サラガイの鰓構造

山元憲一・荒木 晶・半田岳志*

Anatomical Structure of Ctenidium in *Megangulus venulosa* (Tellinidae:Veneroida: Bivalvia)

Ken-ichi Yamamoto, Akira Araki and Takeshi Handa[†]

Abstract : The structure of the ctenidium in the *Megangulus venulosa* (Tellinidae: Veneroida) was examined. In the outer ctenidium, the outer lamina is lacking and the inner lamina is upturned from the ctenidial axis. In the inner ctenidium, the outer lamina is descending and the inner lamina is ascending. The ventral bend is situated along the top of the outer lamina. Only the inner ctenidium reaches the lateral oral groove into the labial palp. The laminae are flat and are composed of the ordinary filaments. The inner lamina of outer ctenidium is fixed in the fixed-membrane of the inner lamina of outer ctenidium which develops between the ordinary filament (OF) and the longitudinal vessel running along the edge of fixed-membrane of the inner lamina of outer ctenidium. The inner ctenidium is fixed in the inner-laminar connecting membrane which develops between OF of the inner lamina and OF of the outer lamina. Each OF is bonded together in the interfilamentar junction of the form of an intra-plical band and being fixed in the inter-filament connecting membrane composed of the lacunar tissue of the interfilamentar junction. Judging from these structure, the cetenidium of the *M. venulosa* is Homorhabdic eulamelibranch.

Key words : *Megangulus venulosa*; Ctenidium; Inner-filament connecting membrane; Interfilamentar junction of the form of an intra-plical band; Lacunar tissue of the interfilamentar junction; Ordinary filament



二枚貝類の鰓構造は、ウグイスガイ目ウグイスガイ科の アコヤガイPinctada fucata martensii, シロチョウガイ 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ョウガイHyriopsis schlegeliで表されている¹⁴。

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、二枚貝類についてはイガ イ目イガイ科のムラサキイガイMytilus galloprovincialis お よびムラサキインコ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 チョウガイPinctada 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,マルスダレガイ科の アサリRuditapes philippinarum の鰓構造を解剖学的および 組織学的に明らかにしてきた5-17)。イガイ目の鰓葉は常鰓 糸が平坦に並んだ構造で、各常鰓糸を繊毛で連結した糸鰓 型を示している^{5.6)}。ウグイスガイ目ウグイスガイ科およ びハボウキガイ科の4種、カキ目イタヤガイ科の2種は、 主鰓糸と常鰓糸が波形に並んだ構造で、それぞれの鰓糸の 間を繊毛で連結した擬弁鰓型を示している7.9.11.12)。カキ目 イタボガキ科のイタボガキおよびマガキ、マルスダレガイ 目のアゲマキガイ,マテガイおよびアサリは,主鰓糸と常 鰓糸が波形に並んだ構造で、各鰓糸を膜状の組織で連結し た弁鰓型を示している¹⁵⁻¹⁷⁾。鰓全体の形は、アサリの他で は、鰓全体の横断面が「W型」を示している⁷⁻¹⁶⁾。アサリ でも、横断面は「W型」を基本としているが、外鰓外葉の

水産大学校生物生産学科(Department of Applied Aquabiology, National Fisheries University) † 連絡先(Corresponding author): handat@fish-u.ac.jp 基部が左右のいずれも拡張して外鰓外葉上軸拡張を形成し ている¹⁷⁾。しかし、ニッコウガイ科の鰓葉は常鰓糸が平坦 に並んだ構造で、各鰓糸を膜状の組織で連結した弁鰓型で あるが、鰓の横断面は外鰓外葉が欠落し、外鰓内葉が上方 に展開し、内鰓のみが前記の貝類と同様に下方に展開した 形を示すことが報告されている^{19,20)}。また、前記のイガイ 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⁵¹⁴⁾。マルスダレガイ目のアゲマキガイ、マテガ イやアサリでは、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^{15,17)}。しかし、マルスダレガ イ目のニッコウガイ科Tellinidae でも、同様に水管を形成 している¹⁸⁾。

本研究では、アゲマキガイ、マテガイやアサリと同じマ ルスダレガイ目に所属するニッコウガイ科のサラガイ *Megangulus venulosa*の鰓構造を解剖学的に明らかにした。 なお、二枚貝の分類は奥谷²¹⁾に従った。

材料および方法

実験には、オホーツク海沿岸域で採取した殻長82.5±4.3 mm (平均値±標準偏差,以降同様に表す),殻高52.7±1.6 mm,殻幅21.1±1.4 mm,体重62.8±9.6gのサラガイ15個 体を用いた。サラガイは、約0.4Mの塩化マグネシウム水溶 液²²⁾に2~4時間浸漬して軟体部を伸展させ、Davidson 液²³⁾で固定した。軟体部の観察は、主に実体顕微鏡で行った。

水管

結果および考察

サラガイが属しているニッコウガイ科では、捕食は入水 管を延ばして底質上の有機沈殿物を吸入して行っている¹⁸⁾。 サラガイでも、水管は入水管(IS)と出水管(ES)が基 部から分かれて、それぞれが長く発達している様子が確認 される(Figs. 1F; 2A-E)。しかし、サラガイの水管の基本 構造は、アゲマキガイ¹⁵⁾、マテガイ¹⁶⁾やアサリ¹⁷⁾と同様に、 背側に出水管(ES)を、腹側に入水管(IS)を外套膜(MT) の後端に接着させている(Figs. 1F; 2A,B,D,E)。それらの 貝類¹⁵⁻¹⁷⁾と同様に、入水管の基部は外套腔(MC)に開口 し(Figs. 1F; 2B)、出水管の基部は鰓上腔(SBC)に開口 している(Figs. 2D, E)。また、外套腔(MC)と鰓上腔(SBC) は、鰓の先端から入水管と出水管の境の基部に延びた前鰓 葉懸垂膜(FSM)で仕切られている(Figs. 2D, E)。

鰓

水中の懸濁物を濾過して捕食しているムラサキイガイ, ムラサキインコ,マベ,アコヤガイ,クロチョウガイ,リ シケタイラギ,ヒオウギ,ホタテガイ,イタボガキ,マガ キなどの鰓は,殻を除去すると軟体部の表面に大きく展開 している^{5,16)}。これらの貝類と比較して,サラガイの鰓は 小さく,水管(IS,ES)の基部から後閉殻筋(PAM)と前 閉殻筋(AAM)の中間付近までしか展開していない(Fig. 1F)。

また,外套膜を除去して体側から鰓の表面を見ると,中 央付近に筋が入っているように見える(Figs. 1F; 3A)。こ の部位を拡大すると,鰓葉が筋の部位で上下に分かれてい る(Figs. 1F; 3A)。左右の鰓葉を腹側から見ると,左右と もに外鰓が筋の部位より上側に展開し,下側に内鰓が展開 している様子が確認される(Fig. 3D)。従って,筋の部位 は鰓軸(CA)であることが明らかである(Figs. 3D, E)。

Ridewood¹⁹⁾ およびAtkins²⁰⁾ は糸鰓型および擬弁鰓型の 鰓は多くの種では外鰓と内鰓の大きさがほぼ同じで、鰓の 横断面が「w型」を示すが、 真弁鰓型では属および種毎に 特徴ある形を示す鰓が出現することを報告している。この ように糸鰓型のムラサキイガイやムラサキインコガイ, 擬 弁鰓型のウグイスガイ目のマベ、アコヤガイ、クロチョウ ガイ、リシケタイラギおよびカキ目のヒオウギ、ホタテガ イ、弁鰓型のカキ目の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、鰓の横断面が「w型」を示して いる⁵⁻¹⁴⁾。真弁鰓型の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、鰓の横断面が「w型」 を示している^{15,16)}。真弁鰓型のアサリでも、鰓の横断面の 基本構造は同じ「w型」を示している。しかし、アサリの 外鰓外葉の基部は大きく拡張した外鰓外葉上軸拡張を有す 鰓の形を示している。一方、真弁鰓型のサラガイが属する ニッコウガイ科の鰓の横断面は、外鰓内葉が鰓軸から上方 に展開し、その先端部が下方へ著しく屈曲し、内鰓は前記 の貝類と同様の形で鰓軸から下方に展開すると報告されて いる¹⁹²⁰⁾。サラガイでも同様に、鰓は外鰓外葉が欠落し、 外鰓内葉 (ILRO, ILLO) が鰓軸 (CA) より上側に展開し ている様子が確認される (Fig. 3F)。内鰓外葉 (OLI, ILRO. ILLO) は鰓軸(CA)より下側に展開して鰓葉腹部 屈曲部 (VB) で折り返し、続いて内鰓内葉 (ILI, ILRI, ILLI) が上向きに展開している (Fig. 3F)。このような外 鰓内葉と内鰓の構造(Figs. 3F; 4B-E; 5E, F; 6A, D)を模 式的に示すとFig. 3Gのように表される。しかし、他のニッ

コウガイ科の鰓の横断面¹⁹²⁰⁾ と異なって,外鰓内葉 (ILO, ILRO, ILLO) は先端が下方へ著しく屈曲する様子は観察 されない (Figs. 3F; 4B-E; 5E, F; 6A, D)。

一方,外套膜(MT)を除去して体側から見ると,鰓は 後閉殻筋(PAM)と鰓葉懸垂膜(SM)で連結されている (Figs. 1F; 2B)。横断面では,鰓は外鰓内葉(ILO)の外 鰓内葉合着縁(FIOC)で後閉殻筋から延びた鰓葉懸垂膜 (SM)に接着して懸垂している構造が観察される(Figs. 3F; 4B; 5B, E, F)。鰓と後閉殻筋の間を切断して鰓を摘出 して後閉殻筋側から見ると,鰓は外鰓内葉(ILO, ILRO, ILLO)が鰓葉懸垂膜(SM)に外鰓内葉合着縁(FIOC) で接着され,この鰓葉懸垂膜(SM)が後閉殻筋に連結さ れている様子が一層顕著である(Fig.5C)。

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,鰓を軟体 部から摘出して腹側から見ると,出水管近くでは一つに なっている(Fig. 3D)。このように取水管近くでは鰓上腔 が一つになっている様子は,鰓を摘出して前(後閉殻筋) 側から見ると一層顕著である(Fig. 5C)。

一方, 鰓を腹側から背側に向って順に縦に切断して観察 すると次のようになる。鰓上腔(SBC)は、出水管近くで は1本になっている(Fig. 4A)。次いで、左右の外鰓に1 本ずつと左右の内鰓の基部が一つとなった1本の合計3本 となっている(Fig. 3F; 4B; 5D, E; 6A, D)。更に進むと、 左右の外鰓の基部に1本ずつと左右の内鰓のそれぞれの基 部に1本ずつの合計4本となっている(Figs. 4C-E; 5F; 7D, E)。

外鰓内葉

外鰓は外葉が欠落し、内葉(ILO, ILRO, ILLO)が鰓軸 から上向きに展開した形を示している(Figs. 3F,G; 4A-E; 5D-F; 6A, D)。このような外鰓内葉(ILO)は左右(ILLO, ILRO)が同じ形を示している(Figs. 3F; 4A-E)。鰓腔側 から見ると,外鰓内葉(ILO, ILRO, ILLO)は常鰓糸(OF) が鰓軸(CA)から鰓葉の先端に向って走行した形を示し ている(Fig. 3C, E)。鰓上腔(SBC)側から見ると,鰓軸 (CA)に並走する入鰓静脈(ABV)から外鰓内葉合着縁 (FIOC)に向って外鰓内葉を固定する膜(外鰓内葉固定膜, FML)の縁を縦走する血管(外鰓内葉固定膜縁縦走血管, VFM)が走行する様子が認められる(Fig. 6D)。この外 鰓内葉固定膜縁縦走血管(VFM)は鰓腔側の常鰓糸を固 定する外鰓内葉固定膜(FML)の鰓上腔(SBC)側の端 を縦走する形となっている(Figs. 5F; 6D)。このような形 は、内鰓(Figs. 8A-D; 9B-F)のように内葉と外葉の間に 展開する鰓葉間連結膜が中間で切断されて内葉側と外葉側 の二つの三角形に分かれた後、外葉の部分が消失し、内葉 側に残った三角形の鰓葉間連結膜の切断された端を血管が 縦走している様相を示すと連想される。

実際に, 鰓上腔 (SBC) から見ると, 外鰓内葉固定膜 (FML) および外鰓内葉固定膜縁縦走血管 (VFM) の走 行 (Fig. 6B-E) は, 次に紹介する内鰓の鰓葉間連結膜 (ICM) および鰓葉間連絡血管 (ICV) の走行と酷似した様相を示 している (Figs. 7D, E)。

内鰓の鰓葉連結

内鰓の外葉と内葉の間は、常鰓糸(OF)から延びる鰓 糸間連結膜(FCM)の数枚を一つに纏めた膜(鰓葉間連 結膜,ICM)で連結した構造となっている(Fig.9D-F)。

この鰓葉間連結膜(ICM)は、内鰓の基部を外葉と内葉 の間を連絡している鰓葉間連絡血管(ICV)から内鰓の先 端の鰓葉腹部屈曲部(VB)までの間を三角形に展開して いる(Figs. 3F; 4A, C-E)。このようにサラガイの鰓葉間 連結膜(ICM)は、外葉と内葉の相対する主鰓糸のみの間 に展開しているマベ⁷⁾、アコヤガイ⁸⁾、クロチョウガイ⁹⁾、 イタボガキ¹³⁾、マガキ¹⁴⁾、アゲマキガイ¹⁵⁾やマテガイ¹⁶⁾ と異なって、外葉(OLI)と内葉(ILI)のそれぞれの常鰓 糸(OF)の間を連結した構造となっている(Fig. 9B-F)。

一方, 鰓葉間連結膜 (ICM) の基部を走行する鰓葉間連 絡血管 (ICV, Figs. 3F; 4B; 5E; 6D; 7D, E; 8A, B) は, 鰓 軸 (CA) に並走する入鰓静脈 (ABV) と内鰓内葉の基部 を縦走する内鰓内葉基部縦走血管 (VAI) の間を連絡して いる (Figs. 5E; 6D; 7D, E)。この内鰓内葉基部縦走血管 (VAI) は内鰓内葉が内臓塊と接着している内鰓内葉合着 縁 (FIC) の部位に並走している (Fig. 7D, E)。

内鰓の鰓葉腹部屈曲部

外鰓は外葉が欠落し、内葉のみであることから、鰓葉腹 部屈曲部に相当する部位が見られない(Figs. 3F, G; 4B-E; 5D-F)。しかし、内鰓は断面を見ると外葉が鰓軸から下方 に延び、その先端が上方に屈曲して鰓葉腹部屈曲部(VB) を形成し、内葉が上方に外葉と同等の長さまで延びている (Figs. 3F, G; 4A, C-F)。このような内鰓の鰓葉腹部屈曲部 (VB)は、糸鰓類のムラサキイガイ⁵⁾、ムラサキインコ⁶⁾、 擬弁鰓類のマベ⁷⁾,アコヤガイ⁸⁾,クロチョウガイ⁹⁾,リ シケタイラギ¹⁰⁾, イタボガキ¹³⁾ やマガキ¹⁴⁾ と同様に, 食 物溝 (FG) を形成している (Fig. 9A)。しかし, 内鰓の 縦断面では、鰓葉腹部屈曲部(VB)は鰓糸が屈曲しただ けで、食物溝のような溝構造は確認されない(Figs. 3F; 4A, C-F; 8D)。Ridewood¹⁹⁾ およびAtkins²⁰⁾ はサラガイも 所属するTellinidae(ニッコウガイ科)では、内鰓の鰓葉 腹部屈曲部は極わずかな溝状、もしくは平坦な形状を呈し ていると報告している。これらのことから、サラガイの内 鰓の鰓葉腹部屈曲部の観察結果が溝構造を示す場合(Fig. 9A) と鰓糸が屈曲しただけの構造を示す場合 (Figs. 3F; 4A, C-F; 8D) と異なる原因は、鰓葉腹部屈曲部が極わず かに窪んだ形状を呈すことから鰓の固定条件で微妙に形状 が異なった結果と推測される。しかし、鰓葉腹部屈曲部の 形状については、組織学的手法も含めて更なる検討を要す と考えている。

鰓糸連結

鰓糸は、糸鰓型のムラサキイガイ⁵⁾ やムラサキインコ⁶⁾ と同様に、常鰓糸 (OF) が平坦に連なった構造となって いる (Figs. 3C, E; 9A-F)。しかし、横断面を見ると、各 常鰓糸を鰓糸連結盤の繊毛で接着しているムラサキイガイ ⁵⁾ やムラサキインコ⁶⁾と異なって,各常鰓糸の間は鰓糸 合着帯 (IPB) で接着されている (Fig. 9B-F)。更に, 鰓 糸合着帯は鰓糸間連結膜(FCM)へと繋がっている(Fig. 9D-F)。この鰓糸間連結膜 (FCM) は, 複雑なlacunartissue of the interfilamentar junction¹⁹⁾ (鰓糸間連結格子様組織, LFJ)を形成し、鰓糸間連結膜腔(FMS)を残して網目状 の構造を形成して各常鰓糸を連結している様子が観察され る (Fig. 8F, G)。このような鰓糸間連結格子様組織はドブ ガイの仲間Anodonta cygnea やオオノガイの仲間Mya arenaria などの鰓葉で認められている¹⁹⁾。鰓糸間連結膜, 鰓糸間連結格子様組織および鰓糸間連結膜腔の構造につい ては、組織学的な検討も要すと考えている。

Dufour and Beninger²⁴⁾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,主鰓糸と常鰓糸の間 および隣接した常鰓糸の間を繊毛のある突起物で接合して いるHeterorhabdic pseudolamellibranchの4つの型に分 けている。これに従うと、サラガイの鰓葉は内葉と外葉の 間を鰓葉間連結で接合し、平坦に並んだ常鰓糸の間を鰓糸 間連結で接合していることから、Homorhabdic filibranch 構造のムラサキイガイ⁵⁾ やムラサキインコ⁶⁾, Heterorhabdic pseudolamellibranch構造のマベ⁷⁾,アコヤ ガイ⁸⁾ やクロチョウガイ⁹⁾,ヒオウギ¹¹⁾,ホタテガイ¹²⁾, イタボガキ¹³⁾ やマガキ¹⁴⁾,Heterorhabdic eulamellibranch 構造のアゲマキガイ¹⁵⁾,マテガイ¹⁶⁾ やアサリ¹⁷⁾と異なって, Homorhabdic eulamellibranch構造として分けられる (Fig. 9B-F)。

これらの観察からサラガイの鰓での水流を推測すると, 次のようになる。海水は、入水管(IS)から外套腔(MC) へ吸入され、常鰓糸(OF)の間を通過し、鰓糸間連結膜 間腔(FMS)を経由して鰓腔(BC)へ流入する。この海 水は鰓上腔(SBC)を経由して出水管(ES)から殻外へ 排出される。

鰓葉の血流

鰓葉の血流は、前記に紹介した鰓葉の構造から推測する と次のようになる。外鰓では、主な血流は入鰓静脈(ABV) から外鰓内葉固定膜縁縦走血管(VFM)を経由して外鰓 内葉(ILO)の先端へ到達し、ここから外鰓内葉の常鰓糸 血管(VOF)を流れて出鰓静脈(EBV)へ流出する(Fig. 9G)。外鰓内葉固定膜縁縦走血管(VFM)を流れる途中 では、一部の血液は同血管から短絡して外鰓内葉固定膜 (FML)の血管を経由して常鰓糸血管(VOF)へ流入し、 出鰓静脈(EBV)へ流出する。

内鰓では,主な血流は入鰓静脈(ABV)から鰓葉間連 結血管(ICV)を経由して内鰓内葉基部縦走血管(VAI) へ流入し,同血管から内鰓内葉(ILI)の常鰓糸血管(VOF) を流れて鰓葉腹部屈曲部(VB)へ到達し,ここから内鰓 外葉(OLI)の常鰓糸血管(VOF)を流れて出鰓静脈(EBV) へ流出する(Fig.9G)。内鰓内葉(ILI)の常鰓糸血管(VOF) を流れる途中では,一部の血液は短絡して内鰓内葉(ILI) の鰓糸合着帯(IPB),次いで鰓糸間連結膜(FCM)の血 管を通過した後,鰓葉間連結膜血管(VICM)を経由して, 内鰓外葉(OLI)の鰓糸間連結膜(FCM),次いで鰓糸合 着帯(IPB)の血管を通過した後,内鰓外葉(OLI)の常 鰓糸血管 (VOF)を流れて出鰓静脈 (EBV) へ流出する (Fig. 9B-F)。鰓糸合着帯の血管, 鰓糸間連結膜の血管および鰓 葉間連結膜血管の走行については, 組織学的にも検討する ことを考えている。

唇弁

唇弁(LP)は、マベ⁷⁾、アコヤガイ⁸⁾やクロチョウガ イ⁹⁾では、唇弁まで延びた外葉の先端と内葉の先端を上 唇弁(LUL, RUL)と下唇弁(LLL, 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。サラガイでは、ア サリと同様に、内葉の先端だけが唇弁まで延びて、上唇弁 と下唇弁に挟まれた構造である(Figs. 10C; 11A, B)。

しかし, 唇弁の基本構造は, マベ⁷⁾, アコヤガイ⁸⁾ やク ロチョウガイ⁹⁾ 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 (Fig. 11B, D)。

また, 唇弁の側位口溝 (LOG) の走行は, ムラサキイ ガイ, マベ, クロチョウガイ, リシケタイラギやイタボガ キでは, 鰓糸の走行と直角になっている¹⁷⁾。しかし, サラ ガイの側位口溝の走行は, アサリ¹⁷⁾と同様に, 鰓糸の走 行と平行になっている (Fig. 11C)。

要 約

サラガイの鰓構造を調べた。外鰓は外葉が欠落し、内葉 が鰓軸から上方に延びている。内鰓は外葉が鰓軸から下方 に延びて、鰓葉腹部屈曲部を形成し、続いて内葉が内鰓の 基部に向かって上方へ延びている。内鰓だけが唇弁に達し ている。鰓糸は平坦に並んだ常鰓糸で構成されている。外 鰓は内葉が常鰓糸と外鰓内葉固定膜縁縦走血管の間に展開 する外鰓内葉固定膜で固定されている。内鰓は外葉と内葉 の常鰓糸の間が葉間連絡膜で固定されている。各常鰓糸は 鰓糸合着帯で接着され、鰓糸間連結格子組織を構成した鰓 糸連結膜で連結されている。これらの構造から、サラガイ の鰓はHomorhabdic eulamellibranch 構造を示すと判断し た。

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)
- 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:ムラサキイガイの鰓構造.水大校 研報, 61, 123-142 (2013)
- 6)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)
- 7)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)
- 4) 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)
- 9) 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)
- 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)
- 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)
- 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)
- 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)
- 14) 山元憲一, 半田岳志:マガキの鰓構造.水大校研報, 61, 190-210 (2013)
- 15) 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)
- 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)
- 17)山元憲一,半田岳志,荒木晶:アサリの鰓構造.水大校 研報,65,69-111 (2017)
- 18) 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)
- 19) Ridewood WG : On the structure of the gills of the lamellibranchia. *Philos Trans R Soc Lond B*, **195**, 147-284 (1905)
- 20) Atkins D: On the ciliary mechanisms and interrelationships of lamellibranchs. Part III: Types of lamellibranch gills and their food currents. *QJ Microsc Sci*, **79**, 375-421 (1937)

- 21)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)
- 22) 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)
- 23) Bell TA, Lightner DV: A Handbook of Normal

Penaeid Shrimp Histology. World aquaculture society, USA, 2 (1988)

24) 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)

| Short forms used in the figures | |
|---|------------|
| AAM, anterior adductor muscle | 前閉殼筋 |
| ABV, afferent branchial vein | 入鰓静脈 |
| BC, branchial cavity | 鰓腔 |
| CA, ctenidial axis | 鰓軸 |
| DD, digestive diverticula | 中腸腺 |
| EBV, efferent branchial vein | 出鰓静脈 |
| ES, exhalent siphon | 出水管 |
| 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 |
| FIOC, fused border of inner lamina of outer ctenidium | 外鰓内葉合着縁 |
| FML, fixed-membrane of the inner lamina of outer ctenidium | 外鰓内葉固定膜 |
| FMS, inter-filament connecting membrane space | 鰓糸間連結膜間腔 |
| FOIC, fused border of outer lamina of inner ctenidium | 内鰓外葉合着縁 |
| FSM, frontal part of suspensory membrane of filament | 鰓葉懸垂膜前部 |
| FT, foot | 足 |
| ICM, inter-laminar connecting membrane | 鰓葉間連結膜 |
| ICV, inter-laminar connecting vessel | 鰓葉間連結血管 |
| ILI, inner lamina of inner ctenidium | 内鰓内葉 |
| ILLI, inner lamina of left inner ctenidium | 左内鰓内葉 |
| ILLO, inner lamina of left outer ctenidium | 左外鰓内葉 |
| ILO, inner lamina of outer ctenidium | 外鰓内葉 |
| ILRI, inner lamina of right inner ctenidium | 右内鰓内葉 |
| ILRO, inner lamina of right outer ctenidium | 右外鰓内葉 |
| IN, intestine | 腸 |
| IPB, interfilamentar junction of the form of an intra-plical band | 鰓糸合着帯 |
| IS, inhalent siphon | 入水管 |
| L, lip | 唇 |
| LFJ, lacunar tissue of the interfilamentar junction | 鰓糸間連結格子様組織 |
| LIC, left inner ctenidium | 左内鰓 |
| LG, ligament | 靱帯 |
| 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 |

| OA, oral aperture | 口 | |
|--|--------------|--|
| OF, ordinary filament | 常鰓糸 | |
| OLI, outer lamina of inner ctenidium | 内鰓外葉 | |
| OLLI, outer lamina of left inner ctenidium | 左内鰓外葉 | |
| OLRI, outer lamina of right inner ctenidium | 右内鰓外葉 | |
| OS, oesophagus | 食道 | |
| PAM, posterior adductor muscle | 後閉殻筋 | |
| PM, pallial muscle | 外套筋 | |
| POG, proximal oral groove | 近位口溝 | |
| 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 | |
| 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 | |
| VAI, longitudinal vessel running along the base of inner lamina of inner ctenidium | 内鰓内葉基部縦走血管 | |
| VB, ventral bend of the ctenidium | 鰓葉腹部屈曲部 | |
| VFM, longitudinal vessel running along the edge of fixed-membrane of the inner lamina of outer ctenidium | | |
| | 外鰓内葉固定膜縁縦走血管 | |
| 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 | |
| VT, ventricle | 囲心腔 | |



Fig. 1. External shell valves and the soft body in *Megangulus venulosa*. A, External right shell valve; B, Ventral side view of the shell valves; C, Dorsal side view of the shell valves; D, Ventral surface of the soft body after turning over the mantles; E, Right side view of the soft body after removal of the shell valves; F, Right side view of the soft body after removal of the shell valves; F, Right side view of the soft body after removal of the shell valves; F, Right side view of the soft body after removal of the right mantle. Bars = 1 cm.



Fig. 2. Siphons and supra-branchial cavity in *M. venulosa*. A, Right side view of the soft body after removal of the right mantle; B, Magnified view of the siphon in A; C, Ventral side view of the inhalent siphon after pulling the mantles apart; D, The soft body after sectioning that shown in B; E, Magnified figure of siphons and supra-branchial cavity in D. Bars in A-D = 1 cm, and bar in E = 1 mm.



Fig. 3. Appearance of the ctenidium in *M. venulosa*. Red solid lines on the upper-left small figure (Fig. A) represent the cutting-plane lines of the soft body and the letter attached to the terminal of each red line correspond to that of figure. A, Right side view of the soft body after removal of the right mantle; B and C, Surface of the ctenidium near boundary of the outer and inner ctenidia (the ctenidial axis); D-F, Respective surfaces of the soft body dissected along the cutting-planes shown in red solid lines (D-F) in A; G, Schema of the outer and inner ctenidia. Bar in A = 1 cm, and bars in B-F = 1 mm.



Fig. 4. Vertical sections of the ctenidia in *M. venulosa*. Red solid lines on the upper-left small figure represent the cuttingplane lines of the soft body and the letter attached to the terminal of each red line correspond to that of figure. Bars = 1 cm.



Fig. 5. Surface and vertical-sectional views of the outer ctenidium in *M. venulosa*. Red solid lines in the figure (A and B) on the upper left side represent respective cutting-plane lines of the soft body and the letter attached to the terminal of each red line correspond to that of figure. Bars = 1 mm



Fig. 6. Internal morphology of the outer ctenidium in *M. venulosa*. Red solid lines in the figure on the upper middle side represent the cutting-plane lines of the soft body and the letter attached to the terminal of each red line correspond to that of figure. Bars in A and D=1 mm, and bars in B, C, E and $F = 100 \mu$ m.



Fig. 7. Internal morphology of the supra-branchial cavity in *M. venulosa*. A, Right side view of the soft body after removal of the right mantle; B, Magnified figure about the base of siphons; C, Supra-branchial cavity of the horizontal-sectioned soft body; D, Internal morphology of the supra-branchial cavity after removal of the viceral mass shown in C; E, Internal morphology of the supra-branchial cavity and the lamina of inner ctenidium after removal of the inner lamina of inner ctenidium. Bars in A and C= 1 cm, and bars in B, D and E = 1 mm.



Fig. 8. Vertical- and horizontal-sectioned inner ctenidia in *M. venulosa*. A-D, Vertical-sectioned inner ctenidium sectioned at cutting-plane lines shown by the red solid line in the upper left side small figure; E-G, horizontal-sectioned inner ctenidium sectioned at cutting-plane lines shown by the red solid line in the lower left side small figure. Bars = 1 mm.



Fig. 9. Transverse-sectioned inner ctenidium in *M. venulosa*. Red solid lines in the figure on the upper left side represent the cutting-plane lines of the soft body and the letter attached to the terminal of each red line correspond to that of figure. A-E, Transverse-sectioned inner ctenidium; F, Diagram of the blood circulation through the outer and inner ctenidia. Bars = 100μ m.



Fig. 10. Labial palp in *M. venulosa*. A, Right surface of the soft body after removal of the shell valves; B, Right surface of the soft body after removal of the right mantle; C, Right surface of the soft body after pulling the right lower lip of labial palp has been pulled apart; D, Ventral side view of the labial palp; E, Ventral side view of the labial palp after removal of the foot; F; Internal morphology of the labial palp. Bars in A-D = 1 cm, and bars in E and F = 1 mm.



Fig. 11. Internal morphology of the labial palp in *M. venulosa*. A and B, Internal morphology of the labial palp afte pulling the right lower and upper lips of labial palp have been pulled apart; C, Relationship between the right lower lip of labial palp and the right inner ctenidium after removal of the right upper lip of labial palp; D, Lip and mouth sectioned between the right upper and lower lips of labial palp; E, Internal morphology of the lip and the right lower lips of labial palp; B ars = 1 mm.