

## 甲殻類十脚目における中腸腺（肝膵臓）の系統発生および棲息様式に関連した比較形態学的研究

秋吉英雄，井上明日香，濱名昭弘

### Comparative histological studies of the midgut glands in crustaceans associated with their phylogeny and diverged mode of living

Hideo AKIYOSHI, Asuka INOUE and Akihiro HAMANA

**Abstract** *Background/aims:* Crabs are characterized by more succeeded transformation during the water-to-land transition than other crustaceans. To reveal how the visceral organs were adapted their structures and functions under gravity conditions, we examined the tissue structures of midgut glands in Decapoda. The midgut gland in invertebrate species are stored large amounts of lipid and glycogen, it was predictable that early biologists would refer to these organs as “hepatopancreas” or “hepatic caeca”. *Methods:* 53 species crustaceans were collected from the local coasts of Shimane Peninsula, Oki Island, Amami Island and Iriomote Island. Midgut glands were fixed with paraformaldehyde, and observed by light microscopy and scanning electron microscopy. *Results:* The midgut gland of crustaceans was a multilocular structure of blind-ending tubuli that contained columnar alveolus cells with basal nuclei. Midgut glands were classified into three types by development in a formation pattern of the interstitial tissues in between tubules. The cytoplasm of the R cells contained substantial amounts of lipid in terrestrial groups. *Conclusions:* The present study indicates that there are differences of the matrix tissue structures in midgut glands that are closely related to the diverged mode of living: aquatic, aqua-terrestrial and fully terrestrial living. These findings suggest that evolutionary adaptation of visceral organs has made possible only after acquirements the structural changes of matrix tissues.

**Key words:** Midgut gland, Hepatopancreas, Crustacean, Scanning electron microscopy, Evolution

## 緒 言

節足動物門に属するカニ・ヤドカリは、深海から潮間帯あるいは河川や溪流，さらには陸上へと広範にわたって生息しており，無脊椎動物の中では数少ない海中から陸上への進化に成功した動物綱のグループである（1）．各動物はそれぞれの環境に相応した食性を有し，草食性，肉食性，雑食性または屍食性と様々である（2,3）．食物を消化・吸収して動物体を作り，成長していく過程の中でエネルギー産生やタンパク質合成等，代謝の中心的な臓器である中腸腺は，それぞれの食性や生息環境に適応した機能とそれを支える構造を有している（4,5）．

甲殻類の中腸腺は肝膵臓とも呼ばれるように，脊椎動物の肝臓と膵臓の役割を果たす消化器官である（6,7）．

解剖学的には中腸に開口する黄白色から橙赤色の色相を持つ腺組織で，種によって様々な形や大きさが存在する（8）．中腸腺の主体は，先端が盲端になった細長い管状構造である細管の集合体で，細管基部は集合して導管を形成し，胃・中腸間に開口する（9）．中腸腺の主な機能は，栄養物質の貯蔵と消化液の分泌であり，脊椎動物と同様に糖代謝（10），脂質代謝（11），プリン代謝（12）および酵素の生成（13），銅，亜鉛，カドミウム等の金属の貯蔵（14）等を行っている．

脊椎動物の肝臓は，実質的な機能を有する肝細胞と毛細血管網である類洞からなる肝小葉構造と，それを支えて実質細胞の機能を維持・調整する間質とよばれるマトリックス環境より構築された臓器である（15）．マトリックス環境は実質細胞や類洞を構造的に支持するとともに，血管系，リンパ管系および胆管系等の肝臓内微少循環系

によって維持され、自律神経系の働きによって機能の調節が行われている(16)。しかし肝臓と相同な器官である無脊椎動物の中腸腺や肝臓のマトリックス環境に関する報告は非常に少ない。

今回、進化の中でも重要テーマの一つである海中から陸上生活へと移っていった“上陸”に伴う重力環境変化に内臓がどのように適応していったかを明らかにするために、深海から陸上まで広範にわたって生息している甲殻類・十脚目53種の中腸腺の構造を組織学的に明らかにして比較検討した。焦点は、重力に対して内臓がその構造をどのように変化させたか、特にマトリックス環境に注目して観察した。

## 材料と方法

材料は島根半島および隠岐島周辺、鹿児島県・奄美大島、沖縄県・西表島で採集した個体を使用し、以下に示した。

### 節足動物門 甲殻綱 軟甲亜綱 十脚目

#### 長尾亜目 (4種)

コンジテナガエビ (*Macrobrachium lar*) ミヅテナガエビ (*Macrobrachium formosense*)  
シヨクテナガエビ (*Macrobrachium shokitai*) アメリカザリガニ (*Procambarus clarki*)

#### 異尾亜目 (17種)

ミヨカニダマシ (*Petrolisthes* sp.) オニヤドカリ (*Aniculus aniculus*)  
ケブカヒメヨコバサミ (*Paguristes ortmanni*) ツメナガヨコバサミ (*Clibanarius longitarsus*)  
イモガイヨコバサミ (*Clibanarius eurysternus*) スベスベサンゴヤドカリ (*Calcinus laevimanus*)  
ユビナガボンヤドカリ (*Pagurus dubius*) コモンヤドカリ (*Dardanus megistos*)  
ヨコスジヤドカリ (*Dardanus arrosor*) アカボシヤドカリ (*Dardanus aspersus*)  
カブヤドカリ (*Dardanus deformis*) アオボシヤドカリ (*Dardanus guttatus*)  
オイランヤドカリ (*Dardanus lagopodes*) ナキオカヤドカリ (*Coenobita rugosus*)  
ヤシガニ (*Birgus latro*) ベニボンヤドカリ (*Pagurus similis*)  
ケアシボンヤドカリ (*Pagurus lanuginosus*)

#### 短尾亜目 (32種)

ソデカラッパ (*Calappa hepatica*) メガネカラッパ (*Calappa philargius*)  
ズワイガニ (*Chionoecetes opilio*) アシズリソノガニ (*Tylocarcinus styx*)  
イノクスガニ (*Tiarinia cornigera*) ノキリガザミ (*Scylla serrata*)  
台湾ガザミ (*Portunus pelagicus*) イシガニ (*Charybdis japonica*)  
ベニイシガニ (*Charybdis acuta*) ベニツケガニ (*Thalamita prymna*)  
フタバベニツケガニ (*Thalamita sima*) フタバベニツケガニモドキ (*Thalamita admete*)  
スベスベマンジュウガニ (*Atergatis floridus*) オウギガニ (*Leptodius exaratus*)  
ヒロードアツツガニ (*Actaeodes tomentosus*) クマドリオウギガニ (*Baptozius vinosus*)  
ケブカガニ (*Pilumnus vesperilio*) サワガニ (*Geothelphusa dehaani*)  
ツノメガニ (*Ocyropsis ceratophthalmus*) ミヅイワガニ (*Grapsus albolineatus*)  
カクレイワガニ (*Geograpsus grayi*) イワガニ (*Pachygrapsus crassipes*)  
モクスガニ (*Eriocheir japonicus*) イソガニ (*Hemigrapsus sanguineus*)  
ケブサイソガニ (*Hemigrapsus penicillatus*) ヒライソガニ (*Gaetice depressus*)  
アカテガニ (*Holometopus haematocheir*) ベンケイガニ (*Sesarmops intermedia*)  
アカイソガニ (*Cyclograpsus intermedius*) ハマガニ (*Chasmagnathus convexus*)  
オカガニ (*Cardisoma hirtipes*) ミヅオカガニ (*Cardisoma carnifex*)

動物は採取後、短時間の内に速やかに中腸腺を取り出し、4%パラホルムアルデヒド溶液(0.01% 燐酸緩衝液

pH7.4)にて浸漬固定を3日間行った。固定後の中腸腺は十分に洗浄し、アルコール上昇系列による脱水、キシレン透徹を経て、パラフィン包埋を行なった。中腸腺組織は、管状組織の横断像と縦断像の厚さ4 $\mu$ mのパラフィン連続切片を作成し、ヘマトキシリン・エオシン(H・E)染色、免疫染色、特殊染色用に供した。

### 中腸腺組織の分類

各動物の中腸腺組織のパラフィン切片(4 $\mu$ m)は脱パラフィン後、アルコール下降系列にて蒸留水にて置換後、H・E染色を行い、脱水、キシレンにて透徹後、エンタランニューにて封入、検鏡・写真撮影を行った。撮影された中腸腺管状組織(細管)の横断像を組織学的に検討し、細管間の間質構造の形態的な相違によって、三つの型に分類した(図1)。

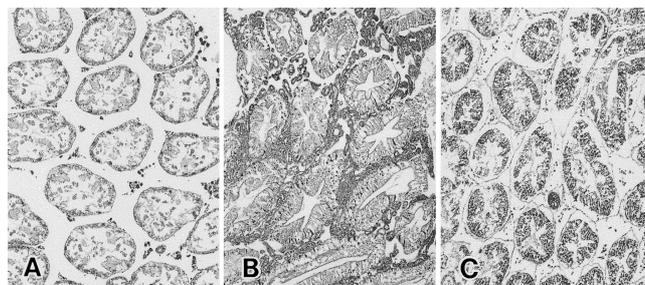


図1 中腸腺細管間の間質構造の組織学的分類

A: 中腸腺細管間に間質構造は形成されず、各細管は離れていた。ズワイガニ B: 中腸腺細管間に円柱状の結合組織を認め、各細管は接合していた。イソガニ C: 中腸腺細管間に隔壁形成が見られ、細管は密に結合していた。台湾ガザミ

### 免疫染色法による中腸腺細管の平滑筋線維の観察

各動物の中腸腺組織のパラフィン切片(4 $\mu$ m)は脱パラフィン後、免疫染色を行った。切片は、H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>にて内因性ペルオキシダーゼをブロック後、15%正常馬血清処理を行った。一次抗体には、ウサギ抗 $\alpha$ 型平滑筋アクチンポリクローナル抗体(ダコー社、オランダ)を使用し、室温で一晩反応後、二次抗体のアビジン-ビオチン処理を行った。DABによって抗体陽性部を発色させた後、検鏡し写真撮影を行った。

### 走査型電子顕微鏡による中腸腺の観察

中腸腺は4%パラホルムアルデヒド溶液または1.25%グルタルアルデヒド溶液(0.01% 燐酸緩衝液 pH7.4)にて浸漬固定を行った。1%オスミウム酸にて再固定後、タンニン酸・オスミウム酸による導電染色を行った。試料はアルコール上昇系列による脱水およびT-ブチルアル

コールにて置換および凍結を行った後、ロータリーポンプにて吸引乾燥した。白金 - パラジウムによるスパッタコーティングを行い日立 S - 800 型走査型電子顕微鏡にて観察、写真撮影を行った。

## 結 果

### 中腸腺の肉眼形態

長尾亜目の中腸腺は、胸腔内の前胃の後方、背甲側に被膜に覆われて認められた。また異尾亜目の中腸腺は腹腔内の中腸に沿って体軸に平行に尾端近くまで位置し、被膜に覆われて認められた。短尾亜目の中腸腺は、甲羅内の胃幽門から中腸起始部上の腹部中央部から背甲の頭部側の左右に至るまで連続して認められ、多くの種類で背甲の中腸腺は甲羅に強く接着していた(図2)、これらの中腸腺は、動物種によってその形態および大きさも多様性を示し、色調も白色、黄白色、黄色から橙色まで様々であった。一般に中腸腺は先端が盲端となった多数の細い管状構造が密に配列した集合体で、柔らかくてちぎれやすい組織であった。短尾亜目の中腸腺は、全体を薄い被膜で覆われている種と被膜を有さず甲羅内の海水や淡水に細管が漂う状態で裸出している種類も多く認めた。これら細管様構造体は基部で集合して導管を形成し、幽門下中腸起始部に開口していた。

### 中腸腺の組織学的形態

十脚目 53 種における、中腸腺被膜の有無、中腸腺細管の間質構造の分類、空胞細胞(B細胞)の出現頻度および各動物種の生息域を表1に示した。生息域に関する分類では、海水中生息種は 33 種類で、ズワイガニのように水深 200m から潮間帯の水中に生息しているタイワンガザミやヤドカリ類等、淡水中生息種は 5 種でアメリカザリガニやミナミテナガエビ等、海水中と陸上の両生息種は 5 種で潮上帯の岩上や砂上を主として生息場所とするイシガニやツノメガニ等、淡水中と陸上の両生息種は 1 種で溪流に生息するサワガニ、陸上生息種は 9 種で生活のほとんどを陸上で営巣して生活するヤシガニやオカガニ等であった。以下、それぞれの組織学的特徴を示す。

#### 1) 中腸腺被膜

中腸腺は管状の細管が密集した房状の組織で(図3a)、細管全体を覆う被膜を認める種(30種/53種中:以下30/53と表示)と認めない種(23/53)がいた。中腸腺被膜の走査電子顕微鏡による観察では、被膜は網目様の結合組

表1 十脚目 53 種における、被膜の有無、細管間構造の形式、空胞細胞(B細胞)の出現頻度および生息域を示した相関表

種 名	被膜の有無	細管間構造	空胞細胞	生息域
ミナミテナガエビ		A	+3	淡水中
コンジテナガエビ		A	+3	淡水中
ショキテナガエビ		A	+3	淡水中
アメリカザリガニ		A	+1	淡水中
ミナミカニダマシ		A	+3	海水中
オニヤドカリ		A	+1	海水中
ケブカヒメヨコバサミ		A	+3	海水中
ツメナガヨコバサミ		A	+1	海水中
イモガイヨコバサミ		A	+3	海水中
スベスベサンゴヤドカリ		A	+1	海水中
コモヤドカリ		A	+3	海水中
ヨコスジヤドカリ		A	+1	海水中
アカボシヤドカリ		A	+2	海水中
カブヤドカリ		A	+2	海水中
アオボシヤドカリ		A	+3	海水中
オイランヤドカリ		A	+3	海水中
ユビナガボンヤドカリ		A	+1	海水中
ベニボンヤドカリ		A	+3	海水中
ケアシボンヤドカリ		A	+1	海水中
フタバベニツケガニモドキ		A	+3	海水中
ケブカガニ		A	+1	海水中
ケフサイソガニ		A	+3	海水中
メガネカラッパ		A	+3	海水中
オウギガニ		A	+2	海水中
ズワイガニ	x	A	+2	海水中
アシズリソガニ	x	A	+3	海水中
イソクズガニ	x	A	+3	海水中
ノコギリガザミ	x	A	+3	海水中
ピロードアワツブガニ	x	A	+3	海水中
モクズガニ	x	A	+1	淡水中
フタバベニツケガニ		B	+3	海水中
ソデカラッパ		B	+3	海水中
スベスベマンジュウガニ		B	+3	海水中
ベニイシガニ	x	B	+3	海水中
イソガニ	x	B	+1	海水中
イワガニ	x	B	+3	海水中
タイワンガザ		C	+1	海水中
ベニツケガニ		C	+2	海水中
ツノメガニ	x	A	+3	海水中+陸上
イシガニ	x	A	+1	海水中+陸上
ヒライソガニ	x	A	+3	海水中+陸上
クマドリオウギガニ	x	B	+3	海水中+陸上
アカイソガニ	x	B	+2	海水中+陸上
サワガニ	x	C	+1	淡水中+陸上
ナキオカヤドカリ	x	C	+1	陸上
ヤシガニ	x	C	+1	陸上
カクレイワガニ		A	+3	陸上
ミナミイワガニ	x	C	+1	陸上
アカテガニ	x	C	+2	陸上
ベンケイガニ	x	C	+1	陸上
ハマガニ	x	C	+3	陸上
オカガニ	x	C	+3	陸上
ミナミオカガニ	x	C	+2	陸上

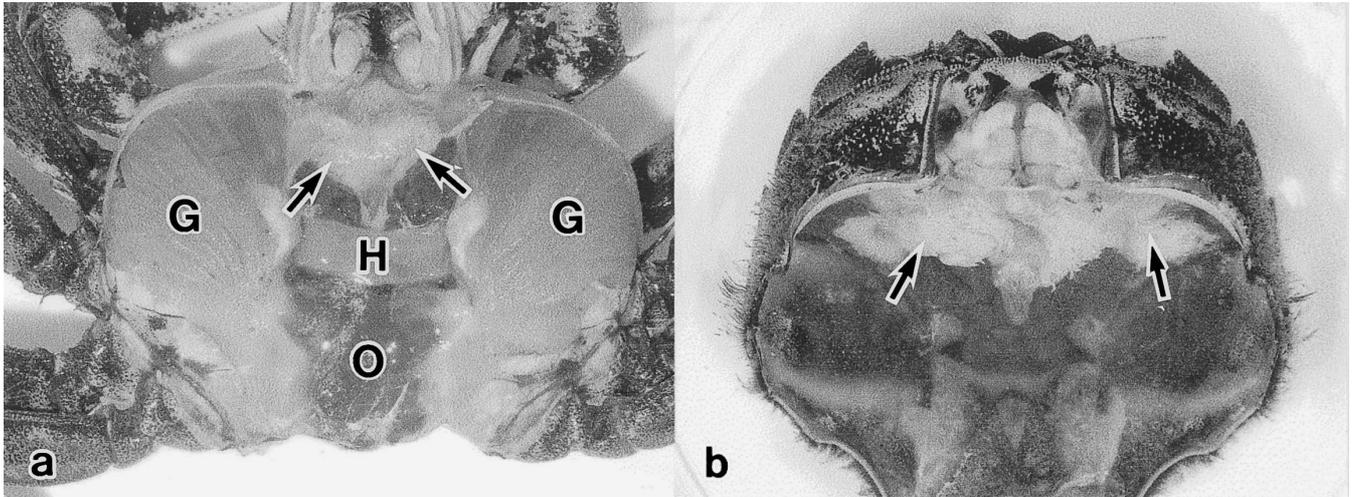


図2 モクズガニ（雌）の甲羅の内部形態

a) 背甲を除去して腹部を示す．腹部の大部分は左右の鰓（G）が占め，中央には心臓（H）を認めた．中腸腺（矢印）は卵巣（O）直下の胃幽門から中腸起始部上に覆い被さるように認められた． b) 背甲側の中腸腺（矢印）は，前部の背甲に接して左右に連続して認められた．中腸腺は先端が盲端となった多数の細い管状構造が密に配列した集合体で，柔らかくてちぎれやすい組織であった．

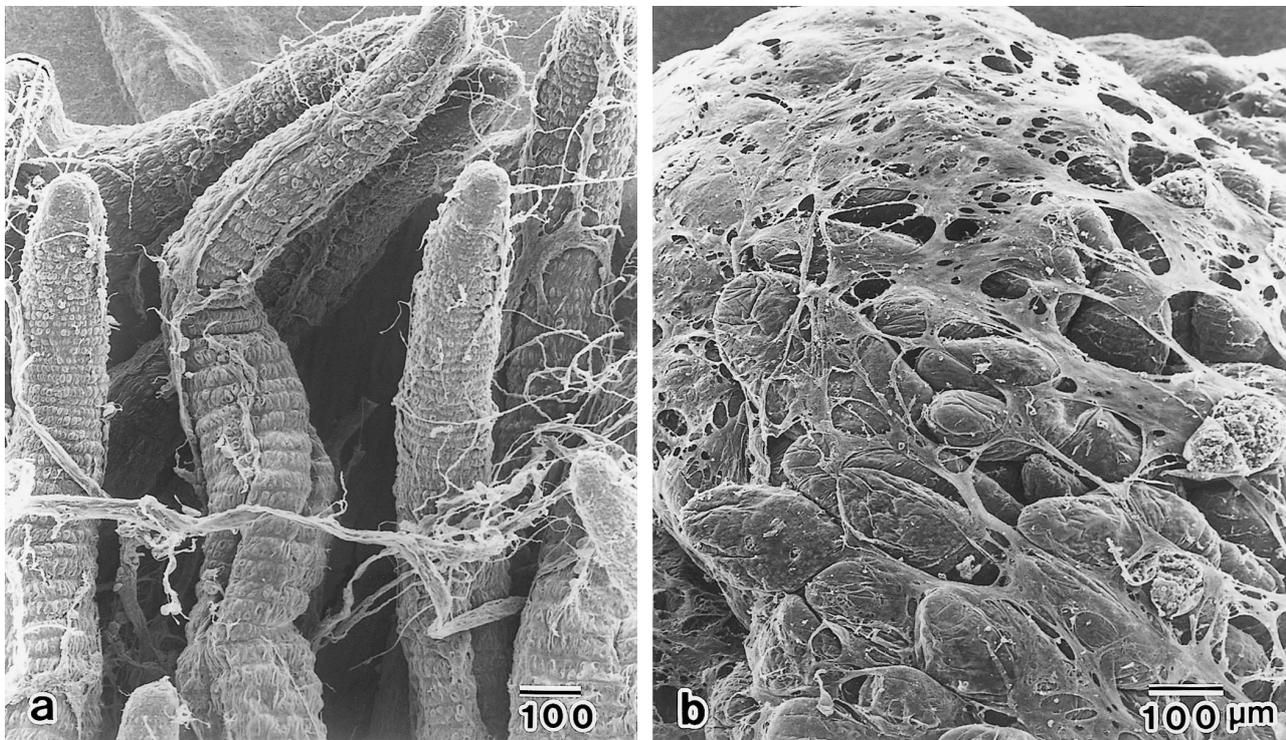


図3 中腸腺細管の走査型電子顕微鏡像

a) 中腸腺は先端が盲端となった細長い管状構造である細管が密集した房状の組織であった．細管外側の漿膜面には細胞が輪状に配列して観察された．イシガニ． b) 中腸腺被膜は細管全体を覆う網目様の結合組織であった．アメリカザリガニ

織で(図3b), 中腸腺細管間にも存在し, 細管間内を連絡している種類も観察された. このような被膜を持つ種は, 系統学的に下位の長尾亜目, 異尾亜目では全種(19/19)であった. 短尾亜目ではサワガニ科よりも下等な種類で被膜を認め(10/19), 高等な種類で被膜を認めなかった(1/15). 生息域別では海水中・淡水中種に多く(29/38), 陸上生息種では被膜を認めなかった(1/15).

## 2) 中腸腺細管を取り巻く平滑筋線維

走査型電子顕微鏡による観察では, 中腸腺細管の外側の漿膜面は平滑ではなく細い線維が格子状に取り巻いているのが観察された. 細線維の直径は細管軸に平行な縦走方向の線維よりも輪状方向の繊維が大きかった. 免疫染色では, 漿膜の細線維は $\alpha$ 型平滑筋線維抗体に陽性であった. このような細管の外側を取り巻く平滑筋線維の存在は, 長尾亜目と異尾亜目で著明であった.

## 3) 中腸腺組織の構造

中腸腺細管の横断像では内腔に導管を認め, その周囲を一層の単層円柱上皮細胞よりなる腺組織構造であった. 最外層の漿膜面には一層の細胞が観察された. 円柱上皮細胞の構成は, 貯蔵吸収細胞(R細胞)と空胞細胞(B細胞)によって構成されており(図4a, b), 長尾亜目,

異尾亜目, 短尾亜目に関わらず, 細胞の種類および細胞形態等の基本構造は同じであった. R細胞は細胞質内に色素顆粒, グリコーゲン顆粒を含んで好塩基性の染色に富んだ細胞や脂肪球を多く含んだ明細胞として認めた. ヤシガニ等陸上生息種ではR細胞の細胞質内に脂肪球が充満していた. B細胞は細胞質内に液胞を認める分泌細胞であるが, 系統学的な位置や生息域等との関連性は特に認めなかった.

## 4) 中腸腺細管間の間質組織

中腸腺を構成する中腸腺細管間の間質構造の組織学的相違によって以下のように分類した(図1).

### a) 細管間質に結合組織を認めない中腸腺 (A型)

全種中で一番多い組織形態(34/53)で, 生息域が海水・淡水中生息種に多かった(30/38). 長尾亜目と異尾亜目では全種(19/19)であったが, 短尾亜目は比較的少なく(15/32), 生息域が水中生息種(11/19), 水中と陸上両生息種(3/6), 陸上生息種(1/9)で, 海水や淡水の水中生息種に多い組織形態であった. 細管間に結合組織は認めないため各細管は離れていた.

### b) 細管間に間質結合組織を認め, 細管が接合している中腸腺 (B型)

全種の中では少なく(8/53), 長尾亜目, 異尾亜目では

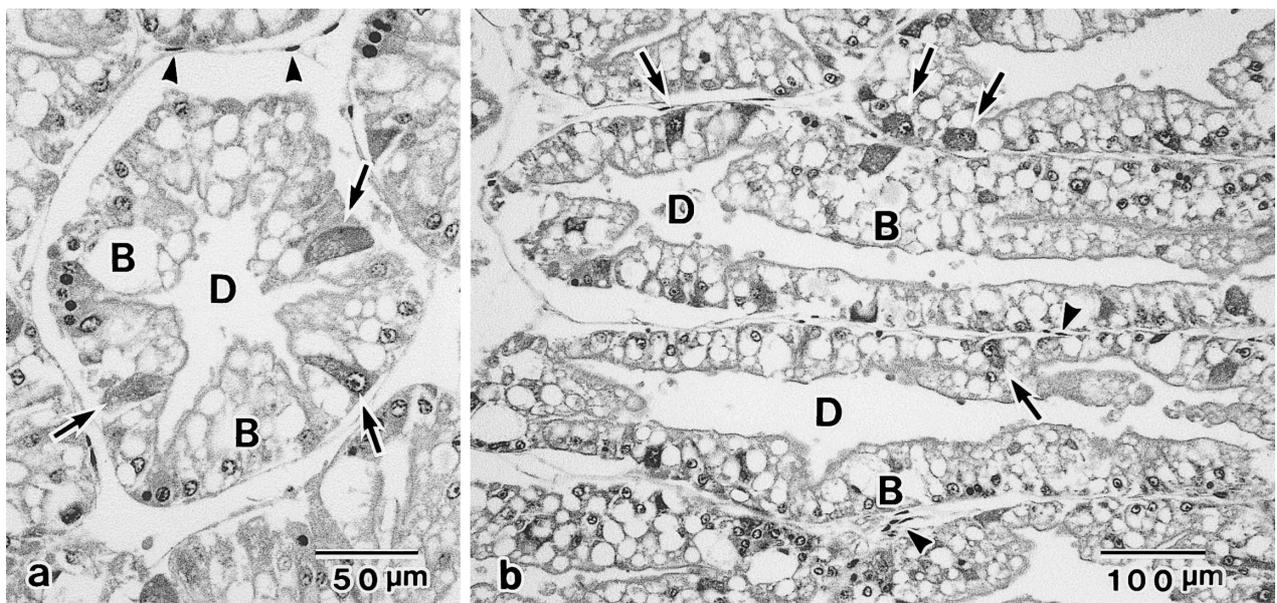


図4 a) 中腸腺細管横断切片像. 単層円柱上皮細胞よりなる腺上皮組織で中心には導管(D)を認めた. 漿膜には一層の細胞層よりなる小型扁平な細胞核(矢印頭)が観察された. 円柱上皮細胞の核は基底部に位置しており, 好塩基性細胞である貯蔵吸収細胞(矢印)と細胞質内に液胞を認める空胞細胞(B)が明らかに識別できた. b) 中腸腺縦断切片像. 横断像と同様, 単層円柱上皮細胞よりなる腺上皮組織で中心には導管(D)を認め, 貯蔵吸収細胞(矢印), 空胞細胞(B)が観察された. コンジテンナガエビ

認めなかった．8種のほとんどが海水中生息種(6/8)で、海水中と陸上両生息種(2/6)、陸上生息種(0/9)であった．浅海から潮間帯に生息するイソガニやイワガニ等で認められた．細管間質組織の組織形態像は結合組織の発達程度によって二つに分類された(図5a, b)．細管間質に円柱状の細い管状を主体とした結合組織が細管周囲にのみ認め、比較的疎な結合をしている組織型(図5a)と細管周囲の結合組織は良く発達して細管と密な結合をしている組織型で、結合組織内に細胞が多数観察された(図5b)．これらの組織は細管基部ではよく発達していた．c) 細管間には結合組織による隔壁形成を認め、細管が密に結合している中腸腺(C型)

全種の中では少なく(11/53)、長尾亜目、異尾亜目では認めなかった．11種のほとんどがヤシガニやアカテガニ等の陸上生息種(8/9)で、海水中と陸上両生息種(1/6)、水中生息種(2/38)ではほとんど認めなかった．細管間質組織の組織形態像は間質の結合組織による隔壁形成の程度によって二つに分類された(図6a, b)．細管間質に結合組織による隔壁形成を認めるが、細管間の組織間隙は広く多数の細胞を認める組織型(図6a)と結合組織による密な隔壁形成によって細管間隙は狭く間質には細胞をほとんど認めないが、細管は規則的に配列し整然とした組織型(図6b)であった．

## 考 察

甲殻類十脚目の中腸腺は系統学的な位置関係や生息域の違いによって、組織学的な特異性が存在することが明

らかとなった．中腸腺被膜は系統学的に下等な長尾亜目と異尾亜目全てに存在したが、より高等な短尾亜目では被膜を有する種は少なかった．このことは、甲殻類の中腸腺の解剖学的な位置関係に起因していると考えられた．長尾亜目の中腸腺は胸腔内、異尾亜目のヤドカリ類は腹腔内に位置しており臓器表面は被膜で覆われている．一方、短尾亜目の中腸腺は胸腔や腹腔内臓器ではなく、内鰓の近傍に位置した甲羅内に裸出した臓器である．系統的下等な種類では被膜を有する種もいたが、比較的高等なサワガニ科以上では被膜は認めなかった．生息域別に見ると短尾亜目の水中生息種は被膜を有する種類もいるが、陸上生息種ではほとんど被膜は認めなかった．

水中に生息する短尾亜目の中に被膜が無い事は興味深い．短尾亜目の中腸腺は甲羅内の内鰓の近傍にあり、甲羅内に満たされた海水中に中腸腺細管は漂うように位置している．内鰓の働きによる水流によって細管が常に動かされる事で、分泌や貯蔵といった細管内の物質輸送が受動的に行われている可能性が高い．一方、異尾亜目の細管は体腔内に位置しているため、鰓による水流の影響は受けずには細管漿膜面に発達した平滑筋線維の収縮によって細管内の物質輸送が行われていることが示唆された．短尾亜目は十脚目の中でもより高等な種類で、ヤドカリのような殻を持たないため運動能力は大きい．動物が盛んに運動することで甲羅内に水流が発生し、内鰓による酸素の取り込み能は上昇、消化・吸収機能を持つ中腸腺細管も水流によって揺り動かされる．このような理由で、短尾亜目は運動能力の獲得と共に中腸腺被膜をもたない方向へと進化していったと想像される．

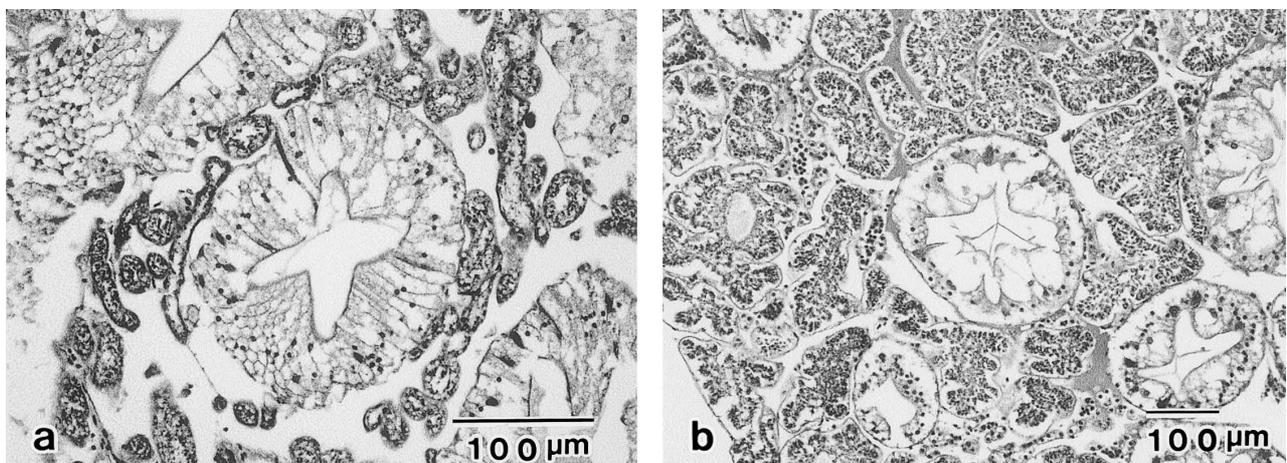


図5 細管間に間質結合組織を認め、細管が接合している中腸腺(B型)

- a) 細管間質に円柱状の細い管状を主体とした結合組織が細管周囲に多数認められ、細管間は疎な結合をしていた．イソガニ  
b) 細管周囲の結合組織は良く発達して細管と密に接合していた．結合組織内には細胞が多数観察された．ベニイシガニ

一方、陸上生息種は重力環境に適応するために中腸腺構造そのものを変化させたのかもしれない。水中では浮力によって中腸腺細管が漂う事で内鰓流をうまく利用していたが、陸上では重力によって臓器自体に自重がかかってしまうため、細管のような柔らかい組織や管状の組織はその形態を保持する必要性が生じた。今回の観察では、水中と陸上の両方に生息する種類では、不完全ではあるが細管間に間質結合組織の形成を認め、この結合組織によって細管を支持する役目をもっていると考えられた。陸上で生活しほとんど水に入ることがない陸生種は、細管間に結合組織形成による規則的な隔壁形成が認められた。このように間質に見られる組織構造は重力環境に中腸腺が対応した組織構築と考えられた。

細管を構成する腺上皮細胞は長尾亜目、異尾亜目、短尾亜目に関わらず、細胞の種類や細胞形態は同じであった。R細胞は腺腔から栄養分を吸収し、脂質やグリコーゲンを貯蔵することが知られているが(17,18)、ヤシガニとナキオカヤドカリのR細胞は脂肪球で満たされていた。魚類の脂肪性肝臓は、グリコーゲンよりも貯蔵に有利なトリグリセリドとして貯え、運動能力は低いながらも長期間の飢餓に耐えられる特有の貯蔵形態である(19)。ヤシガニ等陸生種の食性は植物食であるにも関わらず、R細胞内に多量の脂肪球が存在したことは、飢餓に対応した陸上生息種特有の貯蔵形態であることが推察された。軟体動物門頭足類の中腸腺結合組織内には多くの遊走細胞を認め、物質移動・貯蔵・生体防御、血球のヘモシアニン合成の場である(20)。短尾亜目の系統的に上位種の中腸腺間質

において様々な細胞が認められた事は、同様の機能が甲殻類にも存在している可能性がある。

以上の事から、中腸腺の実質的機能を有する細管腺上皮は、水中・陸上生息種に関係なく基本構造は同じであるが、動物が陸上へと進化する過程、特に重力環境に適応するためには、実質細胞の構造は変化させずに間質のマトリックス環境を改変することで、新しい環境に適応するように進化していったと推察された。また、内臓は環境に適応した多様な代謝機能を獲得し、それを効率よく機能させるための循環システムの形成には、マトリックス環境の改変が必須であると考えられた。

海中から陸上への上陸経路については、海から潮間帯・飛沫帯を通過して陸地へという経路、汽水・河口から陸地への経路、汽水・河口から淡水さらに陸上へという経路が考えられている(21)。今回、オカガニをはじめとした陸生種の細管構造は、潮間帯・汽水域生息種の構造と類似または中間型であった事から、海中から汽水・河口を通過して陸上へという経路上陸していったと想像された。

## 謝 辞

沖縄県・西表島における採集と試料作成は東海大学沖縄地域研究センターにて行った。採集の便宜および研究室利用に関して大変お世話になりました河野裕美氏、崎原 健氏に深く御礼申し上げます。

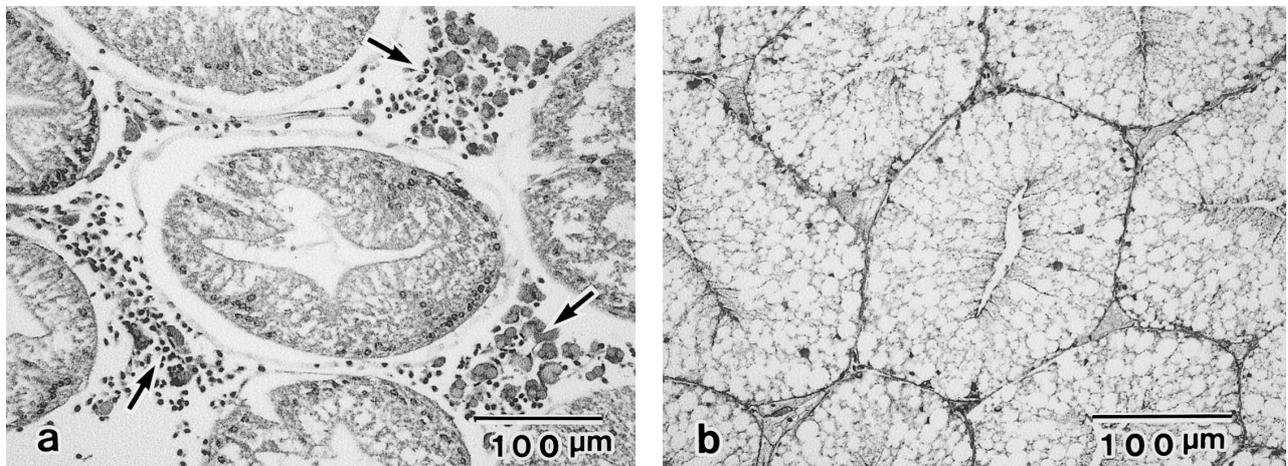


図6 細管間には結合組織による隔壁形成を認め、細管が密に結合している中腸腺 (C型)

- a) 細管間質に結合組織による隔壁形成を認めるが、細管間の組織間隙には多数の細胞(矢印)を認めた。オニヤドカリ  
 b) 結合組織による密な隔壁形成によって細管間隙は狭く、間質にはほとんど細胞を認めなかった。細管は規則的に配列し整然としていた。R細胞内には脂肪球が豊富に認められた。ヤシガニ

## 参 考 文 献

- 1 . Cornelius CE., Hepatic Ontogenesis. *Hepatology*, 5: 1213-1221, 1985
- 2 . 武田正倫, 原色甲殻類検索図鑑 . 北隆館, 1982
- 3 . 峯水亮, 海の甲殻類 . ( 監修 ) 武田正倫, 奥野淳兒, 文一出版, 2000
- 4 . Beklemishev VN., Principles of comparative anatomy of invertebrates. Vol II . Organology, Chap V. Edinburgh: Oliver and Boyd, 185-214, 1969
- 5 . van Weel PB., "Hepatopancreas"?. *Comp Biochem Physiol*, 47: 1-9, 1974
- 6 . Miyawaki M., Yamamoto Y., The structure and function of the hepatopancreas of a terrestrial isopod, *Armadillidium vulgare*. *Cell Biol Int Rep*, 9: 285-289, 1985
- 7 . Sousa LG., Petriella AM., Histology of the hepatopancreas of the freshwater prawn *Palaemonetes argentinus* ( Crustacea, Caridea ) *Biocell*, 24: 189-195, 2000
- 8 . Bradley HC., The digestive gland of the crawfish. *J Biol Chem*, 4: 11151-11152, 1908
- 9 . Vogt G., Morphology and physiology of digestive epithelia in Decapod crustaceans. *Pflugers Arch*, 431: R239-240, 1996
- 10 . Stetten MR., Metabolism of glucose and glycogen in *Limulus polyphemus* in vivo. *Comp Biochem Physiol*, 73: 803-813, 1982
- 11 . Muriana FJ., Ruiz-Gutierrez V., Blaya JA., Bolufer J., Phospholipid fatty acid composition of hepatopancreatic brush-border membrane vesicles from the prawn *Penaeus japonicus*. *Biochimie*, 77: 190-193, 1995
- 12 . Dillaman RM., Greenaway P., Linton SM., Role of the midgut gland in purine excretion in the robber crab, *Birgus latro* ( Anomura: Coenobitidae ) *J Morphol*, 241: 227-235, 1999
- 13 . Orbea A., Fahimi HD., Cajaraville MP., Immunolocalization of four antioxidant enzymes in digestive glands of mollusks and crustaceans and fish liver. *Histochem Cell Biol*, 114: 393-404, 2000
- 14 . Hopkin SP., Martin MH., The distribution of zinc, cadmium, lead and copper within the hepatopancreas of a woodlouse. *Tissue and Cell*, 14: 703-715, 1982
- 15 . Akiyoshi H., Terada T., Mast cell, myofibroblast and nerve terminal complexes in carbon tetrachloride-induced cirrhotic rat livers. *J Hepatology*, 29: 112-119, 1998
- 16 . Akiyoshi H., Gonda T., Terada T., A comparative histochemical and immunohistochemical study of aminergic, cholinergic and peptidergic innervation in rat, hamster, guinea pig, dog and human livers. *Liver*, 18: 352-359, 1998
- 17 . Loret SM., Devos PE., Structure and possible functions of the calcospherite-rich cells ( R\* cells ) in the digestive gland of the shore crab *Carcinus maenas*. *Cell Tissue Res*, 267: 105-111, 1992
- 18 . Herrera-Alvarez L., Fernandez I., Benito J., Pardos F., Ultrastructure of the midgut and hindgut of *Derocheilocaris remanei* ( Crustacea, Mystacocarida ) *J Morphol*, 244: 177-189, 2000
- 19 . 秋吉英雄, 井上明日香, 濱名昭弘, 海水産魚類の行動と肝臓の組織生化学的の相関に関する比較形態学的研究, 島根大学生物資源科学部研究報告, 6: 7-16, 2001
- 20 . Ruth P., Blum W., Bille J., Immunocytochemical reaction of a haemocyanin antibody in the midgut gland of *Nautilus* ( Cephalopoda, Tetrabranchiata ) *Experientia*, 52: 549-553, 1996
- 21 . Pearse JS., Giese AC., The organic constitution of several benthonic invertebrates from McMurdo Sound, Antarctica. *Comp Biochem Physiol*, 18: 47-57, 1966