

イタボガキの鰓構造

山元憲一[†], 半田岳志

Anatomical Structure of Ctenidia of the Densely Lamellated Oyster *Ostrea denselamellosa*

Ken-ichi Yamamoto[†] and Takeshi Handa

Abstract: The structure of the ctenidium in the Densely lamellated oyster *Ostrea denselamellosa* was examined. The inhalent and exhalent orifices were located in the ventral side and dorsal side from the pallial fold to the apex, respectively. The left and right ctenidia were connected at their bases from the pallial fold to the labial palp. The gill type showed the heterorhabdic pseudolamellibranch: the primary filament and the ordinary filament were joined by the inner-filament connecting membrane and the inner-laminar connecting membrane.

Key words: Densely lamellated oyster; ctenidium; exhalent orifice; heterorhabdic pseudolamellibranch; inhalent orifice; inner-filament connecting membrane

緒言

二枚貝は、鰓の構造から原鰓類、糸鰓類、古弁鰓類および真弁鰓類に大別される¹⁾。Ridewood は多くの二枚貝について、分類指標の基本となる鰓の組織像を報告している²⁾。鰓の解剖図は、糸鰓類ではイガイ目ハボウキガイ科のタイラギ *Pinna japonica*, ウグイスガイ目ウグイスガイ科のアコヤガイ *Pinctada fucata martensii*, シロチョウガイ *P. maxima*, 古弁鰓類ではイシガイ目イシガイ科のイケチョウガイ *Hyriopsis schlegeli* で表されている³⁻⁶⁾。

著者らは、二枚貝の呼吸・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、イガイ目イガイ科のムラサキイガイ *Mytilus galloprovincialis* およびムラサキイシコ *Septifer virgatus*, ウグイスガイ目ウグイスガイ科のアコヤガイ, クロチョウガイ *P. margaritifera*, マベ *Pteria penguin* およびカキ目イタボガキ科のマガキ *Crassostrea gigas* の鰓構造を明らかにした⁷⁻¹²⁾。本研究では、マガキと同じイタボガキ科のイタボガキ *Ostrea denselamellosa* の鰓構造を解剖学的に調べたので報告

する。

材料および方法

実験には、殻長 91±7 mm (平均値±標準偏差, 以降同様に表す), 殻高 115±6 mm, 体重 242±50 g のイタボガキ 20 個体を用いた。イタボガキは、香川県水産試験場より入手し、約 0.4M の塩化マグネシウム水溶液¹³⁾に 2~4 時間浸漬して軟体部を伸展させ、Davidson 液¹⁴⁾で固定した。観察は実体顕微鏡を用いて行った。

結果および考察

入水口と出水口

イタボガキの入水口 (IO) はアコヤガイ⁹⁾, クロチョウガイ¹⁰⁾, マベ¹¹⁾やマガキ¹²⁾と同様に、出水口 (EO) との境の外套皺襞 (PD) から殻頂までの間の鰓 (CT) の下縁に沿って大きく開口していた (Figs. 1, 2)。出水口は、マガキでは、外套皺襞から閉殻筋 (AD) までの間には左右

の鰓葉が一緒になって開口し、左鰓葉では更に閉殻筋から殻頂までの間にも開口している¹²⁾。しかし、イタボガキの出水口は、同じ科に属すマガキと異なり、アコヤガイ⁹⁾、クロチョウガイ¹⁰⁾やマベ¹¹⁾と同様に、左右の鰓葉が一緒になって外套皺襞から殻頂までの間に大きく開口していた (Figs. 1, 2)。

鰓上腔

鰓上腔 (SBC) は、鰓葉の基部と内臓塊との間に位置し、外套腔から鰓糸間を通過させた水を集めて、出水口へ導く通路を形成している。イタボガキの鰓上腔は、唇弁 (LP) のところから閉殻筋の近くまでは、左右の内鰓内葉 (ILIC) の間、さらに左右の鰓葉の外鰓葉 (LOC, ROC) と内鰓葉 (LIC, RIC) の間のそれぞれが隔壁で仕切られており、従って左右4つの鰓葉のそれぞれ1通路の合計4通路で構成されているが、閉殻筋から外套皺襞までは4通路が1つとなって出水口へと連なっていた (Figs. 3a, 3b, 4, 5)。このような構造は、左右の鰓葉の各2通路の合計4通路が出水口まで伸びているムラサキイガイ⁷⁾やムラサキイコ⁸⁾と異なるが、アコヤガイ⁹⁾、クロチョウガイ¹⁰⁾やマベ¹¹⁾と同様であった。

しかし、マガキの鰓上腔は左鰓葉がイタボガキと異なり、唇弁近くから閉殻筋のところまでは外鰓と内鰓が1つとなって左体側の出水口へ開口している¹²⁾。イタボガキとマガキの体形を比較すると、イタボガキの体側は右が左よりも少し膨らむ程度で、しかも右体側の膨らみの度合および膨らみの個体差がマガキよりも非常に小さい。山元ら¹²⁾は、マガキが唇弁近くから閉殻筋の間の左体側に出水口を設けているのは、付着基盤の形状や隣接する個体同士の干渉を反映して個体毎に異なる右殻の凹みに対応させて鰓を展開させる上で、有効な構造であると推測している。これらのことから、イタボガキは左右で大差のない体形を反映させて、マガキと異なり、左右で体形に差のないアコヤガイ⁹⁾、クロチョウガイ¹⁰⁾やマベ¹¹⁾と同様な出水口や鰓上腔の構造を示していると推測される。

鰓葉

体側から見ると、イタボガキの鰓はアコヤガイ⁹⁾、クロチョウガイ¹⁰⁾、マベ¹¹⁾、ムラサキイガイ⁷⁾やムラサキイコ⁸⁾と同様に、外套皺襞から唇弁の間に半月形に広がっていた (Figs. 2, 3)。腹側から見ると、アコヤガイ、クロチョウガイ、マベ、ムラサキイガイやムラサキイコでは外套皺襞から内臓塊に接するまでの間では左鰓葉と右鰓葉

が接着し、内臓塊から唇弁までの間では左鰓葉と右鰓葉が左右に分かれている⁷⁻¹¹⁾。しかし、イタボガキは前記の5種と異なって、マガキ¹²⁾と同様に左鰓葉と右鰓葉のそれぞれの内鰓内葉の基部 (BTI, FICB) が外套皺襞から唇弁までの間連続して接着していた (Figs. 3a, 4, 7)。

イタボガキの鰓葉はマガキ¹²⁾と同様に、外鰓外葉合着縁 (FOC) および左内鰓内葉と右内鰓内葉の境 (左右内鰓内葉合着縁, FICB) のところで物理的に剥離することが困難で、鰓葉を摘出するには各合着縁のところを鋏で切開する必要がある。このような構造から、イタボガキの外鰓外葉合着縁および左右内鰓内葉合着縁は、絨毛で接着されているアコヤガイ⁹⁾、クロチョウガイ¹⁰⁾、マベ¹¹⁾、ムラサキイガイ⁷⁾やムラサキイコ⁸⁾と異なって、マガキ¹²⁾と同様に鰓と外套膜あるいは鰓同士細胞が連続した形となっており、明確な境を構成していないと推測された。

鰓葉連結

鰓の内葉と外葉のそれぞれの主鰓糸 (PF) の間は、アコヤガイ⁹⁾やマガキ¹²⁾と同様に、鰓葉間連結膜 (ICM) で連絡されていた (Figs. 4, 5)。しかも、鰓葉間連結膜はアコヤガイ⁹⁾やマガキ¹²⁾と同様に、内葉と外葉の主鰓糸の基部を連絡している鰓葉間連絡血管 (ICV) の部位では食物溝 (FG) から同血管までの全面に三角形をなして展開していた (Figs. 4, 5)。鰓葉間連結膜は、それぞれの鰓葉間連絡血管の間の中央付近に位置する主鰓糸では主鰓糸間の連絡が食物溝の近くまでしかなく、鰓葉間連絡血管に近づくに従って次第に主鰓糸の基部近くまで展開していた (Figs. 4, 5)。

鰓糸連結

鰓葉は、アコヤガイ⁹⁾、クロチョウガイ¹⁰⁾、マベ¹¹⁾やマガキ¹²⁾と同様に、主鰓糸と数十本の常鰓糸 (OF) を一組として、配列された構造となっていた (Fig. 5)。しかし、一組の鰓糸はアコヤガイ⁹⁾、クロチョウガイ¹⁰⁾やマベ¹¹⁾と異なって、マガキ¹²⁾と同様に半円形に展開した鰓糸間連結膜 (FCM) で固定されていた (Fig. 5)。従って、アコヤガイ⁹⁾、クロチョウガイ¹⁰⁾、マベ¹¹⁾、ムラサキイガイ⁷⁾やムラサキイコ⁸⁾での主鰓糸と常鰓糸の間および各常鰓糸の間を連結している鰓糸連結盤は、イタボガキではマガキ¹²⁾と同様に認められなかった。

Dufour and Beninger¹⁵⁾は、二枚貝類の鰓の基本構造を内葉と外葉の常鰓糸の間を Interlamellar junctions (鰓葉間連結) で連結している Homorhabdic filibranch,

内葉と外葉の主鰓糸の間を鰓葉間連結で接合し、隣接した常鰓糸の間を繊毛のある突起物 (Ciliated spurs) で接合している Heterorhabdic filibranch, 隣接した常鰓糸の間を Interlamellar junctions (鰓糸間連結) で接合している Homorhabdic eulamellibranch, 内葉と外葉の主鰓糸の間を鰓葉間連結で接合し、隣接した常鰓糸の間を鰓糸間連結で接合している Heterorhabdic pseudolamellibranch の4つの型に分けている。これに従うと、イタボガキは、Homorhabdic filibranch 構造のムラサキイガイ⁷⁾やムラサキインコ⁸⁾および Heterorhabdic filibranch 構造のアコヤガイ⁹⁾、クロチョウガイ¹⁰⁾やマベ¹¹⁾と異なり、マガキ¹²⁾と同様に Heterorhabdic pseudolamellibranch 構造を示していた (Fig. 5)。

粒子の運搬

バージニアガキ *Crassostrea virginica* は、主鰓糸と常鰓糸の側繊毛で鰓糸間を通過する水流を起こし、水中の懸濁粒子を触毛で捕捉して粘液に絡め、これを主鰓糸の前繊毛で鰓葉の基部 (基底溝) へ、常鰓糸の前繊毛で食物溝へ運び、唇弁へと運んで捕食している¹⁶⁻¹⁸⁾。イタボガキの鰓葉の基部は、外套膜 (MT) に接している外鰓葉では左右の外鰓 (LOC, ROC) のそれぞれに外鰓外葉基底溝 (BTO) を、左右の内鰓内葉の会合部では内鰓内葉基底溝を、左右の鰓葉の外鰓と内鰓のそれぞれの会合部では鰓葉基底溝 (BTL) と成っていた (Figs. 6, 7)。一方、各鰓葉の外縁部は、食物溝となっていた (Figs. 6, 7)。これらのことから、各基底溝は主鰓糸の前繊毛で運ばれた粒子を集めて唇弁へ、食物溝は常鰓糸の前繊毛で運んできた粒子を集めて唇弁へ運ぶ通路となっていることが明らかである。

イタボガキの唇弁では、左右の鰓葉の外鰓外葉基底溝、内鰓内葉基底溝および食物溝で運ばれてきた懸濁物は左右それぞれの唇弁で受け止めて口へ運ぶ構造となっていた (Figs. 6, 7)。しかし、左右の鰓葉の各内葉の接着部に位置する内鰓内葉基底溝は、マガキと同様に、左上唇弁 (LUL) の基部へと連なり、左の上下の唇弁 (LUL, LLL) の基底溝へと連なっているところが確認された (Figs. 7, 8)。従って、内鰓内葉基底溝で運ばれてきた懸濁物は左唇弁で受け止めて口へ運ぶ構造となっていると判断された。

要約

イタボガキの鰓構造を調べた。出水口および入水口は、

外套皺襞から殻頂までの間連続して開口していた。左鰓葉と右鰓葉は、外套皺襞から唇弁近くまで接着して1つとなっていた。鰓葉は内葉と外葉の主鰓糸を鰓葉間連結膜で接合し、隣接した常鰓糸の間を鰓糸間連結膜で接合した Heterorhabdic pseudolamellibranch 構造を示した。

文献

- 1) 波部忠重, 浜谷 巖, 奥谷喬司: 呼吸と循環. 波部忠重, 奥谷喬司, 西脇三郎 (共編), 軟体動物学概説 上巻, サイエントリスト社, 東京, 3-134 (1999)
- 2) Ridewood WG: On the structure of the gills of the lamellibranchia. *Philos Trans R Soc Lond B*, **195**, 147-284 (1903)
- 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) 椎野季雄: あこやがい (真珠貝) 解剖図. 三重県試験場 (1952)
- 5) 中村正人, 松井 魁, 網尾 勝: イケチョウガイ *Hyriopsis schlegeli* の解剖. 水大校研報, **13**, 61-74 (1963)
- 6) 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 (1957)
- 7) 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)
- 8) 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)
- 9) 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)
- 10) 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)
- 11) 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)
- 12) 山元憲一, 半田岳志: マガキの鰓構造. 水大校研報, **61**, 190-210 (2013)
- 13) 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)
- 14) Bell T A, Lightner D V: A Handbook of Normal Penaeid Shrimp Histology. World aquaculture

- society, USA, 2 (1988)
- 15) Dufour SC, Beninger PG: A functional interpretation of the cilia and mucocyte distributions on the abfrontal surface of bivalve gills. *Mar Biol*, **138**, 295-309 (2001)
 - 16) Ward JE, MacDonald BA, Thompson RJ: Mechanisms of suspension feeding in bivalves: Resolution of current controversies by means of endoscopy. *Limnol Oceanogr*, **38**, 265-272 (1993)
 - 17) Ward JE, Newell RIE, Thompson RJ, MacDonald BA: *In vivo* studies of suspension-feeding in the eastern oyster, *Crassostrea virginica*. *Biol bull*, **186**, 221-240 (1994)
 - 18) 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)

Short forms used in the figures

AD, adductor	閉殻筋
AN, anus	肛門
BC, branchial cavity	鰓腔
BTI, based ciliated tract of inner lamina of inner ctenidium	内鰓内葉基底溝
BTL, based ciliated tract of inner and outer laminae of ctenidia	内外鰓内外葉基底溝
BTO, based ciliated tract of outer lamina of outer ctenidium	外鰓外葉基底溝
CT, ctenidium	鰓
EO, exhalent orifice	出水口
FCM, inter-filament connecting membrane	鰓糸間連結膜
FG, food groove	食物溝
FICB, fused border of inner laminae of inner ctenidia of both sides	左右内鰓内葉合着縁
FOC, fused border of outer lamina of outer ctenidium	外鰓外葉合着縁
ICM, inter-laminar connecting membrane	鰓葉間連結膜
ICV, inter-laminar connecting vessel	鰓葉間連絡血管
ILIC, inner lamina of inner ctenidium	内鰓内葉
ILMM, interlamella of mantle margin	外套膜縁内葉
ILOC, inner lamina of outer ctenidium	外鰓内葉
IO, inhalent orifice	入水口
LG, ligament	靱帯
LIC, left inner ctenidium	左内鰓
LLL, left lower lip	左下唇弁
LOC, left outer ctenidium	左外鰓
LUL, left upper lip	左上唇弁
LP, labial palp	唇弁
MT, mantle	外套膜
OA, oral aperture	口
OF, ordinary filament	常鰓糸
OLIC, outer lamina of inner ctenidium	内鰓外葉
OLMM, outer lamella of mantle margin	外套膜縁外葉
OLOC, outer lamina of outer ctenidium	外鰓外葉
PD, pallial fold	外套皺襞
PF, primary filament	主鰓糸
PP, papillae	指状突起
RIC, right inner ctenidium	右内鰓
RLL, right lower lip	右下唇弁
ROC, right outer ctenidium	右外鰓
RUL, right upper lip	右上唇弁
SBC, supra-branchial cavity	鰓上腔
VICM, vessel of inter-laminar connecting membrane	鰓葉間連結膜血管
VOF, vessel of ordinary filament	常鰓糸血管
VPF, vessel of primary filament	主鰓糸血管

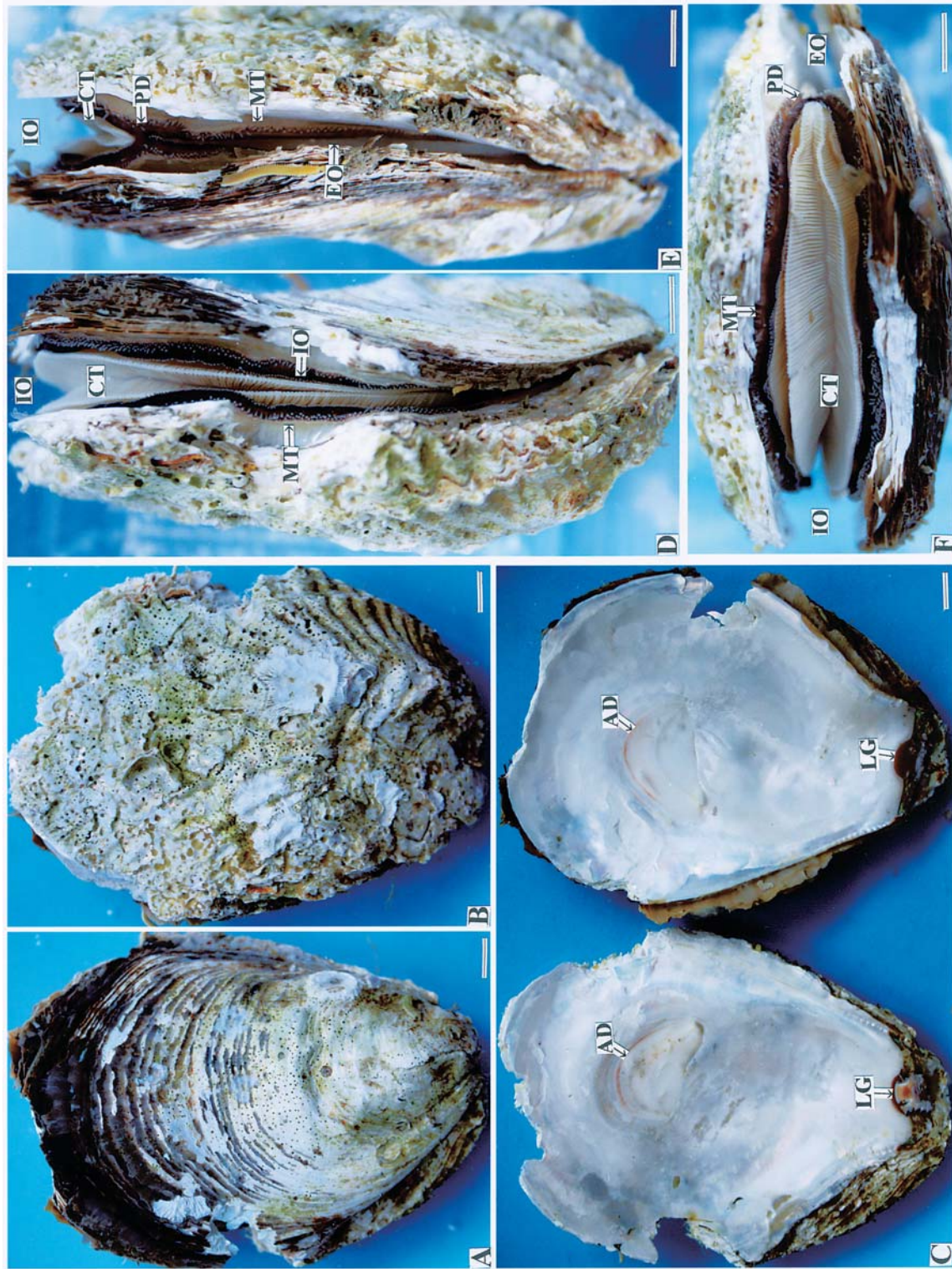


Fig. 1. Outside views of the Densely lamellated oyster *Ostrea denselamellosa*. A: right shell valve, B: left shell valve, C: inside view of shell valves, D: the inhalant orifice in the ventral side, E: the exhalant orifice in the dorsal side, F: the inhalant and the exhalant orifices in the dorsal side. Bars = 1 cm.



Fig.2. The outside views of the soft part of the Densely lamellated oyster. A: right side view, B: left side view, C: right side view of the ctenidium, D: the inhalant orifice in the ventral side, E and F: the exhalant orifice in the dorsal side. Bars = 1 cm.

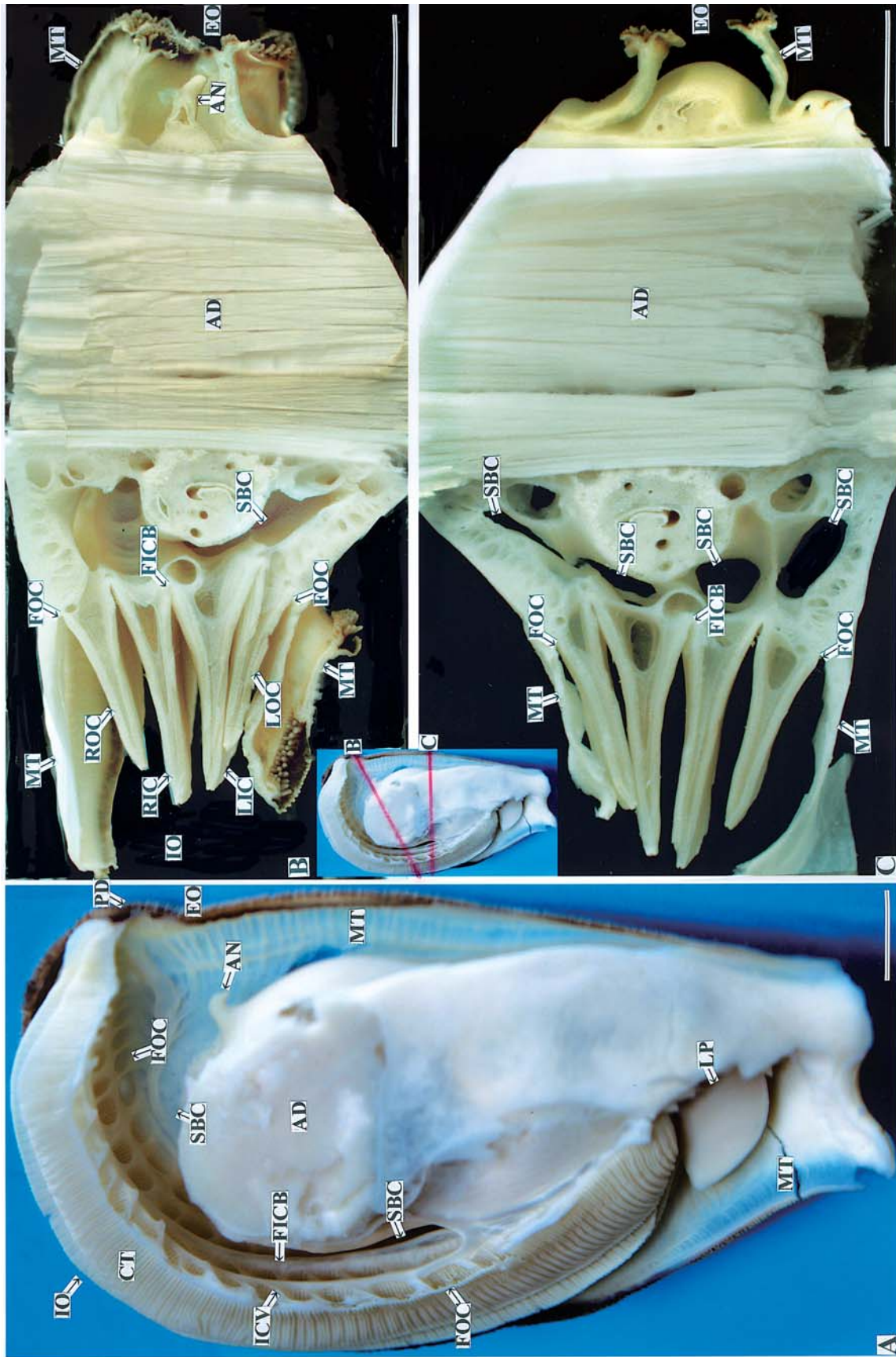


Fig. 3a. Supra-branchial cavity of the Densely lamellated oyster. Diagonal lines show planes of section. A: right side of the soft part of which the right mantle is removed, B-H: cross sections of the soft part. Bars = 1 cm.

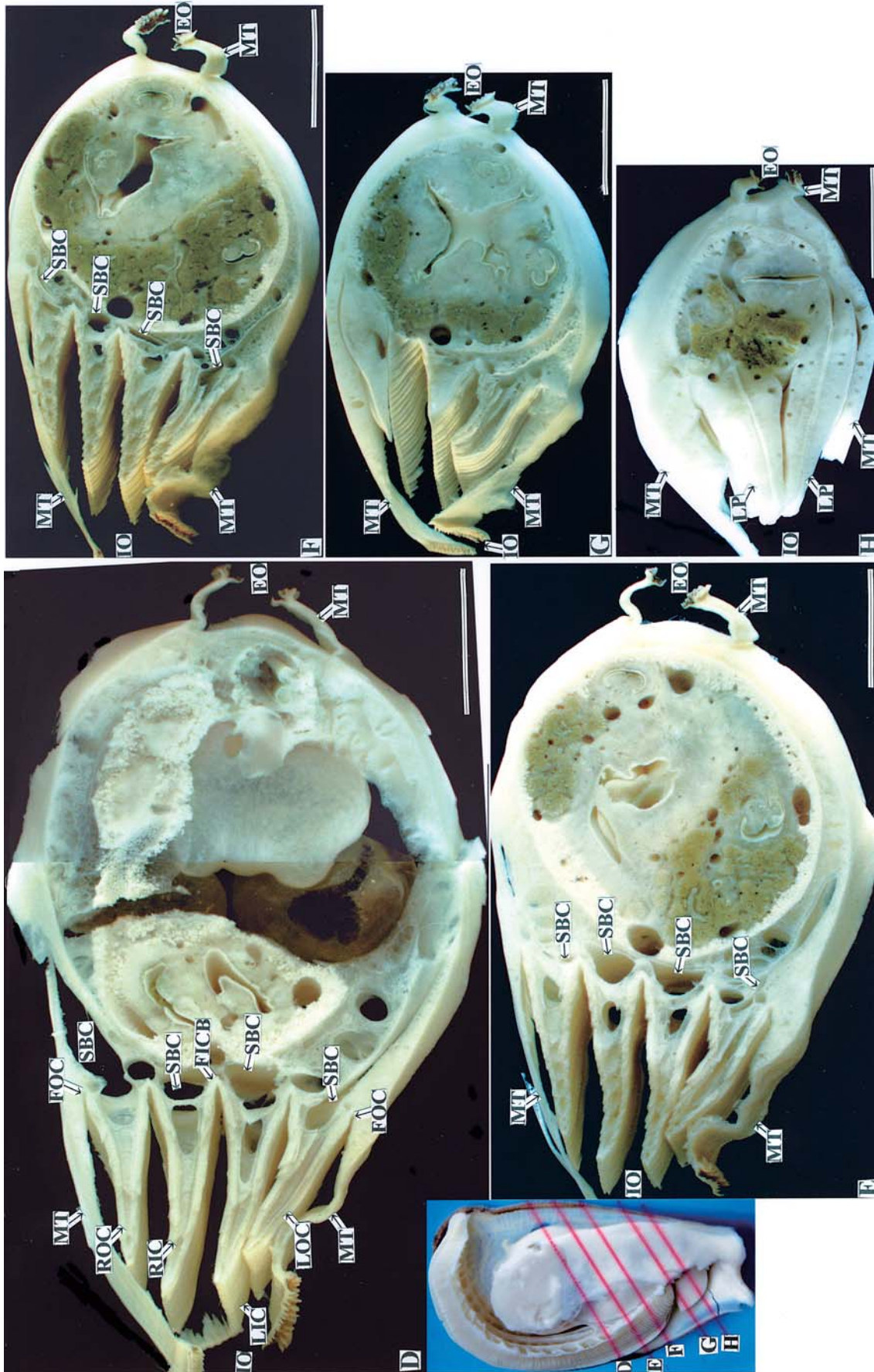


Fig. 3b. Supra-branchial cavity of the Densely lamellated oyster. Diagonal lines show planes of section. A: right side of the soft part of which the right mantle is removed, D-H: cross sections of the soft part. Bars = 1 cm.

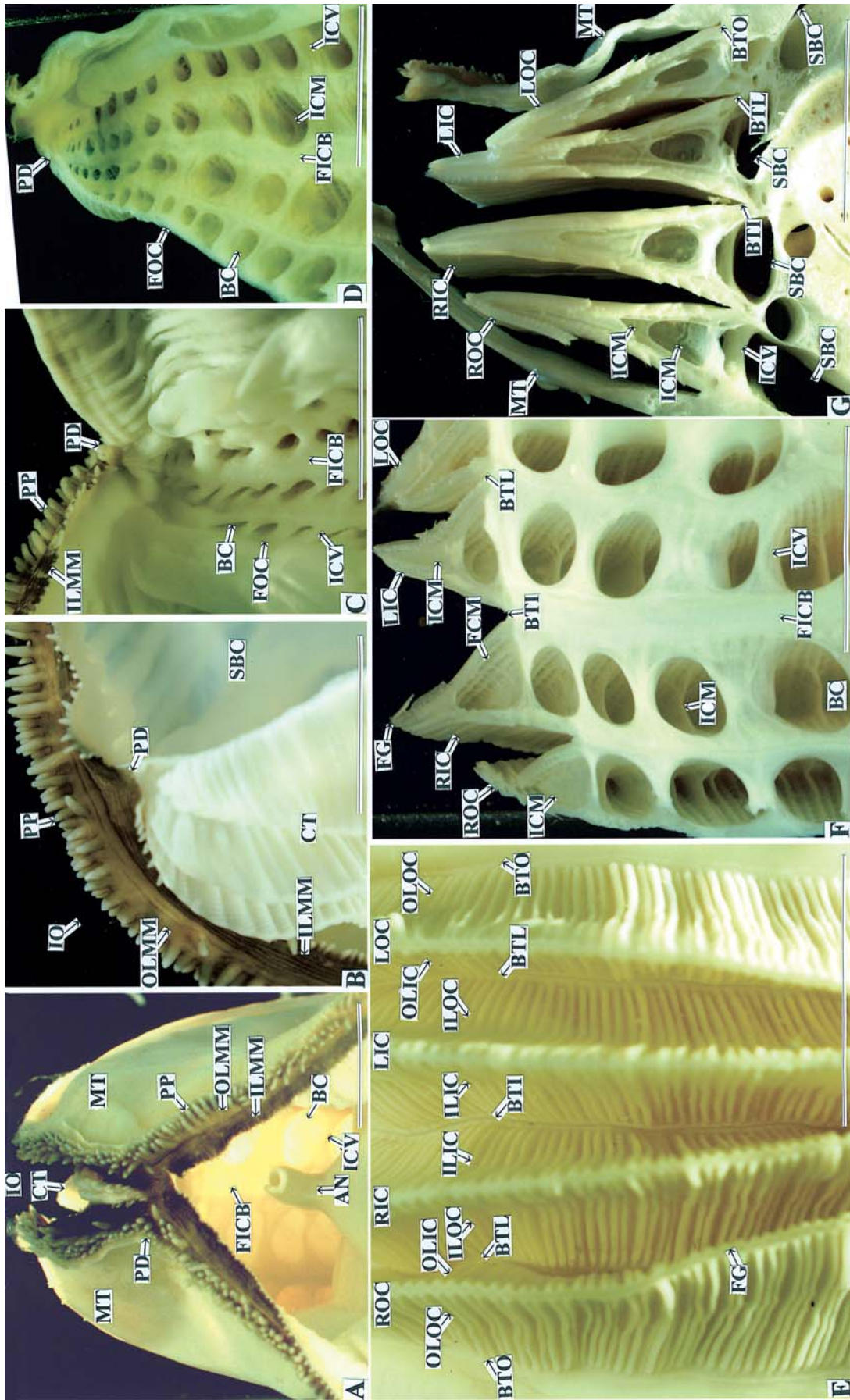


Fig. 4. Ctenidium of the Densely lamellated oyster. A: dorsal view, B: lateral view, C, D and F: views from the supra-branchial cavity, E: ventral view of the ctenidium, G: cross section of the ctenidium. Bars = 1 cm.

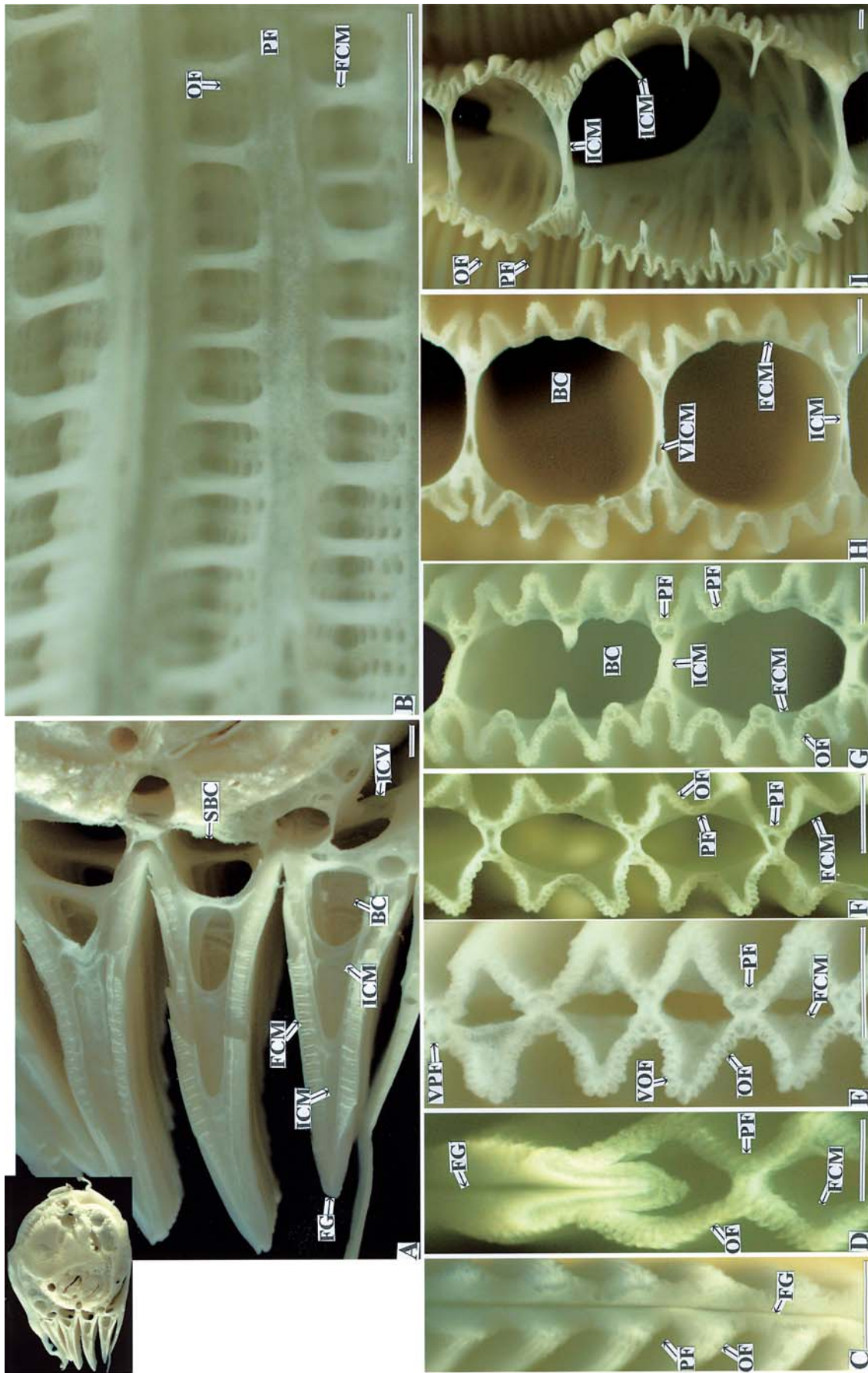


Fig. 5. Inter-laminar and inter-filament connecting membranes of the Densely lamellated oyster. A: vertical view of the gill, B: inter-filament connecting membrane viewed from the branchial cavity, C: food groove, D-I: cross sections of the gill. Bars = 1 mm.

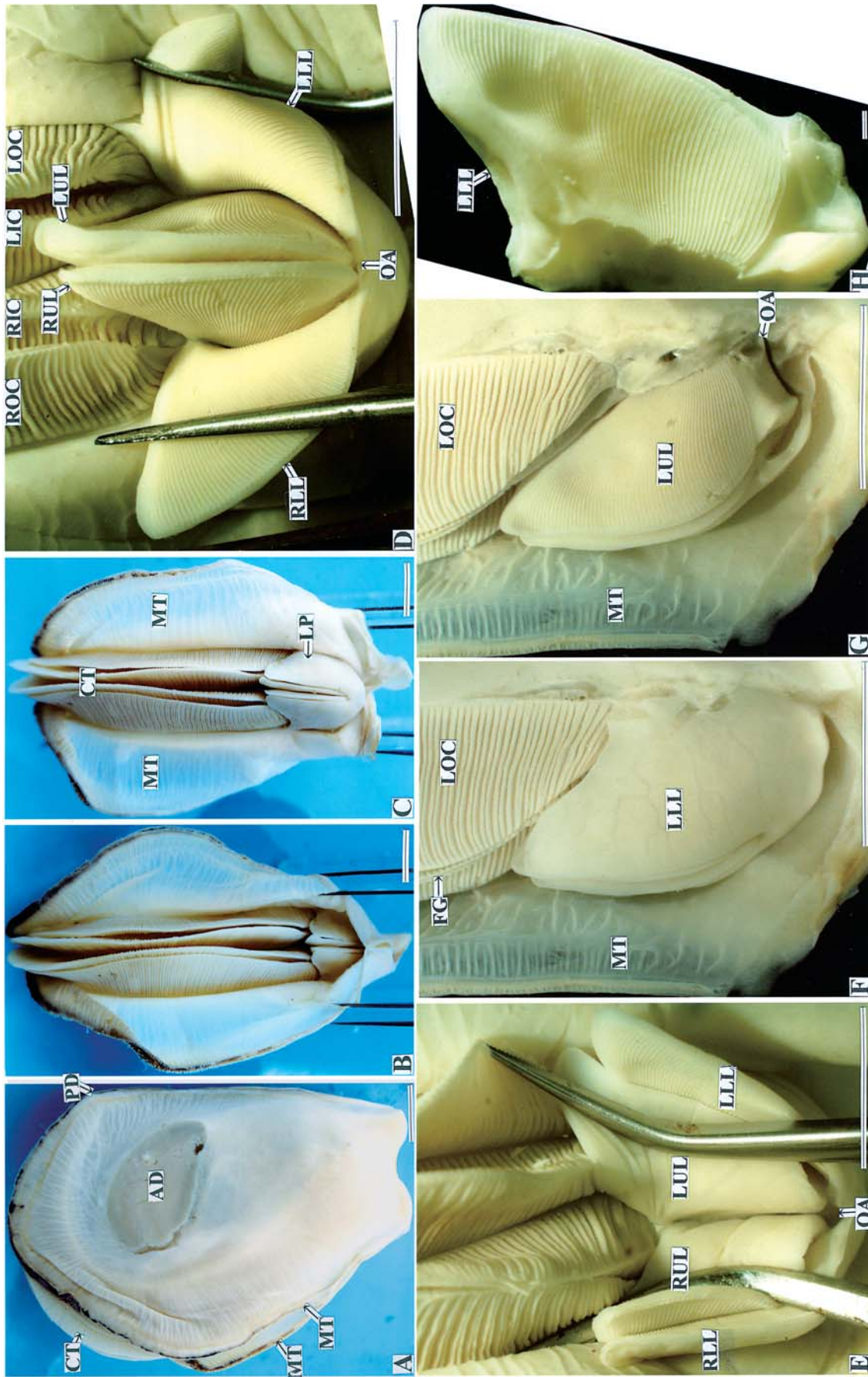


Fig. 6. The labial palp of the Densely lamellated oyster. A: right view of the soft part, B and C: ventral view of the soft part, D and E: ventral view of the labial palp, F: right view of the labial palp, G: right view of the labial palp of which the right lower lip is removed, H: inside view of the right lower lip. Bars in A-G = 1 cm, bar in H = 1 mm.

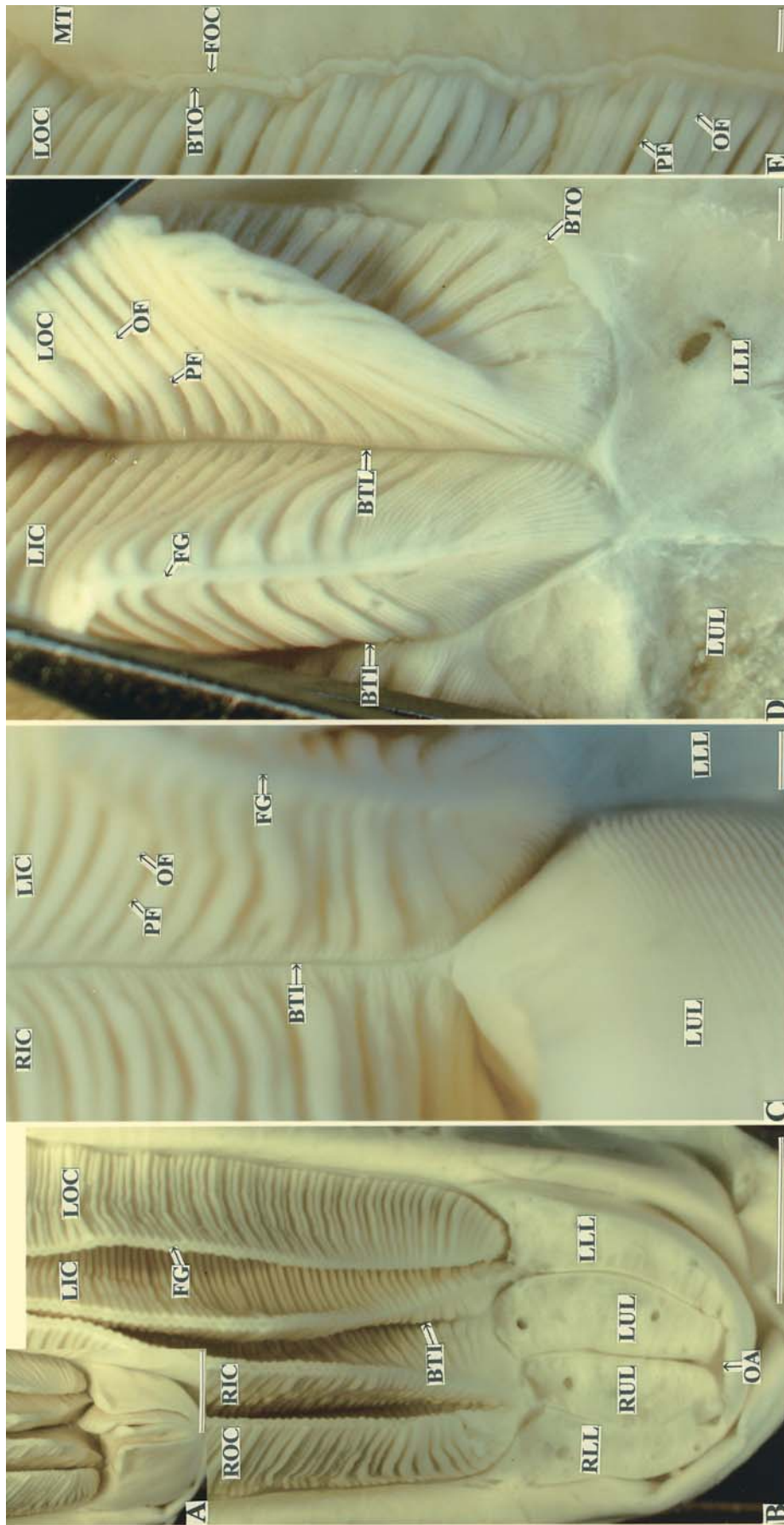


Fig. 7. The lips of labial palp and the based ciliated tract of the ctenidium in the Densely lamellated oyster. A: ventral view of the labial palp, B: ventral view of the labial palps parts of which are vertically removed, C: positional relationship between the left lips of labial palp and the based ciliated tract of inner ctenidium, D: positions of the based ciliated tracts E, based ciliated tract of outer lamina of outer ctenidium. Bars in A and B = 1 cm, bars in C-E = 1 mm.

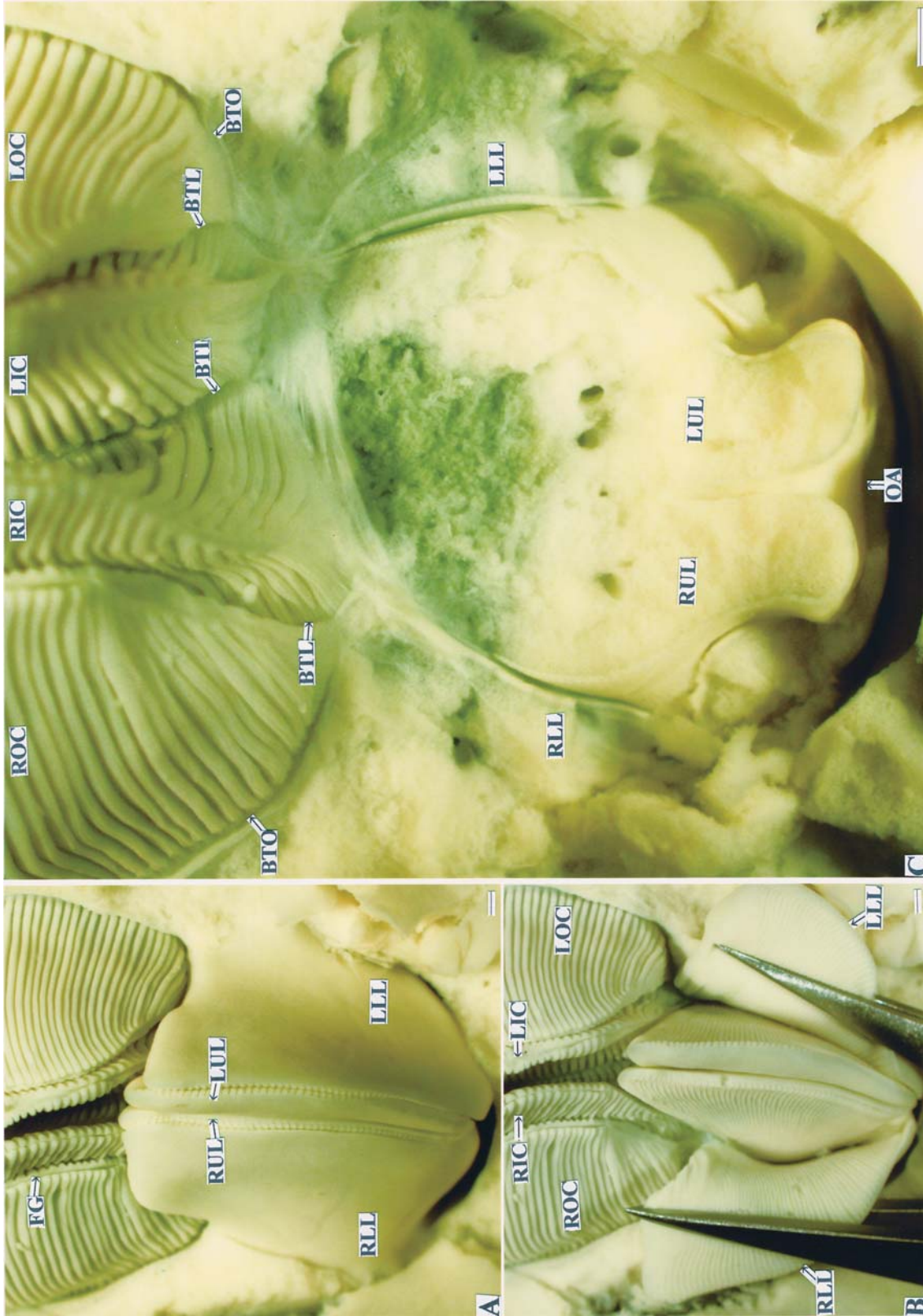


Fig. 8. Relation of the lip of labial palp to the based ciliated tract of the ctenidium of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. A: ventral view of the labial palp, B: ventral view of the upper lip whose labial palps are opened, C: ventral view of the upper lips whose labial palps are vertically removed. Bars = 1 mm.