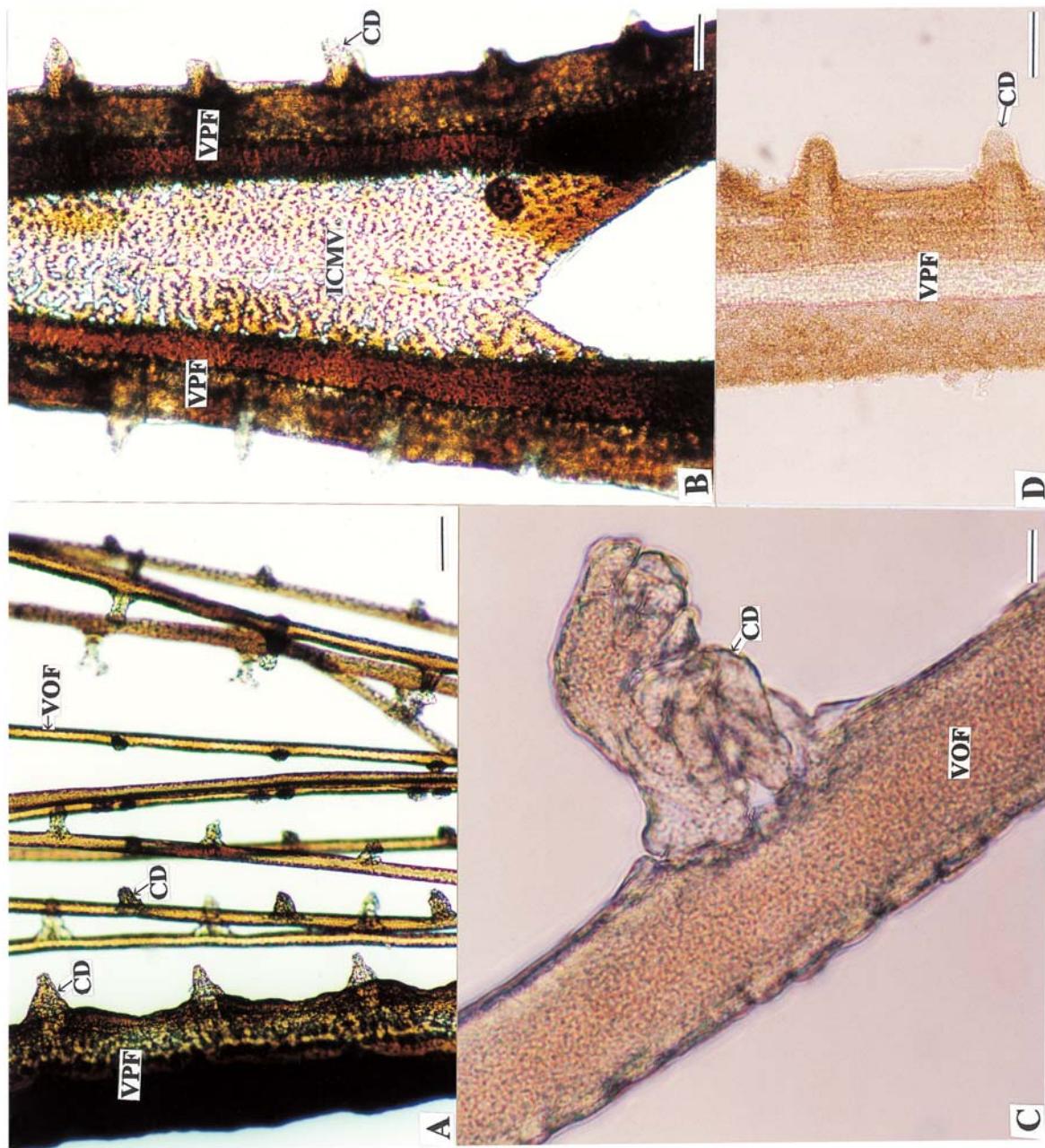


Fig.10. Corrosion cast of ciliary disc and filaments in the pearl oyster. CD : ciliary disc, VPF : vessel of primary filament, VOF : vessel of ordinary filament, ICMV : vessel of inter-laminar connecting membrane. Bars in A, B and D=100 $\mu$ m, m and bar in C=10 $\mu$ m.

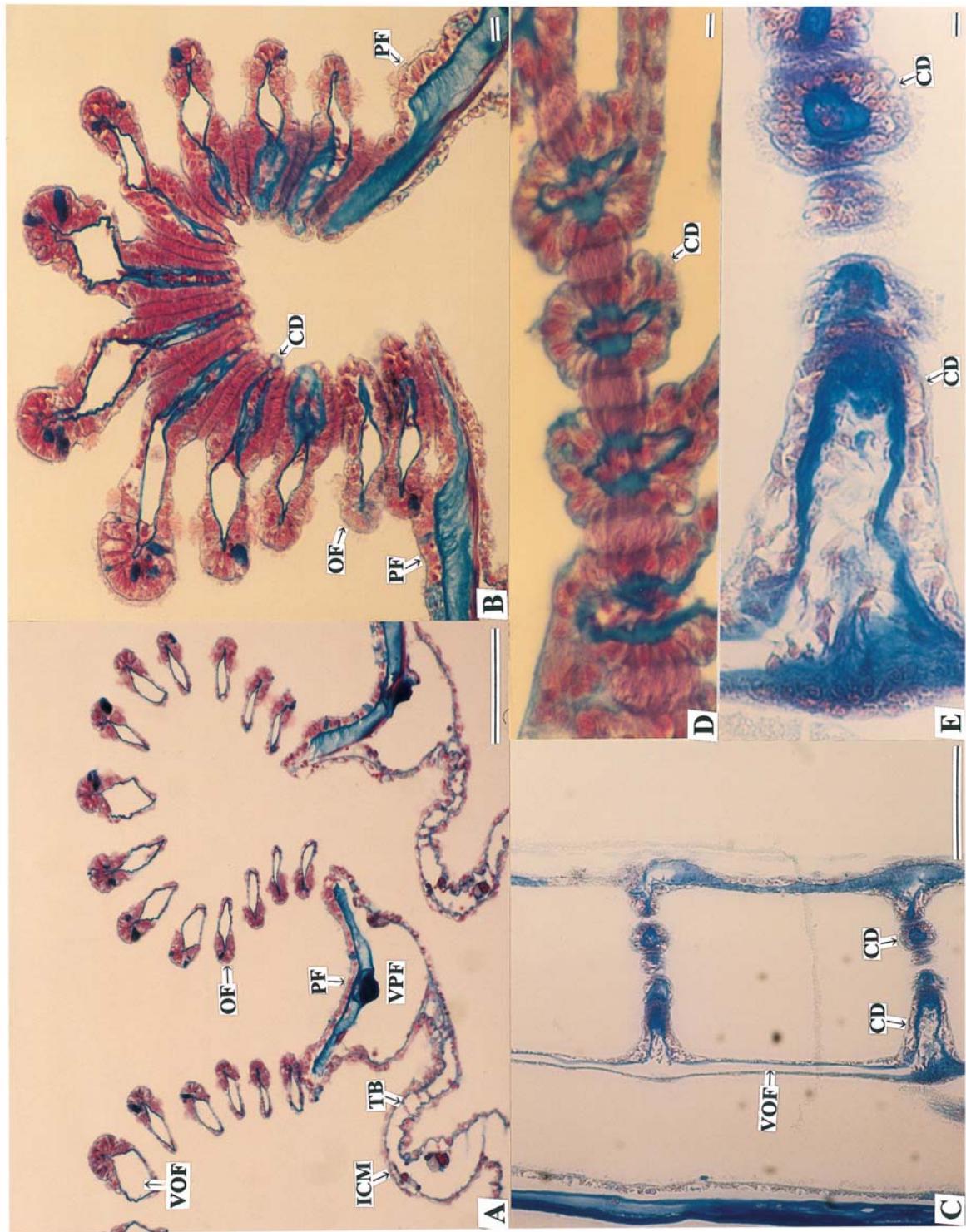


Fig.11. Horizontal (A and B) and vertical (C-E) section of ciliary disc and filaments in the pearl oyster. OF : ordinary filament, VOF : vessel of ordinary filament, VPF : vessel of primary filament, ICM : inter-laminar connecting membrane, TB : trabecular filament, CD : ciliary disc. Bars in A and B=100  $\mu\text{m}$ , bars in C-E=10  $\mu\text{m}$ . Azan staining.

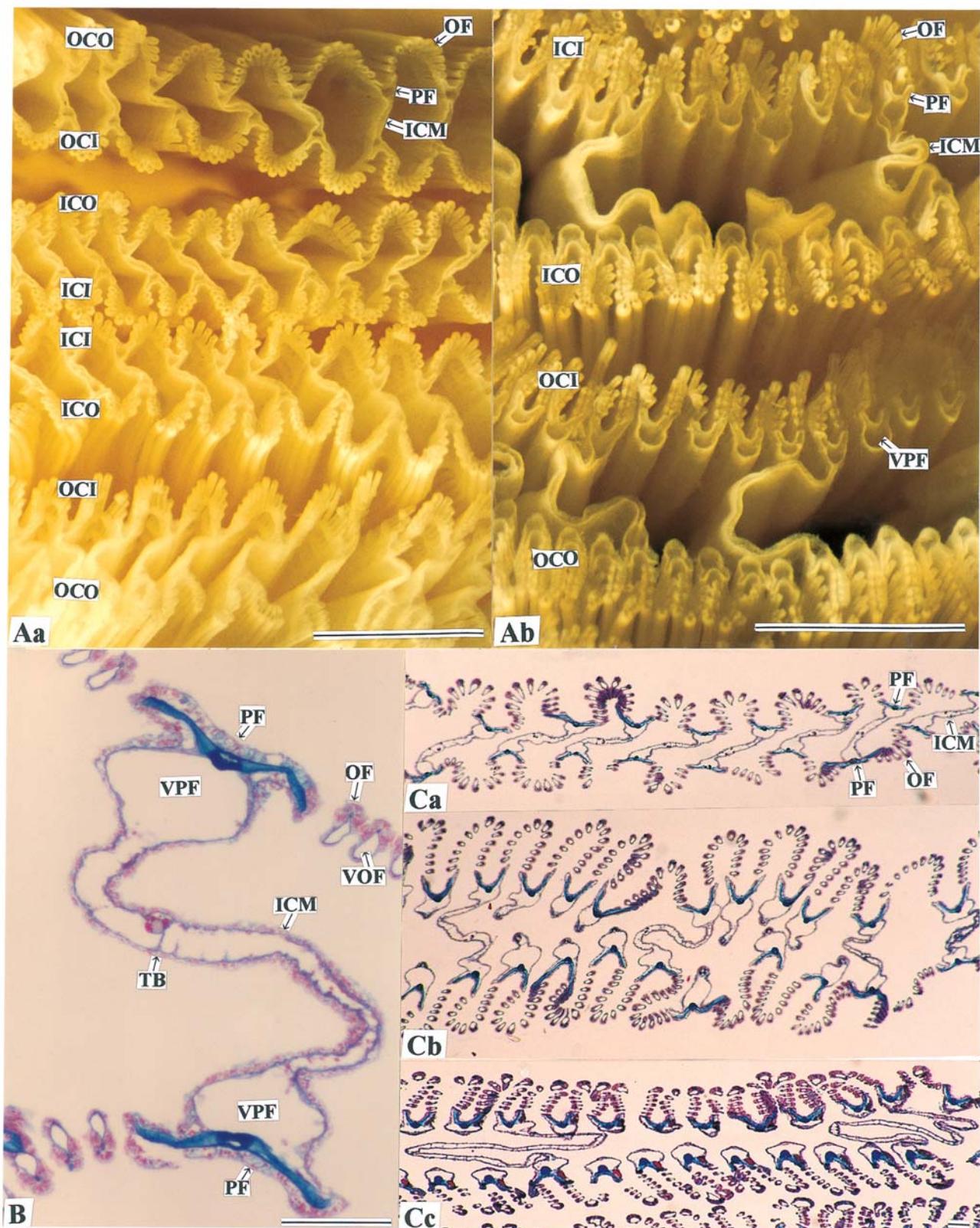
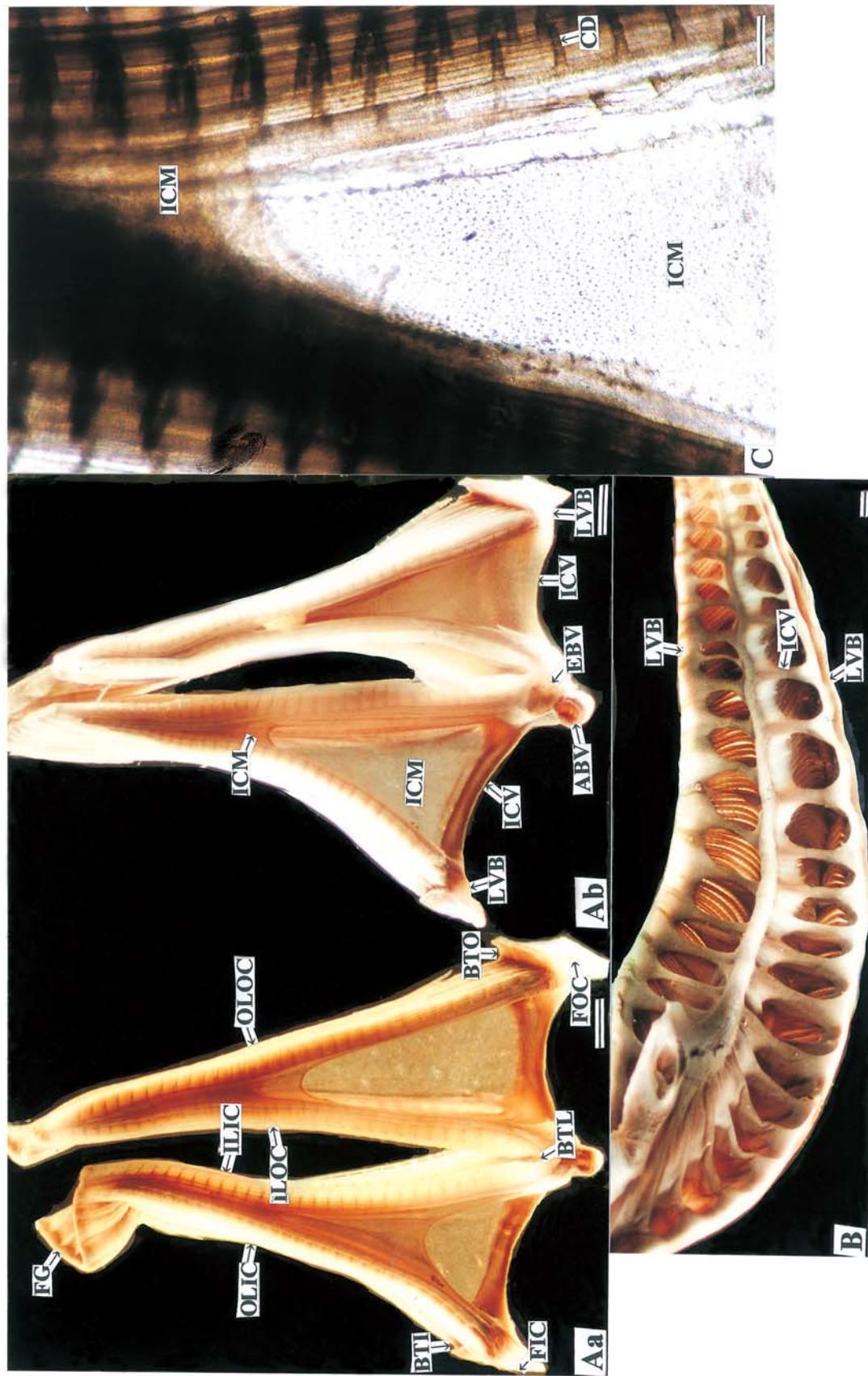
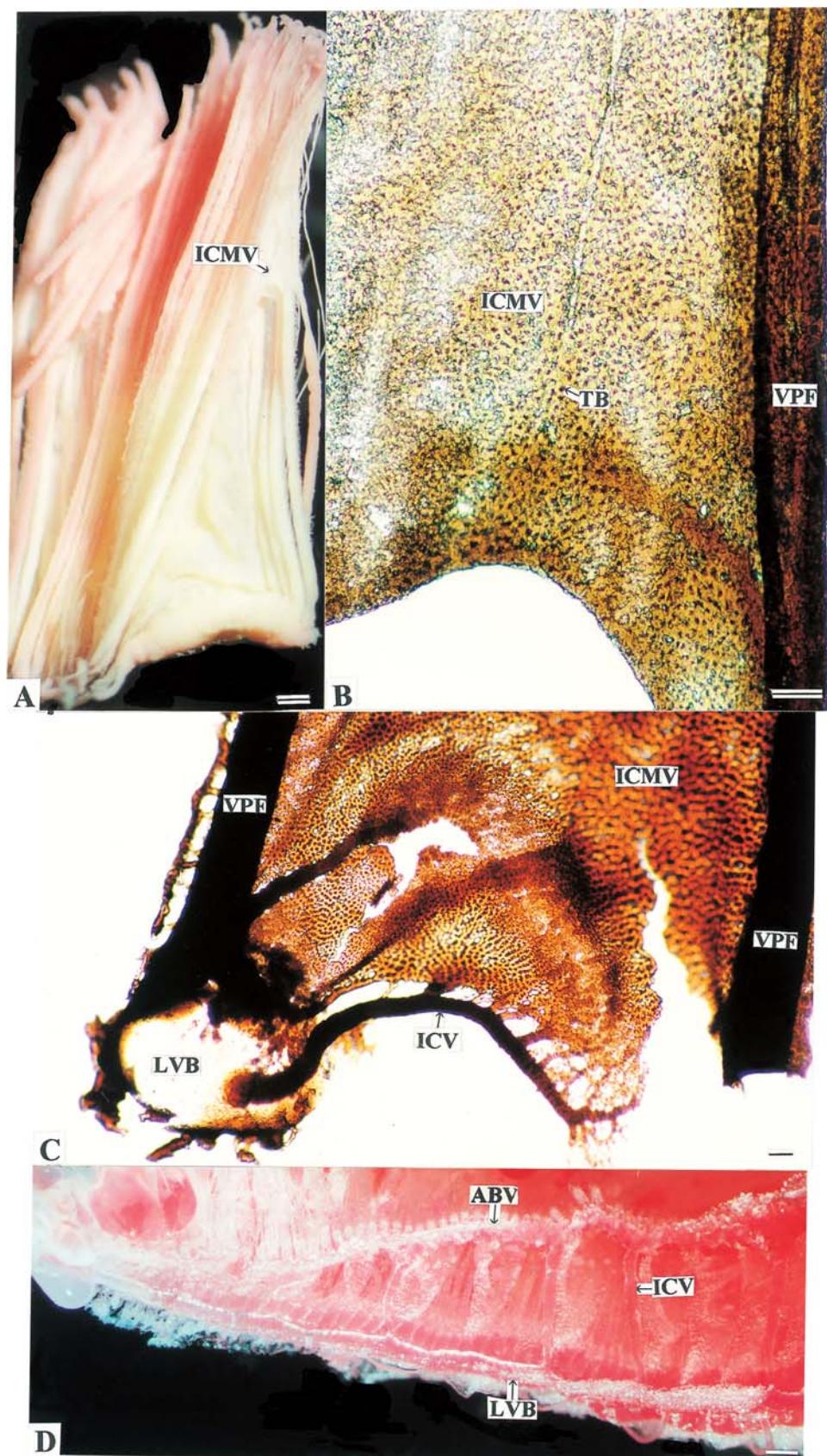


Fig.12. Horizontal section of ctenidium in the pearl oyster. PF : primary filament, OF : ordinary filament, ICM : inter-laminar connecting membrane, VPF : vessel of primary filament, VOF : vessel of ordinary filament, TB : trabecular. Bar in A= 1 cm, bars in B and C=100  $\mu$ m. B and C: Azan staining.



**Fig.13.** Vertical section (A and C) and lower view (B) of ctenidium in the pearl oyster. FG : food groove, OLOC : outer laminae of outer ctenidium, ILOC : inner laminae of outer ctenidium, OLC : outer laminae of inner ctenidium, ILC : inner laminae of inner ctenidium, BTO : basal tract of outer lamina of outer ctenidium, FOC : fused border of outer laminae of outer ctenidium, BTL : basal ciliated tract of inner lamina of outer ctenidium, LVB : longitudinal vessel, ABV : afferent laminar connecting membrane, EBV : efferent laminar connecting membrane, ICM : inner ctenidium, ICV : inter-laminar ciliated tract running along the base of outer lamina, CD : ciliary disc. Bars in A and B = 1 mm, bar in C = 10  $\mu$ m.



**Fig.14.** Corrosion cast of inter-laminar connecting membrane and primary filament in the pearl oyster. ICMV : vessel of inter-laminar connecting membrane, TB : trabecular, VPF : vessel of primary filament, LVB : longitudinal vessel running along the base of outer lamina, ICV : inter laminar connecting vessel, ABV : afferent branchial vessel. Bars in A, C and D= 1 mm, bar in B=100  $\mu$ m.

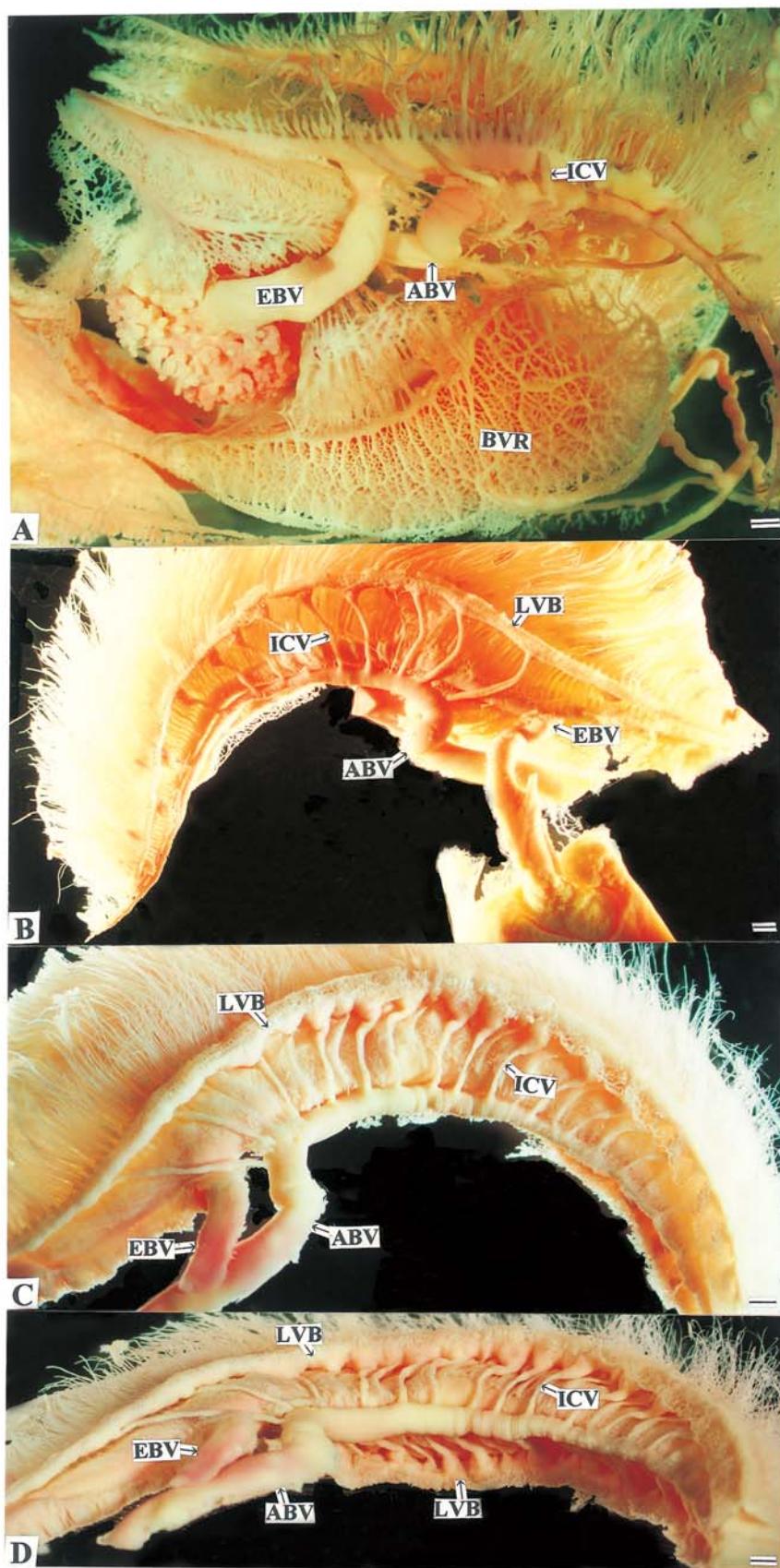
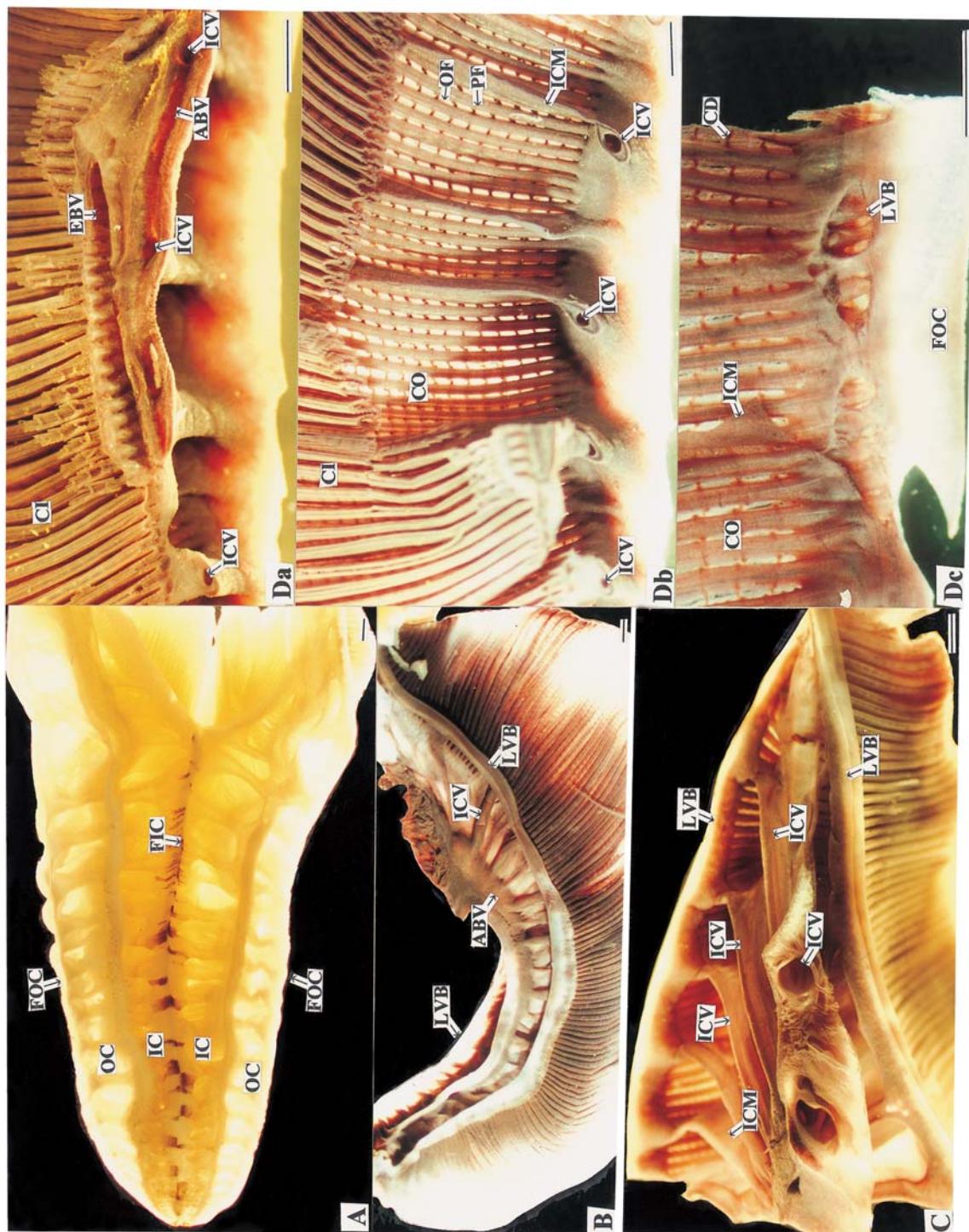
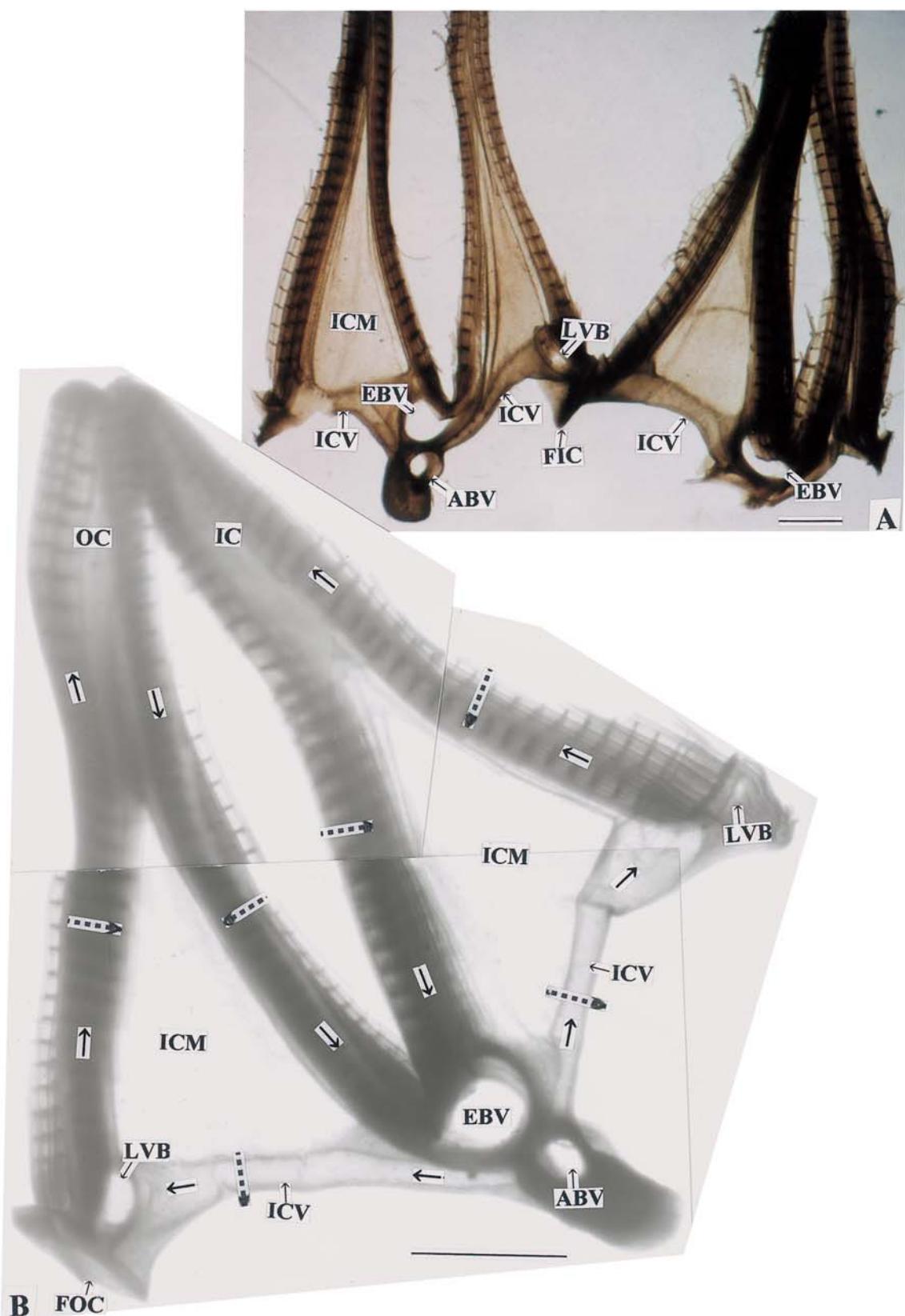


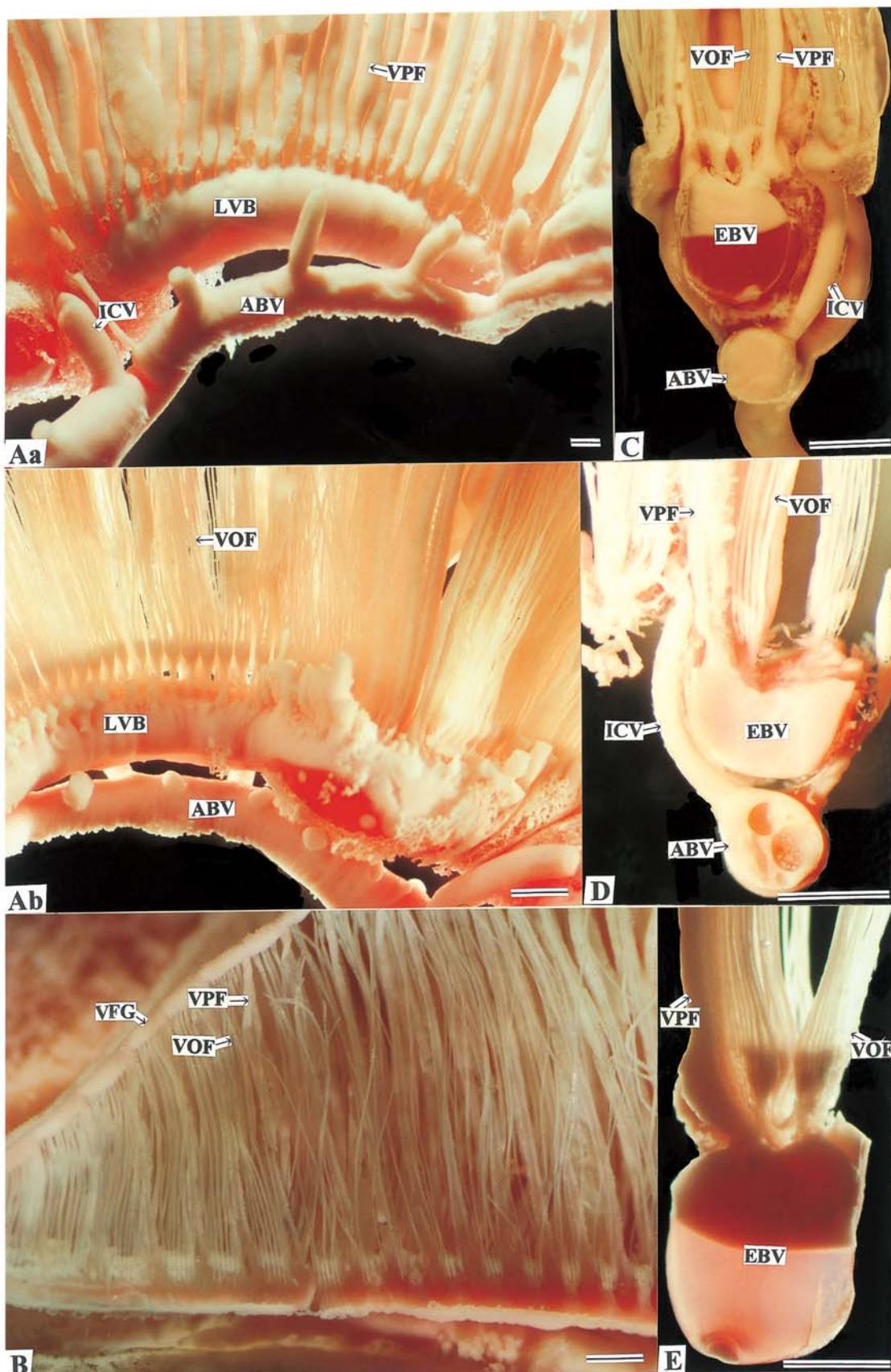
Fig.15. Corrosion cast of main vessel of ctenidium in the pearl oyster. ABV : afferent branchial vessel, EBV : efferent branchial vessel, ICV : inter laminar connecting vessel, LVB : longitudinal vessel running along the base of outer lamina, LVBI : longitudinal vessel running along the base of inter lamina, BVR : vessel of adductor. Bars= 1 mm.



**Fig.16.** Lower view (A-C) and longitudinal section (D) of main vessel of ctenidium in the pearl oyster. FOC : fused border of outer laminae of outer ctenidium, FIC : fused border of inner laminae of inner ctenidia of both sides, LVBO : longitudinal vessel running along the base of outer lamina, LVB1 : longitudinal vessel running along the base of inter lamina, ABV : afferent branchial vessel, EBV : efferent branchial vessel, ICM : inter-laminar connecting membrane, ICV : inter-laminar connecting vessel, CD : ciliary disc. Bars = 1 mm.



**Fig.17.** Vertical section (D) of ctenidium in the pearl oyster. ICM : inter-laminar connecting membrane, ABV : afferent branchial vessel, EBV : efferent branchial vessel, ICV : inter-laminar connecting vessel, LVB : longitudinal vessel running along the base of outer lamina, LVBI : longitudinal vessel running along the base of inter lamina, FIC : fused border of inner laminae of inner ctenidia. Solid arrows indicate the directions of blood flow, and dotted arrows indicate the directions of blood flow, and arrow and broken line the direction of water flow. Bars= 1 mm.



**Fig.18.** Corrosion cast of vessels of primary filament and ordinary filament in the pearl oyster. ABV : afferent branchial vessel, EBV : efferent branchial vessel, ICV : inter laminar connecting vessel, LVB : longitudinal vessel running along the base of outer lamina, VFG : vessel of food grove, VPF : vessel of primary filament, VOF : vessel of ordinary filament. Bars= 1 mm.

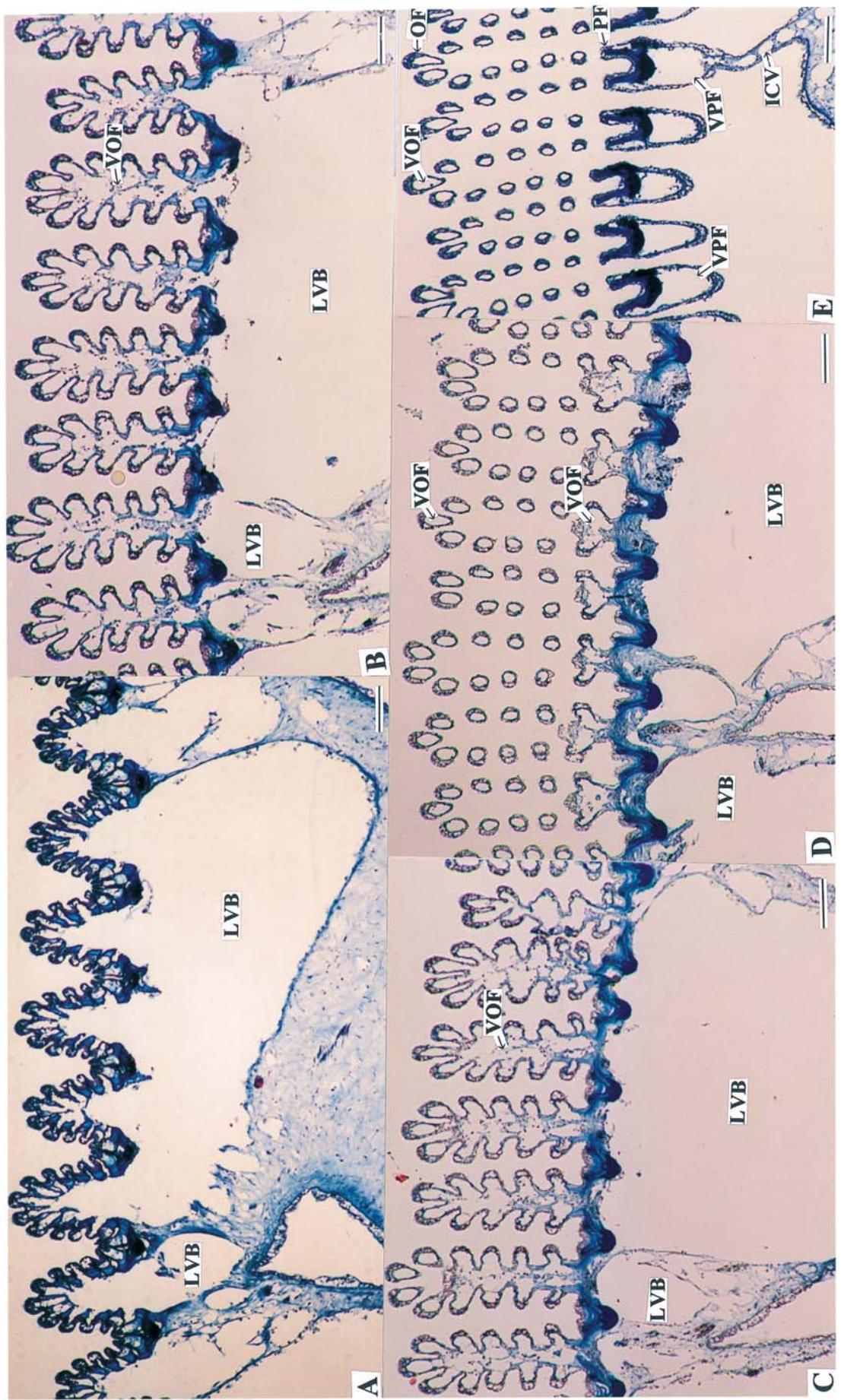


Fig.19. Longitudinal section of base of longitudinal vessel running along the base of outer lamina in the pearl oyster. LVB : longitudinal vessel running along the base of outer lamina, VOF : vessel of ordinary filament, VPF : vessel of primary filament, ICV : vessel of ordinary filament. Bars=100  $\mu\text{m}$ . Azan staining.

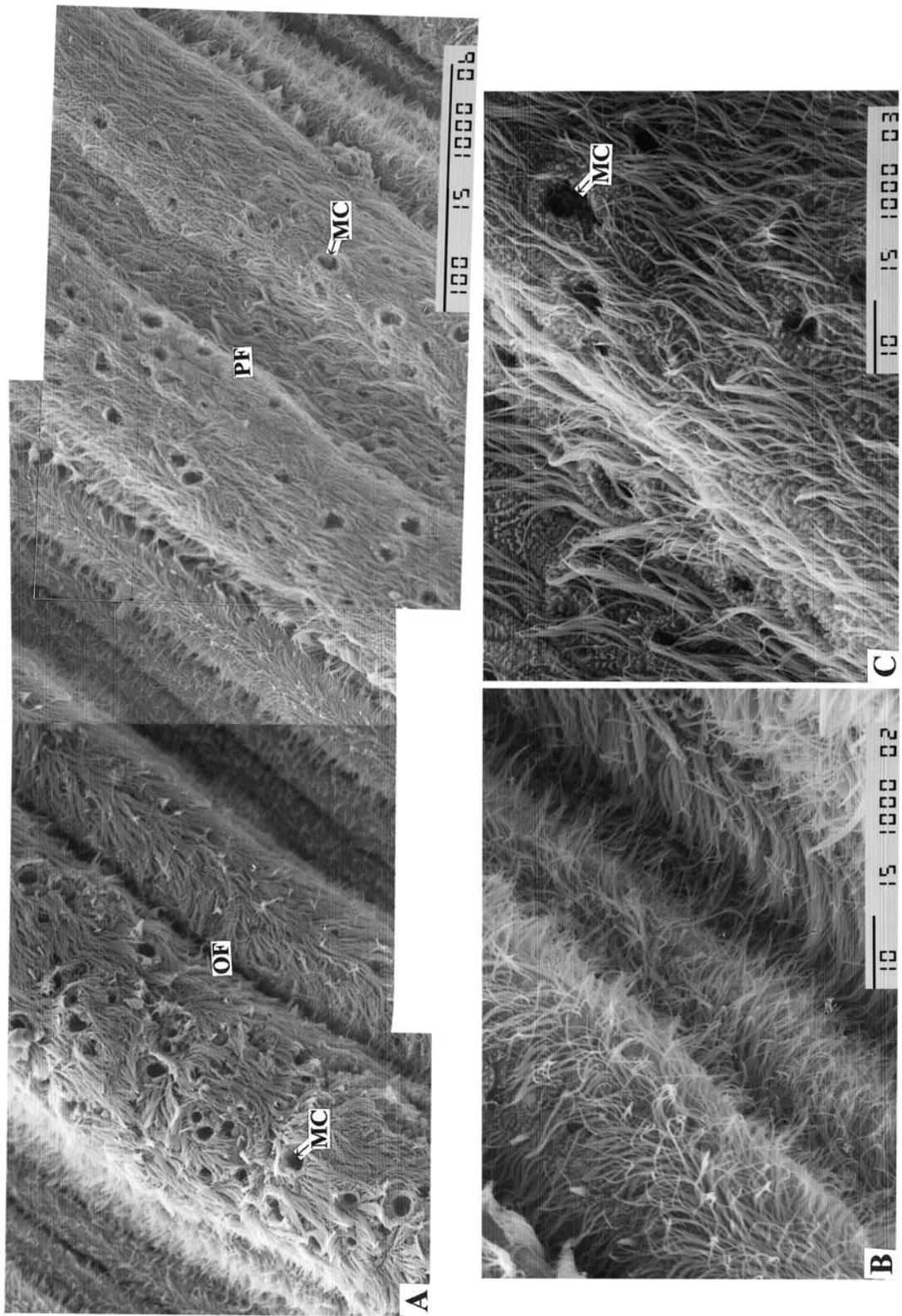


Fig.20. Surface of ordinary filament (A and B) and primary filament (A and C) in the pearl oyster. PF : primary filament, OF : ordinary filament, MC : mucous cell. Bar in A=100  $\mu\text{m}$  and bars in B and C=10  $\mu\text{m}$ . SEM.

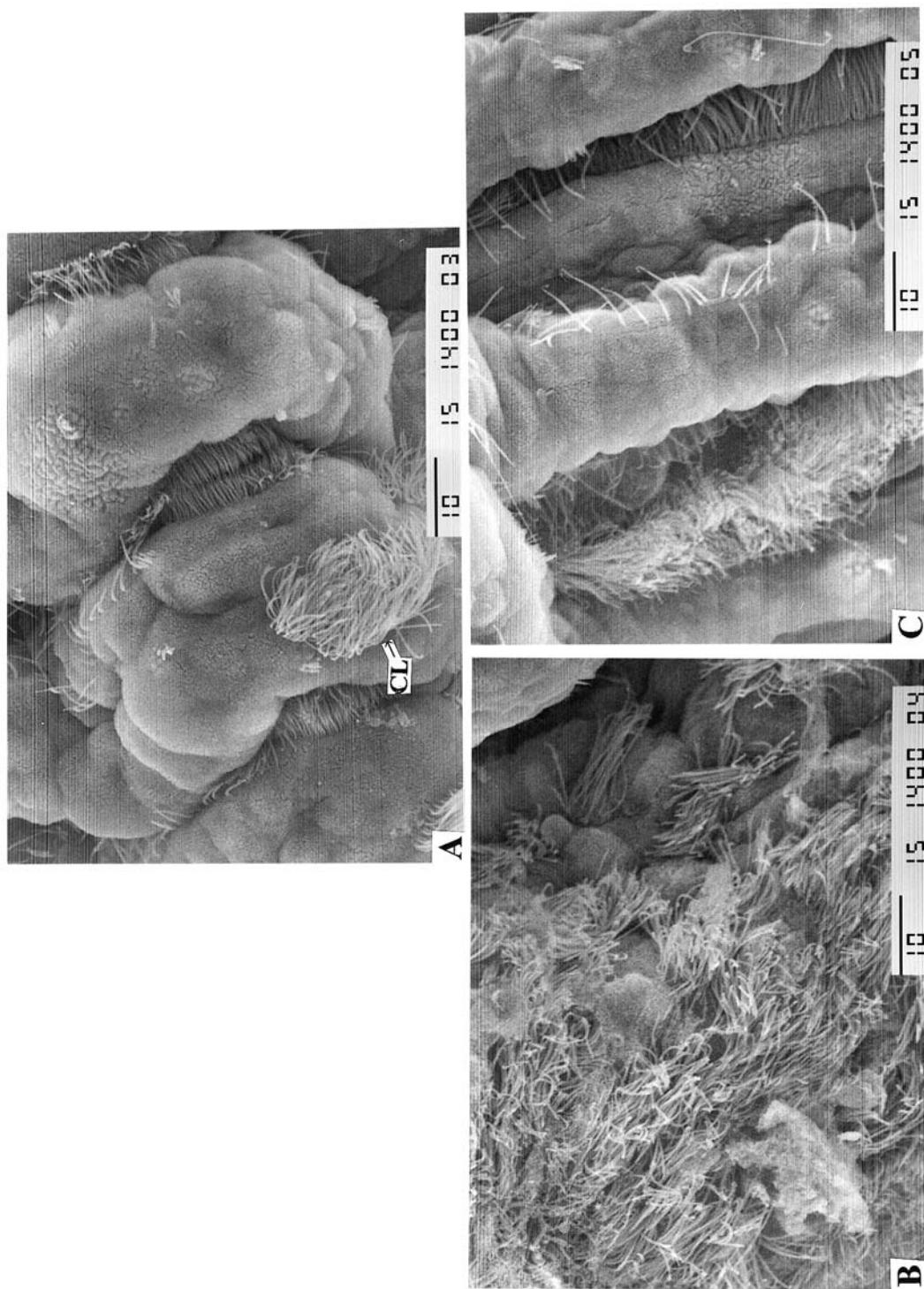


Fig.21. Surface of ciliary disc (A), and supra-branchial side of primary filament (B) and ordinary filament in the pearl oyster. CL : cilium. Bars = $10\text{ }\mu\text{m}$ . SEM.

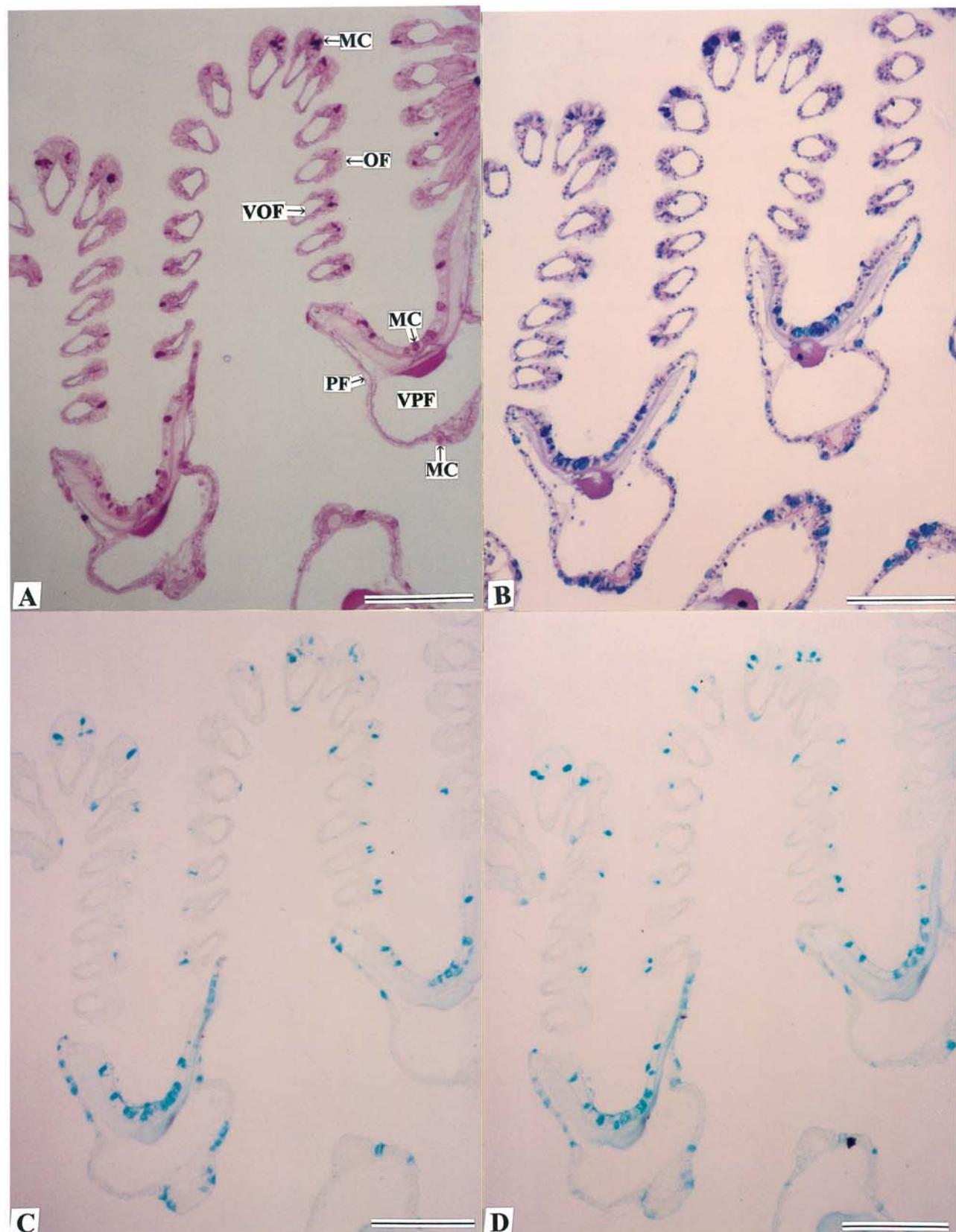


Fig.22. Cross section of lamina in the pearl oyster. MC : mucous cell, OF : ordinary filament, VOF : vessel of ordinary filament, PF : primary filament, VPF : vessel of primary filament. Bars=100  $\mu$ m. A=PAS staining, B=AB pH2.5 - PAS staining, C=AB pH2.5 staining, D=AB pH1.0 staining.

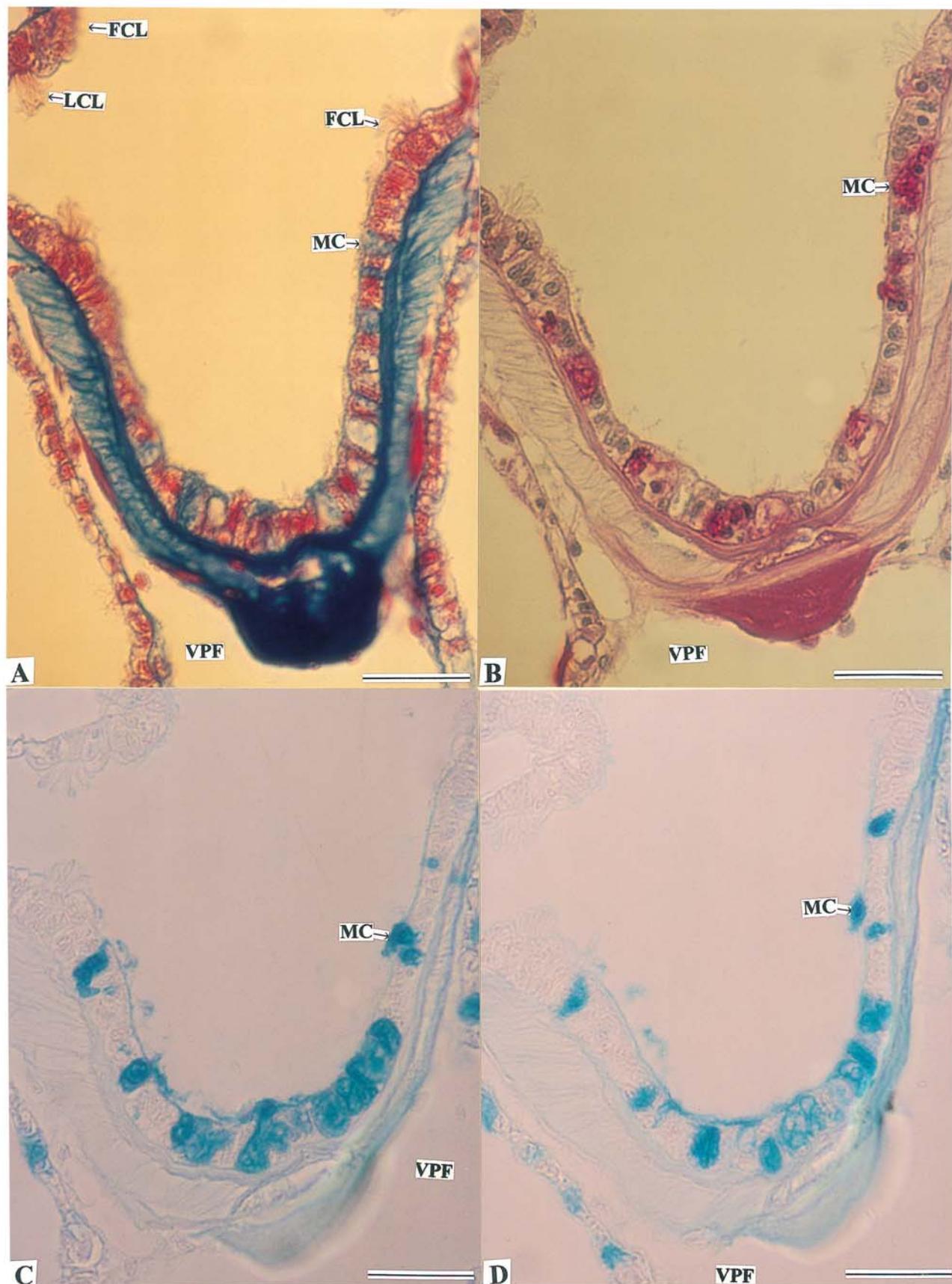


Fig.23. Cross section of primary filament in the pearl oyster. MC : mucous cell, FCL : frontal cilia, LCL : lateral cilia, VPF : vessel of primary filament. Bars=100  $\mu$ m. A=Azan staining, B=PAS staining, C=AB pH2.5 staining, D=AB pH1.0 staining.

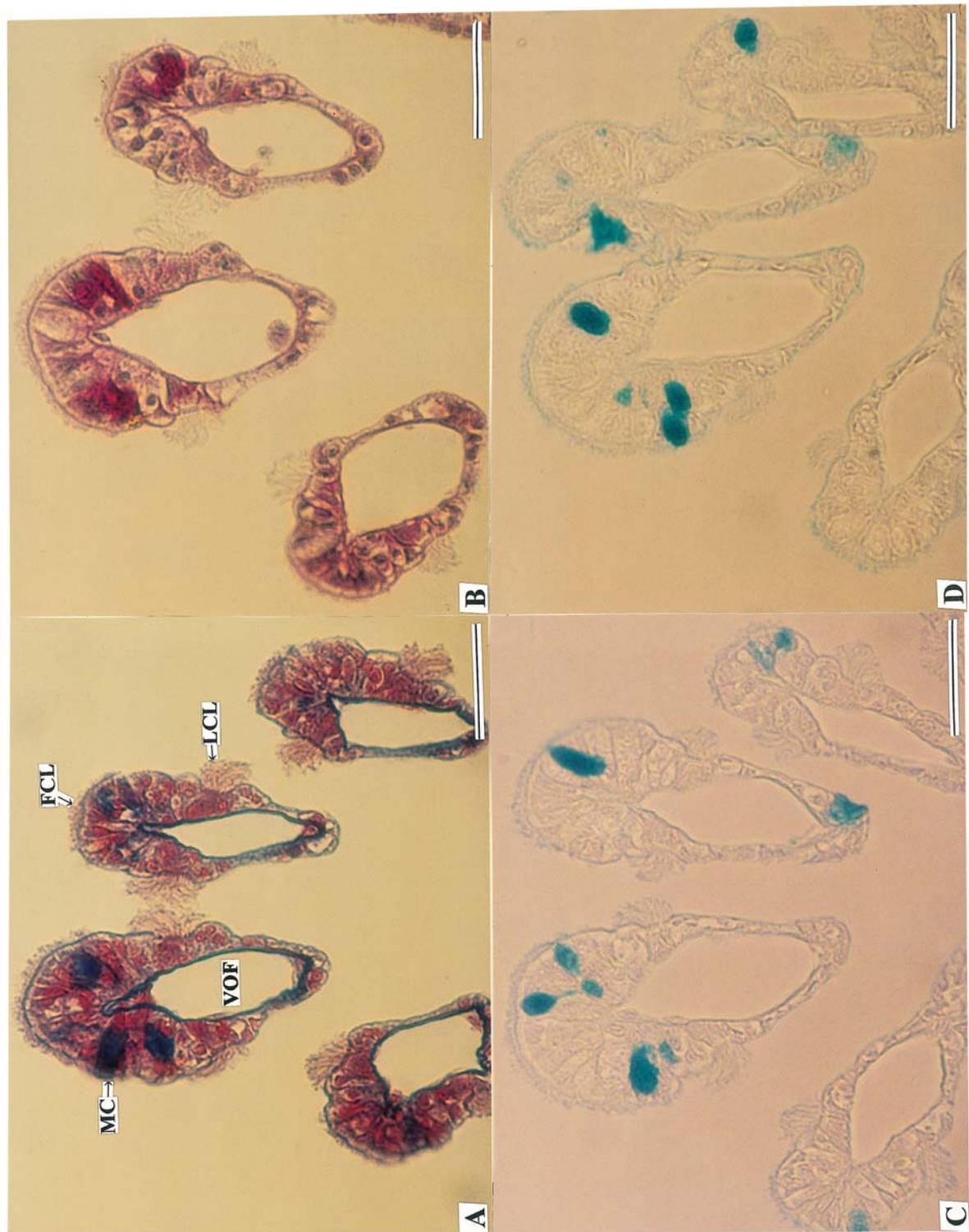


Fig.24. Cross section of ordinary filament in the pearl oyster. MC : mucous cell, FCL : frontal cilia, LCL : lateral cilia, VOF : vessel of ordinary filament. Bars=100  $\mu$ m. A=Azan staining, B=PAS staining, C=AB pH2.5 staining, D=AB pH1.0 staining.