

生きている化石—オオベソオウムガイ— の特殊な触手(触鬚)の構造と機能 (予報)

** ** ***
福田芳生 • 三上 進 • 川本信之

はじめに

ソロモン群島とニュージーランドの中間に位置するニューカレドニア島は、ニッケル鉱の世界的産地として有名であるが、その近海にオオベソオウムガイ (*Nautilus macromphalus* Sowerby) と呼ばれる頭足類が多数生息していることが知られている。このようなオウムガイ類は、以前から動物学者や古生物学者の注目を集めている (Griffin, 1900; 浜田, 1965, 1966; 大森ほか, 1973)。

今回、幸運にもニューカレドニアの名誉総領事である筒井壤二氏の好意によって、1976年6月下旬頃、同島ヌーメア付近の水深50m前後の海中より捕獲された6個体のオオベソオウムガイがその1ヶ月後に、生きたまま“よみうりランド海水水族館”に寄贈された。水族館側では川本および三上による飼育・観察チームを編成し、その内の雌雄一対が1976年12月中旬現在まで5ヶ月以上の長期にわたって、閉鎖式循環水槽の中で生存させることに成功した (浜田, 1977)。

その間に交接・産卵、摂食状況がつぶさに観察写真撮影され、この生きている化石、オオベソオウムガイ類の生態に初めて科学のメス加えられ、今迄深い謎のベールにつつまれていたオウムガイの習性が次第に明らかになってきた (三上ほか, 1976; 1977)。

著者の一人である福田は、生きている化石—おうむがい—総合研究専門家協議会 (Japanese Expert Consultation of Living *Nautilus*: JECOLN) の研究グループに加わることができ、その生態を詳細に観察する機会に恵まれた。既にその飼育観察記録が三上ほか (1976)、蟹江ほか (1977)、浜田 (1977) によって近く公刊される運びと*

この研究は (JECOLN) の財政的援助によって成れたものである。生きている化石—おうむがい—総合研究専門家協議会 (JECOLN) 業績第5号

** 千葉県衛生研究所

*** よみうりランド海水水族館

なっているので、著者等は解剖・組織学上の立場から、このオオベソオウムガイの興味の焦点である触鬚と呼ばれる特別な触手について調べたので、以下に予報としてその概略を述べることにする。

材料および方法

組織学的な検索に供したオオベソオウムガイ (*Nautilus macromphalus* Sowerby) は、1976年9月17日に、“よみうりランド海水水族館”に於て死亡した雌の成体 (第5号個体、全重量640g) を使用した。軟体部に基づいて雌雄の別を見分けるには、雌の個体では雄に比して、口器の周囲に存在する鞘 (tentacle sheath) を持たない掌状の触手群が良く発達しており、その有無を確かめることにより、区別することが可能である。

資料はブアン氏液に固定されていたもので、眼の前方にある眼前触手 (pre-optic-tentacles) と、殻の下側に長く下垂する一対の触手 (digital tentacles) の一部を鋭利な鋏により順次脱水した。その一部をアセトン及びアミールアルコール等量液に投じ更に脱水し、臨界点乾燥装置 (日立製HCP-I型) により原型を保ったまま乾燥させ、カーボンと金の二重蒸着を行ない走査型電子顕微鏡 (日立・明石製MSM-II型) により観察と写真撮影を行なった。

光学顕微鏡による検討を目的としてアルコール系列に置いたものは、パラフィン包埋後、縦断面および横断面を含む厚さ5μmの切片を作成し、それぞれH-E染色、Azan染色、Luxol First Blue染色、PAS反応、Alcian Blue反応、Millon反応などの組織および組織化学的手技を試みた。

観察および論議

資料の触手は合計90本前後あり、それらは一般に口器の周囲にある多数の内側の触手と外側にある指状触手 (体の下方に垂れ下がっている太い長大な1対の触手がこれに含まれる (図1~2, 下方の矢印, 図20))、眼の前方および後方にある1対の短小な触手群に分けることができ (図

1~2, 上方矢印), それぞれ黄褐色の鞘に収納することができる(図3~5)。触手の外側は淡褐色を呈し, 内側は白色に近く, 多数の細かな横襞がほぼその全長に亘って分布している。横断面は三角型に近く, 最も幅の広い底辺に当る部分が横襞の存在する接触部になっている。触手の先端は丸味を帯びるか三角形状に尖り, 横襞は概して微弱である。

眼の前方および後方に位置する1対の短小な触手内側には, 肉眼でも明確に識別し得るほどに間隔の離れた舌状の突起列が, 長軸に対し直角方向に並列し, 形態的にも通常の指状触手とは幾分異なったものとなっている。

図7~9は, その先端近くの走査型電子顕微鏡像であるが, 末端は丸味を帯び, 外側に向かって三角形状舌状突起列が並んでいるのが明瞭に捕えられている。この舌状突起の基部から浅い溝が外側方に輪走している。図10は, その舌状突起の1つを示したものである。各々の突起の前面では窪み形成しているが, 内面では逆に膨みを持っている。表面には多数の分泌細胞の開口部が認められ(図10, 矢印), 常時粘液に覆われているため, その付着面ではゴワゴワした感じを与える。三角形状舌状突起の頂点付近に, 感覚能を具備していると考えられる丈の高い線毛束が散在している(図11~12, 矢位)。この構造はBarber & Wright(1969)^{*}が, オオベソオウムガイの眼の前方および後方にある短小な触手の透過型電子顕微鏡による観察で指摘している。巨大線毛(macrocilia)に相当するものと考えられ, 窪みを形成すること無く表皮表面に突出している。この構造からすると機械的受容器(mechano-receptor)としての機能を有しているように考えられ, 蟹江ほか(1977)の生態学的な観察と良く一致する。図13~14は, 指状触手の内でも蟹江ほか(1977)が述べている, 底質に向かって下垂する長大な1対の触手の先端部を示す走査型電子顕微鏡像である。図13の前面が内側接触面に当り, 多数の横襞から構成され, それらの横襞は触手末端に近づくに従って次第に幅を増して来る。図15は内側接触面の一部拡大であるが, 微絨毛の間に多数の分泌細胞の開口部が分布しているのが認められる(図

上方の矢印)。

図16はその外側を示しており, 触手末端に向かって横襞が瓦を並べたように一定の角度で並列していることが判る。内側の接触面に比較して, いくらか硬い感じがする。各横襞を分けている窪みも浅く, その底の部分まで走査型電子顕微鏡によって観察することが可能である。図17はそれを示したものである。表面を覆う緻密な微絨毛の間に, 放出過程にある球状の分泌滴(矢印)が認められる。

この組織切片の光学顕微鏡による観察では, 太い無髄神経線維索が触手中央部を長軸に平行に走り(図21), 内側接触面側に先の神経線維索と並列する2本の脈管が存在している。図25, A, G,)。その内, 外側に位置するものは他のものより太い。その周囲を縦走・輪走筋線維束が取巻き, この触手の主軸を構成している。横断面では, 縦走筋線維の間に輪走筋線維が放射状に分布し, 縦走筋線維を多数の筋束に細分している(図25G)。縦走および輪走筋線維の比率は8:2で, 縦走筋線維の方が優勢にある。このことは急速に触手を伸縮し, 鞘内に引込むに有利な構造と解釈される。

触手の縦断面内側では, 接触面を形成する横襞が種々の深さの窪みを形成し, 末端に向かってほぼ等間隔に並列している(図25, A)。触手末端では走査型電子顕微鏡の部分で述べた如く, 横襞の窪みも浅いものであるが, 中央部では深くなり鋸歯状に突出し, 最も良く発達している(図25, A, D)。鞘に近い基部では, 横襞は次第に高さを減じて行く。このように内側接触面では, 横襞の部位による形態的な変化が激しいにもかかわらず, 外側では窪みは浅く, その表面も扁平で, 部位による違いは極く小さい(図25, H)。

内側接触面に分布する横襞を覆う表皮は, 末端に面した側の表皮厚の値が著しく低いにもかかわらず, その反対側では100 μ 近い値を有し, そこに粘液多糖類の存在を示すPAS染色に, 中程度の反応性を有する果粒の充満した分泌細胞が密集している(図25, F)。この分泌細胞は, 蛋白染色(Millon反応)に対して弱陽性であることから, 成分は糖蛋白(glycoprotein)である可能性がある。他の頭足類では, 幼若なタコのKöl liker's organと呼ばれる特殊な表皮器官の部分に糖蛋白の存在が証明されている(Brocco et al., 1974)。他の果粒状細胞やAlcian Blueに陽性の酸性粘液

^{*} このBarber & Wrightによる観察記録は, 福田(1971)によってその概略が邦訳されている。

多糖類を含む、分泌細胞は少なく(図24)、この触手に粘着性を付与している物質は、前記の糖蛋白を含む果粒状細胞に由来していると考えて良いように思われる。実際、交接時に同触手の付着した面に押型のような粘液塊が認められ(図6、矢印)、それらの粘液は到底少数の果粒状細胞や Alcian Blue に陽性の分泌細胞だけでは補い切れないはずである。

触手末端に近い、横襞の鋸歯状突起を形成する上皮厚のある窪みに面した部分に、しばしば中央に小型の陰窩(crypt or cavity)(図15、下方の矢印)を伴った味蕾様の明朝な細胞塊が認められ(図19、上方の矢印;図25、E)、その形態に基づいて分類するに、化学的受容器(chemo-receptor)のカテゴリーに含められるように思われる。

オオベソオウムガイでは複数の受容細胞より成っているが、イカやタコの口唇部には孤立型の化学受容器が存在することがGraziadei(1960;1965)、Emery(1975 a;b)によって報告されている。このオオベソオウムガイの触手表面に分布する化学的受容器と考えられるものは、Welsch & Storch (1969)による腹足類(*Buccinum undatum*)の嗅検器に存在する化学的受容器に近い形態を示している。前出の上皮厚のある側の内側には、多数の輪走筋線維が付着していて、触手内側の横襞を構成する鋸歯状の突起が運動能を具えていることを示している(図19、図25、A~D)。このことは、交接時や食物の探索時に、そこに分布している輪走筋線維が収縮して突起の角度を変え、普段窪みの側に位置している味蕾様の化学的受容器を露出させると共に、全体の表面積を増加させる働きがあるように考えることができる。既に蟹江ほか(1977)の指摘している、蟹髭としての機能を持つのではないかとする見解は、その構造の面からも支持し得るもののように思われる。このオオベソオウムガイの生態面から見た触手の働きについては、Bidder(1962)の報告があり、著者等の結果はそれとも良く一致する。

触手外側を形成する横襞では、表皮細胞の種類も少なく(図22)、通常の円柱細胞との間にAlcian Blueに陽性の粘液分泌細胞が分布し(図23)その密度は内側のものより高く、味蕾様の細胞塊も極く少数であり、また筋線維もほとんど認めないことから、触手外側は専ら保護装置としての役割を果たしていると考えて良いであろう。触手鞘

内側では細かな微絨毛から成っており、触手のものとは大分印象が異なる(図18)。

結 語

オウムガイ類の持つ触手は多種多様な機能を有しており、それと対応して形態上の違いも認めることができる。今後イカ・タコ等のものを含めて、触髭以外の他の触手との比較・検討を進め、オウムガイ類の系統上の位置付けを明確にすることなど、残された研究課題は極めて多く、今後更に研究を進めて行かなくてはならないことが痛感される。

謝辞：本論文の作製に当り、多くの適切な助言を賜ったJECOLNの先輩諸兄に厚く御礼申し上げる。

引用文献

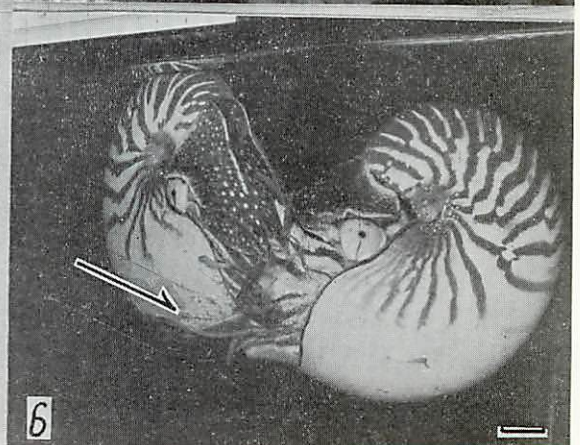
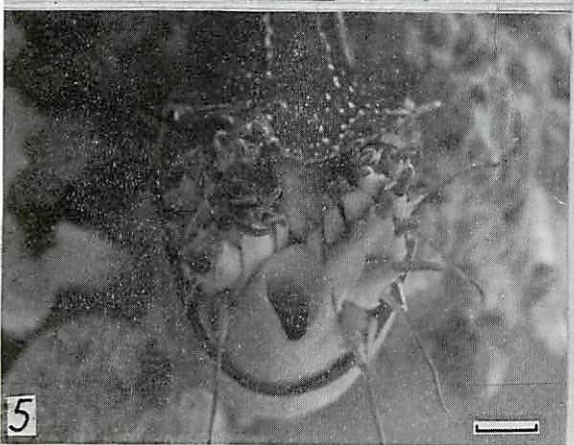
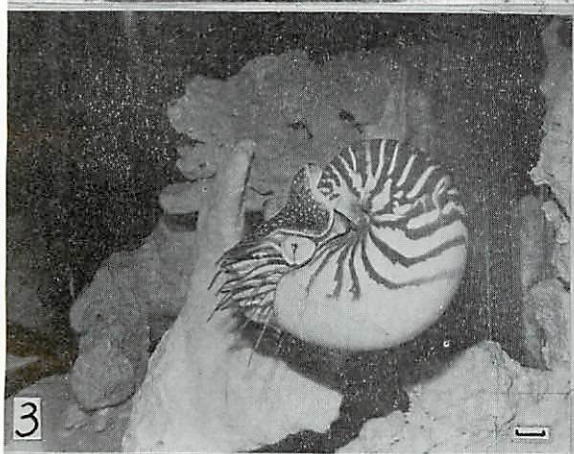
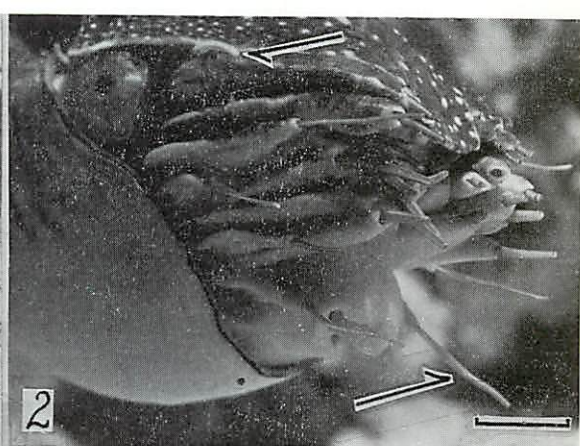
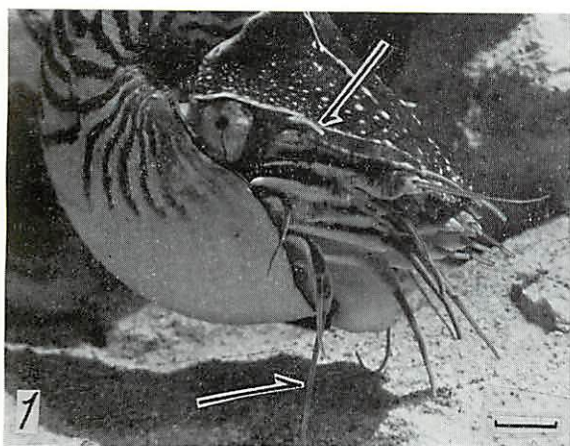
- Barber, V. C., & Wright, D. E. (1969): The fine structure of the sense organs of the cephalopod mollusc *Nautilus*. *Z. Zellforsch.*, 102, 293 - 312.
- Bidder, A. M. (1962): Use of the tentacles, swimming and buoyancy control in the pearly *Nautilus*. *Nature(Lond.)*, 196, 451 - 454.
- Brocco, S. L., Oclair, R. M., & Cloney, R. A. (1974): Cephalopod integument: the ultrastructure of Kölliker's organs and their relationship to setae. *Cell Tiss. Res.*, 151, 293 - 308.
- Emery, D. G. (1975a): Ciliated sensory neurons in the lip of the squid *Lolliguncula brevis* Blainville. *Ibid.*, 157, 323 - 329.
- (1975b): Ciliated sensory cells and associated neurons in the lip of *Octopus joubini* Robson. *Ibid.*, 157, 331 - 340.
- 福田芳生(1971): オウムガイの感覚器. 遺伝, 25 (8), 54 - 58.
- Graziadei, P. P. C. (1960): Primi dati sul corredo nervoso del labbro orale di *Sepia officinalis*. *Accad. naz. Lincei*, 29, 398 - 400.
- (1965): Sensory receptor cells and related neurons in cephalopods. *Cold Spr. Hard. Symp. quant. Biol.*, 30, 45 - 57.
- Griffin, L. E. (1900): The anatomy of *Nautilus pompilius*. *Mém. Acad. Sci. Wash.*, 8, 103 - 230.

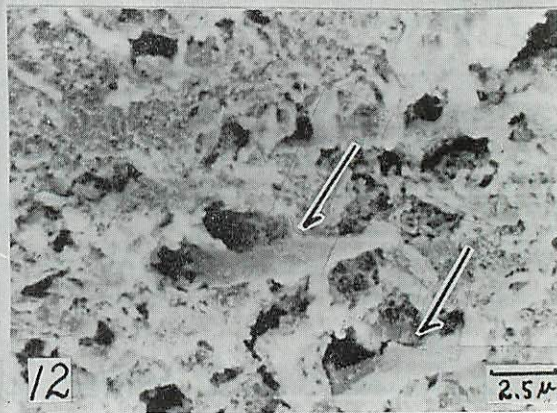
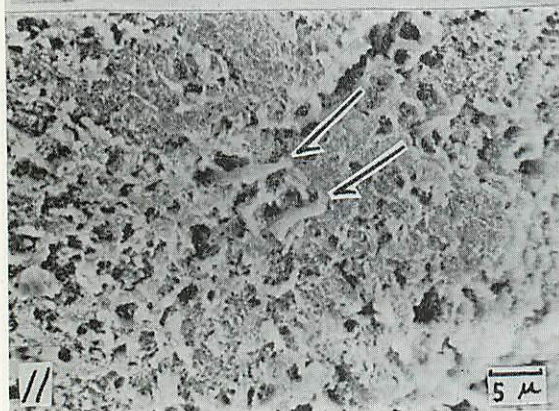
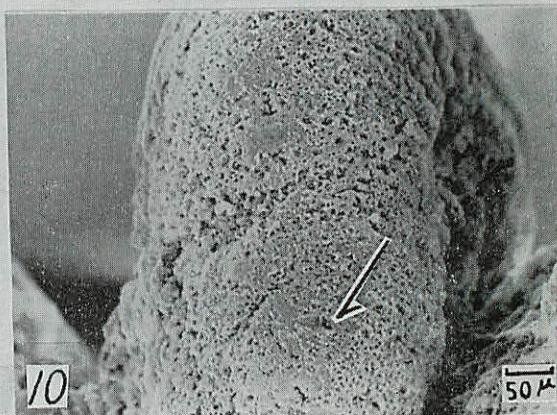
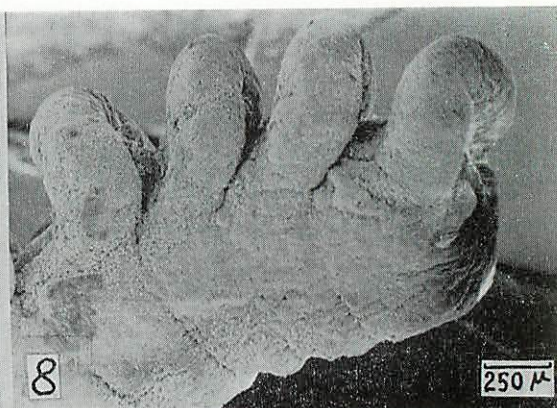
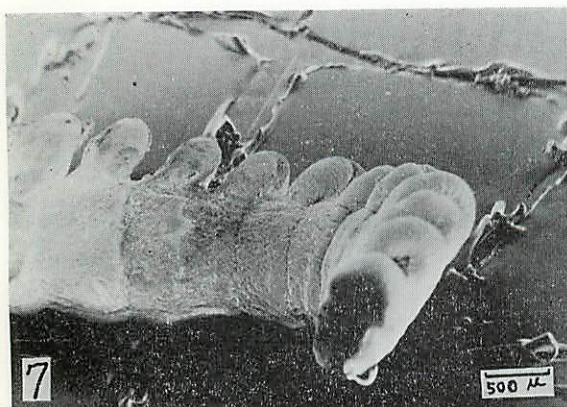
- 浜田隆士 (1965): オウムガイ類の遺散漂流。貝類学雑誌, 24, 181 - 198.
- (1966): 日本のオウムガイ, 昔と今。地学研究, 17, 221 - 238.
- (1977MS): 生きている化石——おうむがい——飼育の世界記録更新。海洋科学 (印刷中)
- 蟹江康光・小島郁生・三上進 (1977 MS): 古生物学的立場からみたオオベソオウムガイの生態観察。地質学雑誌, 83(4), (印刷中)。
- 三上進・山田俊郎・藤原宏之・師資田博司・坂本克実 (1976 MS): オオベソオウムガイ (*Nautilus macromphalus*) の飼育経過について, 動物園水族館協会誌, 18 (印刷中)。
- Mikani, S. & Okutani, T. (1977 MS): Preliminary observation on manoeuvring, feeding, mating and spawning behaviors of *Nautilus macromphalus* in captivity. Jap. J. Malac., 36(1), (印刷中)。
- 大森昌衛・山岸猪久馬・竜野伸武 (1973): 長野県上田市西方中新統産オーム介について, 地学研究, 24(1~6), 80 - 83.
- Welsch, U., & Storch, V. (1969): Über das Osphradium der prosobranchen Schnecken *Buccinum undatum* L. und *Neptunea antiqua* (L.). Z. Zellforsch., 95, 317 - 330.

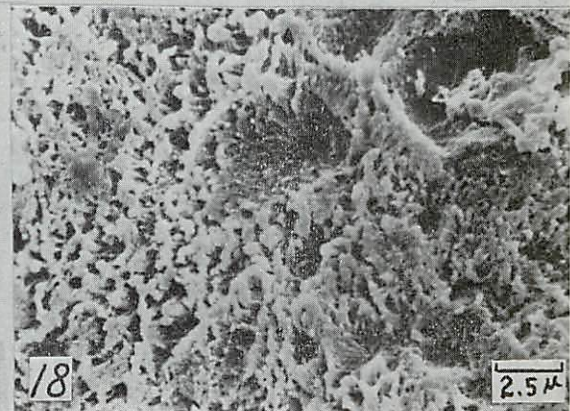
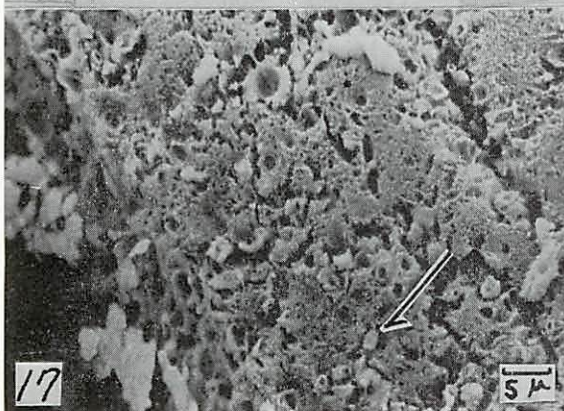
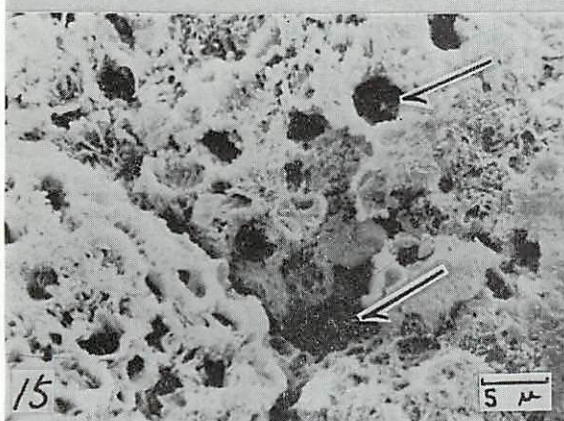
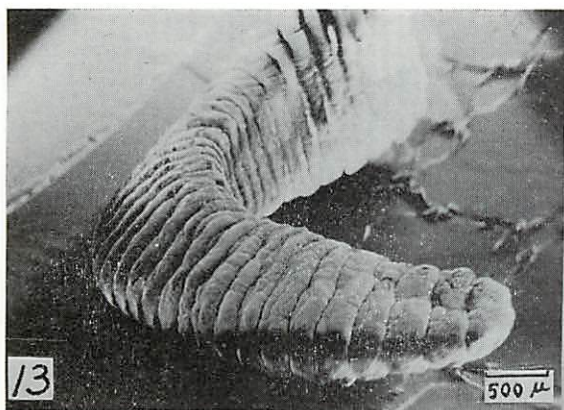
(1977年1月7日受理)

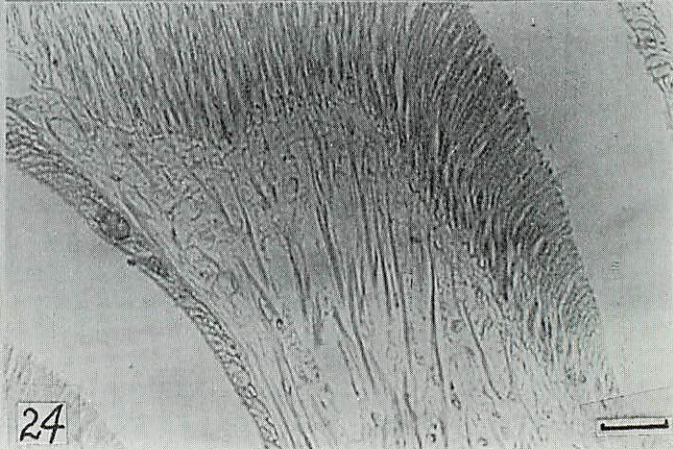
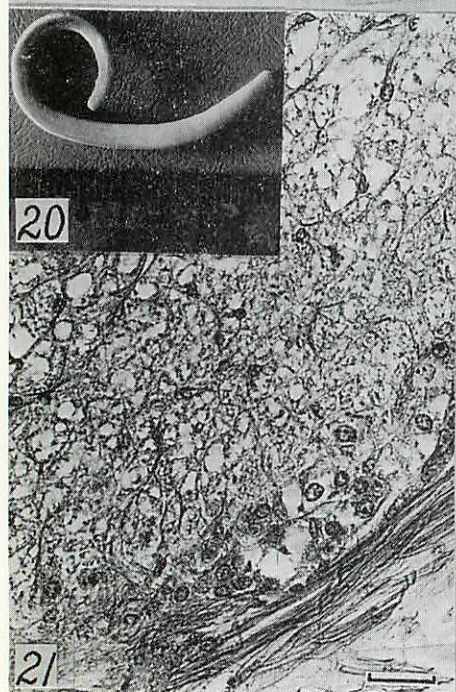
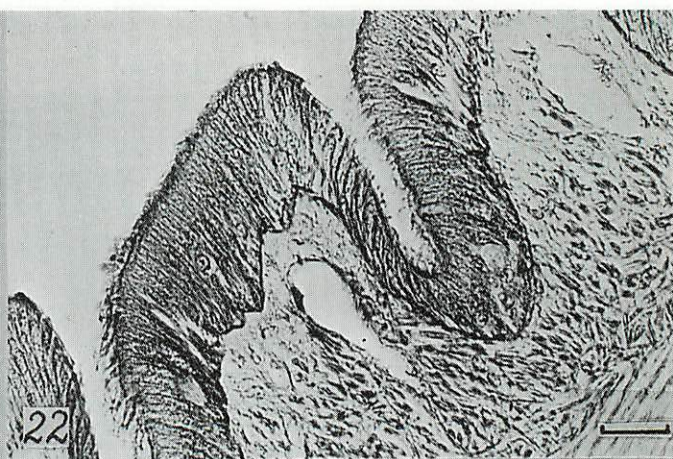
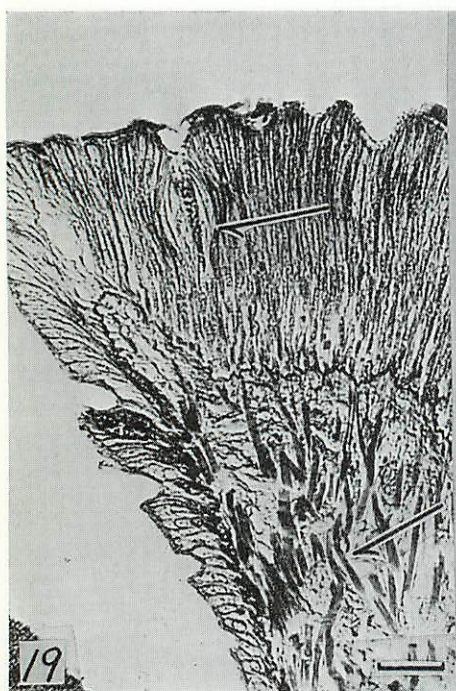
図の説明

- 1: 底質表面近くで索餌中のオオベソオウムガイ。ロートが下方に向けられていることに注意されたい。これで砂泥を吹き飛ばして, 食物を探すのだとする説もある。図上方の矢印は, 眼の前方および後方にある短小な1対の触手。下方の矢印は, 底質に向かって下垂する1対の長大な触手, これらの触手は特殊な感覚能を有しているため, 触鬚と呼ばれ, 他の触手と区別されている。
- 2: 遊泳中のオウムガイ頭部の拡大 (矢印は1に同じ)。
- 3~4: 遊泳中のオウムガイ全型 (3では, やや警戒の姿勢を示している)。
- 5: 遊泳中のオスの個体を前方から見たもの, 下方の開口部はロート。
- 6: 交尾中の雌雄の個体。右側が雌, 左側が雄, 矢印は触手内側の接触面から分泌された大量の粘液塊, それが触手の押型のように見えている。図中のスケールは総べて2 cm。(写真はJECOLNの提供による)。
- 7: 眼の前後にある1対の短小な触手 (触鬚) の内の, 前方に位置するものの先端部を示す走査型電子顕微鏡像。
- 8: 同触手末端の一部拡大, 末端は丸味を帯びて終り, 写真上方の触手内側に三角型状舌状突起列が存在しているのが良く判る。
- 9~10: 三角型状舌状突起の一部拡大 (図10の矢印は分泌腺開口部)。
- 11~12: 同突起頂点付近に認められる線毛束 (矢印), (macrotilia)。これは機械的受容器 (mechanoreceptor) の一部を成していると考えられている。
- 13: 底質に向かって下垂する長大な触手 (触鬚) の末端部を示す走査型電子顕微鏡像, 写真前面が内側接触面, この内側に分布する横襞は, 末端に近づくに従って次第に幅を増して来る。
- 14: 同触手内側接触面の横襞の一部。
- 15: その強拡大, 図上側の矢印は分泌腺開口部, 下側は味蕾様構造の開口部。
- 16: 同触手外側を構成する丈の低い横襞の一部。
- 17: その一部拡大, 矢印は分泌過程にある粘液滴。
- 18: 触手鞘 (tentacle sheath) 内側を覆う微絨毛群。
- 19: 底質に向かって下垂する, 長大な触手内側に存在する鋸歯状突起 (横襞) の縦断面を示す光学顕微鏡像 (Ajzn 染色)。丈の高い上皮側が内側, 低い方が外側。図上方の矢印は味蕾様構造。これは化学的受容器 (chemoreceptor) と考えられる。下方の矢印は丈の高い上皮側基部に付着する輪走筋線維 (平滑筋)。
- 20: 同触手の全型を示す (スケールの大きな刻みは1 cm)。
- 21: 同触手の中軸を構成する無髄神経線維束。写真右側下方の核は神経膠細胞 (neuro-glia cell) のものである (Ajzn 染色)。





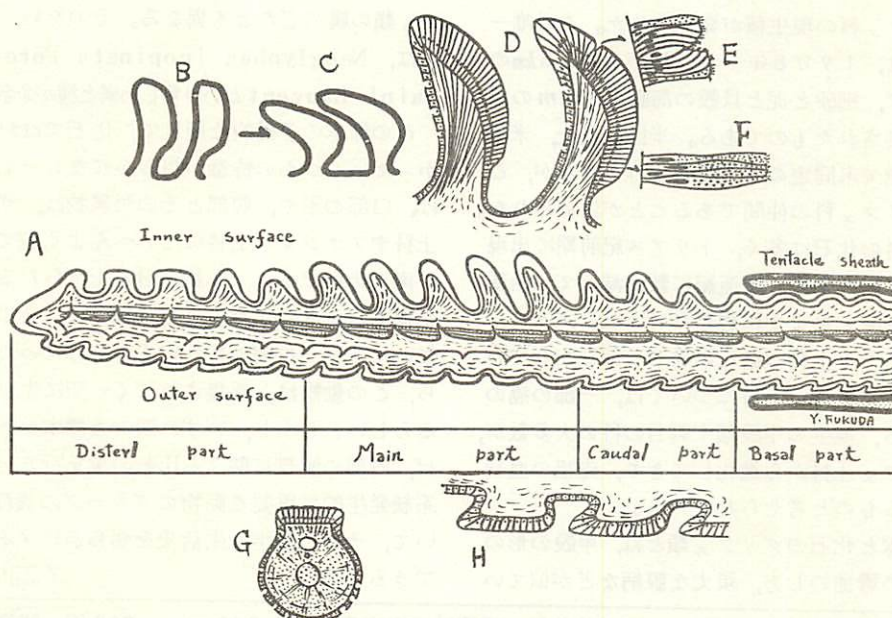




22：同触手外側を覆う瓦状の丈の低い横皺の縦断面(Azan染色)。

23：22図の Alcian Blue 染色像。多数の酸性粘液多糖類の分泌細胞が暗調を呈して見える。

24：19図と同じ触手内側の鋸歯状突起(横皺)の Alcian Blue 染色像。窪みの部分に少数の酸性粘液多糖類の分泌細胞が認められる。それらは触手外側のものに比して著しく分布密度が低い。



25：A)，底質に向かって下垂する長大な触手(触鬚)の縦断面模式図，図上方の内側から輪走筋線維，縦走筋線維，大小の脈管，無髄神経線維束，縦走筋線維束と続く。B)，触手内側の鋸歯状突起，C 矢印は同突起内側に分布する輪走筋線維が収縮した状態，表面積が増大する。D)，同突起の縦断面模式図。丈の高い上皮側基部に輪走筋線維が付着している。E)，同突起上部に散在する味蕾様構造，F)，丈の高い上皮側の大部分を構成する分泌細胞，細胞内の果粒は糖蛋白(glycoprotein)より成る。G)，横断面。中央の無髄神経線維束周囲より派生する放射状構造は輪走筋線維束，その間隙を埋めているのが縦走筋線維束。図上方の鋸歯状突起の下側に大小の脈管が位置している。H)，触手外側の瓦状突起列。

(書評) 科学と思想, 第24, 1977. 4, 620 円, 新日本出版社

今回「生命の起源」国際会議が京都で開かれるのを機会に、＜生命の起源＞をめぐって、という小特集を掲載している。

生命の起源に関する研究の到達点と課題を明らかにする目的で、つぎの3論文が集められている。

石本 真：生命の起源研究の現状と課題

石神正浩：化学進化研究の到達点

清水幹夫：原始地球の形成・進化と生命の起源

石本論文は、オパーリンによって科学研究が確立され、その後化学進化・原生物の発生・代謝

系の進化・先カンブリア代の化石の研究が進められてきたことによって、総論的にのべている。石神論文は、生物を発生させた化学進化の過程と分子レベルでの生物進化の機構について概説している。清水論文は、生命発生の環境となって原始地球の大気の起源と進化についてのべている。

それぞれの専門家が、他分野の人にもわかるように書いていて、この分野の現状を知るために、非常に便利である。

(後藤仁敏)