

二枚貝的血球種類、形態與功能

張素容

水產試驗所淡水繁養殖研究中心

二枚貝的血球細胞主要參與傷口癒合、殼的修復、消化、營養運送和分泌等生理功能，在對抗外來病原的防禦機制上亦扮演重要的角色。雖然早在 1791 年即有學者展開貝類血球的觀察，而自 1891 年至今，許多研究者陸續嘗試二枚貝血球的命名與分類，但由於缺乏貝類造血器官和血球、分化過程的相關研究、研究材料與方法不同以及血球功能的探討不夠充分等因素，目前仍以形態特徵作為分類的依據。一般依循 Cheng 在 1981 年所提出，適用於大部分二枚貝的分類方法，將貝類血球分為顆粒血球與非顆粒血球兩大類。1999 年，Hine 參考 Cheng (1981) 的分類方式，除了將二枚貝血球分為顆粒血球、非顆粒血球與褐細胞，並將許多難以分類的血球歸類在其他血球中。二枚貝各種血球細胞的形態、微細構造和功能，簡述如下。

(一) 顆粒血球 (granular hemocyte)

在大多數的二枚貝血淋巴中，顆粒血球是主要的血球種類，所以相關的研究也較多。顆粒血球最顯著的特徵為大量存在細胞質中的顆粒，除此之外，其他形態特徵包括核質比較低；細胞核成圓形或橢圓形、偏置於細胞的一邊，其中具有濃縮的異染色質 (heterochromatin)；通常以單核居多，但也有可能為雙核 (圖 1)。

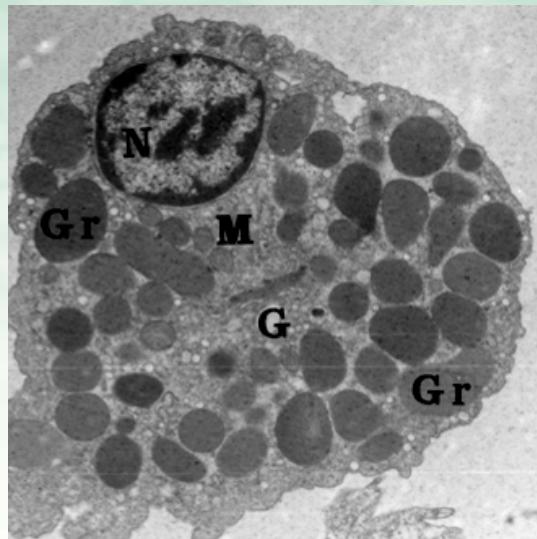


圖 1 文蛤(*Meretrix lusoria*)的顆粒血球

顆粒血球又可依顆粒的染色性，分為嗜酸性、嗜鹼性和嗜中性顆粒血球，或依顆粒大小區分出不同的血球次族群。在不同種類的二枚貝顆粒血球中，其顆粒大小、顏色和外形不盡相同，甚至有些顆粒血球中可同時存在多種不同的顆粒。許多學者認為血球中不同形態的顆粒也可能源自同一種，如嗜鹼性顆粒血球為早期的顆粒血球，成熟後則成為嗜酸性；而小顆粒也可能變為較大顆粒等，然而目前仍無直接證據證實此種假說。

對於顆粒血球功能的研究指出，顆粒中帶有酸性水解酶，可能是一種溶小體 (lysosome)。此外，顆粒血球具有吞噬細菌的

功能，並在次級溶小體 (secondary lysosome) 中消化，以致在細胞質中留有一些殘體 (residual bodies) 和肝醣累積，這些物質最後會被釋放到血淋巴。但是顆粒血球對吞噬對象具有選擇性，除了可以吞噬特定的細菌，也可以吞噬酵母多醣 (zymosan)、酵母、藻類、細胞碎片、原生寄生蟲、乳珠、紅血球與炭粒等。在吞噬外來物的同時，可能伴隨著具殺菌功能的超氧化根離子 (superoxide anion) 產生。另外，某些貝類顆粒血球的殺菌機制還可能與過氧化酶 (peroxidase) 或酚氧化酶 (phenoloxidase) 有關。

(二) 非顆粒血球 (agranular hemocyte)

非顆粒血球的細胞質中缺乏或僅帶有少量的顆粒，因此在光學顯微鏡下呈現透明的細胞質，所以又被稱為透明球 (hyalinocyte)。有些貝類的非顆粒血球可再分為二個血球次族群，一是透明球，帶有較大、呈圓形或不規則、偏離中央的細胞核，其細胞質較多且富含多種胞器，如高基氏體、粗面內質網、粒線體和液泡等 (圖 2)。另一種稱為 blast-like cell，其細胞核呈圓形、位於中央、細胞質較少、除了粒線體外，缺少大部分的胞器 (圖 3)。

由於大多數貝類的血淋巴中非顆粒血球數量較少，因此對其功能的探討也較缺乏。目前認為非顆粒血球可能不具吞噬功能，或是吞噬能力較低；產生超氧化根離子的能力也較顆粒血球低，但可觀察到非顆粒血球細胞膜上有分解超氧化根離子的超氧化歧化酶 (superoxide dismutase) 存在。雖然曾有研究指出牡蠣的顆粒血球具有較強的吞噬能力，但實驗結果發現，非顆粒血球亦能吞噬一些

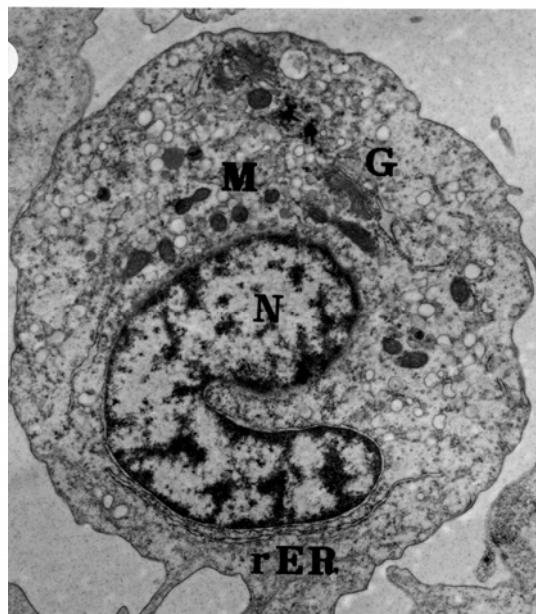


圖 2 文蛤的透明球

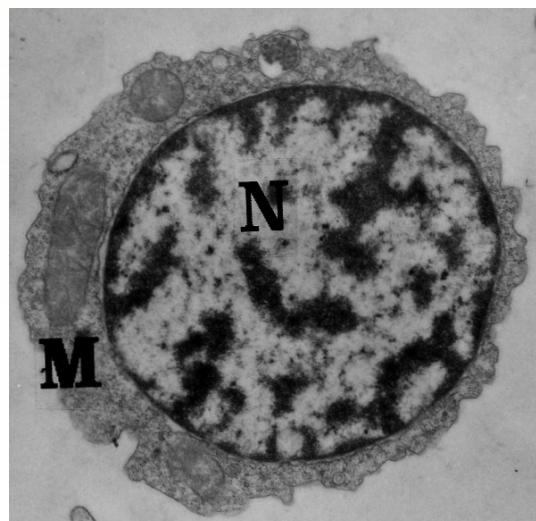


圖 3 文蛤的 blast-like cell

單胞寄生蟲。

(三) 其他血球細胞

有些二枚貝的血球細胞具有顆粒血球的形態特性 (圓形核、帶有異質的細胞核染色質、低核質比等)，但缺乏或是只帶有少量顆

粒，因此很難依照顆粒血球和非顆粒血球的分類準則歸類。例如美國牡蠣 (*Crassostrea virginica*) 的此種細胞被稱為纖維細胞 (fibrocytes)。由於此類血球的顆粒可能在吞噬作用過程中脫離，因而在其他貝類中被歸類於非顆粒血球，並且有不同的命名，如：歐洲牡蠣 (*Ostrea edulis*) 的透明球、斑馬似殼菜蛤 (*Dreissena polymorpha*) 的透明大嗜鹹血球，櫻桃寶石簾蛤 (*Mercenaria mercenaria*) 的透明球與纖維細胞、歐洲鳥尾蛤 (*Cerastoderma edule*) 中的第三型血球和不等殼毛蚶 (*Scapharca inaequivalvis*) 的第二種型血球等。

此外，在歐洲牡蠣與太平洋牡蠣 (*Crassostrea gigas*) 中發現一種與顆粒血球形態相似，但細胞質內充滿空泡的血球細胞，學者將其命名為囊泡細胞 (vesicular cell) (圖 4)。由於囊泡細胞不具吞噬活性，因此被認為可能是早期的顆粒血球。另外，斑馬貽

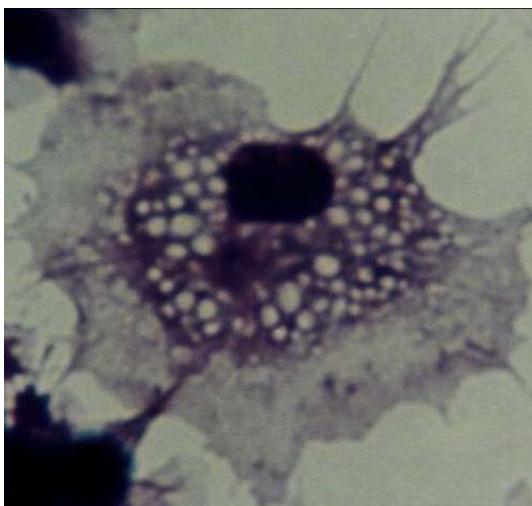


圖 4 太平洋牡蠣的囊泡細胞 (以 May-Grünwald Giemsa 染色)

貝的透明大嗜鹹血球也曾被認為是未成熟的顆粒血球。但也有人持不同的意見，認為囊泡細胞可能是脫顆粒後的顆粒血球。然而除了海扇蛤科 (Pectinidae) 以外的二枚貝都有顆粒血球，但囊泡細胞卻只有在牡蠣科 (Ostreidae)、鳥尾蛤科 (Cardiidae) 中被發現。

(四) 褐細胞 (brown cell)

某些二枚貝中可發現另一種具吞噬能力的細胞，原稱為漿細胞 (serous cell)，因細胞質中帶有黃褐色素顆粒，所以又被稱為褐細胞。褐細胞通常在圍心腔管與結締組織中被發現，因此可能不是真的血球，但其與血球細胞間的關係仍不清楚。褐細胞可能參與受傷組織的凝集與包圍寄生蟲的作用，但分解胞吞物質的能力較差，需藉由血球滲出來幫助除去吞噬的物質。通常在污染水域中的軟體動物體內常見到此種細胞，可能扮演金屬離子代謝與解毒的角色。

雖然將二枚貝的血球分類為顆粒血球與非顆粒血球已得到多數學者的認同，但若能加強各種血球次族群功能的探討，將有助於貝類的養殖與病害防治。

註：

1. 本文主要參考自：Hine, P. M. (1999) The inter-relationships of bivalve haemocytes. *Fish Shellfish Immunol.*, 9: 367-385. 及 Cheng, T. C. (1981) Bivalves. In: Ratcliffe, N. A. and A. F. Rowley (eds.) *Invertebrate Blood Cells*. New York: Academic Press, 233-300.
2. 圖片引用自筆者之研究報告：Chang, S. J., S. M. Tseng and H. Y. Chou (2005) Morphological characterization via light and electron microscopy of the hemocytes of two cultured bivalves: a comparison study between hard clam (*Meretrix lusoria*) and Pacific oyster (*Crassostrea gigas*). *Zoological Studies*, 44: 144-153.