

## 潮間帯岩礁にすむ巻貝の精子

### I. 原始腹足目 (軟体動物門腹足綱前鰓亜綱)\*

小池啓一・篠原敦子

群馬大学教育学部理科教育研究室

(1984年9月13日 受理)

The spermatozoa of the snails living in an intertidal rocky shore.

#### 1. Archaeogastropoda (Mollusca; Gastropoda; Prosobranchia).

Keiichi KOIKE and Atsuko SHINOHARA

*Department of Science Education, Faculty of Education, Gunma University,  
Maebashi, Gunma 371, Japan*

(Received Sept. 13, 1984)

#### Abstract

Snails living in an intertidal rocky shore can be collected easily and are good materials for observing living spermatozoa. This paper described the seasons suitable for the observation of the spermatozoa, the advices on collecting the snails, the methods for the observations and the morphological characters of the spermatozoa of the common species in the Archaeogastropoda (Mollusca, Gastropoda, Prosobranchia) living in the intertidal rocky shore of the Pacific coast of the central and southern Japan. In the Archaeogastropoda, the sperm morphology of the snails in which fertilization is internal differs from that of the snails in which fertilization is external. Besides, the sperm morphology of the snails performing external fertilization can be classified into two types mainly from the shapes of the acrosomes. That is, the spermatozoa in the Archaeogastropoda can be classified into three types. The classification based upon the morphological characters of the spermatozoa coincides with that based upon the comparative anatomical characters. Therefore, it can be said that the snails in the Archaeogastropoda are good teaching materials for the observation of the sperm morphology, and for the explanation on the relations of sperm morphology to the type of fertilization and phylogeny.

(\*筑波大学下田臨海実験センター業績, No437)

生物の生殖を理解させるのに卵や精子を観察することは重要である。しかし、生きた精子、特に無脊椎動物の精子を観察するための適当な材料はあまり知られていない。軟体動物門腹足綱前鰓亜綱に属する淡水産の巻貝であるカワニナは周年精子を持っており、体内受精を行う動物の精子の観察には都合がよい(小池, 1980)。また動物の発生を観察するのに適当な材料として古くから用いられてきたウニと同じように、生殖期さえ知っていれば、簡単に手に入る潮間帯の巻貝も精子の観察にはよい材料である。この仲間には体外受精を行うものと体内受精を行うものがあり、両者の精子を同時に比較観察することもできる。そこで軟体動物門腹足綱前鰓亜綱の巻貝のうち原始腹足目に属する種で、本州中部以南の太平洋岸の地域の潮間帯岩礁で普通にみられるなるべく多くのグループについて、観察に適当な時期、採集上の注意、精子の形態の特徴などを述べてみたい。

前鰓亜綱は原始腹足目、中腹足目、新腹足目、異腹足目(中腹足目に含まれることも多い)に分けられる。これらのうち原始腹足目以外は体内受精を行う。原始腹足目に属する巻貝は、アマオブネガイ亜目のものを除いて、すべて海産で体外受精を行う。多数の種が潮間帯に生活しており、そのうちのほとんどの種は春から夏にかけて精子形成・卵形成を行い、初夏から夏にかけて放卵・放精を行う。受精卵はトロコフォア幼生を経てベリジャー幼生になり、プランクトン生活を行った後、変態して成貝と似た形になり底生生活を開始し成長する。中・大型の種では成熟するのに数年を要する。

アマオブネガイ亜目の巻貝の多くは潮間帯に生活しているが、汽水域にも多い。また一部は淡水中や陸上で生活しているものもある。このグループは体内受精を行い、アマオブネガイ科の貝の雄には頭部右触角の左側に *cephalic penis* と呼ばれる精子の受け渡しを行うための補助器官があり、精莢に入れられた精子を雌に渡す(Iriki et al., 1963)。雌はもらい受けた精莢を交尾嚢に貯え、精莢の中の精子を用いて輸卵管を降りてくる卵を受精させる。アマオブネガイ科を除いたアマオブネガイ亜目の種の生殖についてはよくわかっていない。アマオブネガイ科の巻貝のうち、海産の種では春から夏にかけて卵形の扁平な卵嚢を潮間帯の岩の表面に産みつける。卵は卵嚢の中で発生を行い、アマガイ以外の種ではベリジャー幼生となって孵化してくる。これらの幼生はプランクトン生活を行った後、底生生活に移行する。アマガイでは幼貝の状態では孵化し、そのまま潮間帯で底生生活を行う。またアマオブネガイ科や中・新・異腹足目の多くの種で精子二型現象(正型精子と異型精子の2つのタイプの精子を持つ)が知られている(Nishiwaki, 1964; Koike and Nishiwaki, 1980)。

## 材料と方法

静岡県東部伊豆半島南端下田付近の潮間帯の岩礁にすむ原始腹足目の貝のうち代表的な種について精子の観察に適した時期を表1に掲げた。これらの種は本州中部以南の太平洋岸の潮間帯岩礁ではどこでも普通に産するもので、春から夏にかけての大潮の干潮時には比較的たやすく採集

表1 精子の観察に適切な時期

Pleurotomariina	オキナエビスガイ亜目	
Pleurotomariacea	オキナエビスガイ上科	
Haliotidae	ミミガイ科	
<i>Haliotis diversicolor aquatilis</i>	トコブシ	6-8月
Fissurellacea	スカシガイ上科	
Fissurellidae	スカシガイ科	
<i>Macroschisma sinense</i>	スカシガイ	5-7月
Patellina	ツタノハガイ亜目	
Patellacea	ツタノハガイ上科	
Patellidae	ツタノハガイ科	
<i>Cellana toreuma</i>	ヨメガカサガイ	4-8月
Acmaeidae	ユキノカサガイ科	
<i>Patelloida saccharina lanx</i>	ウノアシガイ	6-8月
Trochina	ニシキウズガイ亜目	
Trochacea	ニシキウズガイ上科	
Trochidae	ニシキウズガイ科	
<i>Monodonta labio confusa</i>	イシダタミガイ	5-8月
<i>Monodonta neritoides</i>	クロツケガイ	5-7月
<i>Diloma suavis</i>	メクラガイ	6-8月
<i>Chlorostoma argyrostoma lischkei</i>	クボガイ	4-8月
<i>Omphalius pfeifferi pfeifferi</i>	バテイラ	7-8月
<i>Trochus sacellus rota</i>	ウズイチモンジガイ	5-8月
Turbinidae	リュウテンサザエ科	
<i>Lunella coronata coreensis</i>	スガイ	6-8月
<i>Turbo stenogyrus</i>	コシダカサザエ	6-8月
<i>Batillus cornutus</i>	サザエ	4-9月
<i>Astraliium haematragum</i>	ウラウズガイ	6-8月
Neritopsina	アマオブネガイ亜目	
Neritacea	アマオブネガイ上科	
Neritidae	アマオブネガイ科	
<i>Nerita albicilla</i>	アマオブネガイ	周年
<i>Nerita japonica</i>	アマガイ	周年

できるが、一部のは潮間帯上部に住んでいるのでいつでも採集できる。またこの季節は精子形成が盛んに行われており観察に都合がよい。アマオブネガイやアマガイでは周年輸精管内に精子を持っており一年中観察が可能である。これらの種では雌であっても受け渡された精莖を交尾囊から取り出せば精子の観察ができる。

これらの貝の採集には潮汐表により、なるべく大潮の干潮時を選んで採集に行くことよい。また最干潮時より2時間位前に行き、最干潮時を過ぎたら採集を終了するようにする。潮が上げるのは早いので、あまり岸から遠くまで行ってしまうと戻るのに大変危険である。磯では岩の割れ目や転石の下などに特に注意して採集する。サザエ・トコブシ・バテイラなど食用になる貝は採集が禁止されているのが普通で、これらの貝は生きているものを魚屋で購入して用いることができ

る。もし採集するときは、あらかじめ地元の漁業協同組合などとよく相談して了解を得ておくことが望ましい。

採集してきた貝はなるべく早く観察に用いる。水槽に海水を入れ、濾過装置を用いて飼育することもできるが、長期間飼育すると生殖腺が退化したり、貝が水槽から逃げ出してしまうことがあるので、早く使うことが望ましい。

表1に示した貝のうちトコブシ・スカシガイ・ヨメガカサガイ・ウノアシガイなど笠形の殻をもった貝は殻に付着している筋肉を周辺からはぎ取り、腹部の背面にある生殖腺を取り出す。精巢は中腸腺の背面をおおっており、よく発達していれば乳白色をしておりたやすくみつける。ニシキウズガイ科やリュウテンサザエ科の貝はらせんに巻いた石灰質の殻がよく発達しているので、生殖腺を傷つけないように注意してハンマーで殻を割る。らせんに巻いた腹部の中腸腺の背面に生殖時期には大きな生殖腺が認められる(図1 A)。精巢は乳白色をしており、卵巣は緑色の場合が多い。アマオブネガイ科の貝も殻がよく発達している。殻は外側からはらせんに巻いているように見えるが、割ってみると軟体部はほとんどらせんに巻いていない(図1 B, C)。生殖腺は腹部背面にあるが、精巢も卵巣も色はよく似ている。精巢は褐色で、卵巣の方が色がやや薄い。また雄の頭部右触角の左側に cephalic penis と呼ばれる精子の受け渡しのための補助器官があるので、注意すれば雌雄の判別ができる。また雄の中腸腺腹面には白く太い輸精管が認められる。輸精管は非常に長く、一部は精子が多量に貯えられて太くなり貯精囊としての役割をはたしている。雌では頭部背面の外套膜を後方に切り開いていくと精莢を入れた交尾囊が見つかる。交尾囊を先の尖ったピンセットで開いて中に入っている精莢を取り出す。精莢は長さ約9mmの細長い囊状で、入口は非常に細くなっている(図2)。交尾囊にはいくつも精莢が入っていることが多いが、精子がまだほとんど使われていない、なるべく白くふくらんでいるものを用いる。

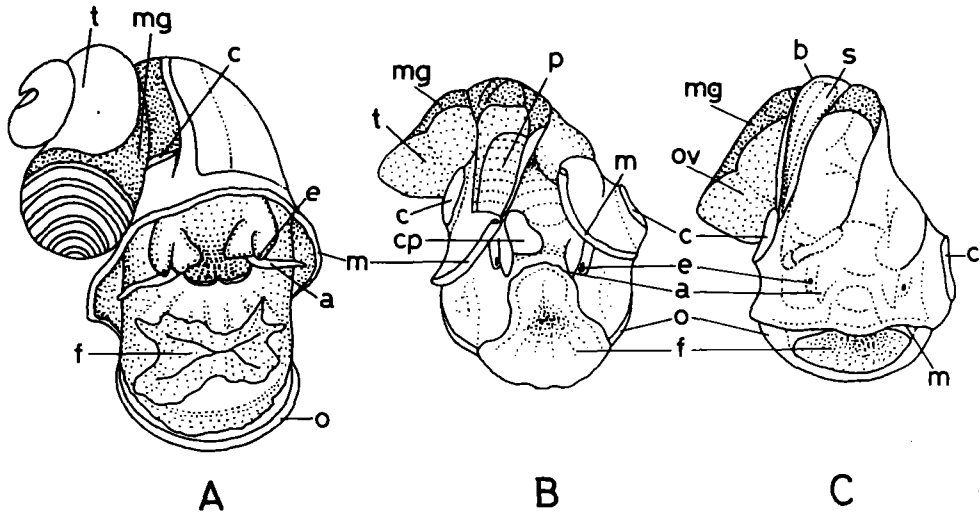


図1 サザエとアマオブネガイの解剖図。A：サザエ雄，B：アマオブネガイ雄(外套膜を切開したところ)，C：同雌(外套膜はそのまま)。a：触角，b：交尾囊，c：軸柱筋，cp：cephalic penis，e：眼，f：足，m：外套膜，mg：中腸腺，o：蓋，ov：卵巣，p：摂護腺，s：精莢，t：精巢。

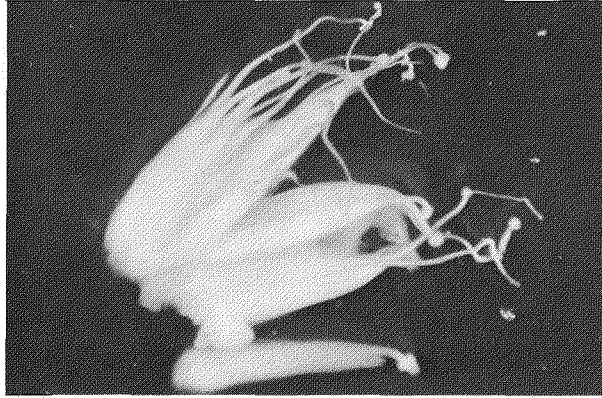


図2 1匹の雌のアマオブネガイの交尾嚢から取り出された精莢。1つの精莢の長さは約9mm。

薄手のスライドグラスに海水(天然海水の場合は一度濾過したものを用いる)を1滴載せ、精巢や輸精管、精莢からピンセットで精液を1つまみ取り、海水の中に入れて軽くかきまぜる。このときあまり精子をたくさん入れない方がよい。カバーグラスをかけて顕微鏡で観察するが、位相差装置があれば鞭毛の運動もよく見ることができる。位相差装置がなければ倍率100倍から400倍程度で、光を強くし、絞りを絞って観察する。アマオブネガイ科以外の精子は頭部が短いので400倍位で観察した方がよい。精子は海水中では1時間位は生きているが、あまり時間がたつと海水が蒸発し、塩分濃度が高くなり死んで変形してしまう。

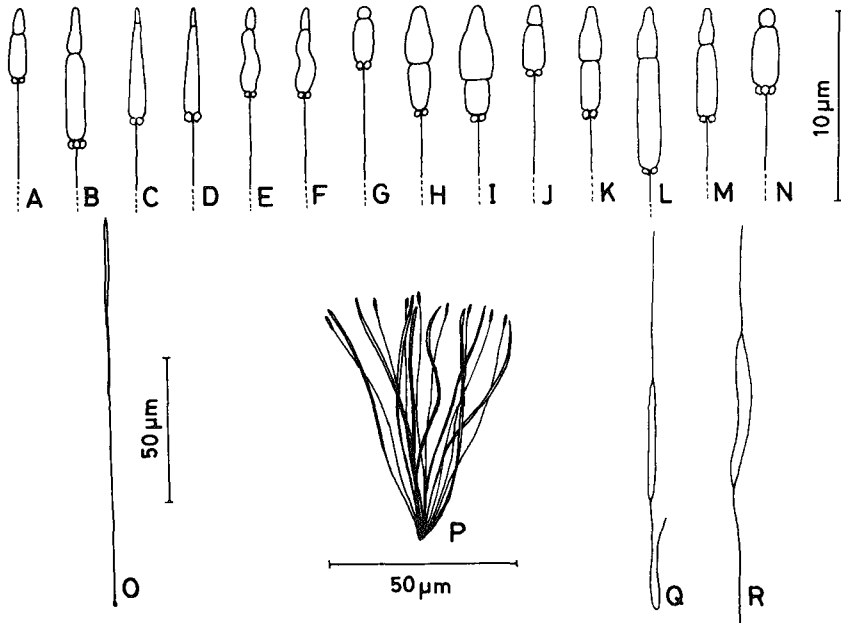


図3 原始腹足目の精子。A:トコブシ, B:スカシガイ, C:ヨメガカサガイ, D:ウノアシガイ, E:イシダタミガイ, F:クロツケガイ, G:メクラガイ, H:クボガイ, I:バテイラ, J:ウズイチモンジガイ, K:スガイ, L:コシダカサザエ, M:サザエ, N:ウラウズガイ, O:アマガイ正型精子, P:アマガイ正型精子束, Q:アマガイ大型異型精子, R:アマオブネガイ大型異型精子。

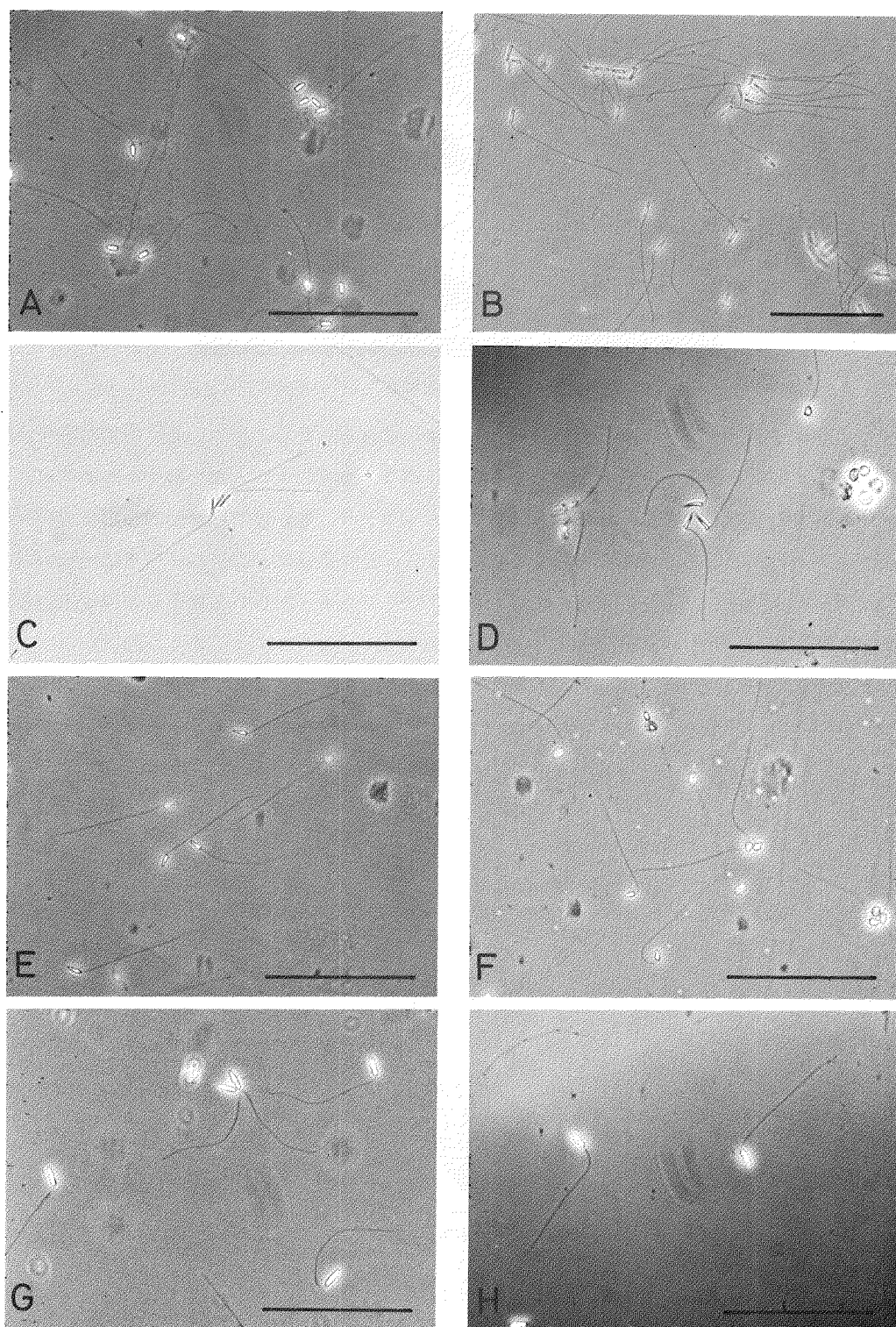


図4 精子の位相差顕微鏡写真。A：トコブシ，B：スカンガイ，C：ヨメガカサガイ，D：ウノアシガイ，E：イシダタミガイ，F：メクラガイ，G：クボガイ，H：バテイラ。(スケールは50 $\mu$ m)

### 原始腹足目の貝の精子の特徴

#### 1. ミミガイ科の精子 (図3A, 4A)

トコブシは外洋に面した岩礁の潮間帯から潮下帯にすんでいる小型のアワビの仲間である。大潮の干潮時に転石の下などをみると隠れているが歩行速度はなかなか速い。食用になるためどこでも採集が規制されている。トコブシの精子は体外受精を行う多くの無脊椎動物の精子と共通した特徴を持っている。頭部は大きな先体と円柱形の核からできており、その後方に5個の球形のミトコンドリアからなる中片の部分がある。尾部は非常に細長い1本の鞭毛からなる。

#### 2. スカシガイ科の精子 (図3B, 4B)

スカシガイは外洋に面した潮間帯の岩礁に住んでいる。干潮時には半分秒に埋もれた転石の下などにはりついていることが多い。大きな軟体部に比べて、小型の笠形の殻を持っており、殻の中央やや前方には穴があいている。スカシガイの精子は基本的にトコブシの精子と似ており、頭部は大きな円錐形の先体と細長い円柱形の核からなり、中片は6個の球形のミトコンドリアからできている。

#### 3. ツタノハガイ科の精子 (図3C, 4C)

ヨメガカサガイは外洋に面した潮間帯の岩礁にいる最も普通のカサガイの仲間である。成熟した精子の頭部は比較的小型の円錐形の先体と、やや前方が細い円柱形の核からできており、中片は4~5個の球形のミトコンドリアからできている。ツタノハガイ科の巻貝の精子は頭部と中片をあわせた形は細長い円錐形をしており、アマオブネガイ亜目を除く原始腹足目の貝の精子の中では比較的小さい先体を持っている。これは受精の際の卵表面の膜構造と関係があると考えられる (Amio,1963)。

#### 4. ユキノカサガイ科の精子 (図3D, 4D)

ウノアシガイは潮間帯の岩礁の上部にすんでおり、笠形の殻を持っているが、殻の縁は放射状に突出しており、背面から見ると星形をしている。成熟した精子の頭部は円錐形の先体と、前方がやや細い円柱形の核、中片は4個の球形のミトコンドリアからできており、ヨメガカサガイの精子とよく似た形をしている。

#### 5. ニシキウズガイ科の精子 (図3E~J, 4E~H)

この科に属するイシダタミガイ、クロツケガイ、メクラガイ・クボガイ・バテイラ・ウズイチモンジガイは潮間帯の岩礁に普通に見られる。イシダタミガイは干潮時には岩棚のすき間や転石の下にいる。クロツケガイは干潮時には静止しているが潮が満ちてくるとしおきのかかる岩の上を盛んにはう。メクラガイは転石の上に多く、殻表にある美しい紫紅色の四角い斑紋と殻口内の青味がかかった真珠光沢が特徴である。クボガイは潮間帯の岩礫地に多い。バテイラは潮間帯から水深10m位の岩礁の岩の上や海藻の上にすんでいて、かなり活発にはう。食用になり、地域によっては採集が規制されている。ウズイチモンジガイは殻の形はリュウテンサザエ科のウラウズガイとよく似ているが、ニシキウズガイ科の貝の蓋は角質で薄く、石灰質の厚い蓋を持っているリ

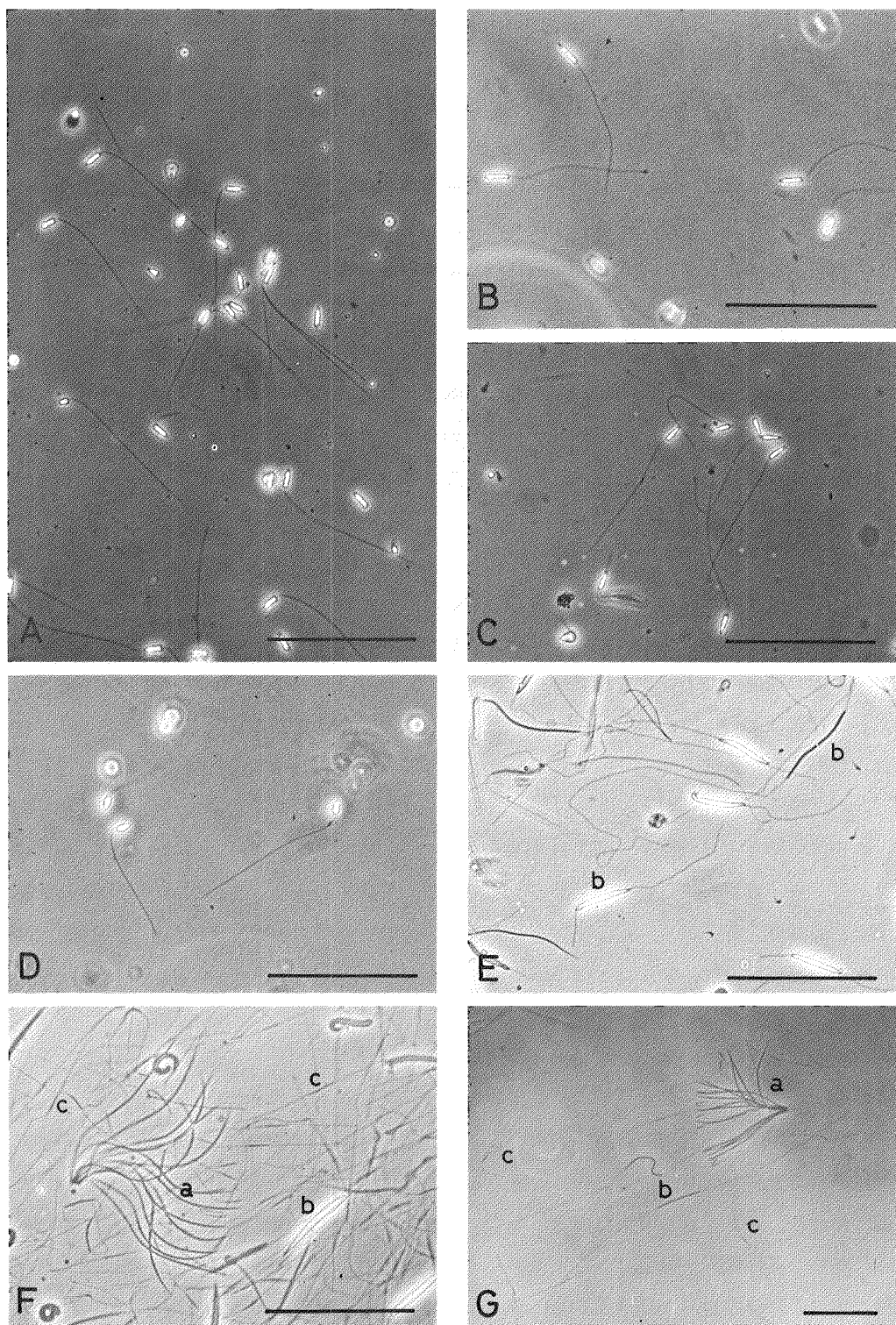


図5 精子の位相差顕微鏡写真。A：スガイ，B：コンダカサザエ，C：サザエ，D：ウラウスガイ，E：アマ  
 オブネガイ，F・G：アマガイ，a：正型精子束，b：大型異型精子，c：小型異型精子。(スケールは50 $\mu$ m)



リュウテンサザエ科の貝とは簡単に区別できる。

ニシキウズガイ科の貝の精子はいずれもかなり大きな先体を持っているのが特徴で、種によっては核よりも大きいものがある。イシダタミガイの精子は核がねじれてコルクの栓抜きのような形をしており、中片は6~7個の球形のミトコンドリアからできている。同様にクロツケガイの精子の核もねじれている。メクラガイ・クボガイ・バテイラ・ウズイチモンジガイの精子はイシダタミガイやクロツケガイのように核はねじれておらず、短い円柱形をしている。クボガイやバテイラの精子の先体は非常に大きく、核よりも大きい。中片はどの種もよく似ており、5~6個の球形のミトコンドリアからできている。

#### 6. リュウテンサザエ科の精子（図3K~N, 5A~D）

リュウテンサザエ科は殻のよく似ているニシキウズガイ科とは蓋が石灰質で厚いことから簡単に区別できる。スガイやウラウズガイは潮間帯の岩礁に多い。コシダカサザエは潮間帯から水深30m位のところにすみ、殻高3cmほどにしかならない。小型のサザエと非常によく似ているが、蓋にサザエのような粗い棘状のいぼがないので区別できる。サザエは比較的波の荒い外洋に面した岩礁に多く、漁業対象物であるため採集は規制されている。

リュウテンサザエ科の貝の精子はミミガイ科やニシキウズガイ科のものとよく似ている。頭部は大きな先体と円柱形の核からなり、中片は5~6個の球形のミトコンドリアからできている。スガイの精子の先体はニシキウズガイ科のクボガイやバテイラの精子のように核よりも大きな先体を持っている。

#### 7. アマオブネガイ科の精子（図3O~R, 5E~G）

アマオブネガイ科の貝は房総半島以南の潮間帯の岩礁にごく普通に見られる。いずれの種も体内受精を行い、精子は精莖によって雌に渡される。またこの科の多くの種では精子に2型（正型精子と異型精子）があることが知られている(Nishiwaki,1964)。成熟した正型精子は非常に細長い糸状で、正常な核を持っており受精に関与するが、異型精子は正常な核を持っておらず受精には直接関与しない(Tochimoto,1967)。また異型精子は正型精子とは形態も非常に異なっており、機能はわかっていない。いくつかの種では異型精子に2型あることが知られている(Nishiwaki,1964)。

アマオブネガイは外洋に面した潮間帯岩礁にすんでいる。アマガイも潮間帯の岩礁にすむが、アマオブネガイよりかなり高い所を好む。両種とも輸精管内に周年精子を貯えており、精子の観察には精巢、輸精管、それに雌の交尾囊中の精莖を取り出して用いることができる。

アマオブネガイとアマガイの精子の形態は非常によく似ている。正型精子は非常に細長い糸状をしており、頭部は小さな円錐形の先体と細長い円筒形の核からなり、光学顕微鏡では判別できないが電子顕微鏡による観察から中片は2本の細長いミトコンドリアが鞭毛に沿って並んでいることが知られている（小池・西脇1976; Giusti and Selmi,1982）。精巢で形成された精子は細精管を降りてくる途中で、中片と尾部との境で折れ曲り、十数本の精子が互に折れ曲った所で付着して精子束をつくる。折れ曲った精子の尾端は頭部の先端とまぎらわしい。輸精管や精莖の中の正

型精子はみなこのような精子束をつくっている。他の原始腹足目の精子と異なり、精巢や輸精管から取り出された精子はあまり活発に運動しない。異型精子は中央のふくらんだ棒状の部分の両端からそれぞれ1本ずつ鞭毛が伸びている。一見鞭毛が2本あるように見えるが、異型精子を淡水に入れて顕微鏡で観察すると、浸透圧によってふくらんだ異型精子の中を1本の鞭毛が貫通しているのが見える。異型精子には正常な核は認められない。またアマオブネガイやアマガイの異型精子には大きさに2型があることが知られており、さらに大きい異型精子にも中央の部分が細長い、小型の異型精子と同じ形のもの、中央の部分が大きくふくらんでいる異型精子とが認められる。大きくふくらんでいる異型精子はまだ未成熟なものとも考えられるが、雌に渡された精莢の中にも同様の異型精子が認められる。これらの異型精子の機能や形成過程はほとんどわかっていない。また大小2型の異型精子の性質にも違いがあるかどうか不明である。

原始腹足目の精子は形態的特徴から次の3つの型に分けられる。

A：オキナエビスガイ亜目（ミミガイ科，スカシガイ科），ニシキウズガイ亜目（ニシキウズガイ科，リュウテンサザエ科）

B：ツタノハガイ亜目（ツタノハガイ科，ユキノカサガイ科）

C：アマオブネガイ亜目（アマオブネガイ科）

AとBは体外受精を行うグループで、ウニなどと同じようにオタマジャクシのような形をした精子であるが、Aの精子の先体は非常に大きく、核よりも大きいものがある。Bの先体は小型で円錐形をしており、体内受精を行うCや中・新・異腹足目の精子の先体とよく似ている。核はA・Bとも円柱形であるが、Bの方は前方がやや細くなっている。中片はA・Bとも3~7個の球形のミトコンドリアからできている。Cは体内受精を行うグループで、精子に2型があるものが多く、正型精子と異型精子を持っている。正型精子は非常に細長い糸状で、輸精管や精莢に入っているものは中片と尾部の境で折れ曲り、そこで十数本が付着して精子束をつくっている。先体は小型で円錐形をしており、核は非常に細長い。中片は2本の細長いミトコンドリアからなり、尾部の先端は袋状になっている。異型精子は1本の長い鞭毛を持ち、中央部は細胞質が集まって前・後部よりも太くなっている。また核は崩壊してしまっていて見えない。またCの精子は中・新・異腹足目の精子ともかなり異なっている。

このように原始腹足目の精子の形態は受精様式だけでなくグループごとにかなり異なっていることがわかる。また比較解剖学的特徴からみると、原始腹足目の鰓は楯鰓で、中腹足目や新腹足目の櫛鰓とは異なる。しかし腎臓はオキナエビスガイ亜目・ニシキウズガイ亜目・ツタノハガイ亜目が左右1対あるのに対して、アマオブネガイ亜目は中・新・異腹足目と同じように左側だけ存在する。同様のことは軟体部と殻との付着点になっている軸柱筋についても言え、前者が1つしかないのに対して後者は2つ存在する。また生殖器官系は前者が体外受精を行い単純な構造なのに対して、後者は体内受精を行うため複雑である。さらに体内受精を行う前鰓亜綱の中でもアマオブネガイ

亜目の生殖器官系は最も複雑になっている。これらの特徴からアマオブネガイ亜目は他の原始腹足目のグループとはかなり異なっており、また中・新・異腹足目とも異なっていると考えられる。さらにオキナエビスガイ亜目とニシキウズガイ亜目の心臓は心耳が2つで心室を直腸が貫通しているのに対し、ツタノハガイ亜目では左心耳のみで直腸は心室を貫通していない。また歯舌は前者が扇舌型であるのに対して後者は梁舌型である。これらの比較解剖学的特徴は精子の比較形態学的特徴とよく一致している。これらの事実から原始腹足目の精子の形態は系統を十分反映していることが推測され、系統分類学上再検討が必要な動物群を考察する際に重要な指標になると考えられる。以上のことから原始腹足目の巻貝は単に精子の形態を観察する材料として適当なだけでなく、いくつかのグループの精子を比較観察することにより、精子の形態と受精様式との関係やそれらの各グループの系統について説明する材料としても適していると考えられる。それゆえ原始腹足目の巻貝は海岸に近い地域ではウニやカワニナにかわる入手しやすい手頃な教材となり得ると思われる。

#### 謝辞

本研究を行うにあたり指導・助言をいただいた筑波大学医療技術短期大学部西脇三郎教授、および材料の採集と施設の利用に便宜をはかっていただいた筑波大学下田臨海実験センター渡邊浩教授、牧岡俊樹博士および職員の方々に感謝の意を表す。

#### 引用文献

- Amio, M. (1963) A comparative embryology of marine gastropods, with ecological considerations. J. Shimonoseki Univ. Fish., 12:229-358.
- Giusti, F. and Selmi, M. (1982) The morphological peculiarities of the typical spermatozoa of *Theodoxus fluviatilis* (L.) (Neritoidea) and their implications for motility. J. Ultrastructure Res., 78:166-177.
- Iriki S., Nishiwaki S. and Tochimoto T. (1963) On the peculiar mode of the spermatophore transfer in *Nerita albicilla* (Prosobranchia, Neritidae) (A preliminary note). Jap. Journ. Malacology, 22(3):290-292.
- 小池啓一・西脇三郎 (1976) アマオブネガイ科3種の正型精子の微細構造。動物学雑誌85(4):522 (日本動物学会講演要旨)。
- Koike, K. and Nishiwaki, S. (1980) The ultrastructure of dimorphic spermatozoa in two species of the Strombidae. Jap. Journ. Malacology, 38(4):259-275.
- 小池啓一 (1980) 生きた精子の簡単な観察法—カワニナの精子—。生物教育21(1):16-19。
- Nishiwaki, S. (1964) Phylogenetical study on the type of the dimorphic spermatozoa in Prosobranchia. Sci. Rep. Tokyo Kyoiku Daigaku, Sec. B. 11:237-275.
- Tochimoto, T. (1967) Comparative histochemical study on the dimorphic spermatozoa of the Prosobranchia with special reference to polysaccharides. Ibid, 13:75-109.