

アワビの鰓構造

山元憲一[†], 半田岳志, 近藤昌和

Ctenidium structure of the abalone, *Haliotis (Nordotis) discus discus* (Gastropoda : Aspidobranchia)

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

Abstract : The structure of the ctenidium of the abalone, *Haliotis (Nordotis) discus discus*, was examined with corrosion casts and histological sections. The cast was made using the prepolymerization methyl methacrylate (MercoxCL-2R) containing 10 % Mercox MA. The ctenidium was lateralized: the right and left ctenidia. The ctenidial plate was constructed with two walls connected to each other by numerous trabeculae. The interior spaces between the walls structured the blood vessels. The blood filling every blood vessels in the ctenidial plate flew from the afferent branchial vessel to the efferent branchial vessel. The blood flow in the ctenidium and the water flow on the ctenidium were in opposite directions. The ctenidial plate was protected by the skeletal rod in the blood vessel of the efferent side of the ctenidial plate against the hydraulic pressure generated by the lateral cilia.

Key words : abalone ; corrosion cast ; ctenidium ; histology ; skeletal rod ; 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⁾。前鰓亜綱の原始腹足目の鰓は、左右1対の等大の鰓を持つ両櫛歯形、左鰓が右鰓よりもやや大きい鰓を1対持つ形(双鰓類あるいは楯鰓類)、左鰓1個をもつ形でしかも鰓軸の片側だけに鰓葉が発達している片櫛歯形と鰓軸の両方に鰓葉が発達している両櫛歯形を示すことが知られている^{2,3)}。その中で、クロアワビ *Haliotis (Nordotis) discus discus* も所属するミミガイ科 *haliotidae* のものは、楯鰓で双鰓であることから楯鰓亜目 *Spidobranchia* または *Scutibranchia*、また双鰓亜目 *Zeugobranchia* としてまとめられ、しかも右鰓よりも左鰓が大きくなっている³⁾。Yonge¹⁾ は、クロアワビと同属である *Haliotis tuberculata* の鰓および鰓葉の構造を明らかにし、その中で前鰓亜綱の鰓では側部絨毛の働きで水流を起こして各鰓葉の間に水を流し、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説明

している。Jorgensen *et al.*⁴⁾ はアワビ *Haliotis cracherodii* の鰓での血液の流れを、Voltzow⁵⁾ はアワビ *Haliotis kamtschatkana* の鰓での水の流れを明らかにしている。このように水と血液が対向流となっていることは、酸素利用率が *Haliotis tuberculata* で48~70%⁶⁾、クロアワビで69.6%⁷⁾ と50%以上を示していることから明らかである。

前鰓亜綱の鰓の組織像は、鰓葉の断面像が盤足目、ハイカブリニナ科の *Ifremeria nautilei* で明らかにされている⁸⁾。ミミガイ科のアワビ *Haliotis* では、鰓葉の断面構造³⁾ および *Haliotis laevigata* の鰓葉の光学顕微鏡による組織写真⁹⁾ が示されている。しかし、前鰓亜綱の鰓および鰓葉の立体構造も含めた詳細な組織像は示されていない。

そこで、著者らは、呼吸・循環などに関する研究を進める上での基礎的知見を得る目的で、前鰓亜綱の原始腹足目のサザエ *Turbo cornutus* の鰓の立体構造も含めた組織像について明らかにした¹⁰⁾。本報告では、クロアワビを用いて、鰓の鋳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。

2007年10月18日受付。Received October 18, 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

材料および方法

実験には、殻長 51.3 ± 2.5 mm (平均値±標準偏差, 以下同様に表す) のもの30個体および殻長 13.4 ± 1.2 mmのものの10個体のクロアワビを用いた。クロアワビは、下関市の栽培センターから入手して野外の水槽 (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¹¹⁻¹³⁾ 後実験に供した。

鑄型 鑄型の作成は、Handa and Yamamoto¹³⁾ 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、山元ら¹⁰⁾ に準じて次のようにして行った。まず、クロアワビの殻を除去して鰓を露出させ、先端近くを膨らませ、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) を入鰓血管あるいは出鰓血管に約10mm挿入し、注射器 (5 ml, Top) で樹脂を約1.5ml/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た。硬化後、20% 水酸化ナトリウム水溶液に浸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、山元ら¹⁰⁾ に準じて次のようにして行った。まず、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)¹⁶⁾ 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 μ m) を作成し、アザン染色して行った。

結果および考察

外套膜は、殻を除去した状態では、殻に開口している3~4個の呼水孔の部位がそれぞれ丸く開いた形 (EO) となっており、しかもこれらの丸い部分は切れ込みで連なっていた (Fig. 1A)。この切れ込みの部位を左右に開くと、左右二枚の鰓 (CT) が見え、鰓の部位での断面をみると鰓 (CT) は大きな左鰓と小さい右鰓の二枚からなり、鰓の外套膜側には入鰓血管 (AV) が走り、その反対側は出鰓血管 (EV) となり、鰓は同血管から延びる膜組織で体幹部に固定されていた (Fig. 1B, C)。鰓葉を摘出して観察する (Fig. 1D, E) と、出鰓血管 (EV) から左右に鰓葉の出鰓側の血管 (EPV, 出鰓細管) が延び、これに平行

して厚みのある部位 (a, Fig. 1D) が左右に鰓葉の先端まで延びており、これに平行して平坦な部分が左右に広がり、これに次いで襞状となった部分が広く展開して鰓葉の入鰓側の血管 (IPV, 入鰓細管) に連なり、入鰓細管は左右から入鰓血管 (AV) に集まっていた (Fig. 1D)。このように、鰓葉の中央部分に広く展開している襞状の部位は、水と血液間でのガス交換の有効面積を大きくすることに寄与していると考えられる。

鰓の鑄型を観察すると、左右の鰓 (CT) の形、鰓葉 (CP) の状態、鰓の入鰓血管 (AV) および出鰓血管 (EV) の走行などは摘出して観察した状態と全く同じ形状を示していた (Figs. 1, 2)。また、鰓葉の鑄型は左鰓葉 (Fig. 3) と右鰓葉 (Fig. 4) で同じ基本構造を示し、しかも摘出した鰓葉の構造 (Fig. 1D, E) と同じ形状を示して樹脂が固まっていた。このことから、各鰓葉の内部は、中央部分に襞状となって広く展開している部位 (CPV) も含めて、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。しかも、鰓葉の中央に位置する鰓軸 (CA) の部位も樹脂が固まっており、血管 (CAV, 鰓軸血管) となっていることが確認された (Fig. 4D)。

鑄型では、摘出した鰓葉を観察すると出鰓血管 (EV) 付近から左右に鰓葉の先端まで延びて厚みのあるように見えた部位 (a) は薄くなっており、これに平行している平坦な部位は反対に厚くなっている様子が確認された。また、鰓葉の出鰓細管 (EPV) と入鰓細管 (IPV) には認められないが、その他の鰓葉の全面に樹脂が入らずに丸く抜けている部分が散在している様子が確認された (Fig. 3, 4)。

鰓葉の縦断面の組織像 (Figs. 5, 6) を見ると、入鰓血管 (AV) から出鰓血管 (EV) の間に鰓軸血管 (CAV) で連絡し、鰓軸から左右に広がる鰓葉内も血管 (CPV) で鰓軸血管 (CAV) と連絡している様子 (figs. 5B, 6D) が確認された。

鰓葉の横断面 (Fig. 7) を見ると、鰓軸 (CA) から左右交互に鰓葉が展開しており、各鰓葉内も血管 (CPV) で鰓軸血管 (CAV) と連絡し (Fig. 7D), 各鰓葉内の血管 (CPV) は入鰓細管 (IPV, Fig. 7C) あるいは出鰓細管 (EPV, Fig. 7E) と繋がっている様子が確認された。

鰓葉の横断面を拡大する (Fig. 7C-E) と、後部絨毛 (AC) で覆われた入鰓細管 (IPV) は鰓葉の血管 (CPV) を介して鰓軸血管 (CAV) に繋がっており、出鰓側からは前部絨毛 (FC) で覆われた出鰓細管 (EPV) は側部絨毛 (LC) をもつ良く発達した絨毛細胞 (FLC) で挟まれた部分を経て、鰓葉の血管 (CPV) を介して鰓軸血管 (CAV) に繋がっ

ている様子が確認された。縦断面 (Fig. 8) でも同様に、鰓葉内は後部絨毛 (AC) で覆われた入鰓細管 (IPV) の部分から鰓葉の血管 (CPV) を経て側部絨毛 (LC) をもつ良く発達した絨毛細胞 (FLC) で挟まれた部分、次いで前部絨毛 (FC) で覆われた出鰓細管 (EPV) へと繋がっている様子が確認された。このように、出鰓血管 (EV) に連なる出鰓細管 (EPV) に平行して延びている絨毛細胞 (FLC) の部位は、前記のように摘出した鰓葉の出鰓細管 (EPV) に平行して延びている厚みのある部位 (a, Fig. 1 D) および鑄型では薄く見えた部位 (a, Fig. 3 D, E, Fig. 4 C, E) と良く一致した所に位置していた。これらのことから、出鰓細管 (EPV) に平行して延びている厚みのある部位 (a) は側部絨毛 (FL) が生えている絨毛細胞 (FLC) の部位と考えられる。

また、鰓葉の横断面 (fig. 7) および縦断面 (Fig. 8) のいずれも各部位の血管内は、入鰓細管 (IPV) と出鰓細管 (EPV) のところを除いて、いずれの部位もTrabecula (結締組織繊維柱, TB) で周囲の血管壁が固定されている様子が確認された。このことから、入鰓細管 (IPV) と出鰓細管 (EPV) の部位を除いて、鑄型で観察される鰓葉の全面に散在する樹脂が丸く抜けている部位は、結締組織繊維柱 (TB) が存在する部位であると考えられる。

一方、出鰓細管 (EPV) の内面には、入鰓細管 (IPV) には認められない、アザン染色で青く染まる部分 (EM, Figs. 7, 8) が認められた。この部分は、腹足綱、ハイカブリニナ科の*Ifremeria nautilei*の鰓葉の出鰓細管内に存在するExtracellular materialと名付けられている部分⁸⁾と一致する。岩田³⁾は、アワビ*Haliotis*の鰓葉の断面像を図示した中で、この部分の名称を支柱として紹介している。また、岩田³⁾は鰓葉の構造を示した図中でYonge¹⁾がSkeretal rodと名付けている部位を支柱として紹介している。Yonge¹⁾は、この部位は側部絨毛によって起こした水流に伴う水圧から鰓葉を保護する役目を果たしていると推測している。しかし、Yonge¹⁾や岩田³⁾がSkeretal rodあるいは支柱の部位として鰓葉の図中に黒く示している部位は、出鰓細管 (EPV) の位置よりも少し鰓葉の中央寄りとなっており、側部絨毛の位置を示した部位と同じ所に位置するように示している。このような位置は、本研究の結果では、出鰓細管 (EPV) に平行して延びる絨毛細胞 (FLC)、つまり摘出した鰓葉の出鰓細管 (EPV) に平行して延びる厚みのある部位 (a) および鑄型で薄く見えた部位 (a) に相当している。また、光学顕微鏡では、この部位はFig. 1 Dに示したように黒い帯状として観察され、出鰓細管内に

存在するExtracellular materialの部位 (EM) は識別することが困難であった。これらのことから、支柱 (Skeretal rod) は、Yonge¹⁾や岩田³⁾が図示している位置と少し異なって、出鰓細管 (EPV) 側の鰓葉の外縁に沿った所に位置し、これに平行した鰓葉の中央寄りに側部絨毛の部位が位置していると考えられる。

要 約

クロアワビの鰓構造を鑄型および切片標本を作成して明らかにした。鰓は左右2個から成り、鰓葉は2枚の壁の所々を結締組織繊維柱で固定した構造で、その内部は血液が全体を充満して入鰓血管から出鰓血管へとその表面を流れる水と対向流となって流れる構造で、出鰓細管内の支柱で側部絨毛で起こる水圧から守られた構造となっていた。

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) Jorgensen D D, Ware S K, Redmond J R: Cardiac output and tissue blood flow in the abalone, *Haliotis cracherodii* (Mollusca, Gastropoda). *J Exp Biol*, 231, 309-324 (1984)
- 5) Voltzow J: Flow through and around the abalone *Haliotis kamtschathkana*. *Veliger*, 26, 18-21 (1983)
- 6) Chiretti F: Respiration. In Wilbur K M, Yonge C M (eds) *Physiology of mollusca*, Academic Press, New York and London, 175-208 (1966)
- 7) 山元憲一, 半田岳志: アワビ類換水量の直接測定法. 水大校研報, 49, 59-65 (2001)
- 8) 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)
- 9) Harris J O, Maguire G B, Handlinger J H: Effects of

- chronic exposure of greenlip abalone, *Haliotis laevigata* Donovan, to high ammonia, nitrite, and low dissolved oxygen concentrations on gill and kidney structure. *J Shell Res*, **17**, 683-687 (1998)
- 10) 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)
- 11) 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)
- 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 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)
- 15) 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)
- 16) Bell T A, Lightner D V: A handbook of normal Penaeid shrimp history. World aquaculture society, USA, 2 (1988)

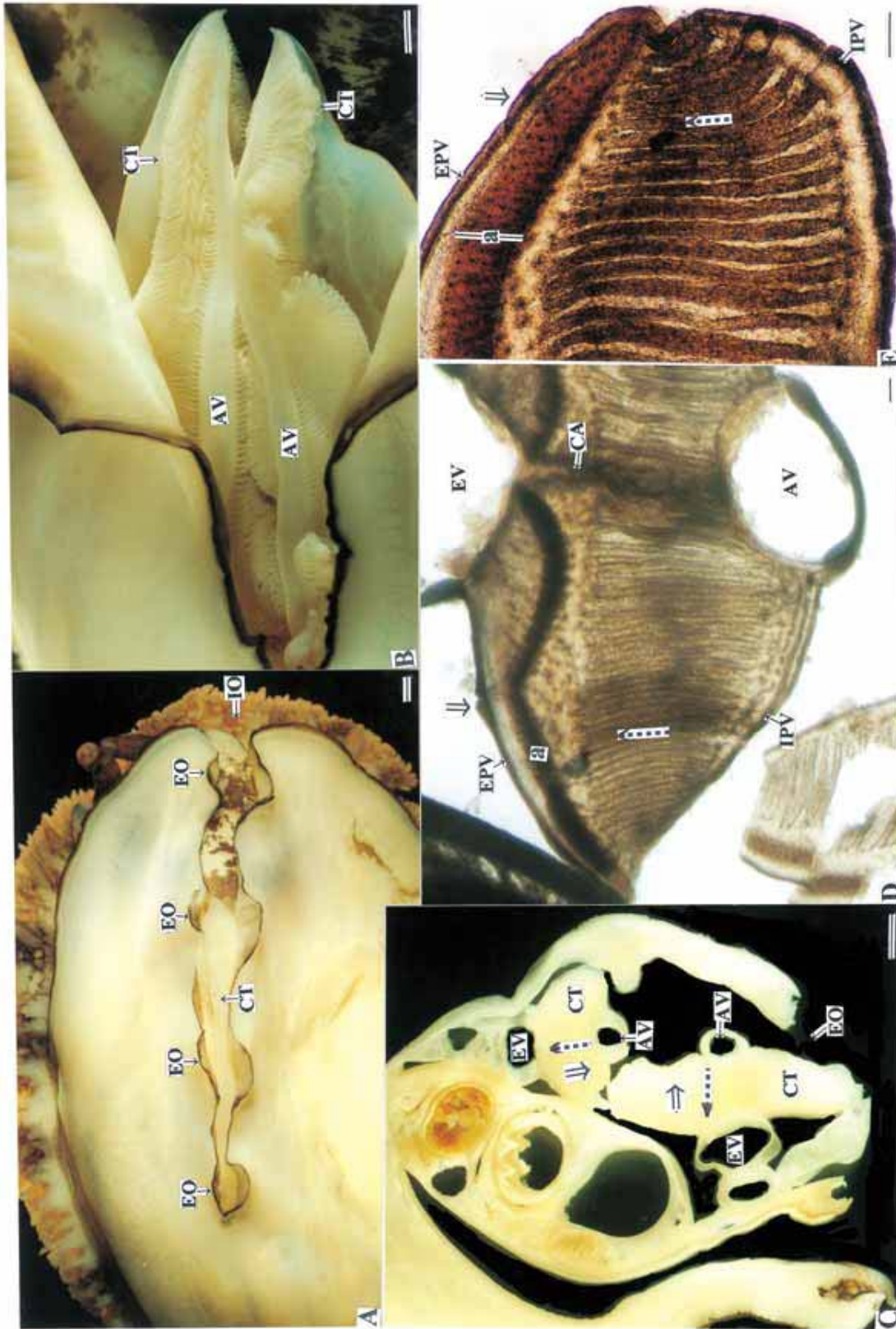


Fig. 1. Soft part of the body (A), ctenidium (B), cross section of the ctenidium (C) and ctenidial plate (D and E) of the abalone *Haliotis (Nordotis) discus discus*. IO : inhalant orifice, EO : exhalant orifice, CT : ctenidium, AV : afferent branchial vessel, EV : efferent branchial vessel, IPV : blood vessel of the afferent side in ctenidial plate, EPV : blood vessel of the efferent side in ctenidial plate, CA : ctenidial axis, a : area of the lateral cilia. Open arrows: directions of water flow, Broken arrows : directions of blood flow. Bars in A, B and C = 1 mm. Bars in D and E = 100 μ m.

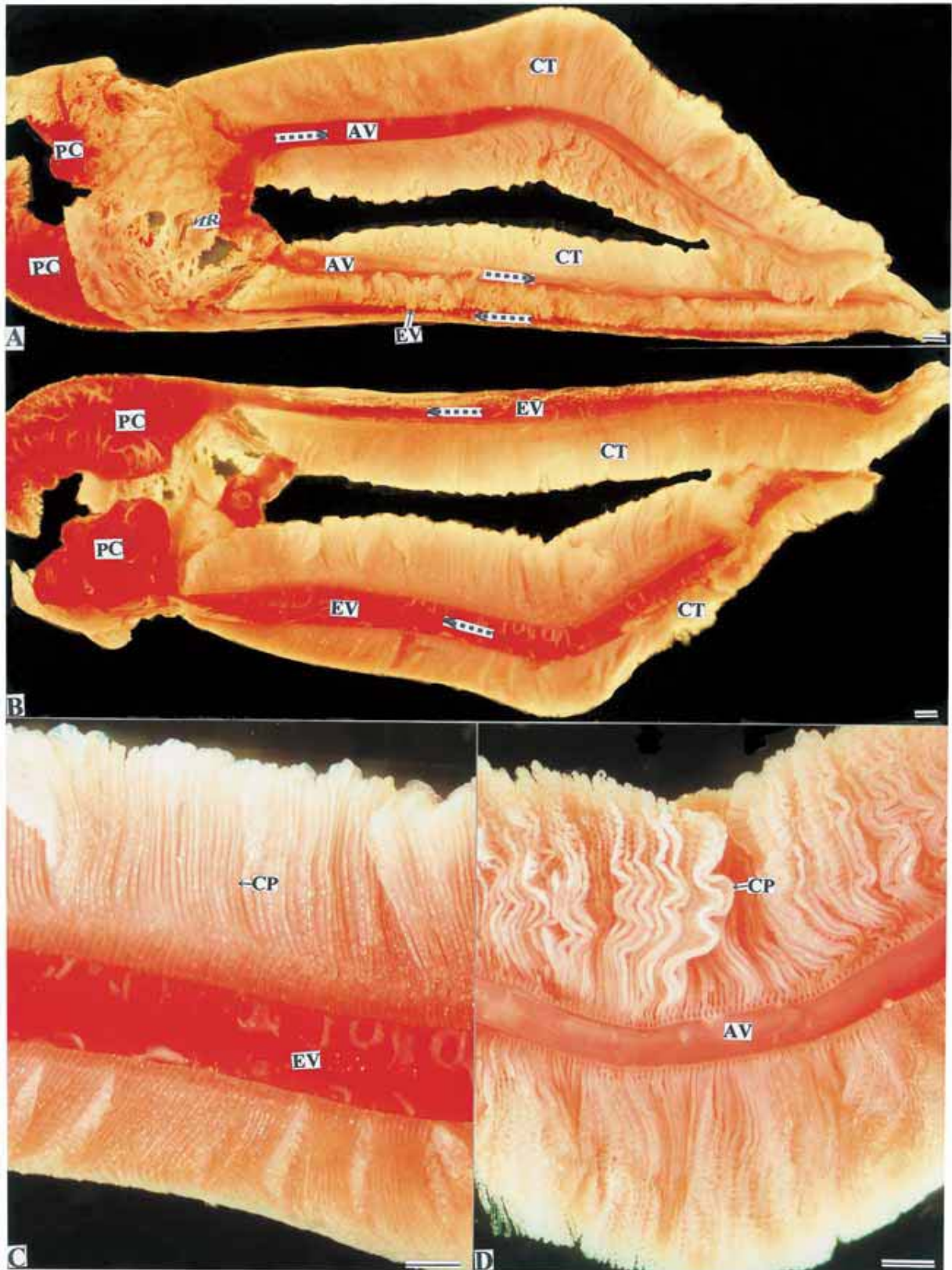


Fig. 2. Corrosion cast of the ctenidium of the abalone. CT : ctenidium, AV : afferent branchial vessel, EV : efferent branchial vessel, PC : pericardium, CP : ctenidial plate, Open arrows : directions of water flow, Broken arrows : directions of blood flow. Bars = 1 mm.

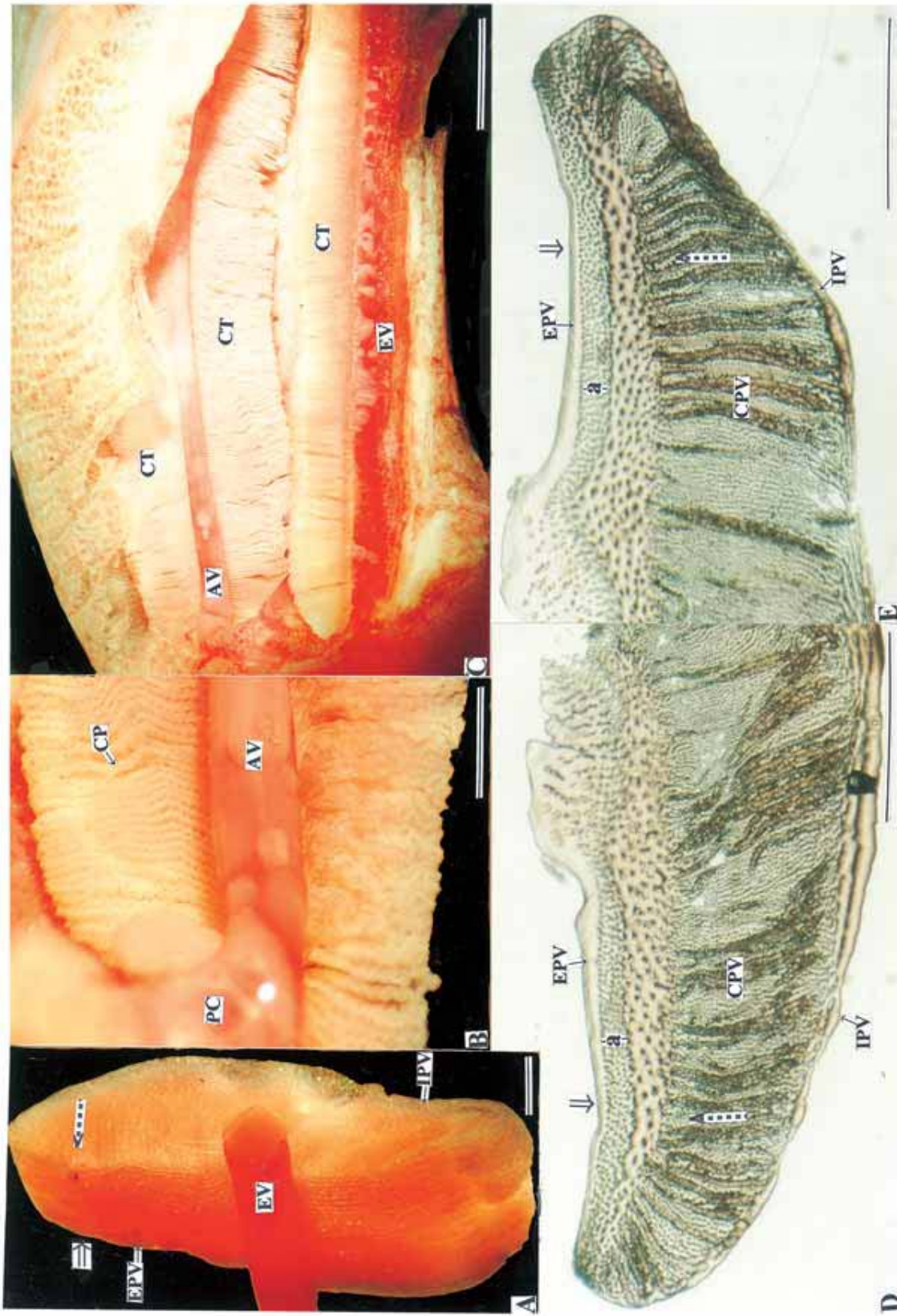


Fig. 3. Corrosion cast of the right ctenidium (A-C) and the right ctenoidal plate (D and E) of the abalone. AV : afferent branchial vessel, EV: efferent branchial vessel, PC : pericardium, CT : ctenidium, CP : ctenoidal plate, IPV : blood vessel of the afferent side in ctenoidal plate, EPV : blood vessel of the efferent side in ctenoidal plate, a: area of the lateral cilia. Open arrows : directions of water flow, Broken arrows : directions of blood flow. Bars in A-C= 1 mm. Bars in D and E= 100 μ m.

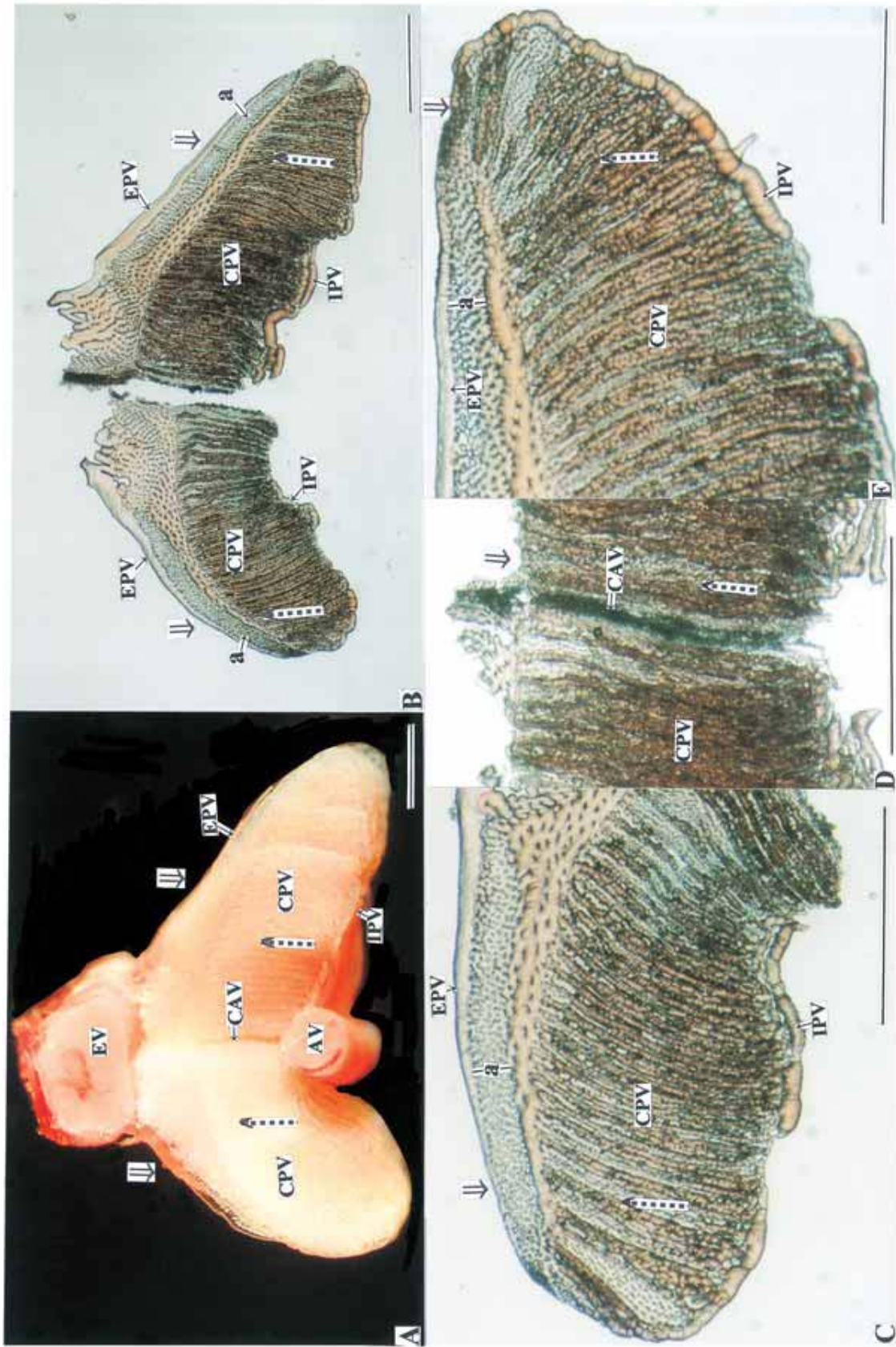


Fig. 4. Corrosion cast of the left ctenidium (A) and the left tentidial plate (B-D) of the abalone. EV : afferent branchial vessel, AV : efferent branchial vessel, IPV : blood vessel of the afferent side in ctenidial plate, EPV : blood vessel of the efferent side in ctenidial plate, CPV : blood vessel of the ctenidial plate, CAV : blood vessel of the tentidial axis, a : area of the lateral cilia. Open arrows : directions of water flow, Broken arrows : directions of blood flow. Bars in A and B= 1 mm. Bars in B-E= 100 μ m.

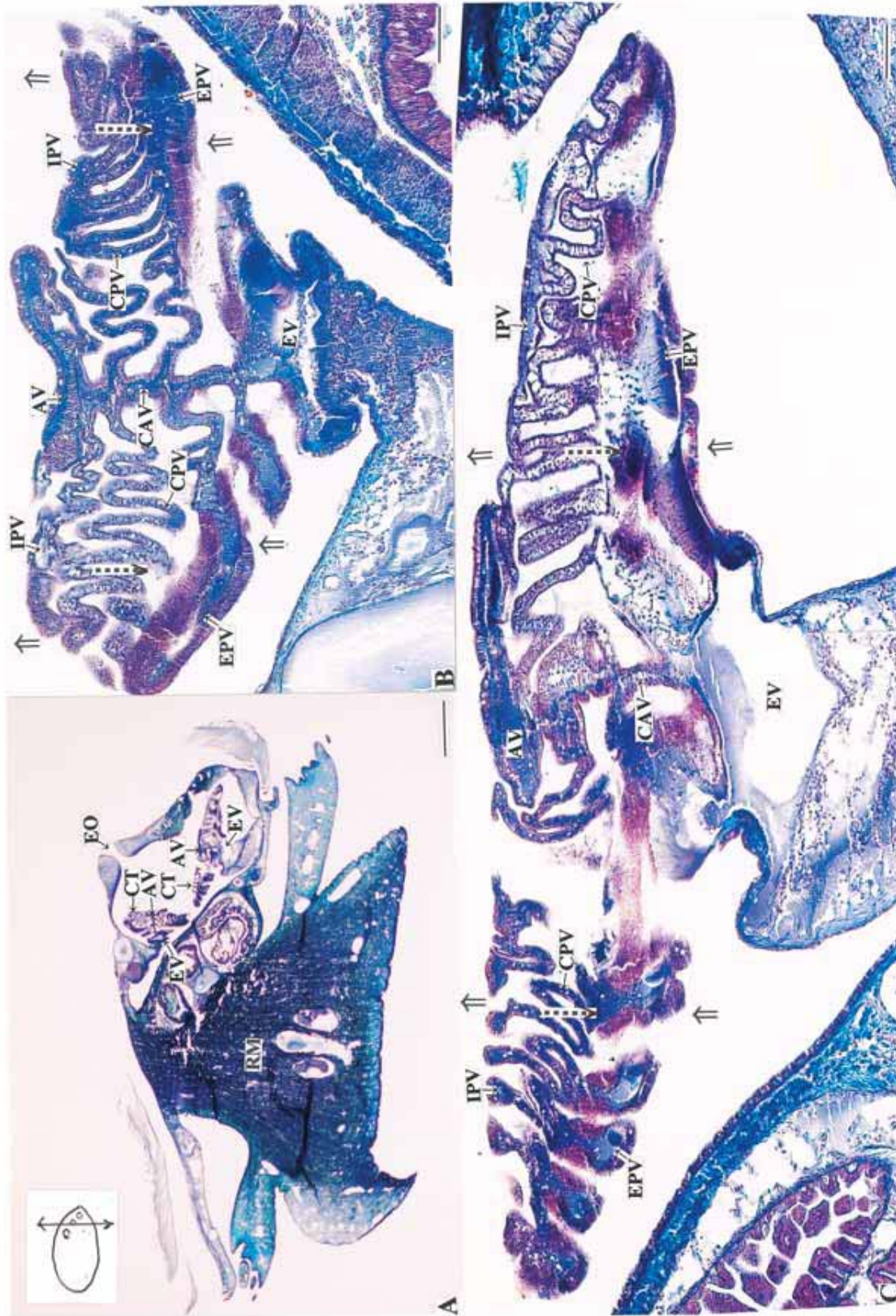


Fig. 5. Horizontal section of the ctenidium of the abalone (A). B : magnified left ctenidial plate, C : magnified right ctenidial plate, AV : afferent branchial vessel, EV : efferent branchial vessel, CT : ctenidium, EO : exhalant orifice, RM : right shell muscle, IPV : blood vessel of the afferent side in ctenidial plate, EPV : blood vessel of the efferent side in ctenidial plate, CPV : blood vessel of the afferent side of the ctenidial axis, CAV : blood vessel of the efferent side of the ctenidial axis. Open arrows : directions of water flow, Broken arrows : directions of blood flow. Bar in A = 1 mm. Bars in B and C = 100 μ m. Azan staining.



Fig. 6. Horizontal section of the tentidium of the abalone (A). AV : afferent branchial vessel, EV : efferent branchial vessel, CT : ctenidium, IO : inhalent orifice, EO : exhalent orifice, RM : right shell muscle, DD : digestive diverticula, IPV : blood vessel of the afferent side in ctenidial plate, EPV : blood vessel of the efferent side in ctenidial plate, CPV : blood vessel of the ctenidial plate, CAV : blood vessel of the ctenidial axis, LC : lateral cilia. Open arrows : directions of water flow, Broken arrows : directions of blood flow. Bar in A = 1 mm. Bars in B-D = 100 μ m. Azan staining.

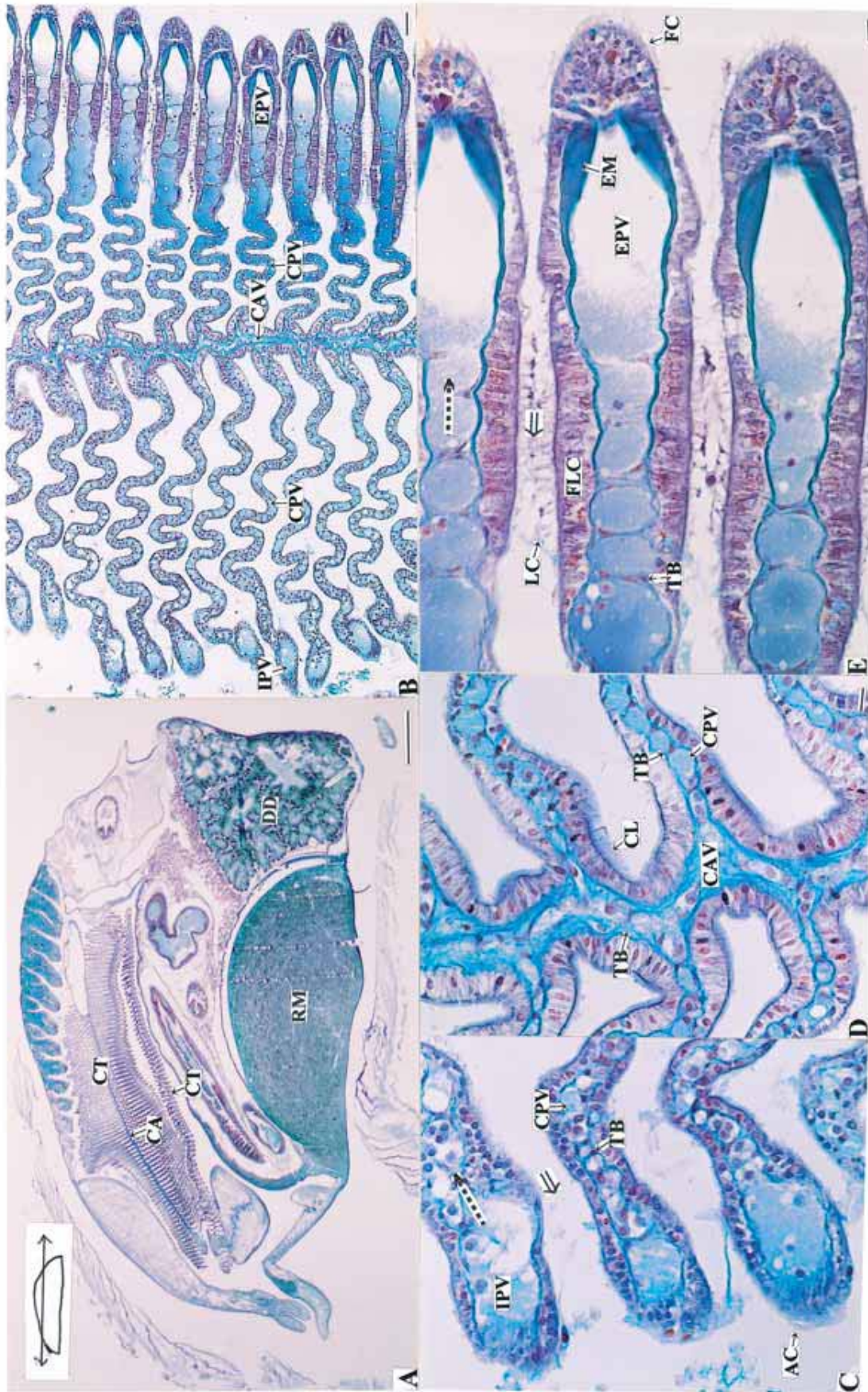


Fig. 7. Vertical section of the ctenidium of the abalone (A). CT : ctenidium, CA : ctenidial axis, RM : right shell muscle, DD : digestive diverticula, IPV : blood vessel of the afferent side in ctenidial plate, EPV : blood vessel of the efferent side in ctenidial plate, CPV : blood vessel of the ctenidial axis, CAV : blood vessel of the ctenidial axis, AC : abfrontal cilia, CL : cilium, LC : lateral cilia, EM : extracellular material, FLC : flagellated cell, TB : trabecula, Open arrows : directions of water flow, Broken arrows : directions of blood flow. Bar in A = 1 mm. Bar in B = 100 μ m. Bars in C-E = 10 μ m. Azan staining.

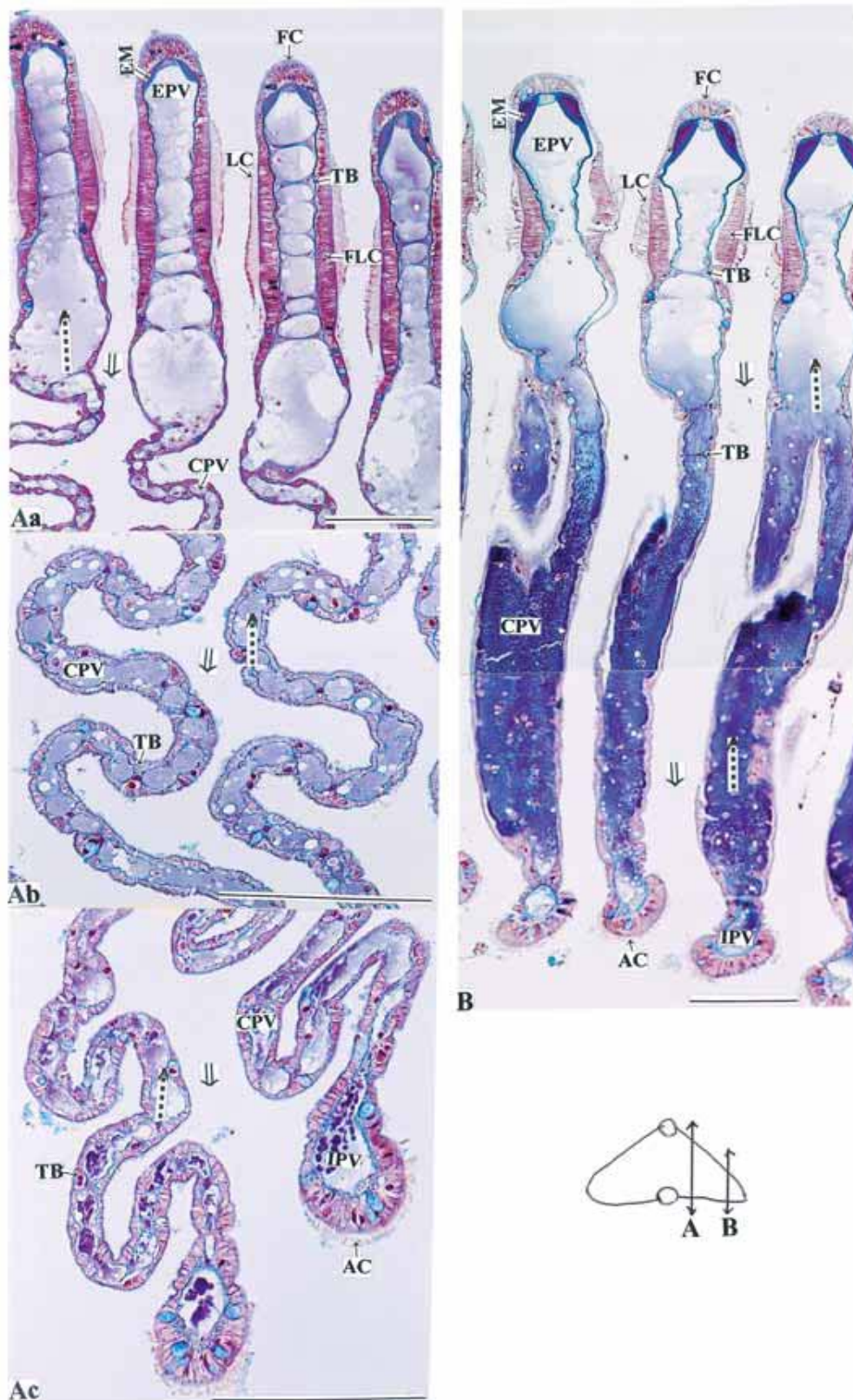


Fig. 8. Horizontal section of the ctenidial plate of the abalone. A : cross section near the center of the ctenidial plate, B : cross section near the end of the ctenidial plate, Aa : efferent side in ctenidial plate, Ab : central place, Ac : afferent side in ctenidial plate, IPV : blood vessel of the afferent side in ctenidial plate, EPV : blood vessel of the efferent side in ctenidial plate, CPV : blood vessel of the ctenidial plate, FC : frontal cilia, AC : abfrontal cilia, LC : lateral cilia, EM : extracellular material, FLC : flagellated cell, TB : trabecula, Open arrows : directions of water flow, Broken arrows : directions of blood flow. Bars in = 100 μ m. Azan staining.