

## アサリの鰓構造

山元憲一・荒木 晶・半田岳志<sup>†</sup>

### Anatomical Structure of Ctenidium in the Japanese Short-neck Clam *Ruditapes philippinarum*

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

**Abstract** : The structure of the ctenidium in the Japanese short-neck clam *Ruditapes philippinarum* was examined. The inner ctenidium is larger than the outer ctenidium. Only the inner ctenidium has reached the lateral oral groove into the labial palp. The ascending lamella of outer ctenidium (the outer lamella of outer ctenidium) has formed the supra-axial extension of ascending lamella of outer demibranch near the dorsal edge by greatly expanding the base. Both outer and inner ctenidia each have the food groove. The observation of the cross section of the ctenidium revealed that the ordinary and the principle filaments have joined in a semicircular shape by the interfilamentar junction, or the intra-plical bond and that the ordinary filaments near apex have formed a circular dead space (the inter-filament space). The intra-plical bond has been bonded with the inter-filament connecting membrane (except for the inter-filament space). The type of the principle filament was the frontal ridge of principle filament. The position where the inner lamina of outer ctenidium and the outer lamina of inner ctenidium joined has formed the based ciliated tract of inner and outer laminae of ctenidia, whereas in the bases of the outer lamella of outer ctenidium and the inner lamina of inner ctenidium, no based ciliated tract has been formed. In the labial palp, the direction of the filaments of the inner ctenidium is parallel to the lateral oral groove.

**Key words** : Japanese short-neck clam; Filament; Ctenidium; Inner-filament connecting membrane; Intra-plical bond; Principle filament; Supra-axial extension

## 緒 言

貝類の鰓構造は、ウグイスガイ目ウグイスガイ科のアコヤガイ *Pinctada fucata martensii*, シロチヨウガイ *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ヨウガイ *Hyriopsis schlegeli* で表されている<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、腹足綱では古腹足目ミミガイ科のクロアワビ *Haliotis (Nordotis) discus discus* およびサザエ科のサザエ *Turbo (Batillus) cornutus*, 二枚貝綱ではイガイ目イガイ科のムラサキイガイ *Mytilus galloprovincialis* およびムラサキイガイ科の *Septifer virgatus*, 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ヨウガイ *P. margaritifera*, ハボウキガイ科のリシケタイラギ *Atrina (Servatrina) lischkeana*, カキ目イタヤガイ科のヒオウギ *Mimachlamys nobilis* およびホタテガイ *Patinopecten yessoensis*, 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マメ科のアゲマキガイ *Sinonovacula constricta*, マテガイ科のマテガイ *Solen strictus* の鰓の構造を解剖学および組織学的に明らかにしてきた<sup>5-18)</sup>。イガイ目の鰓葉は各鰓糸が繊毛で連結された糸鰓型を示し、ウグイスガイ目やカキ目では各鰓糸が膜状の組織で連結された擬弁鰓型を示している<sup>8-16)</sup>。マルスダレガイ目のアゲマキガイやマテガイでは弁鰓型を示している<sup>17, 18)</sup>。前記のフネガイ目、イガイ目、ウグイスガイ目およびカキ目の各種では、水管は認められない<sup>8-16)</sup>。マル

スタレガイ目のアゲマキガイやマテガイでは、外套膜の後端が癒着して背側に出水管、腹側に入水管を形成している<sup>17, 18)</sup>。

本研究では、アゲマキガイやマテガイと同じマルスタレガイ目のマルスタレガイ科のアサリ *Ruditapes philippinarum* の鰓構造を解剖学および組織学的に明らかにした。なお、貝類の分類は奥谷<sup>19)</sup>に従った。

## 材料および方法

実験には、熊本県地先の有明海で採取した殻長 $35.6 \pm 4.3$  mm (平均値  $\pm$  標準偏差, 以下同様に表す) の大型のアサリ35個体と、殻長 $9.2 \pm 1.3$  mmの小型のアサリ10個体を用いた。アサリは、約0.4 Mの塩化マグネシウム水溶液<sup>20)</sup>に2~4時間浸漬して軟体部を伸展させ、Davidson液<sup>21)</sup>で固定した。大型の個体は主に実体顕微鏡での軟体部の観察に用いた。小型の個体は常法に従ってパラフィン切片 (10  $\mu$ m) を作成してアザン染色し、生物顕微鏡での組織像の観察に用いた<sup>22)</sup>。なお、アザン染色は、キチン質が青く染まるなど、各組織を色彩鮮やかに染め分けることが可能なことから、鰓構造を調べる上で最適な染色法と判断して選定した。

## 結果および考察

### 水管

水管は、アゲマキガイ<sup>17)</sup>やマテガイ<sup>18)</sup>と同様に、外套膜 (MT) の後端が癒着して、背側に出水管 (ES)、腹側に入水管 (IS) を平行に接着させた構造を示している (Figs. 1B, C; 2A-E; 3A-D)。入水管の入口には、入水管触手 (TIS) が認められる (Figs. 2A-D; 3D; 4B, C)。この入水管触手は外套腔に吸入される懸濁粒子の大きさの選択や濾過を行っていると考えられている<sup>23)</sup>。出水管にも、出水管触手 (TES) が確認される (Figs. 2B, D; 3C, D; 4H)。入水管の基部は入水弁 (IV) を介して外套腔 (MC) に開口し、出水管の基部は出水弁 (EV) を介して鰓上腔 (SBC) に開口している (Figs. 2B, C; 3A-D; 5A-D; 6B, D, E, H)。入水管の基部に接する外套腔 (MC) と出水管の基部に接する鰓上腔 (SBC) は、鰓の先端から入水管の基部と出水管の基部の境に延びた前鰓葉懸垂膜 (FSM) で仕切られている (Figs. 2B, C; 3A, B; 5C, D)。

### 鰓

鰓 (CT) は、水管 (IS, ES) の基部および後閉殻筋 (PAM) の前側面から前閉殻筋 (AAM) の後側面に位置する唇弁 (LP) までに展開している (Figs. 1C; 2A, B; 7A; 8A)。体の側面から見ると、外鰓 (LOC, ROC) は後閉殻筋の前側面から鰓全体の中央付近までに展開している (Figs. 1A, C, D; 2A; 7A, D; 8A, B; 10B)。内鰓 (LIC, RIC) は外鰓に覆われた部分から唇弁 (LP) の間までに及んでいる (Figs. 1C, D; 2A; 7A, B; 8A, B; 10B)。上下の唇弁を開くと、内鰓の先端は両唇弁の会合部の側位口溝 (LOG) に接着している様子が確認される (Figs. 10B; 29F; 30C; 31A, D, E; 32A)。鰓を摘出すると、内鰓は外鰓よりも著しく大きいことが判る (Fig. 7D)。

Atkins<sup>24)</sup> は糸鰓類および擬弁鰓類の鰓は外鰓と内鰓の大きさがほぼ同じで、外鰓と内鰓の断面像が「w型」を示しているが、真弁鰓類では内鰓が外鰓よりも大きく、外鰓の外葉の基部には外鰓外葉上軸拡張が認められる種が出現すると報告している。糸鰓類のムラサキガイやムラサキイコガイ、擬弁鰓類のウグイスガイ目のマベ、アコヤガイ、クロチョウガイイリシケタイラギおよびカキ目のヒオウギ、ホタテガイ、イタボガキやマガキでは、外鰓と内鰓は大きさがほぼ同じで、鰓の断面像が「w型」を示している<sup>7-16)</sup>。また、アサリと同じ真弁鰓類に属するアゲマキやホタテガイでも同様に、外鰓と内鰓の大きさがほぼ同じで、鰓の断面像が「w型」を示している<sup>17, 18)</sup>。また、前記の種では、鰓葉は鰓糸と直角に走行する外鰓外葉合着縁および内鰓内葉合着縁で体壁に接着している<sup>7-18)</sup>。

しかし、アサリの鰓は、前記の種と下記のように異なっている。鰓の断面像は「w型」を示さず、外鰓外葉 (OLO) の後閉殻筋 (PAM) 側の基部に外鰓外葉上軸拡張 (SAE) を形成して、この部分が大きく拡張した形を示している (Figs. 1C, D; 2B; 4D-G; 5D; 6H; 7A-E; 8A-E; 9A-C; 10A, B; 11A, B-E; 12B,C; 13A; 14A-D; 15A, B; 20A, B,D; 21A-C; 22A)。このような外鰓外葉 (OLO) は鰓糸と直角に交わる外鰓外葉基部 (BOOC) および鰓糸と平行している外鰓外葉背側部 (DOOC) からなる外鰓外葉合着縁 (FOC) で体壁に接着している (Fig. 7C)。内鰓外葉 (OLI) は前記の外鰓外葉の外鰓外葉背側部と同様に鰓糸と平行している内鰓外葉背側部 (DOIC) の内鰓外葉合着縁 (FOIC) で外套膜の基部を構成する体壁に接着させている (Fig. 7C)。一方、内鰓側では、Fig. 7に示す鰓構造

から判断すると、外鰓よりも内鰓が大きいことから、内鰓内葉 (ILI) は、鰓糸と直角に交わる内鰓内葉基部および鰓糸と平行している内鰓内葉背側部の2つの部位で構成される内鰓内葉合着縁 (FIC) で内臓塊に接着していると推測される。このように、アサリの鰓葉は前記の種と異なって鰓糸が直角に交わる部位でも合着縁を形成して体壁に接着していることになる。

### 鰓上腔

鰓糸間を通過させた水を鰓葉の基部を通過させて出水管 (ES) へ導く通路である鰓上腔 (SBC) は、後閉殻筋 (PAM) を除去して背側から見ると各鰓葉の基部を通過後に一つになっている様子が確認される (Fig. 8D, E)。このように一つになった鰓上腔 (SBC) が後閉殻筋 (PAM) に隣接して位置し、出水管 (ES) へ連絡する様子は、軟体部を長軸方向に水平切断した組織像からも明らかである (Fig. 3A-D)。鰓上腔が一つになった部位では、左内鰓 (LIC) と右内鰓 (RIC) は左右内鰓内葉合着縁 (FICB) を介して左の内鰓内葉 (ILI) の基部と右の内鰓内葉 (ILI) の基部で接着している (Figs. 5D; 6H; 8E; 14A; 15C, D; 16A, B)。一方、外鰓外葉 (ROC, LOC) は大きく拡張した外鰓外葉上軸拡張 (SAE) の基部が外鰓外葉接着縁 (FOC) で後閉殻筋 (PAM) の前側部付近に接着して、鰓上腔 (SBC) を形成した構造となっている (Fig. 8D, E)。この部分の鰓上腔の内部を背側から見ると、外鰓と内鰓の境を形成する鰓軸 (CA) が内臓塊 (VM) へ延びて、左右の鰓葉の鰓軸が内臓塊で交わる様子が確認される (Fig. 8E)。この部位で鰓軸 (CA) が外鰓と内鰓を分離して、鰓上腔 (SBC) は外鰓と内鰓の二つに分離されていることが判る (Fig. 8E)。同時に、この部位では、左内鰓 (LIC) と右内鰓 (RIC) が左右内鰓内葉合着縁 (FICB) から離れて、それぞれの内鰓内葉合着縁 (FIC) で内臓塊に接着した形に変わっている (Figs. 9A, B; 11D; 13C, D)。また、この部位から唇弁にかけての外鰓と内鰓の基部は、鰓軸の部位に延びている鰓葉懸垂膜 (SM) で内臓塊に接着されている様子が確認される (Figs. 9B-D; 10A; 11D; 12B, C; 13C, D)。一方、鰓上腔 (SBC) を長軸に沿って切開して背側から見ると、後閉殻筋 (PAM) の近くでは、外鰓と内鰓の鰓上腔 (SBC) はほぼ同じ位置から延びていると推測される (Fig. 8D, E; 9B, C)。また、外鰓と内鰓の鰓上腔の末端はほぼ同じ位置まで延びていることが確認される (Fig. 9D)。従って、鰓

上腔 (SBC) は外鰓と内鰓ではほぼ同じ長さを示し、左右の鰓を合計すると4本になっていることが明らかである (Figs. 10A, B; 11B-E; 12B, C; 13D)。

また、アサリの外鰓外葉合着縁 (FOC)、内鰓内葉合着縁 (FIC) および左右内鰓内葉合着縁 (FICB) は糸鰓類のムラサキイガイ<sup>7)</sup>、ムラサキインコ<sup>8)</sup>、擬弁鰓類のマベ<sup>9)</sup>、アコヤガイ<sup>10)</sup>、クロチョウガイ<sup>11)</sup>、リシケタイラギ<sup>12)</sup>、イタボガキ<sup>15)</sup> やマガキ<sup>16)</sup>、真弁鰓類のアゲマキイガイ<sup>17)</sup> やマテガイ<sup>18)</sup> と同様に、鰓葉と外套膜の基部、鰓葉と内臓塊あるいは鰓葉同士が絨毛 (MV) で接着されている (Figs. 14C; 15C-E; 16B-D)。

### 食物溝

食物溝 (FG) は、糸鰓類のムラサキイガイ<sup>7)</sup>、ムラサキインコ<sup>8)</sup>、擬弁鰓類のマベ<sup>9)</sup>、アコヤガイ<sup>10)</sup>、クロチョウガイ<sup>11)</sup>、リシケタイラギ<sup>12)</sup>、イタボガキ<sup>15)</sup> やマガキ<sup>16)</sup> では、左右の内鰓および外鰓に備わっている。一方、真弁鰓類の多くの種では、食物溝は外鰓で欠落していると報告されている<sup>24)</sup>。しかし、真弁鰓類でもマルスダレガイ目のナタメ科のアゲマキイガイ<sup>17)</sup> やマテガイ科のマテガイ<sup>18)</sup> では、食物溝は左右の内鰓および外鰓に備わっている。また、マルスダレガイ科でアサリと同じ属に含められていた *Paphia* (= *Tapes*) *pullastra* や *Paphia decussata* でも、食物溝は左右の内鰓および外鰓に備わっていることが報告されている<sup>24)</sup>。アサリでも、食物溝は左右の内鰓と外鰓に備わっている (Fig. 17)。食物溝は、各鰓葉の鰓葉腹側屈曲部をほぼ同じ幅で溝状に走行している (Figs. 18E, F; 19A-D; 24A; 25A)。食物溝の構造は、マベ<sup>9)</sup>、アコヤガイ<sup>10)</sup> やクロチョウガイ<sup>11)</sup> と同様に、外葉と内葉の常鰓糸 (OF) が丸く屈曲して食物溝に連絡している様子が確認される (Figs. 18E, F; 19A-D; 24A; 25A)。一方、主鰓糸 (PF) は食物溝の基部の裏側の中央付近に連絡している (Figs. 24B; 25B)。また、食物溝の表面は前記の種と同様に絨毛 (CL) で覆われている (Figs. 18B-F; 19D)。

### 鰓葉連結

鰓葉間連絡血管 (ICV) は、鰓軸 (CA) から外鰓外葉の背側端 (外鰓外葉合着縁, FOC) の間、および鰓軸 (CA) から内鰓内葉の基部を走行している内鰓内葉の背側端 [左右内鰓内葉合着縁 (FICB) あるいは内鰓内葉合着縁 (FIC)] の間を直接連絡して走行している (Figs. 8D, E; 9C, D; 14B; 20D; 21C, D)。このような鰓葉間連絡血

管 (ICV) の走行は, マベ<sup>9)</sup>, アコヤガイ<sup>10)</sup>, クロチヨウガイ<sup>11)</sup>, イタボガキ<sup>15)</sup>, マガキ<sup>16)</sup>, アゲマキガイ<sup>17)</sup> やマテガイ<sup>18)</sup> と異なって, 主鰓糸毎に内葉と外葉の基部を連絡している (Figs. 5A, B, D; 6B, D, E, H; 13A-D; 14C, D; 15B; 16A; 22E; 24B-E, G; 25B-F; 26A-D; 27A; 28A, B)。鰓葉間連結膜 (ICM) は, 主鰓糸毎に鰓葉間連絡血管から鰓葉の腹側屈曲部 (食物溝) の間に三角形に展開して, 主鰓糸毎に内葉と外葉の主鰓糸の側面を連結している (Figs. 10A; 17A; 20A-C; 21A)。

### 鰓糸連結

鰓葉は, マベ<sup>9)</sup>, アコヤガイ<sup>10)</sup> やクロチヨウガイ<sup>11)</sup> と同様に, 主鰓糸 (PF) と二十数本の常鰓糸 (OF) を半円形に配列した一組が繰り返り連なった構造となっている (Figs. 24B-G; 25B-F; 26A-C; 27A; 28A, B)。しかし, 断面を見ると, 一組の鰓糸は, 各常鰓糸の間および主鰓糸と常鰓糸の間を鰓糸合着帯 (IPB) で接着している。一組の半円形の内側は, 常鰓糸の頂上付近には円形の空所 (鰓糸間腔, IFS) を形成しているが, 鰓糸間腔 (IFS) 以外の部位では鰓糸間連結膜 (FCM) を張り渡して鰓糸合着帯 (IPB) を連結した構造となっている (Figs. 24C-E; 25B-F)。鰓葉を内側 (鰓腔, BC) から見ると, 鰓糸間連結膜 (FCM) は鰓糸をほぼ等間隔に接着して, 鰓糸間連結膜間腔 (FMS) を形成している様子が確認される (Figs. 19A, B; 22B-F; 23A-C)。組織像で見ると, 鰓糸合着帯 (IPB) はアザン染色で青く染まるキチン質で構成され, 主鰓糸および常鰓糸の内側を構成しているキチン質の部位と連絡している (Figs. 23A-C; 26F; 27E)。従って, アサリでは, ムラサキイガイ<sup>7)</sup>, ムラサキインコ<sup>8)</sup>, マベ<sup>9)</sup>, アコヤガイ<sup>10)</sup> やクロチヨウガイ<sup>11)</sup> と異なって, 各鰓糸の間を連結している鰓糸連結盤結盤は認められない。また, イタボガキ<sup>15)</sup>, マガキ<sup>16)</sup>, アゲマキガイ<sup>17)</sup> やホタテガイ<sup>18)</sup> では, 鰓糸間連結膜は認められるが, 鰓糸間連結膜の一部が欠落した鰓糸間腔は認められない。

Dufour and Beninger<sup>25)</sup> は, 二枚貝類の鰓の基本構造を内葉と外葉の相対する常鰓糸の間をInterlamellar junctions (鰓葉間連結) で連結しているHomorhabdic filibranch, 内葉と外葉の相対する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Interfilamentar 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, アサリは隣接した常鰓糸の間を鰓糸間連結で接合している構造から, Homorhabdic filibranch構造のムラサキイガイ<sup>7)</sup> やムラサキインコ<sup>8)</sup>, Heterorhabdic filibranch構造のマベ<sup>9)</sup>, アコヤガイ<sup>10)</sup> やクロチヨウガイ<sup>11)</sup> およびHeterorhabdic pseudolamellibranch構造のイタボガキ<sup>15)</sup>, マガキ<sup>16)</sup> やホタテガイ<sup>18)</sup> と同様の鰓糸の構成を示すHeterorhabdic eulamellibranch構造を示している (Figs. 5-9)。

これらの観察からアサリの鰓での水流を推測すると, 次のようになる。海水は, 常鰓糸 (OF) および主鰓糸 (PF) の側繊毛 (LCL, Figs. 6D, E; 8A, C) の繊毛運動で入水管 (IS) から外套腔 (MC) へ吸入され, 主鰓糸と常鰓糸の間の鰓糸孔 (OT) を通過して鰓糸間連結膜間腔 (FMS) へ流入する。ここでは, 流入水の一部は鰓糸間腔 (IFS) へ流入して, 鰓上腔 (SBC) へ流れる。鰓糸間腔 (IFS) へ流入しなかった海水は鰓葉間連結膜 (ICM) の間を通過して鰓腔 (BC) へ流れ, 鰓葉間連結膜 (ICM) の間を経由して鰓葉間連絡血管 (ICV) の間を通過して鰓上腔へ流れる。これらの海水は, 鰓上腔を経由して出水管 (ES) から殻外へ排出される。

### 鰓葉の血管

常鰓糸 (OF) は内部を常鰓糸血管 (VOF) が, 主鰓糸 (PF) は内部を主鰓糸血管 (VPF) が縦走している (Fig. 28)。鰓葉間連結膜 (ICM) は, マベ<sup>9)</sup>, アコヤガイ<sup>10)</sup> やクロチヨウガイ<sup>11)</sup> と同様に内部の全面が板状の鰓葉間連結膜血管 (VICM) となっており, 鰓葉の相対する内葉と外葉の主鰓糸血管 (VPF) の間を連結している (Figs. 26D; 28B, C)。しかも, マベ<sup>9)</sup>, アコヤガイ<sup>10)</sup> やクロチヨウガイ<sup>11)</sup> と異なって, 鰓葉間連結膜 (ICM) は鰓葉の相対する内葉と外葉の全ての主鰓糸毎に基部まで展開し, 鰓葉間連結膜の基部は鰓葉間連絡血管 (ICV) で鰓軸 (CA) の入鰓静脈 (ABV) から上昇鰓糸の背側端 (外鰓外葉の基部あるいは内鰓内葉の基部) の間を連結している (Figs. 21A; 24G)。従って, 外鰓外葉上軸拡張 (SAE) の部位では, 鰓葉間連絡血管 (ICV) は主鰓糸 (PF) の先端に向けて主鰓糸に併走して長く延びている様子が確認される (Figs. 9C, D; 14B; 20D; 21C; 24G)。鰓軸 (CA) の部位では, 下降鰓糸の腹側端 (外鰓内葉の基部および内鰓

外葉の基部)の近くに各鰓糸を通過してきた血液を集めて鰓の外へ流出させる出鰓静脈(EBV)を備え、その外側(内臓塊側)には前記の入鰓静脈(ABV)を併走させている(Figs. 12A, B; 14C, D; 15B; 16A; 23A, C)。鰓糸間連結膜(FCM)も、内部の全面が板状の鰓糸間連結膜血管(VFCM)となっている(Figs. 26E; 27D, E; 28A, D)。この鰓糸間連結膜血管(VFCM)は、半円形に展開した鰓糸間連結膜(FCM)と直角に交わる二十数本の常鰓糸血管(VOF)および2本の主鰓糸血管(VPF)と鰓糸着着帯(IPB)を介して連結し、同時に鰓葉間連結膜血管(VICM)とも連結している(Fig. 28A)。食物溝(FG)の基部には、マベ<sup>9)</sup>、アコヤガイ<sup>10)</sup>やクロチョウガイ<sup>11)</sup>と同様に、食物溝縦走血管(VFG)が縦走している(Fig. 18B-E)。この食物溝縦走血管へは、鰓葉の内葉と外葉の常鰓糸血管(VOF)が外側から食物溝を囲むように連結している(Fig. 18B, D, E)。

これらの観察から鰓葉での血流を推測すると次のようになる。血液は、入鰓静脈(ABV)から鰓葉間連結膜血管(ICV)を經由して外鰓では外鰓外葉基部縦走血管(VAO)へ流入する(Figs. 14C; 15B, E; 16B, D; 20A; 21A)。内鰓では内鰓内葉基部縦走血管(VAI)へ流入する(Figs. 12A-D; 13A, D; 14D; 16A; 17A; 20A-C; 21A)。外鰓外葉基部縦走血管からは外葉(OLIあるいはOLO)の主鰓糸血管(VPF)と常鰓糸血管(VOF)へ、内鰓内葉基部縦走血管からは内葉(ILIあるいはILO)の主鰓糸血管と常鰓糸血管へ流入し、ともに食物溝(FG)へ向って流れる。途中、主鰓糸血管を流れる血液の一部は鰓葉間連結膜血管(VICM)へ短絡して、相対する鰓葉の主鰓糸血管(VPF)へ流れて、出鰓静脈(EBV)へ流出する。鰓糸間連結膜(FCM)の部位では、主鰓糸血管と常鰓糸血管を流れる血液の一部は鰓糸間連結膜血管(VFCM)へ流入して混合した後に主鰓糸血管と常鰓糸血管へ戻り、鰓糸間連結膜毎にこの流れを繰り返して、食物溝へ向って流れる。この時、主鰓糸血管(VPF)が鰓葉間連結膜血管(VFCM)と連結した部位では、主鰓糸血管の血液の一部は鰓葉間連結膜血管を流れて相対する鰓葉を走行する主鰓糸血管へと短絡して流れる。また、常鰓糸血管(VOF)から鰓糸間連結膜血管(VFCM)へ流入した血液の一部も主鰓糸血管(VPF)を經由して鰓葉間連結膜血管(VICM)へ流れて相対する鰓葉を走行する主鰓糸血管へと短絡して流れる。食物溝(FG)では、外鰓外葉あるいは内鰓内葉の主鰓糸血管(VPF)と常鰓糸血管

(VOF)を經由した血液が食物溝縦走血管(VFG)で混合して、それぞれ外鰓内葉あるいは内鰓外葉の主鰓糸血管と常鰓糸血管へと流れる。これらの主鰓糸血管と常鰓糸血管へ流れた血液は、鰓糸間連結膜血管(VFCM)から短絡して流入する血液と混合し、鰓糸間連結膜(FCM)毎にこの流れを繰り返して出鰓静脈(EBV)へ流出する。

### 鰓糸

主鰓糸(PF)は、マベ、アコヤガイやクロチョウガイでは主鰓糸の前面(外套腔側)の中央付近が凹型を示すFrontal groove of the principle filament(主鰓糸溝)となっている<sup>9-11)</sup>。しかし、アサリでは、主鰓糸の前面の中央付近は常鰓糸と同様の形を示して凸型を示すFrontal ridge of the principle filament(主鰓糸隆起)となっている(Figs. 26A-E; 27A, B; 28B, C)。マベ、アコヤガイやクロチョウガイでは、常鰓糸(OF)は主鰓糸の間に位置する十数本の内の中央に位置する鰓糸が他と形が異なるApical filament(先端常鰓糸)となっている<sup>9-11)</sup>。しかし、アサリでは、先端常鰓糸を備えておらず、常鰓糸は全て同じ形を示している(Figs. 5A, D; 6A-H; 14D; 26A-C; 27A; 28A, B)。

一方、主鰓糸(PF)および常鰓糸(OF)はマベ<sup>9)</sup>、アコヤガイ<sup>10)</sup>やクロチョウガイ<sup>11)</sup>と同様に、前面は前繊毛(FCL)で覆われ、側面には側繊毛(LCL)を備え、前面と側面の中間付近には側前繊毛(LFC)を備えている(Figs. 26E-G; 27C-E; 28B-D)。

### 基底溝

外鰓葉と内鰓葉の会合部は、組織像を見るとマベ<sup>9)</sup>、アコヤガイ<sup>10)</sup>やクロチョウガイ<sup>11)</sup>と同様に、繊毛(CL)で覆われた基底溝(内外鰓外内葉基底溝, BTL)を形成している(Figs. 5D; 14C, D; 16A; 17C; 20A-C; 21A; 23A, C)。しかし、マベ<sup>9)</sup>、アコヤガイ<sup>10)</sup>やクロチョウガイ<sup>11)</sup>と異なって、外套膜の基部に接している外鰓外葉の基部には基底溝が認められず、内鰓内葉の基部にも基底溝が認められない(Figs. 14C, D; 15B, C, E; 16A, B, D; )。

### 唇弁

唇弁(LP)は、マベ<sup>9)</sup>、アコヤガイ<sup>10)</sup>やクロチョウガイ<sup>11)</sup>と同様に、鰓葉の先端を上唇弁(LUL, RUL)と下唇弁(LL, RLL)で挟むように受け止めた左右対称の構造となっている(Figs. 29E, F; 30C; 31D, E; 32A)。鰓葉の先

端はマベ<sup>9)</sup>, アコヤガイ<sup>10)</sup> やクロチョウガイ<sup>11)</sup> では鰓葉の外葉と内葉の先端が同時に唇弁まで延びて, 上唇弁と下唇弁で挟まれている。しかし, アサリの鰓葉では, 外葉は先端が内葉の途中で終わり, 内葉の先端のみが唇弁まで延びて上唇弁と下唇弁に挟まれた構造となっている (Figs. 29C; 30C; 31A, D, E; 32A; 34A, C)。また, ムラサキガイ, クロチョウガイ, マベ, リシケタイラギやイタボガキでは, 鰓葉の基部の走行は唇弁の側位口溝の走行と平行になっている (Fig. 33)。従って, 鰓糸 (常鰓糸および主鰓糸) の上行および下降の向きは, 側位口溝の走行と直角になっている (Fig. 33)。つまり, 側位口溝内では, 鰓葉の先端部は鰓糸が側位口溝と直角に交わっている (Fig. 33)。しかし, アサリでは, このような構造と異なって, 常鰓糸および主鰓糸の上行および下降の向きは, 内葉および外葉のいずれも側位口溝の走行と平行になっている (Figs. 1C, D; 7A, B; 8A, B; 29B, C; 34A, C)。このように内葉だけが唇弁に到達しているが, 唇弁の基本構造はマベ<sup>9)</sup>, アコヤガイ<sup>10)</sup> やクロチョウガイ<sup>11)</sup> と同様で, 上下の唇弁の会合部は側位口溝 (LOG) を形成し, 唇弁に続く唇 (L) の部分は近位口溝 (POG) を形成して中央の口 (OA) へと左右から連なっている (Figs. 29F, G; 30C; 31D; 32A)。また, 唇弁, 側位口溝, 近位口溝および唇の表面は, 全て繊毛 (CL) で覆われている (Fig. 32B-E)。

#### 粒子運搬

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, 主鰓糸の前繊毛で鰓葉の基底溝へ運び, 常鰓糸の前繊毛で食物溝へ運び, 唇弁へ運んで懸濁粒子を捕食している<sup>26, 27)</sup>。同様の懸濁粒子の運搬は, アコヤガイでも調べられている<sup>28)</sup>。アサリでは, 前記の様に, 外鰓内葉と内鰓外葉の会合部に内外鰓外内葉基底溝 (BTL) は組織標本からも確認されるが, アコヤガイ<sup>10)</sup> やマガキ<sup>16)</sup> で見られる外鰓外葉基底溝および内鰓内葉基底溝は確認されない。また, 常鰓糸および主鰓糸の上行および下降の向きは, 外葉の外鰓外葉合着縁および内葉の内鰓内葉合着縁の走行と平行になっている。このような構造の違いからも, アサリでは, アコヤガイ<sup>10)</sup> やマガキ<sup>16)</sup> で見られる外鰓外葉基底溝および内鰓内葉基底溝は備わっていないと想像される。しかし, 外鰓外葉合着縁および内鰓内葉合着縁では, それらの合着縁に隣接して併走してい

る鰓糸の前繊毛がアコヤガイ<sup>10)</sup> やマガキ<sup>16)</sup> で見られる外鰓外葉基底溝および内鰓内葉基底溝の繊毛と同様に唇弁に向けて懸濁粒子を運んでいると考えられる。

一方, 主鰓糸の中央は, 断面を見るとアコヤガイ<sup>10)</sup> やマガキ<sup>16)</sup> と異なって, 突出した形で, 常鰓糸の前繊毛が位置している部位と同じ形を示している。主鰓糸と常鰓糸の前繊毛には, coarse cilium (粗大繊毛) と fine cilium (微小繊毛) の2種が混在し, 前者は鰓葉腹側屈曲部の方向へ, 後者は基底溝へ懸濁粒子を運搬することが知られている<sup>24)</sup>。アサリと同じ属であったヨーロッパアサリ *Paphia decussata* や *Paphia (Tapes) pullastra* では, 外鰓外葉の基部および内鰓内葉の基部は鰓葉で捕捉した懸濁粒子を運搬せず, 懸濁粒子は外鰓と内鰓のそれぞれの外葉と内葉の前繊毛でそれぞれの鰓葉腹側屈曲部へ運んで唇弁へ, 懸濁粒子の一部は内外鰓外内葉基底溝へ運んで唇弁へ運ぶことが報告されている<sup>24)</sup>。

これらのことから, アサリは鰓葉で捕捉した懸濁粒子を以下のように運搬して捕食すると推測される。鰓葉で捕捉した懸濁粒子は, 主に鰓葉の主鰓糸 (PF) および常鰓糸 (OF) の前繊毛 (FCL) で食物溝 (FG) へ運ぶ。一部は内外鰓外内葉基底溝 (BTL) へも運ぶ。内鰓の食物溝へ運んだ懸濁粒子は, 直接唇弁の側位口溝 (LOG) へ運ぶ。外鰓外葉の基部および内鰓内葉の基部へ運ばれた懸濁粒子は, 再び主鰓糸および常鰓糸の前繊毛で外鰓および内鰓の食物溝へ運ぶ。この時, 内鰓の食物溝へ運んだ懸濁粒子はそのまま唇弁の側位口溝へ運ぶが, 外鰓の食物溝では運ばれた懸濁粒子の相当量を内鰓の外葉へ渡し, 内鰓の主鰓糸と常鰓糸の前繊毛で内鰓の食物溝へ運ばれる。同時に, 外鰓の食物溝と内外鰓外内葉基底溝で外鰓外葉の基部と内鰓外葉の基部の境へ運ばれた懸濁粒子は, 内鰓外葉の基部に併走する鰓糸の前繊毛で唇弁の側位口溝 (LOG) へ運ぶ。このようにして唇弁に集めた懸濁粒子は, 唇弁の側位口溝 (LOG) から唇の近位口溝 (POG) を経由して口 (OA) へ運んで捕食する。この時, 唇弁では捕食可能量を超える懸濁粒子は, 唇弁の繊毛 (CL) で唇弁側部 (RP) へ運び, 擬糞として唇弁の外へ排出する (Fig. 9B-D)。

一方, アサリでは, 粒径の大きな懸濁粒子や捕食に不適な粒子は入水管 (IS) の入水管触手 (TIS) で関知して吸入を止めたり, 捕食可能量を超える懸濁粒子は入水管で吸入水量を調節して, 外套腔 (MT) への流入を調節してい

ると推測される。

## 要 約

アサリの鰓構造を調べた。鰓は外鰓よりも内鰓が大きく、大きな内鰓は唇弁までに達している。外鰓外葉は基部が大きく拡張して外鰓外葉上軸拡張を形成している。食物溝は内鰓と外鰓に備わっている。鰓糸断面を見ると、各常鰓糸の間および主鰓糸と常鰓糸の間は鰓糸合着帯で半円形に接着し、常鰓糸の頂上付近は鰓糸間腔を形成して円形の空所となっている。鰓糸間腔以外の部位は、鰓糸合着帯を鰓糸間連絡膜で接着している。主鰓糸は隆起主鰓糸の形を示している。外鰓内葉と内鰓外葉の会合部は基底溝を形成しているが、外鰓外葉の基部と内鰓内葉の基部には基底溝が認められない。唇弁では、内鰓の鰓糸の走行は側位口溝と平行になっている。

## 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：イケチョウガイ *Hyriopsis schlegeli* の解剖。水大校研報, 13, 61-74 (1963)
- 5) 山元憲一, 半田岳志, 近藤昌和：アワビの鰓構造。水大校研報, 56, 287-298 (2008)
- 6) 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)
- 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：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)
- 10) 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)
- 11) 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)
- 12) 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)
- 13) 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)
- 14) 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)
- 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) 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）
- 20) 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)
- 21) Bell TA, Lightner DV: A Handbook of Normal Penaeid Shrimp Histology. World aquaculture society, USA, 2 (1988)
- 22) 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)
- 23) 奥谷喬司：二枚貝類 *Bivalvia*, 動物系統分類学5 (上) 軟体動物 (I)。内田亨・山田真弓 (監修)。中山書店。東京, pp. 241-326 (1999)
- 24) 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)
- 25) 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)
- 26) Ward JE, MacDonald BA, Thompson RJ, Beninger PG: Mechanisms of suspension feeding in bivalves: Resolution of current controversies by means of endoscopy. *Limnol Oceanogr*, 38, 265-272 (1993)
- 27) 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)

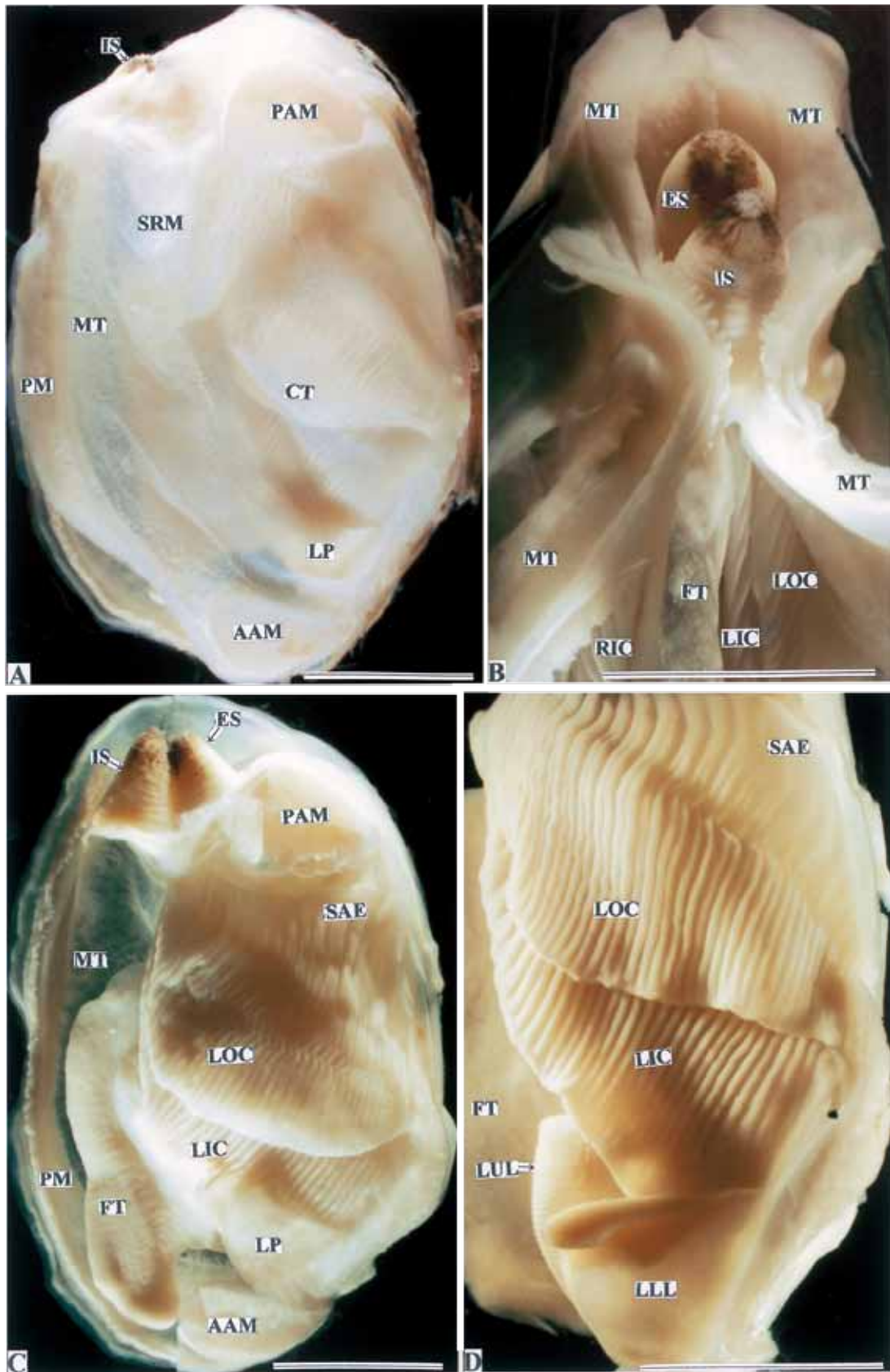
28) 山元憲一, 半田岳志, 山下勲: アコヤガイの鰓での粒子運搬. 水産増殖, 50, 309-314 (2002)

### Short forms used in the figures

AAM, anterior adductor muscle	前閉殻筋
ABV, afferent branchial vein	入鰓静脈
BC, branchial cavity	鰓腔
BOOC, base of outer lamina of outer ctenidium	外鰓外葉基部
BTL, based ciliated tract of inner and outer laminae of ctenidia	内外鰓内外葉基底溝
CA, ctenidial axis	鰓軸
CL, cilium	絨毛
CT, ctenidium	鰓
DD, digestive diverticula	中腸腺
DOIC, dorsal side of outer lamina of inner ctenidium	内鰓外葉背側部
DOOC, dorsal side of outer lamina of outer ctenidium	外鰓外葉背側部
EBV, efferent branchial vein	出鰓静脈
ES, exhalent siphon	出水管
EV, exhalent valve	出水弁
FCL, frontal cilia	前絨毛
FCM, inter-filament connecting membrane	鰓糸間連結膜
FG, food groove	食物溝
FIC, fused border of inner lamina of inner ctenidium	内鰓内葉合着縁
FICB, fused border of inner laminae of inner ctenidia of both sides	左右内鰓内葉合着縁
FMS, inter-filament connecting membrane space	鰓糸間連結膜間腔
FOC, fused border of outer lamina of outer ctenidium	外鰓外葉合着縁
FOIC, fused border of outer lamina of inner ctenidium	内鰓外葉合着縁
FRP, frontal ridge of primary filament	主鰓糸隆起
FSM, front suspensory membrane	前鰓葉懸垂膜
FT, foot	足
GD, gonad	生殖腺
IC, inner ctenidium	内鰓
ICM, inter-laminar connecting membrane	鰓葉間連結膜
ICV, inter-laminar connecting vessel	鰓葉間連結血管
IFS, inter-filament space	鰓糸間腔
ILI, inner lamina of inner ctenidium	内鰓内葉
ILO, inner lamina of outer ctenidium	外鰓内葉
IN, intestine	腸
IPB, interfilamentar junction of the form of intra-plical band	鰓糸合着帯
IS, inhalent siphon	入水管
IV, inhalent valve	入水弁
L, lip	唇
LCL, lateral cilia	側絨毛



LFC, latero-frontal cilia	側前繊毛
LIC, left inner ctenidium	左内鰓
LLL, left lower lip	左下唇弁
LOC, left outer ctenidium	左外鰓
LOG, lateral oral groove	側位口溝
LP, labial palp	唇弁
LUL, left upper lip	左上唇弁
MC, mantle cavity	外套腔
MT, mantle	外套膜
MV, microvilli	絨毛
OA, oral aperture	口
OC, outer ctenidium	外鰓
OF, ordinary filament	常鰓糸
OLI, outer lamina of inner ctenidium	内鰓外葉
OLO, outer lamina of outer ctenidium	外鰓外葉
OS, oesophagus	食道
OT, ostium	鰓糸孔
PAM, posterior adductor muscle	後閉殻筋
PF, principal filament	主鰓糸
PM, pallial muscle	外套筋
POG, proximal oral groove	近位口溝
PP, papilla	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
RP, ridge of palp	唇弁襞側部
RUL, right upper lip	右上唇弁
SAE, supra-axial extension of ascending lamella of outer demibranch	外鰓外葉上軸拡張
SBC, supra-branchial cavity	鰓上腔
SM, suspensory membrane of filament	鰓葉懸垂膜
SRM, siphonal retractor muscle	水管牽引筋
ST, stomach	胃
TES, tentacle of exhalent siphon	出水管触手
TIS, tentacle of inhalent siphon	入水管触手
VAI, longitudinal vessel running along the base of inner lamina of inner ctenidium	内鰓内葉基部縦走血管
VAO, longitudinal vessel running along the base of outer lamina of outer ctenidium	外鰓外葉基部縦走血管
VFCM, vessel of inter-filament connecting membrane	鰓糸間連結膜血管
VFG, vessel of food groove	食物溝血管
VICM, vessel of inter-laminar 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
VPF, vessel of principal filament	主鰓糸血管
VT, ventricle	囲心腔



**Fig. 1.** Ctenidia and siphons in the Japanese short-neck clam *Ruditapes philippinarum*. Fig. A, Left surface of the soft part; Fig. B, Siphons are pulled apart in the mantles; Fig. C, Left side view of the ctenidia and the siphons after the left mantle is removed; Fig. D, Left side view of the ctenidia and the labial palp. Scale bars = 1 cm.

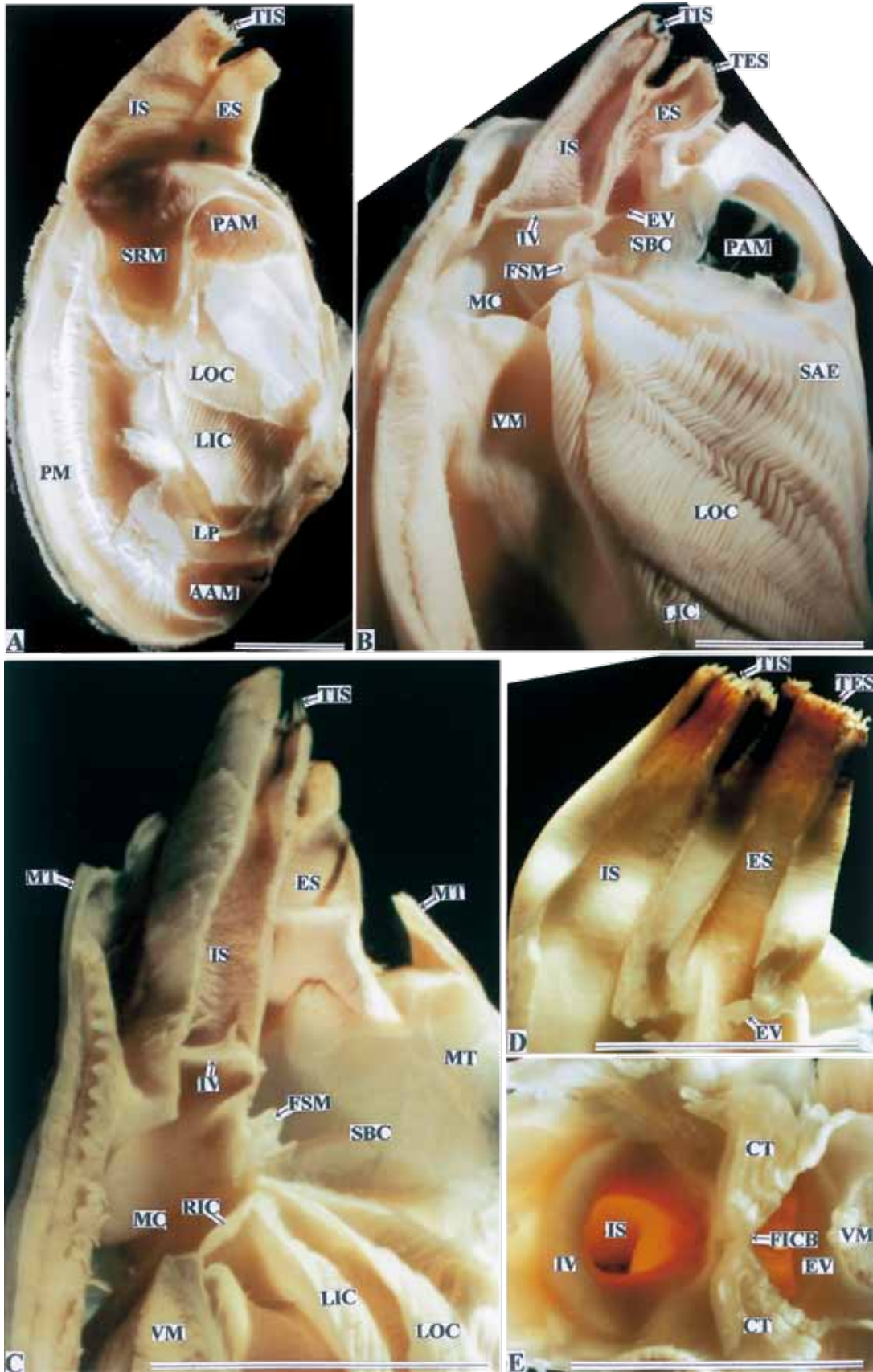


Fig. 2. Siphons in the Japanese short-neck clam. Fig. A, Left side view of the soft part; Figs. B-D, Horizontal cut open the siphons; Fig. E, The inside of the siphons. Scale bars = 1 cm.

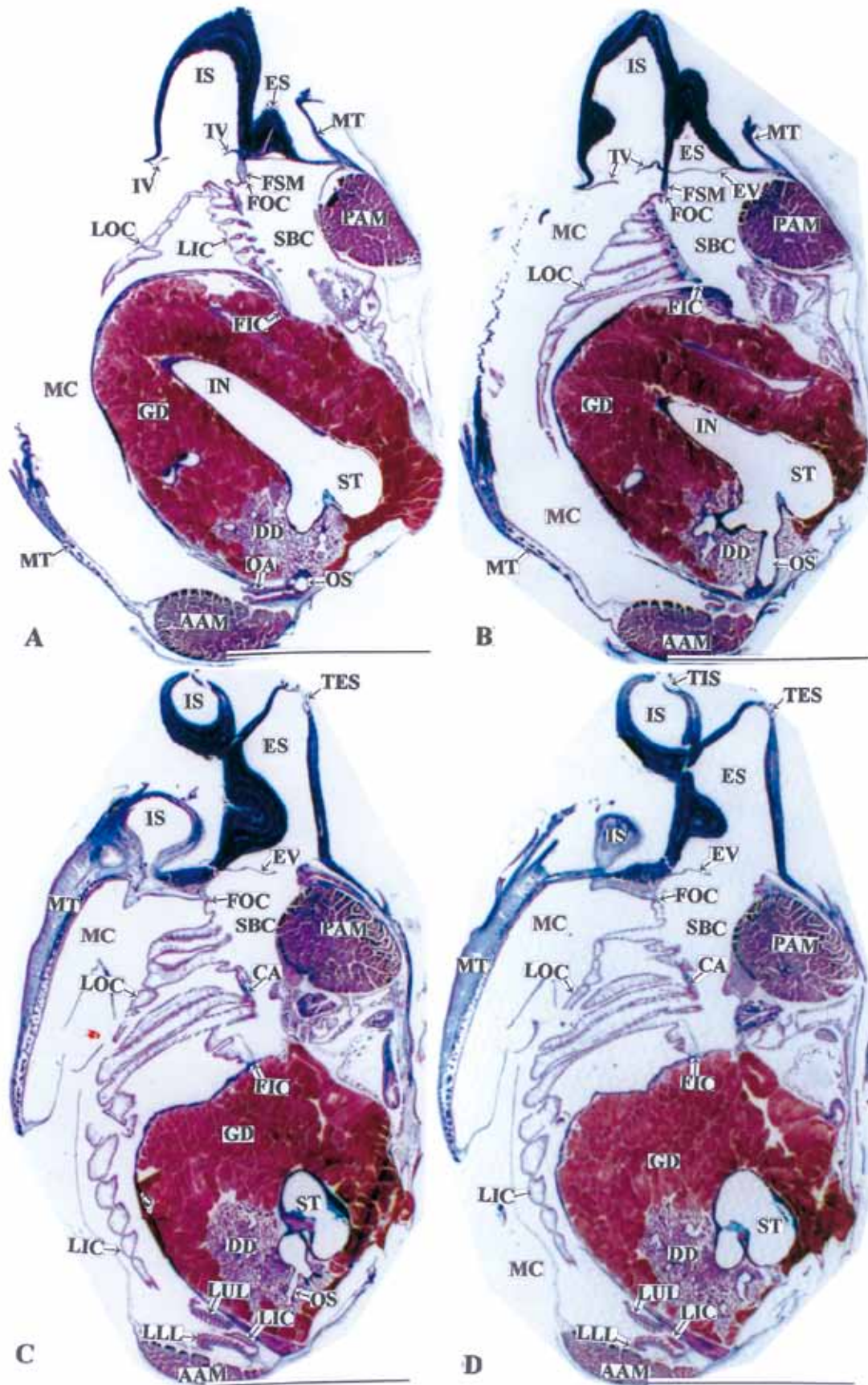


Fig. 3. Horizontal sections of the soft body in the Japanese short-neck clam. Azan stain. Scale bars = 1 cm.

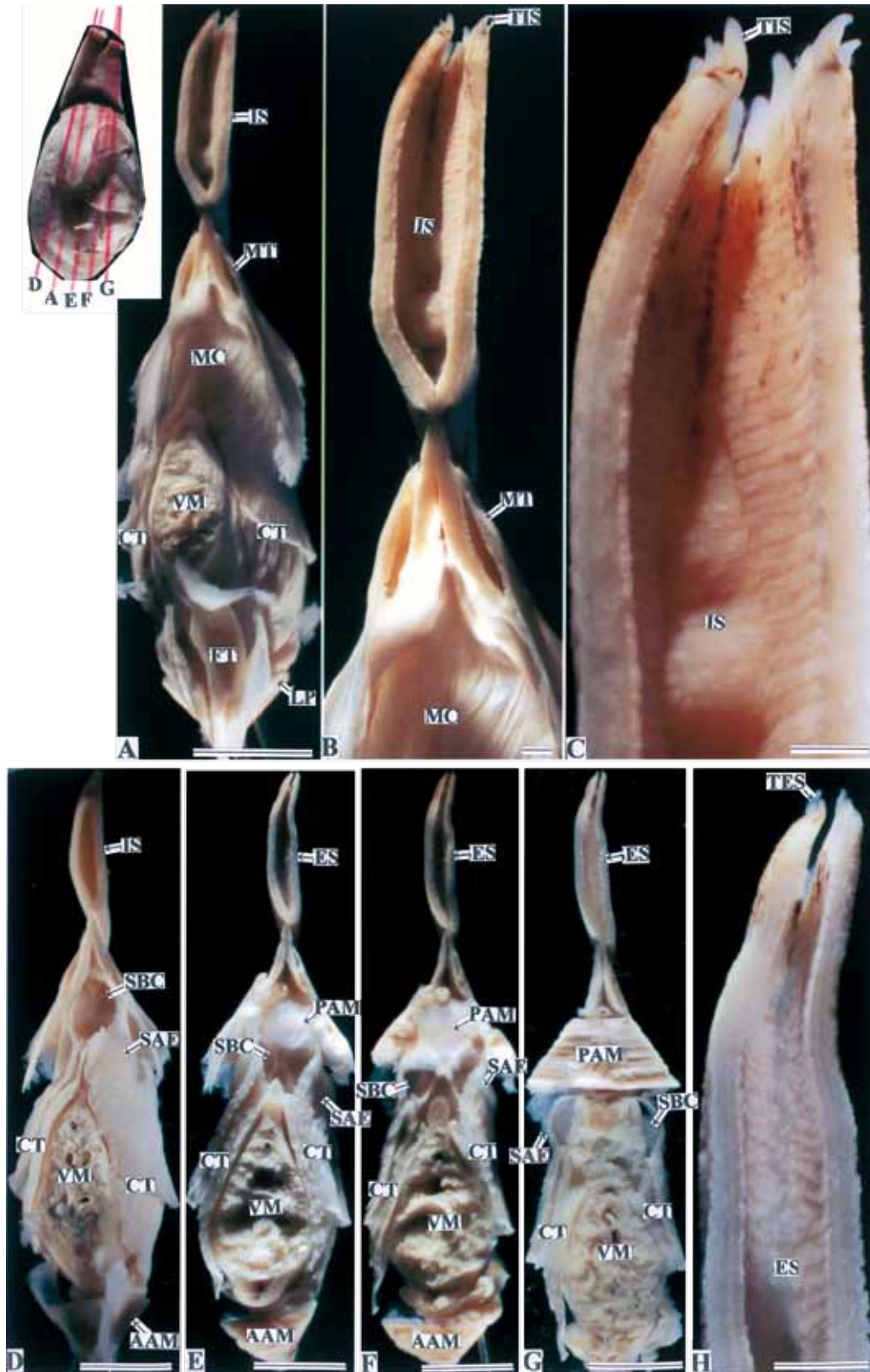


Fig. 4. Transverse cut open the soft body in the Japanese short-neck clam. Transverse red lines on the upper-left small figure represent the cutting-plane lines of the soft part and the letter attached to the terminal of each red line correspond to that of figure. Figs. A and D-G, Transverse cut open the soft body; Fig. B, Magnified view of the inhalant siphon and the mantle cavity in Fig. A; Fig. C, Magnified view of the tentacle of the inhalant siphon in Fig. A; Fig. H, Magnified view of the tentacle of the exhalant siphon in Fig. G. Scale bars in Figs. A and D-G = 1 cm, and the bars in Figs. B, C and H = 1 mm.

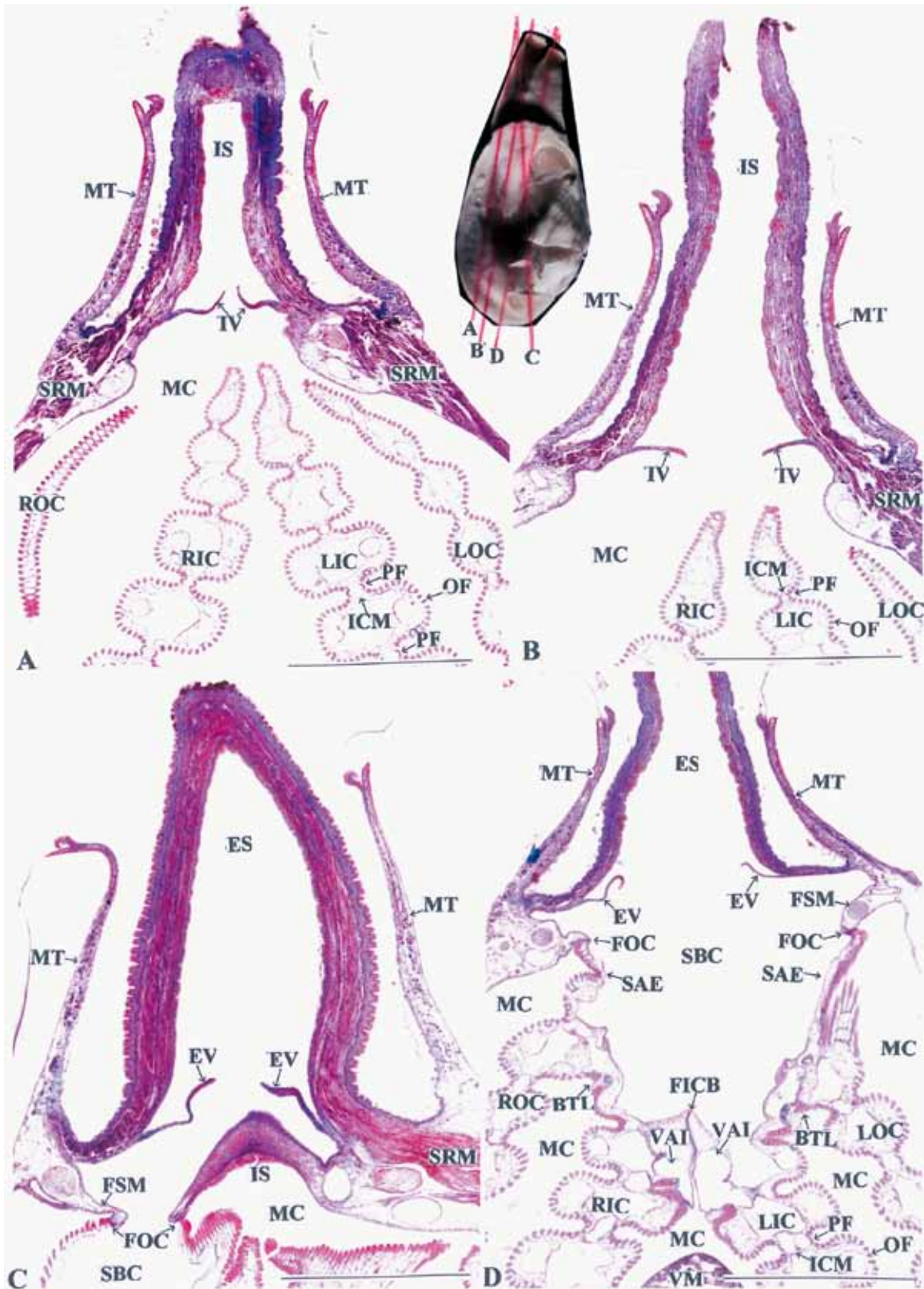


Fig. 5. Transverse sections of the siphon in the Japanese short-neck clam. Transverse red lines in the upper-middle small figure represent the cutting-plane lines of the soft part and the letter attached to the terminal of each red line correspond to that of figure. Azan stain. Scale bars = 100  $\mu$ m.

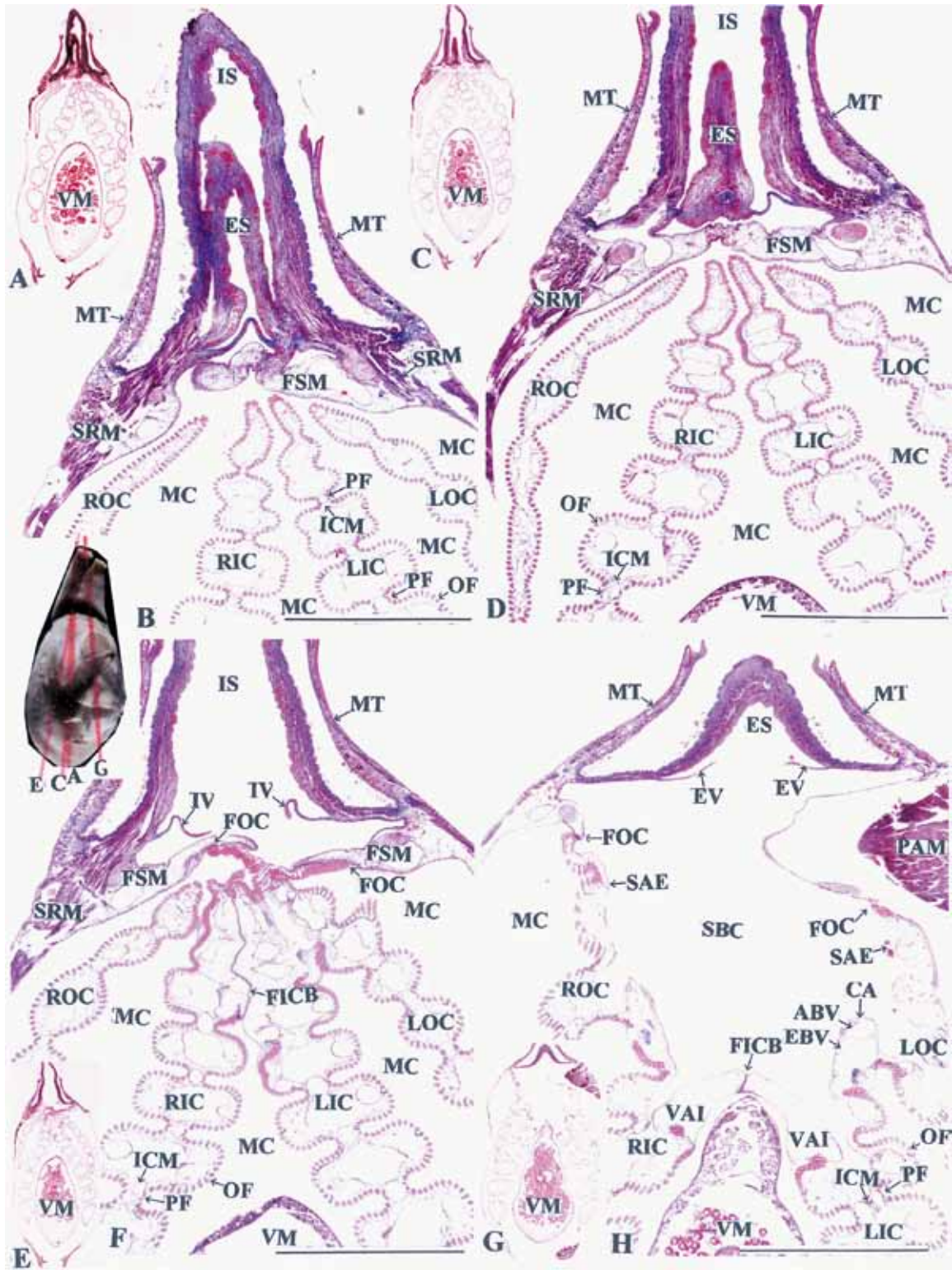
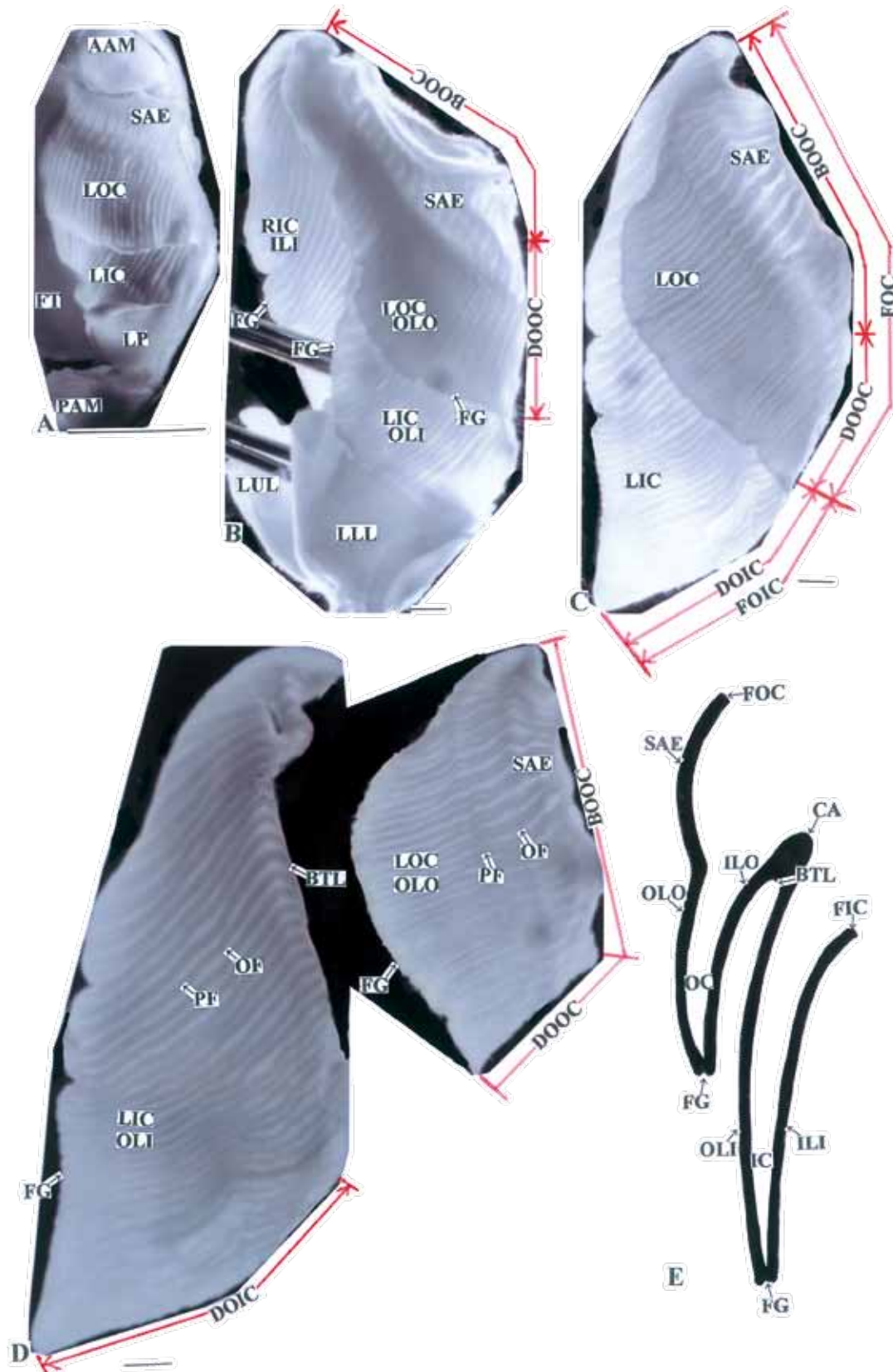
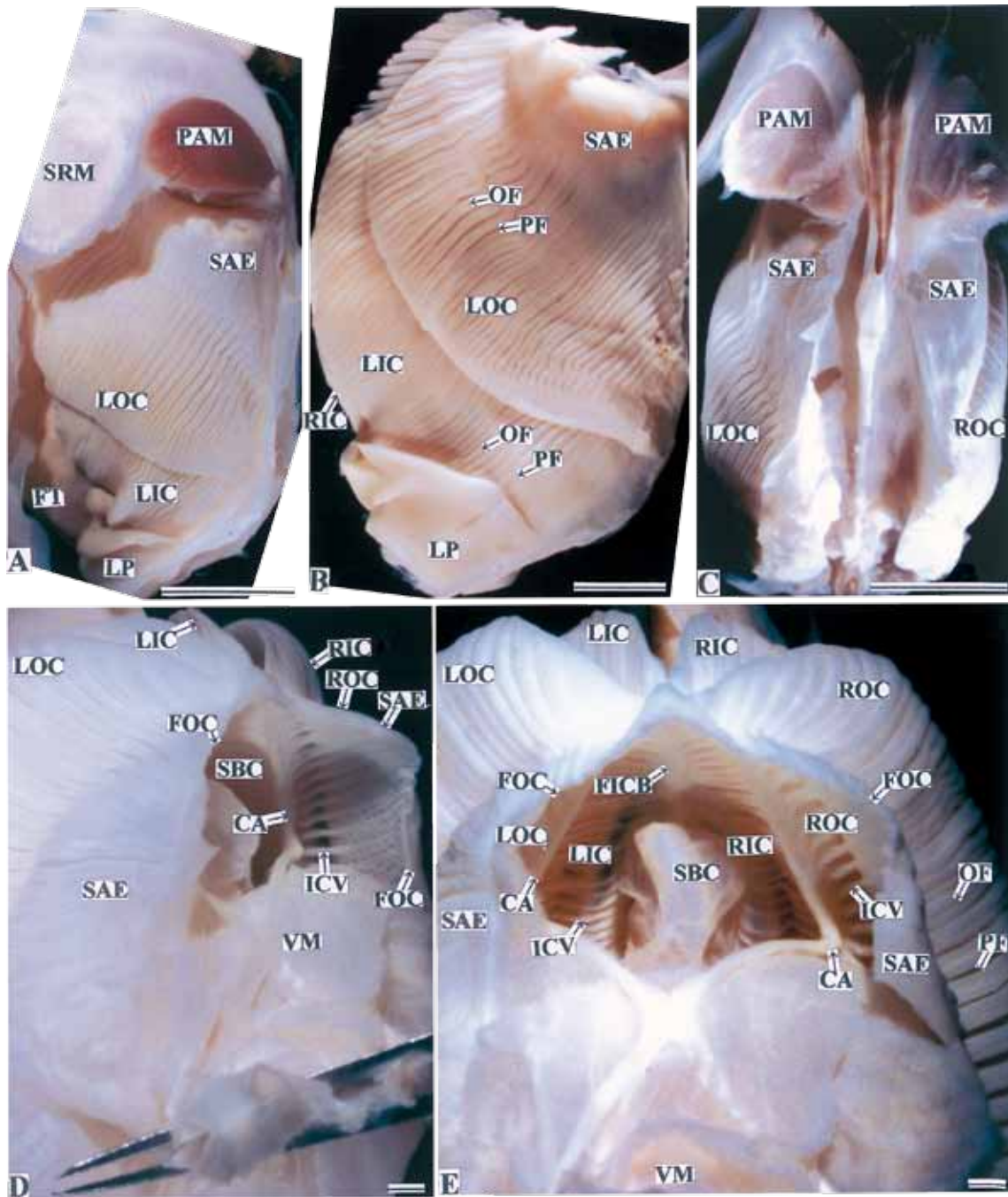


Fig. 6. Transverse sections of the siphon in the Japanese short-neck clam. Transverse red lines in the middle-left small figure represent the cutting-plane lines of the soft part and the letter attached to the terminal of each red line correspond to that of figure. Magnified view of the siphons in Figs. A, C, E and G are corresponding to Figs. B, D, F and H. Azan stain. Scale bars = 100  $\mu$ m.



**Fig. 7.** Outer and inner ctenidia in the Japanese short-neck clam. Figs. A and B, Left side view of the ctenidia and the labial palp after removal of the left mantle; Fig. C, Left side view of the ctenidia; Fig. D, Outer and inner ctenidia; Fig. E, Diagram of the transverse section of the outer and inner ctenidia. Bar in Fig. A = 1 cm, and bars in Figs. B-D = 1 mm.





**Fig. 8.** Ctenidia and supra-brachial cavity in the Japanese short-neck clam. Fig. A, Left side view of the ctenidia and the labial palp after removal of the left mantle; Fig. B, Left side view of the ctenidia; Fig. C, Dorsal side view of the ctenidia; Figs. D and E, Dorsal side view of the supra-brachial cavity near the exhalent siphon after removal of the posterior adductor muscle. Scale bars in Figs. A-C = 1 cm, and the bars in Figs. D and E = 1 mm.



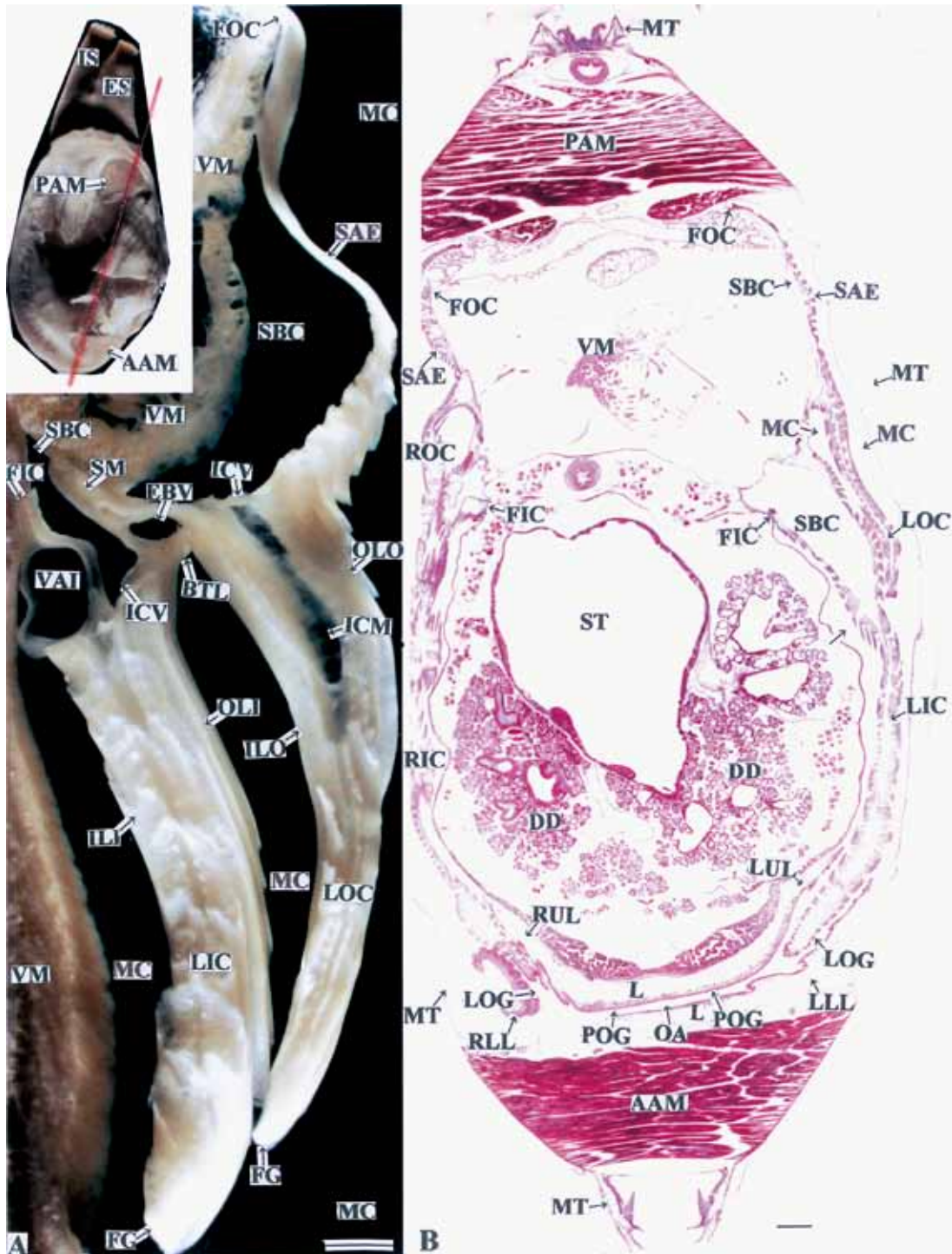


Fig. 10. Transverse sections of the soft body in the Japanese short-neck clam. Transverse red line in the upper-left small figure represents the cutting-plane line of the soft part. Fig. A, Outer and inner ctenidia; Fig. B, Section of the soft body. Azan stain. Scale bars = 100  $\mu$ m

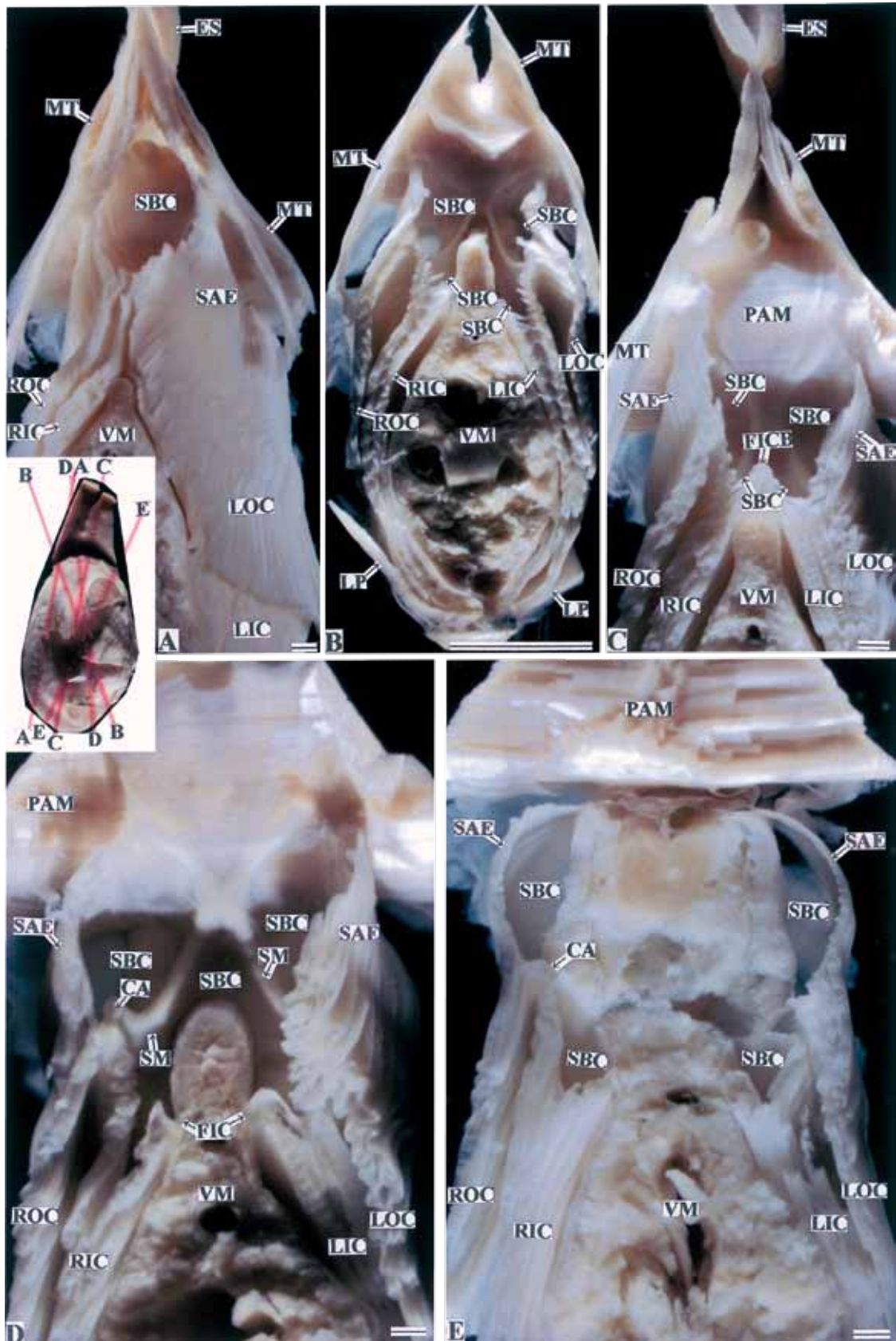


Fig. 11. Supra-branchial cavity in the Japanese short-neck clam. Transverse red lines in the middle-left small figure represent the cutting-plane lines of the soft part and the letter attached to the terminal of each red line correspond to that of figure. Scale bars in Figs. A and C-E = 1 cm, and the bar in Fig. B = 1 mm.

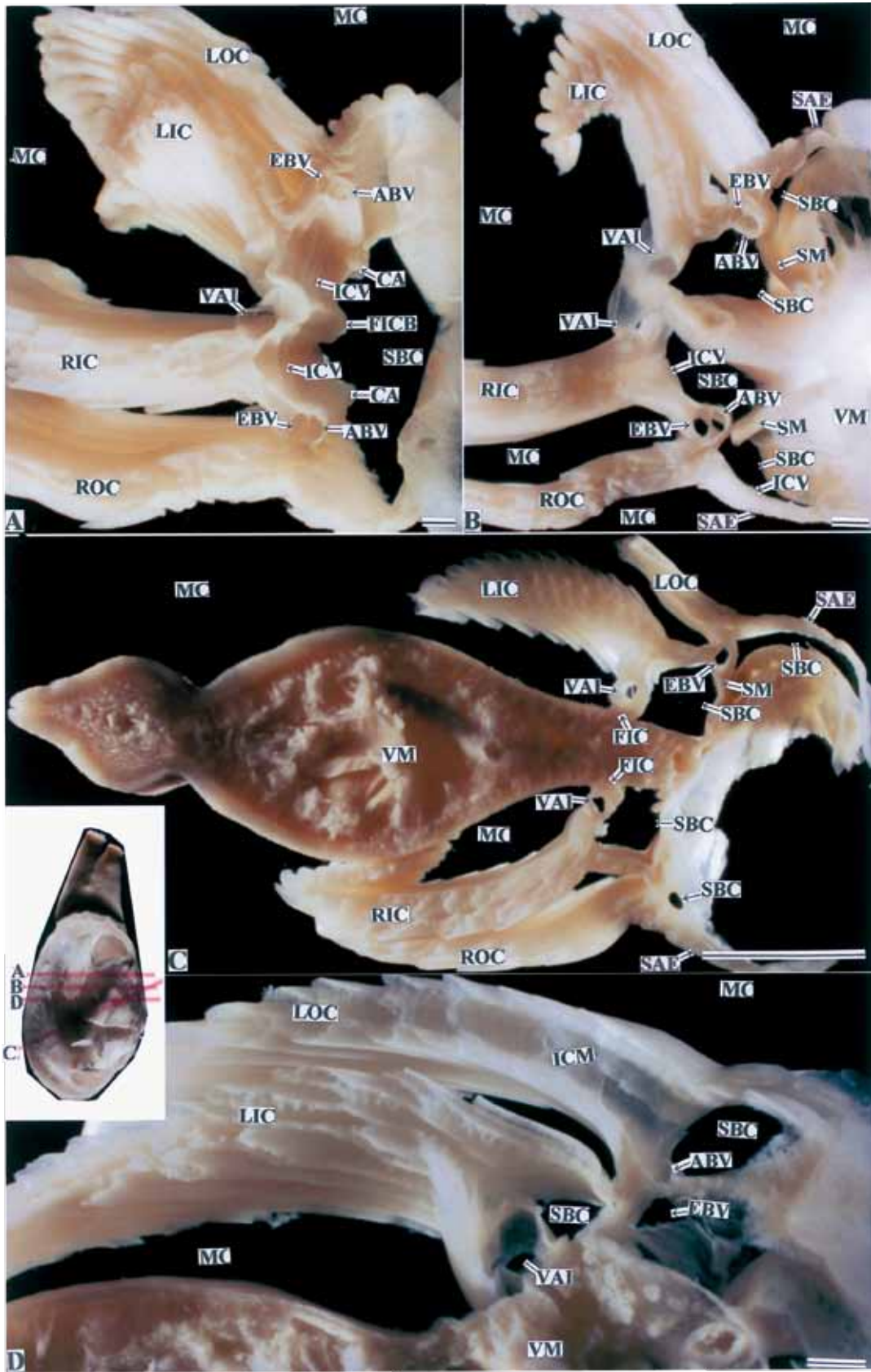


Fig. 12. Supra-branchial cavity in the Japanese short-neck clam. Vertical red lines in the middle-left small figure represent the cutting-plane lines of the soft part and the letter attached to the terminal of each red line correspond to that of figure. Scale bars in Figs. A, B and D = 1 mm, and the bar in Fig. C = 1 cm.

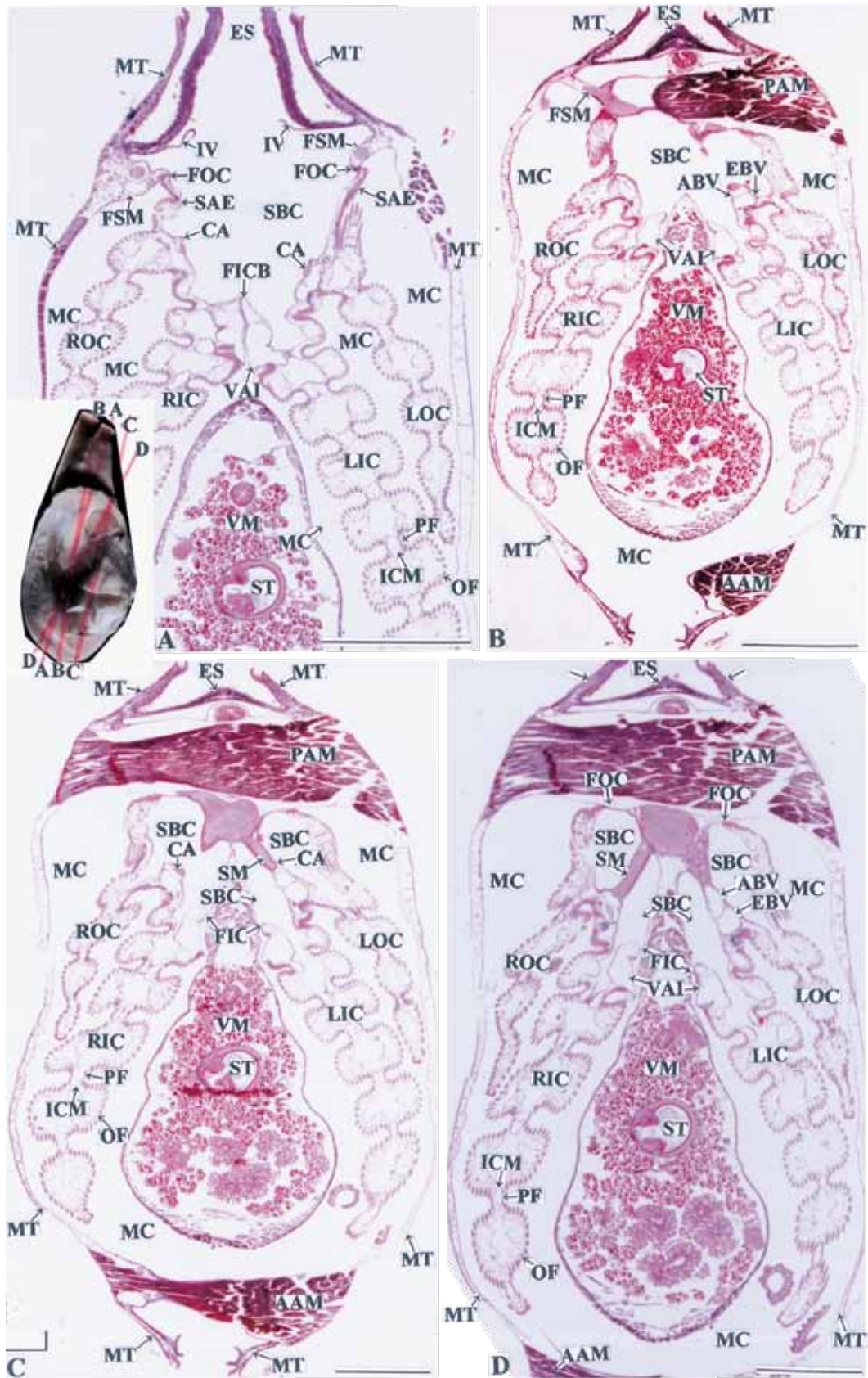
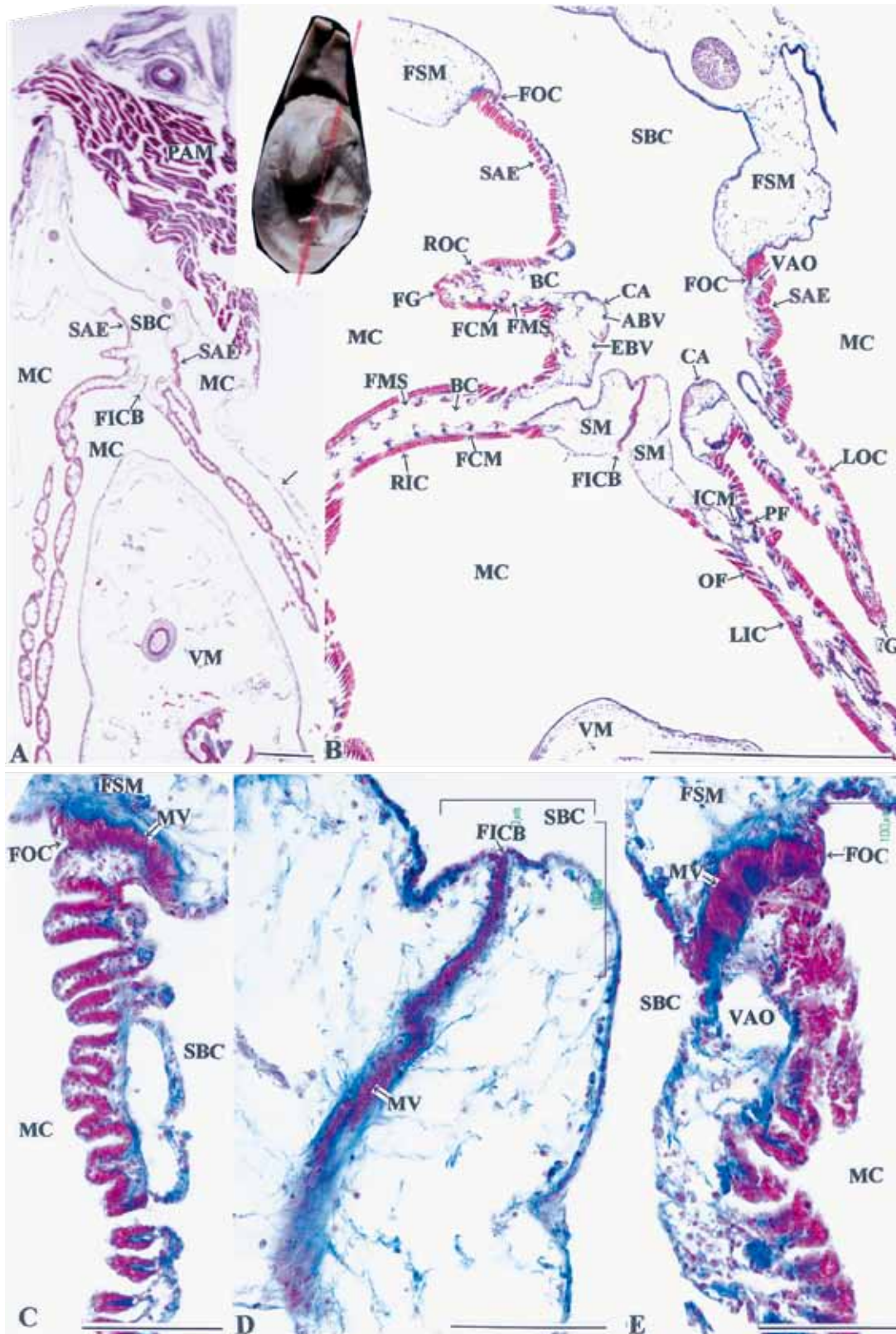


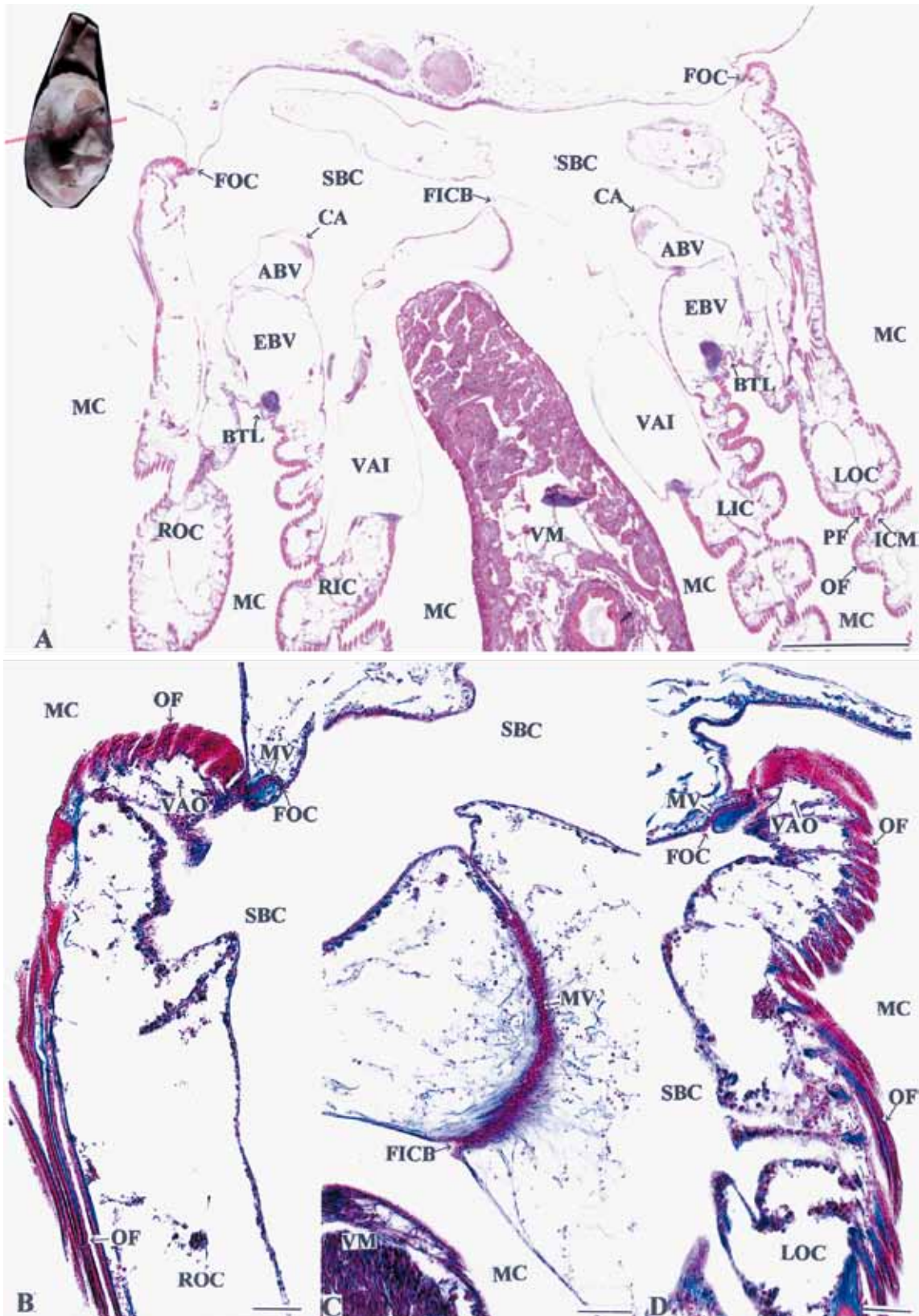
Fig. 13. Sections of the supra-branchial cavity in the Japanese short-neck clam. Transverse red lines in the middle-left small figure represent the cutting-plane lines of the soft part and the letter attached to the terminal of each red line correspond to that of figure. Azan stain. Scale bars = 1 mm.



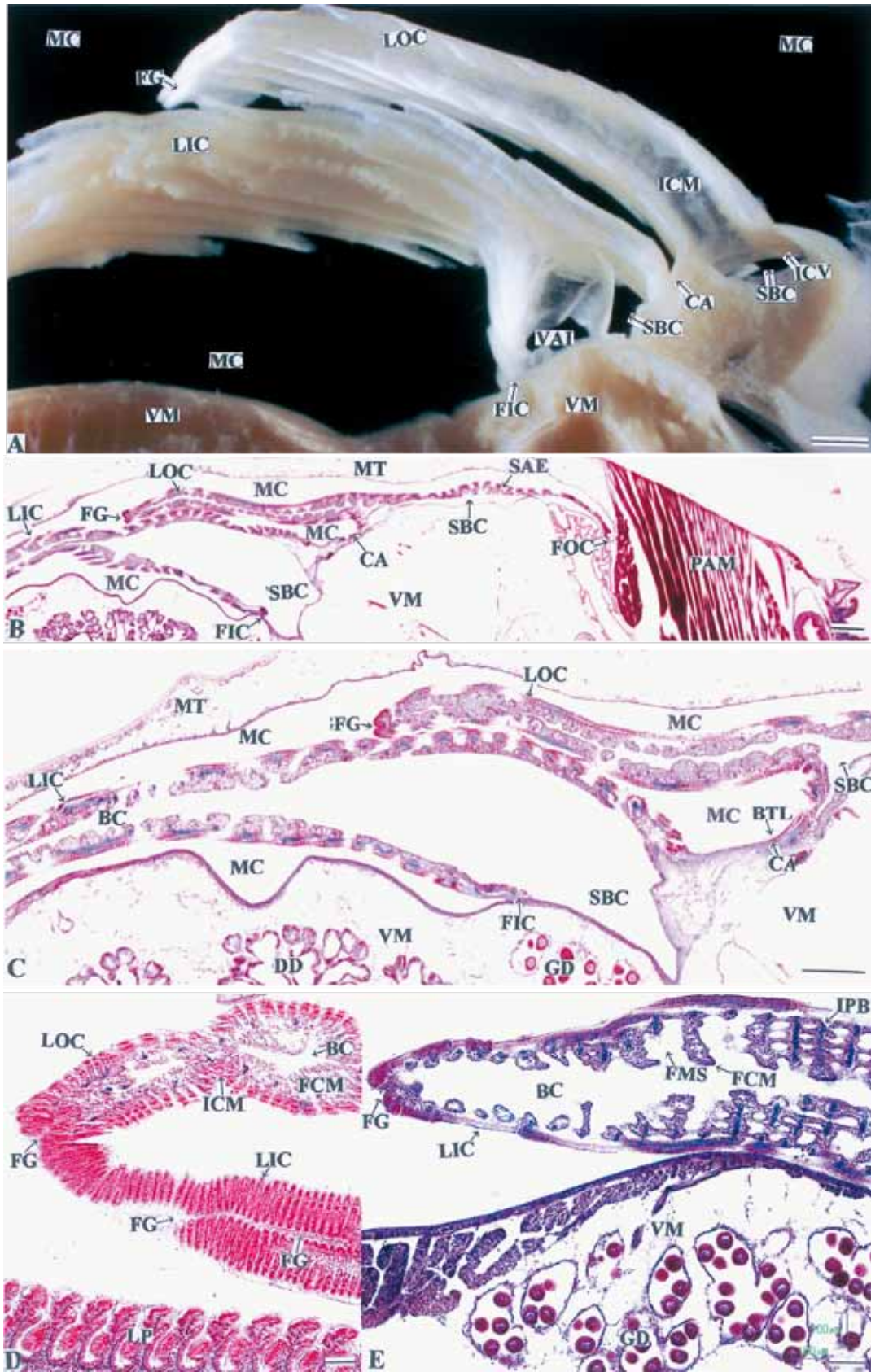


**Fig. 15.** Sections of the fused border of the ctenidium in the Japanese short-neck clam. Transverse red line in the middle-left small figure represents the cutting-plane line of the soft part. Fig. B, Magnified view surrounding the supra-branchial cavity in Fig. A; Fig. C, Magnified view of the fused border of outer lamina of right outer ctenidium in Fig. B; Fig. D, Magnified view of the fused border of inner laminae of inner ctenidia of both sides in Fig. B; Fig. E, Magnified view of the fused border of outer lamina of left outer ctenidium in Fig. B. Azan stain. Scale bar in Fig. A = 1 mm, and the bars in Figs. B-E = 100  $\mu$ m.

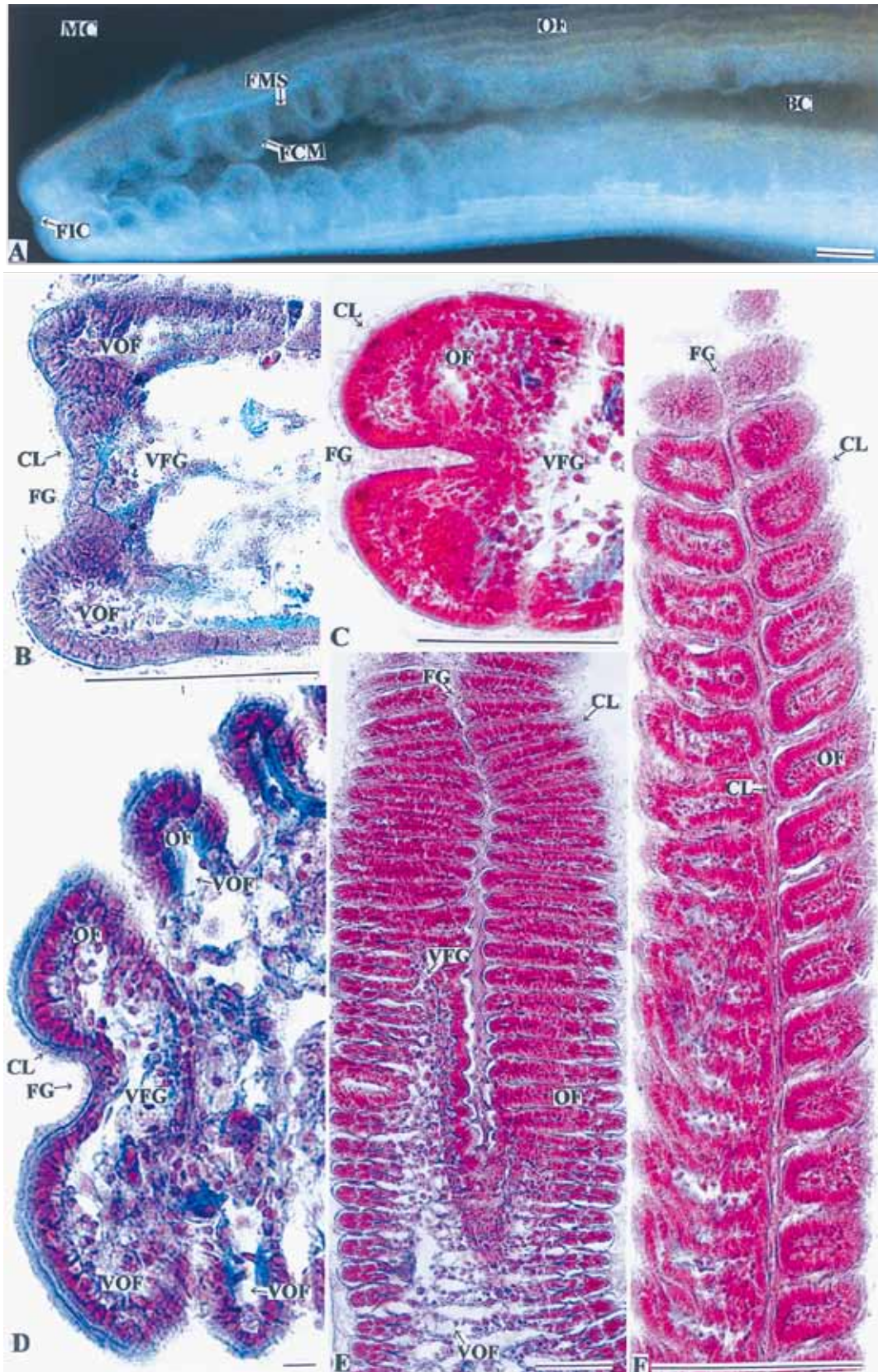




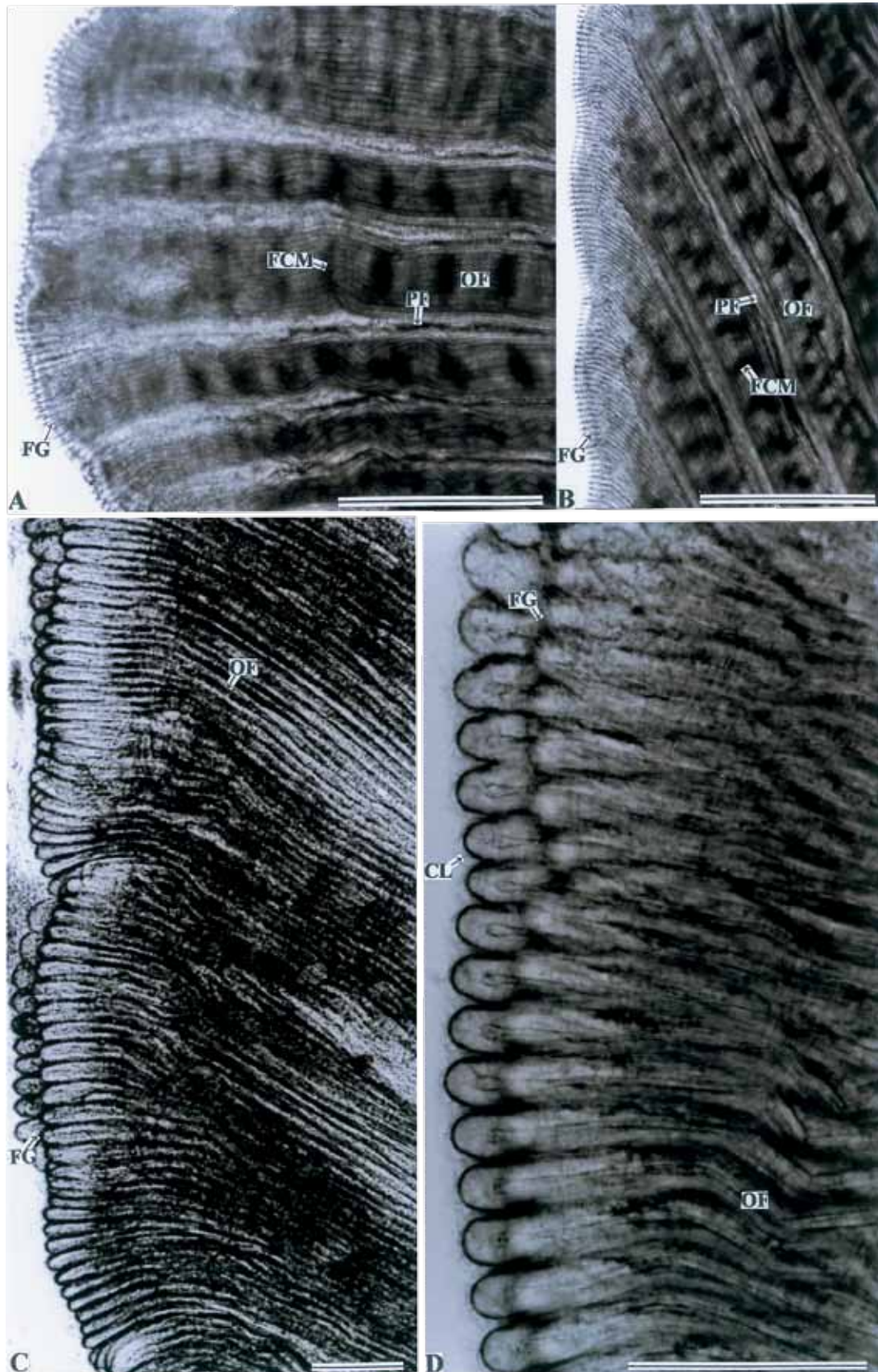
**Fig. 16.** Sections of the fused border of the ctenidium in the Japanese short-neck clam. Oblique red line in the middle-left small figure represents the cutting-plane line of the soft part. Fig. B, Magnified view of the fused border of outer lamina of right outer ctenidium in Fig. A; Fig. C, Magnified view of the fused border of inner laminae of inner ctenidia of both sides in Fig. A; Fig. D, Magnified view of the fused border of outer lamina of left outer ctenidium in Fig. A. Azan stain. Scale bar in Fig. A = 1 mm, and the bars in Figs. B-D = 100  $\mu$ m.



**Fig. 17.** Food groove in the Japanese short-neck clam. Fig. A, The stereoscopic micrograph; Fig. B, Transverse section of the ctenidium; Fig. C, Magnified view of the ctenidium in Fig. B; Fig. D, Food grooves of the outer and inner ctenidia; Fig. E, Food groove of the inner ctenidium. Azan stain. Scale bars = 100  $\mu$ m.



**Fig. 18.** Food groove in the Japanese short-neck clam. Fig. A, The stereoscopic micrograph of the transverse section of the laminae; Figs. B-D, Magnified view of the food groove of the vertical longitudinal section of the laminae; Figs. E and F, Magnified view of the food groove of the cross section of the lamina. Azan stain. Scale bars in Figs. A-C and F = 100  $\mu$ m, and the bars in Figs. D and E = 10  $\mu$ m.



**Fig. 19.** Stereoscopic micrographs of outer side view of the food groove in the Japanese short-neck clam. Scale bars = 100  $\mu$ m.





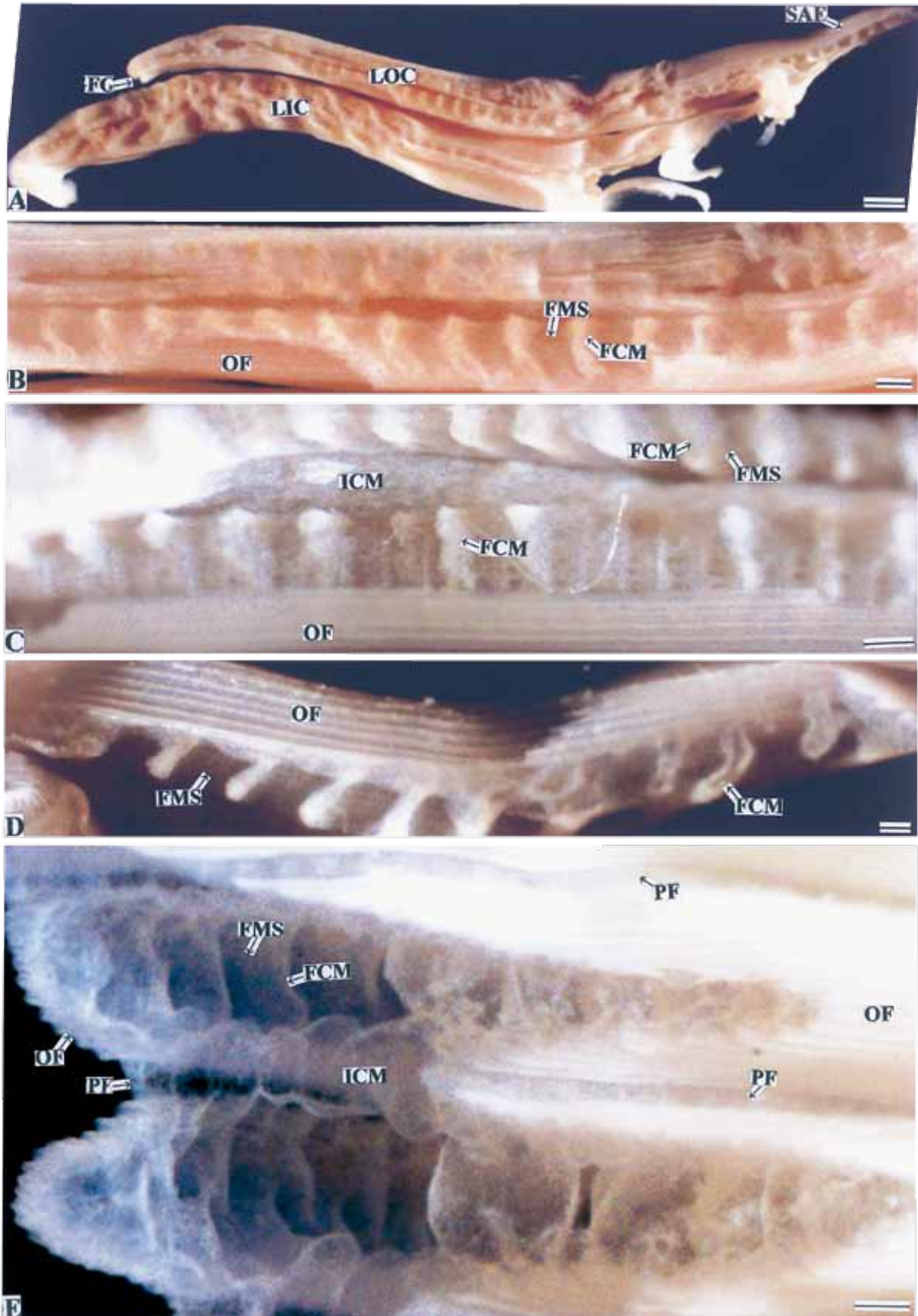
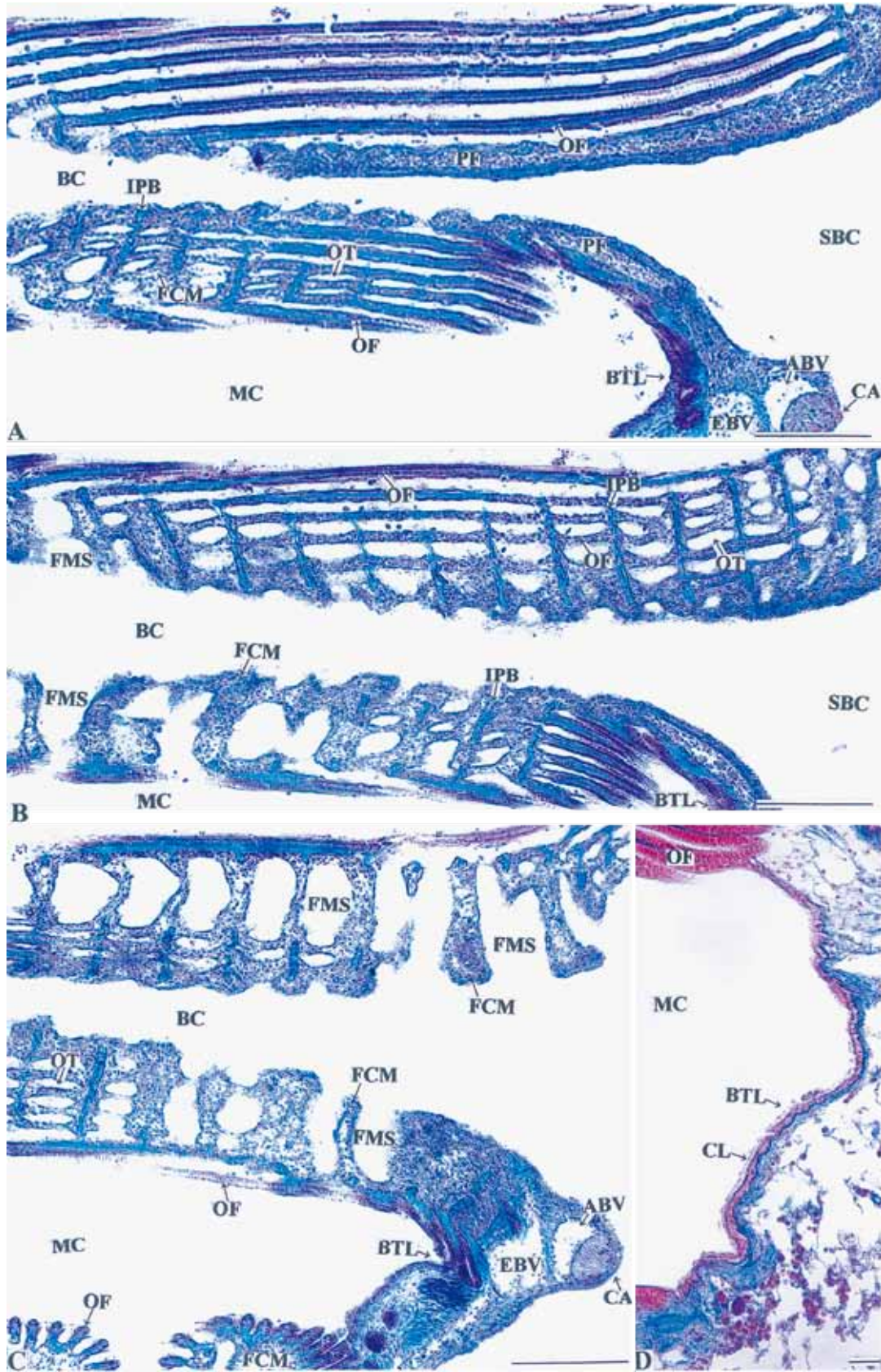


Fig. 22. Stereoscopic micrographs of the inter-filament connecting membrane in the Japanese short-neck clam. Figs. A-D; Vertical longitudinal sections of the laminae; Fig. E, Oblique section of the lamina. Scale bars = 100  $\mu$ m.



**Fig. 23.** Sections of the inter-filament connecting membrane and the based ciliated tract of inner and outer laminae of ctenidia (BTL) in the Japanese short-neck clam. Figs. A-C, Vertical sections of the lamina; Fig. D, BTL. Azan stain. Bars in Figs. A-C = 100  $\mu$ m, and bar in Fig. D = 10  $\mu$ m.



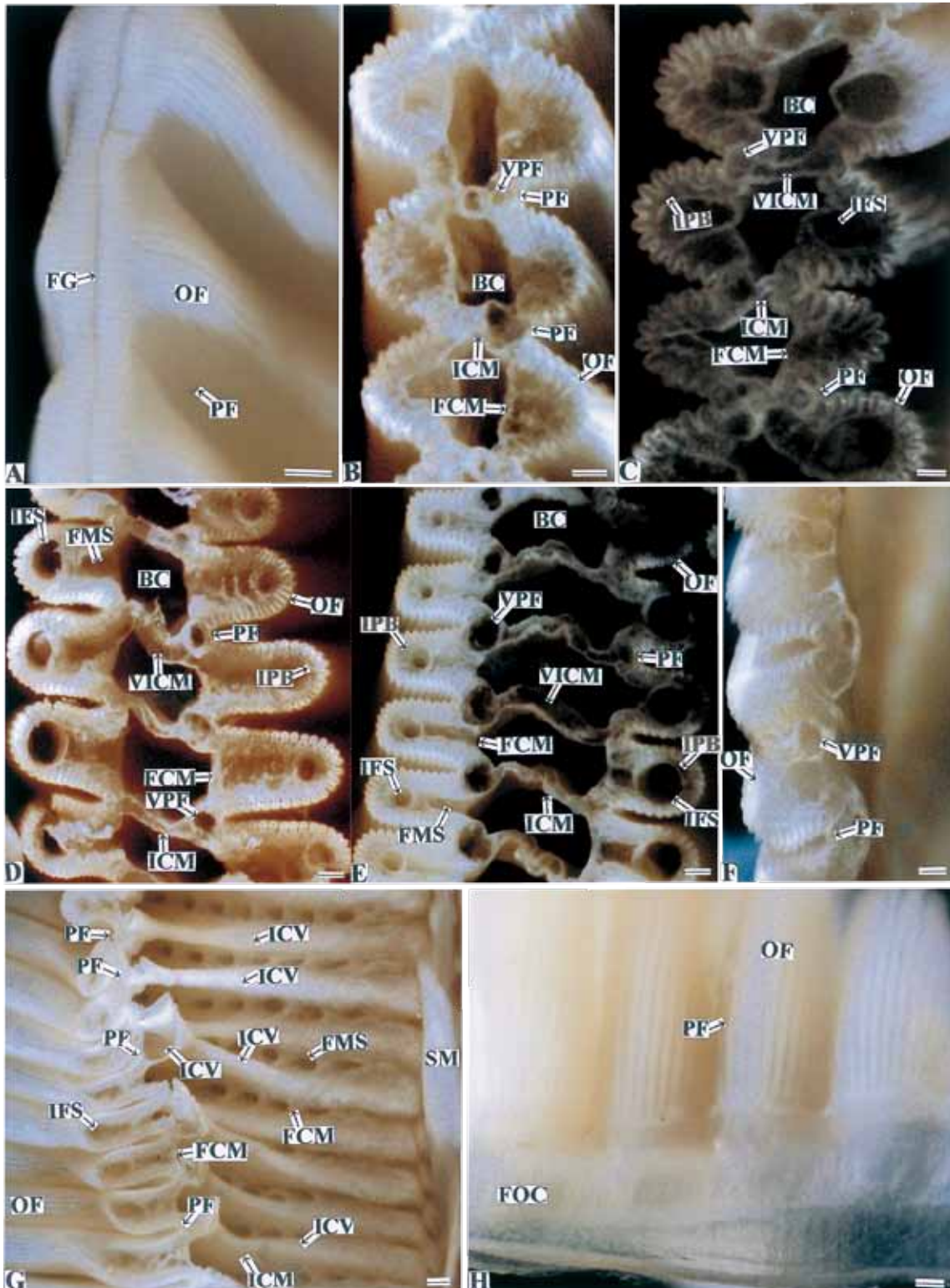


Fig. 24. Stereoscopic micrographs of cross sections of the lamina in the Japanese short-neck clam. Fig. A, Ventral side view of the surface of the food groove; Figs. B-G, Cross sections of the lamina; Fig. G, Dorsal side view of the lamina; Fig. H, Out side view of the ctenidium near the dorsal edge of the ascending lamella. Scale bars = 10  $\mu$ m.

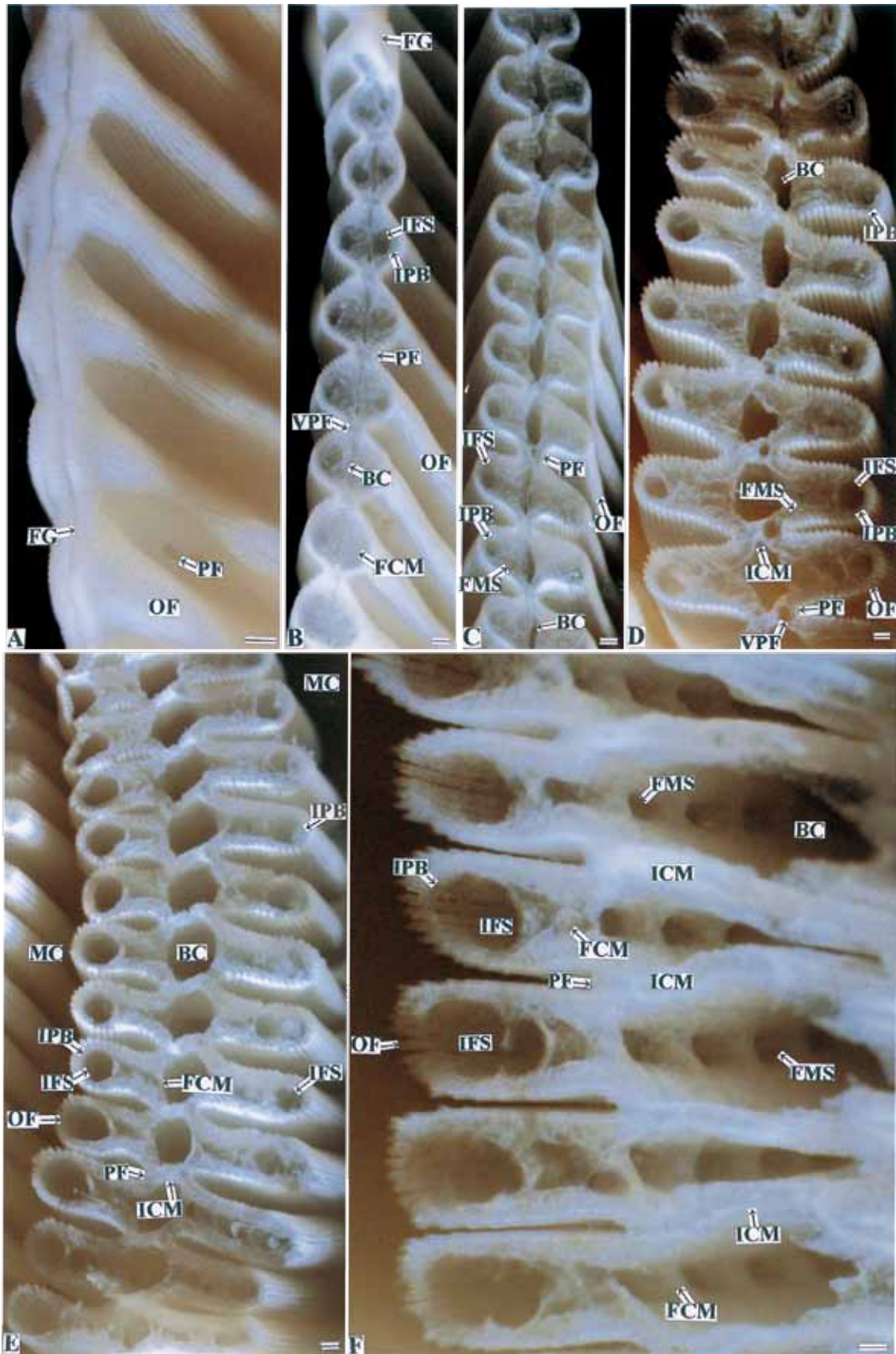


Fig. 25. Stereoscopic micrographs of cross sections of the lamina in the Japanese short-neck clam. Fig. A, Ventral side view of the surface of the food groove; Figs. B-F, Cross sections of the laminae. Scale bars = 10  $\mu$ m.

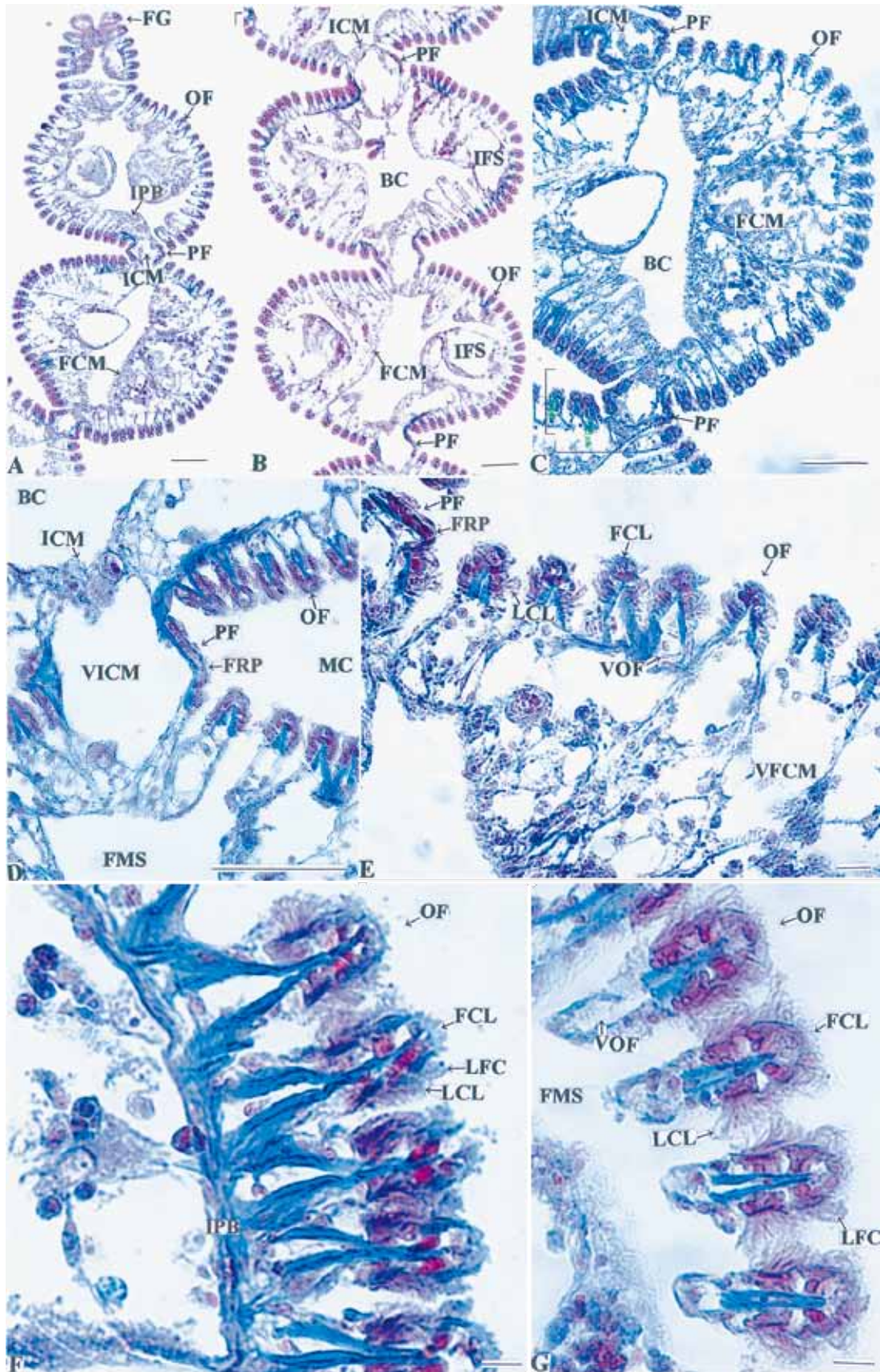
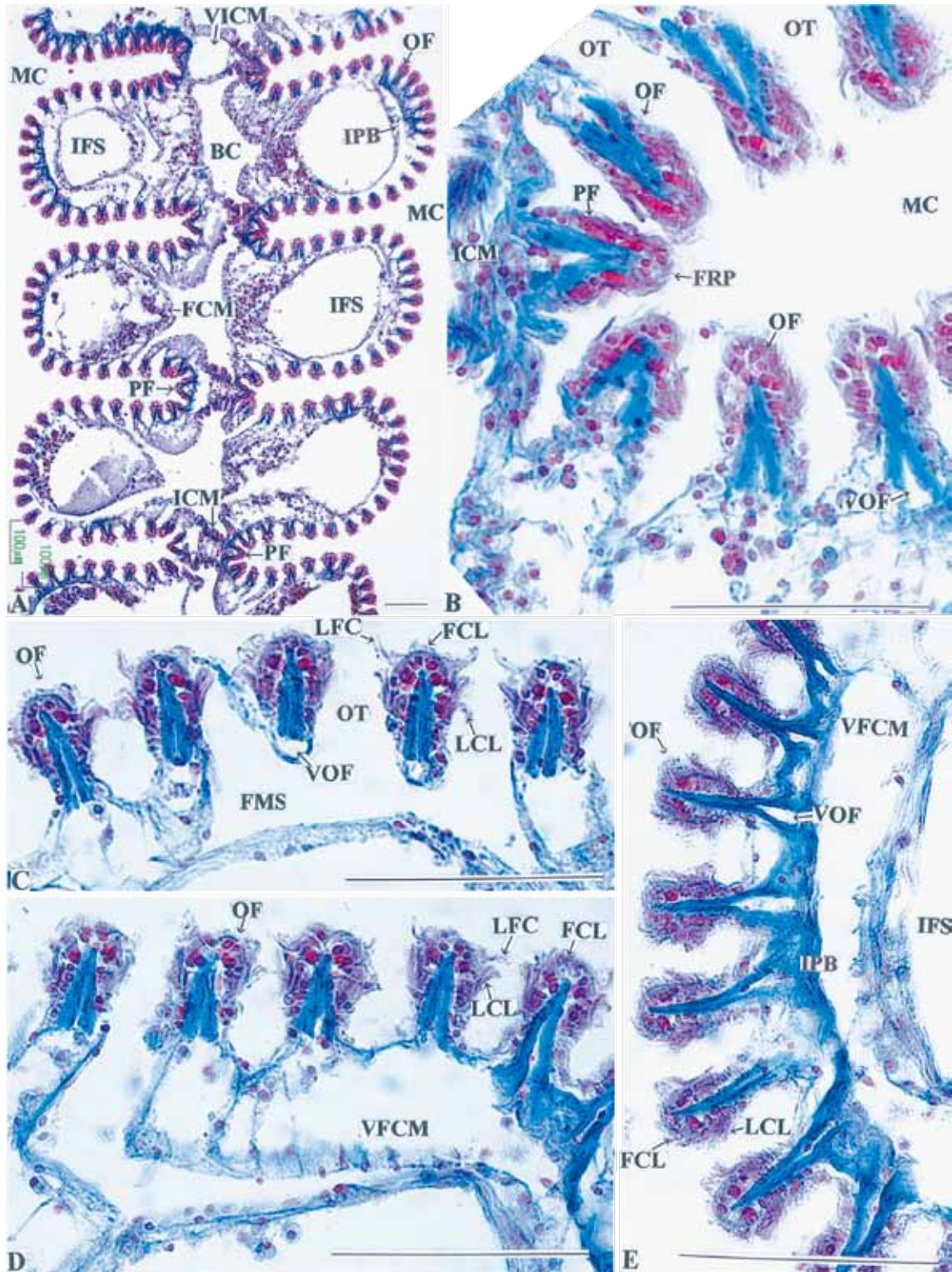


Fig. 26. Cross sections of the lamina in the Japanese short-neck clam. Figs. C-G, Magnified views of essential parts of Fig. B. Azan stain. Scale bars in Figs. A-C = 100  $\mu$ m, and the bars in Figs. D-G = 10  $\mu$ m.



**Fig. 27.** Cross section of the lamina in the Japanese short-neck clam. Figs. B-E, Magnified views of essential parts of Fig. A. Azan stain. Scale bar in Fig. A = 100  $\mu$ m, and the bars in Figs. B-E = 10  $\mu$ m.

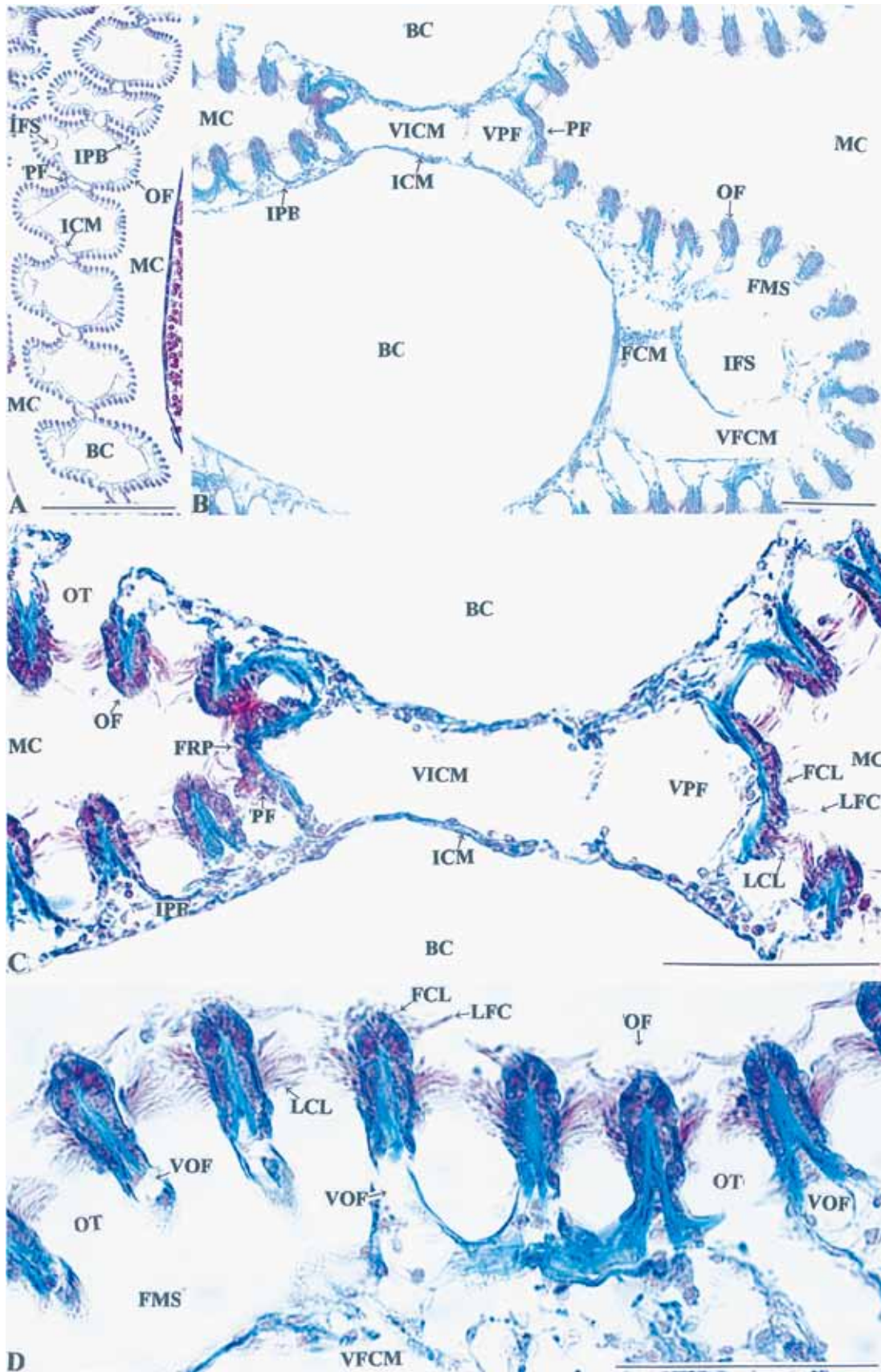
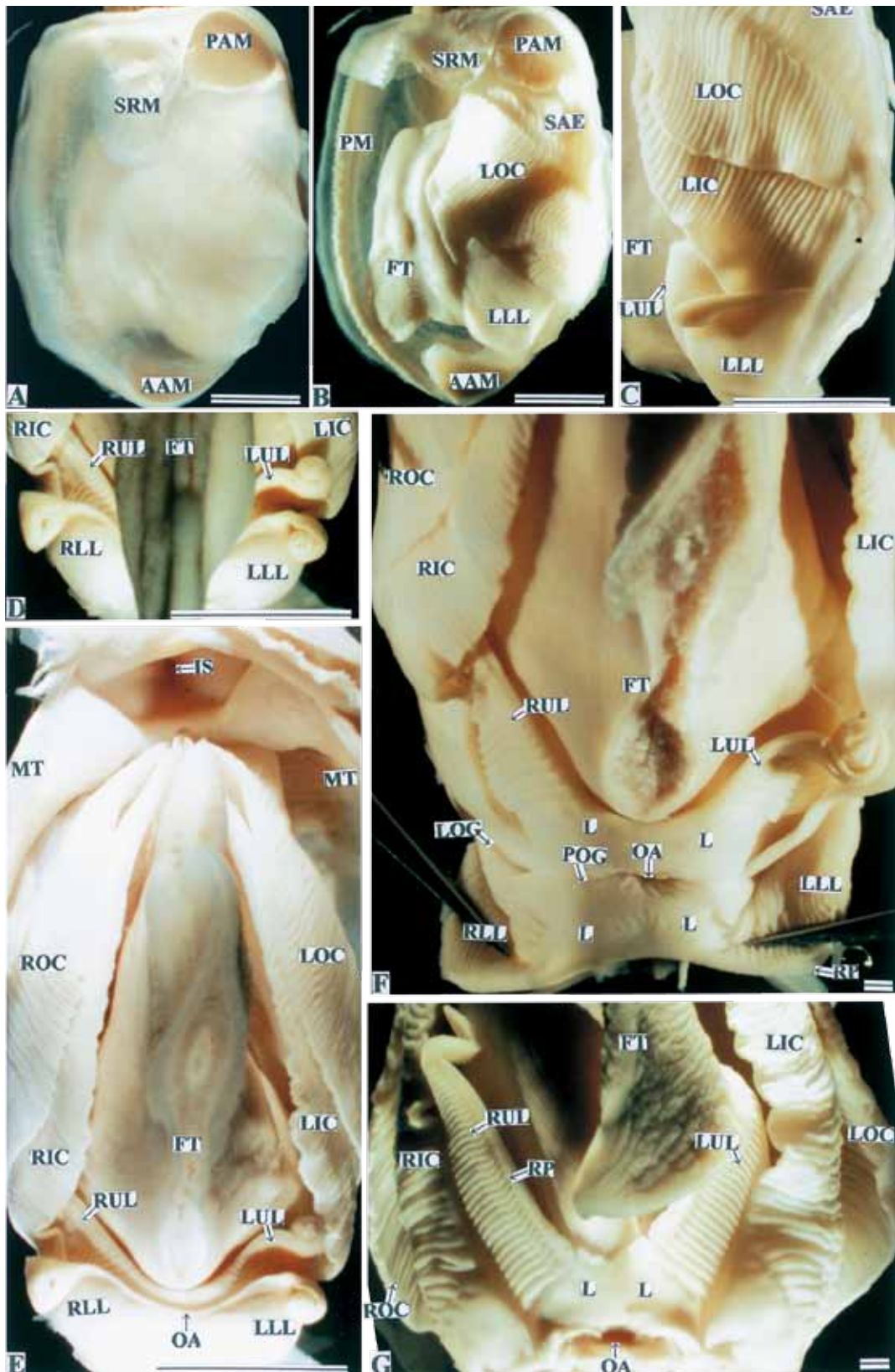
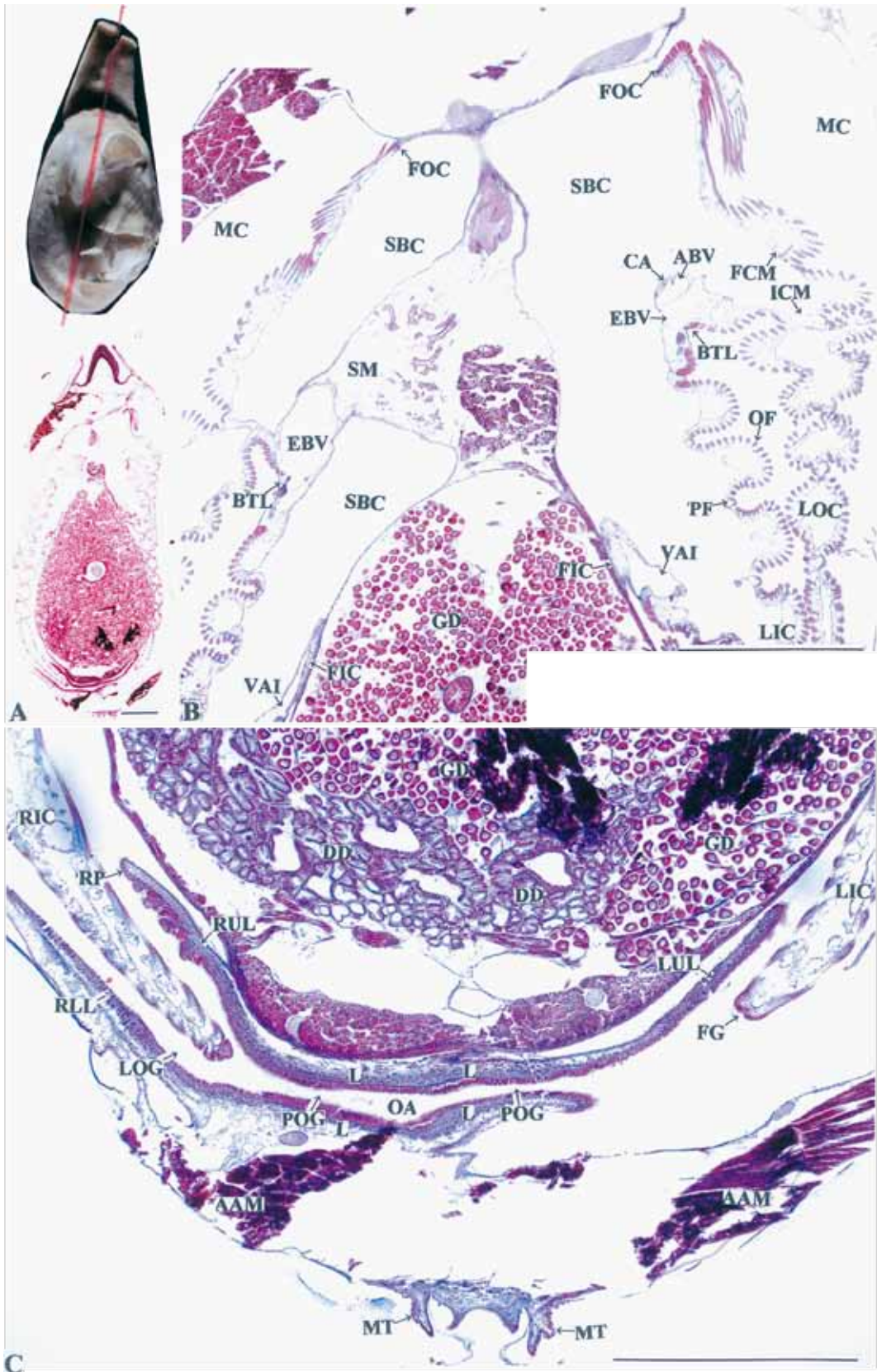


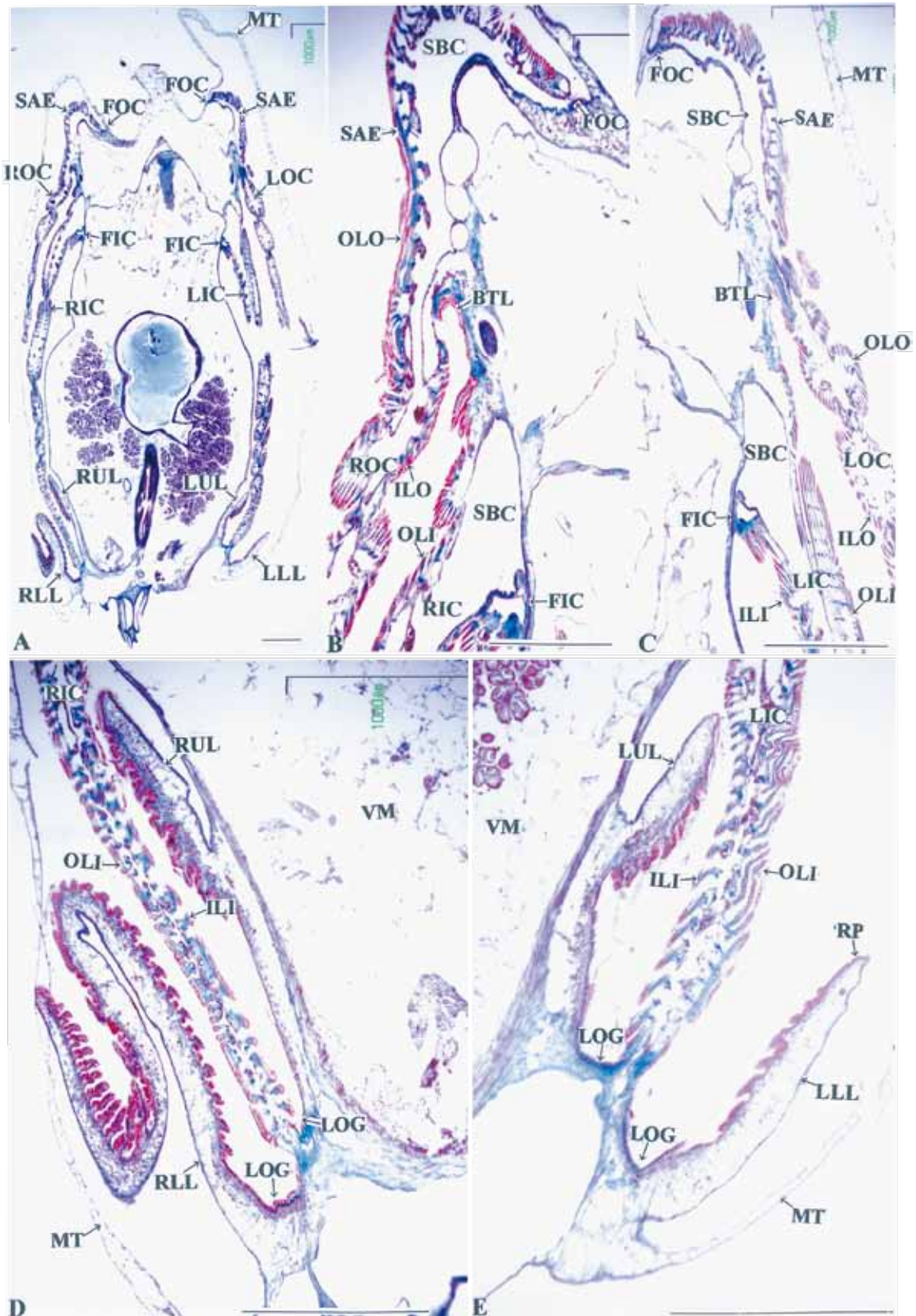
Fig. 28. Cross section of the lamina in the Japanese short-neck clam. Figs. B-D, Magnified views of essential parts of Fig. A. Azan stain. Scale bar in Fig. A = 1 mm, and the bars in Figs. B-D = 10  $\mu$ m.



**Fig. 29.** Stereoscopic micrographs of the labial palp in the Japanese short-neck clam. Fig. A, Surface of the soft body; Figs. B and C, Labial palp and ctenidium after removal of the mantle; Fig. D, Ventral side view of the labial palp; Fig. E, Ventral side view of the labial palp after removal of the foot; Fig. F, Internal construction of the labial palp in which the upper and the lower lips are pulled apart; Fig. G, Internal construction of labial palp after removal of the lower lips. Scale bars in Figs. A-E = 1 cm, and the bars in and Fig. G = 1 mm.

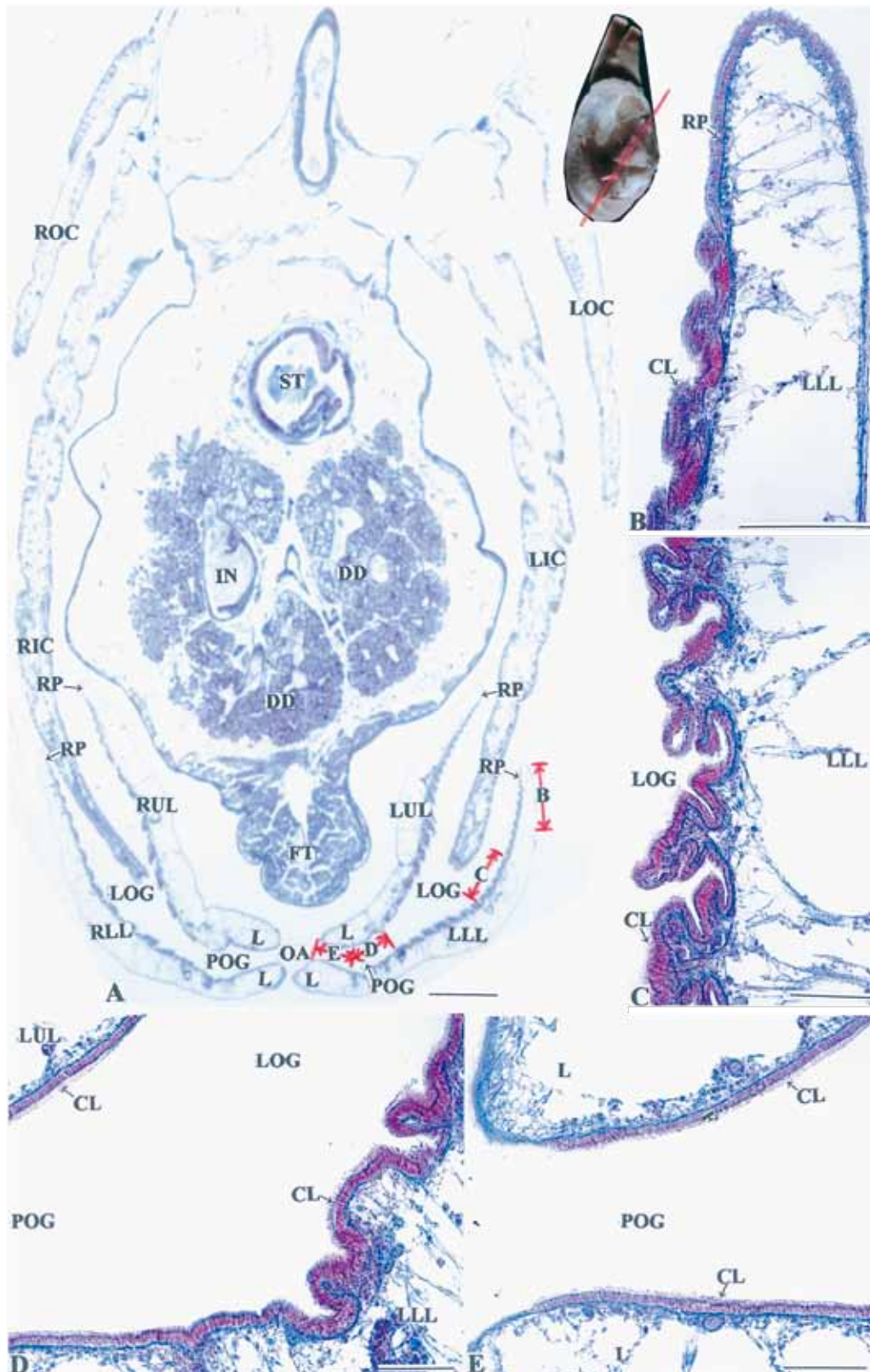


**Fig. 30.** Section of the labial palp and supra-branchial cavity in the Japanese short-neck clam. Transverse red line in the middle-left small figure represents the cutting-plane line of the soft part. Fig. B, Magnified view surrounding the supra-branchial cavity in Fig. A; Fig. C, Magnified view of the labial palp in Fig. B. Azan stain. Bar in Fig. A = 1 cm, and bars in Figs. B and C = 1 mm.

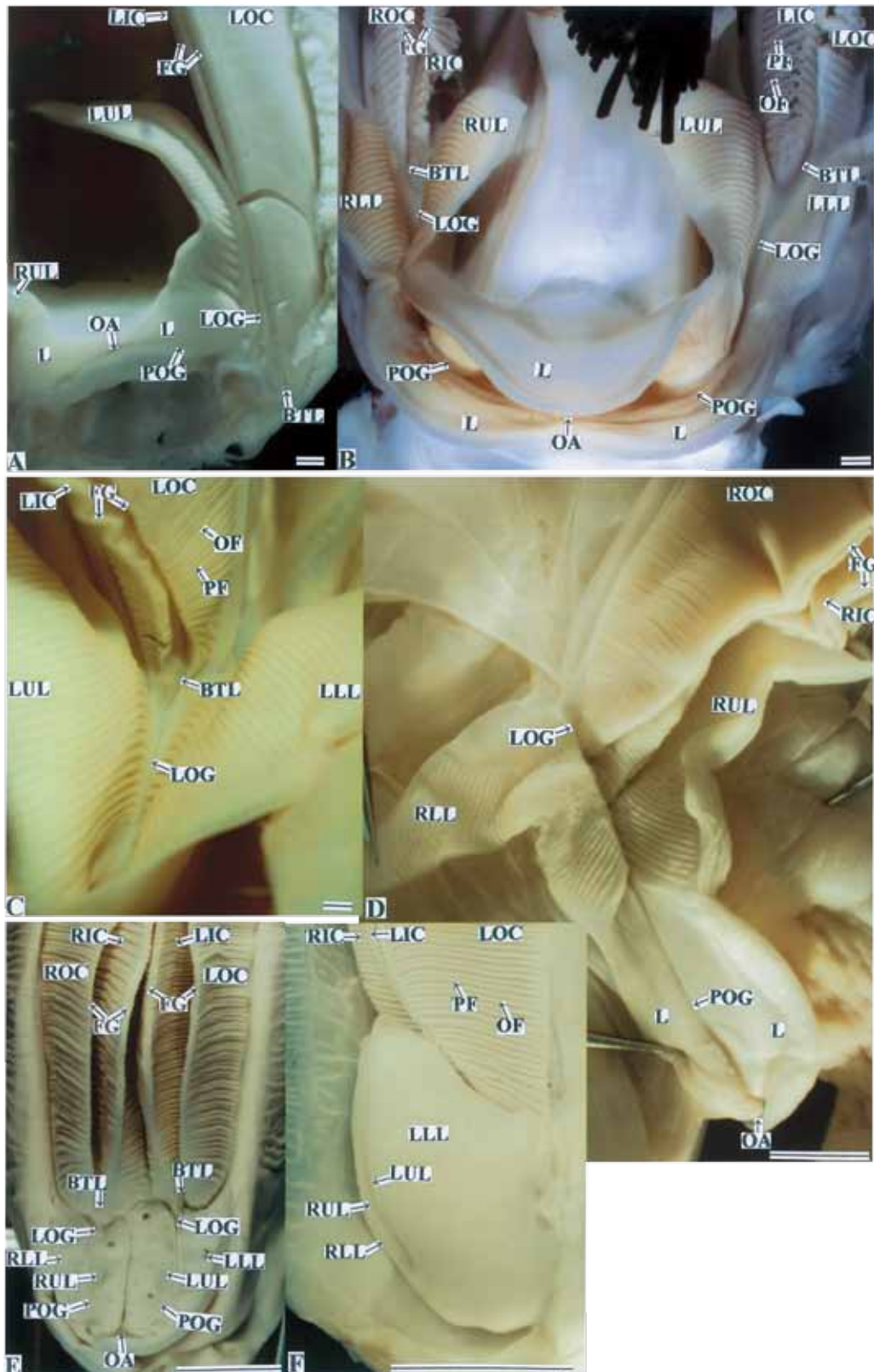


**Fig. 31.** Section of the labial palp and the supra-axial extension of ascending lamella of outer demibranch (SAE) in the Japanese short-neck clam. Figs. B and C, Magnified view of SAE of the right and the left outer ctenidia in Fig. A; Figs. D and E, Magnified view of the right and the left side of the labial palp in Fig. A. Azan stain. Scale bars = 1 mm.

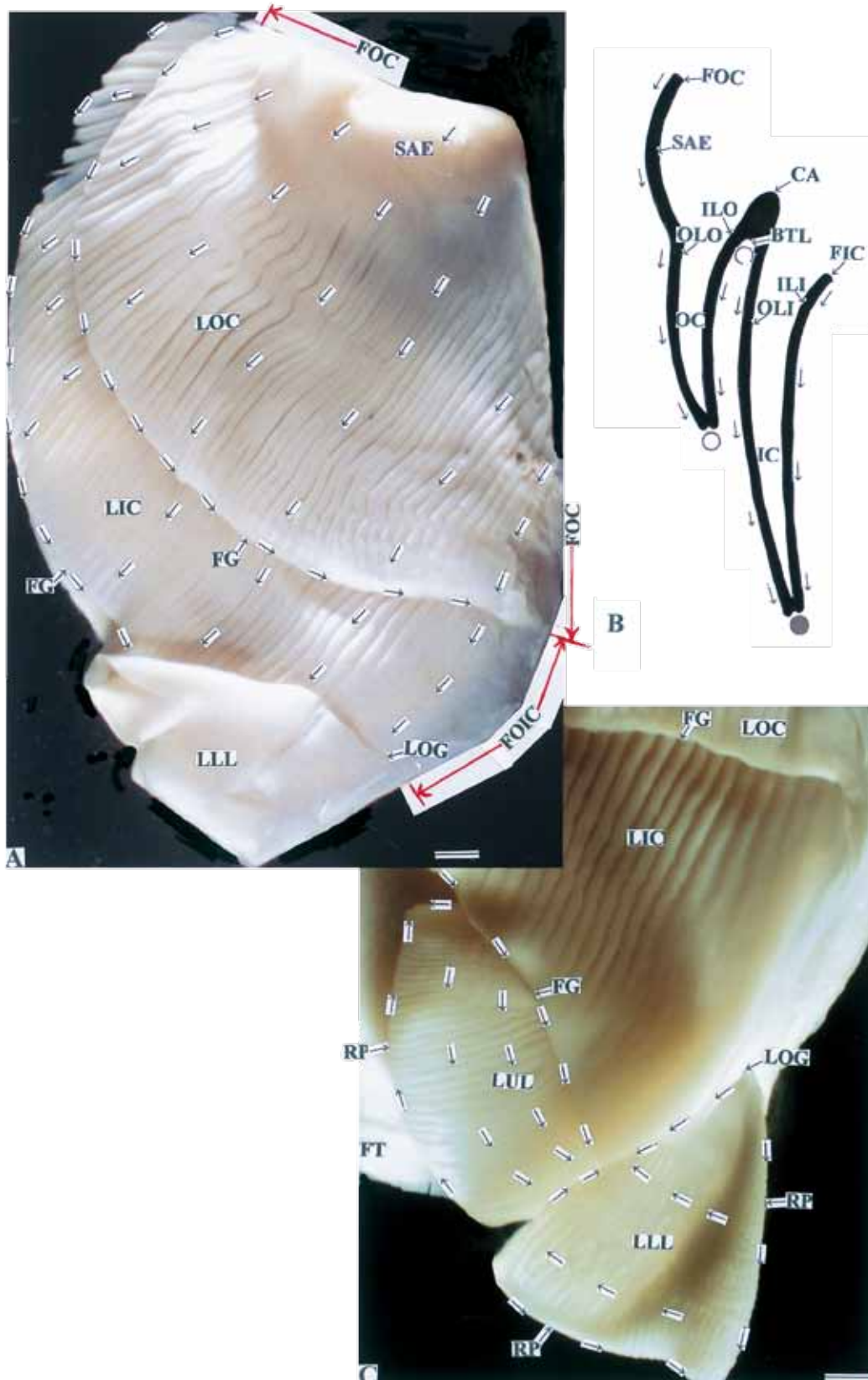




**Fig. 32.** Section of the labial palp and the supra-branchial cavity in the Japanese short-neck clam. Transverse red line in the middle-left small figure represents the cutting-plane line of the soft part. The letter attached to the center of each red line in Fig. A corresponds to that of Figs. B-E. Fig. B, Magnified views of the ridges of palp of the labial palp in Fig. A; Fig. C, Magnified view of the lateral oral groove of the labial palp in Fig. A; Fig. D, Magnified view of the lateral oral groove and the proximal oral groove of the labial palp in Fig. A; Fig. E, Magnified view of the proximal oral groove and the lips of palp of the labial palp in Fig. A. Azan stain. Scale bars = 1 mm.



**Fig. 33.** Stereoscopic micrographs of the positional relation between the labial palp and the filament of the Blue mussel *Mytilus galloprovincialis* (Fig. A), the Black-lip pearl oyster *Pinctada margaritifera* (Fig. B), the Black-winged pearl oyster *Pteria penguin* (Fig. C), the Pen shell *Atriana* (Servatiana) *lischkeana* (Fig. D), the Densely lamellated oyster *Ostrea denselamellosa* (Figs. E and F). Fig. A, Ventral side view after removal of the left lower lip; Figs. B-D, Ventral side view; Fig. E, Ventral side view after removal of the lips; Fig. F, Lateral side view. Scale bars in Figs. A-C = 10  $\mu$ m, and the bars in Figs. D-F = 100  $\mu$ m.



**Fig. 34.** Directions of particle transport on the ctenidium (Fig. A) and on the labial palp (Fig. B) in the Japanese short-neck clam. Arrows, Directions of particle transport; Open circle in Fig. B, The positions of longitudinal current leading particles to the dorsal side of the outer lamina (or the fused border of outer lamina of outer ctenidium); Closed circle in Fig. B, The positions of longitudinal current leading particles to the lateral oral groove. Scale bars = 100  $\mu$ m.