

## 臺灣蚵螺 *Thais clavigera* Küster 鑽孔器之研究

羅竹芳 王重雄 扈伯爾 沈振中

The study of the Boring Organs in Oyster Drill  
*Thais clavigera* Küster (Gastropoda: Muricidae)

C. F. Lo, C. H. Wang, F. Huber and C. C. Shen

### Abstract

The proboscis and accessory boring organ of the oyster drill, *Thais clavigera* Küster, were studied histologically. Its radula and the borehole on the shell of its prey, *Crassostrea gigas* were observed with the scanning electron microscope. It is suggested that the boring process involves a chemical phase followed by a mechanical phase. The functional morphology and these organs were discussed.

### 緒 言

牡蠣 (*Crassostrea gigas*) 是本省淺海養殖中重要的種類之一。每年因受蚵螺之寄生，造成嚴重之損害<sup>(1,2,3,4,5)</sup>。有關蚵螺之防治方法，Carriker (1955) 的綜合報導中證實低鹽度，貧瘠泥地，底質無垃圾或堅硬物質及暴露於空氣中較長時間之潮間帶等地區，蚵螺數目或鑽孔率都較低，因此選擇適當生態條件之地區養殖牡蠣，可以減低蚵螺之危害<sup>(6)</sup>。Hwang and Huang (1971) 強調盡量摘除蚵螺卵囊以減低蚵螺數目之重要性<sup>(2)</sup>。Hu et al (1977) 及 Lin and Hsu (1979) 則建議改進養殖方式，減少蚵串與地面接觸，以減少蚵螺之捕食機會<sup>(3,4)</sup>。Carriker and Chauncey (1972) 在研究美國常見蚵螺 (*Urosalpinx cinerea*) 之鑽孔機制時，發現碳酸酐酶 (Carbonic anhydrase) 與鑽孔有關，證實碳酸酐酶抑制劑可降低蚵螺鑽孔率<sup>(7)</sup>。至於其它曾經用來做為蚵螺化學防治之藥劑包括硫酸銅，昇汞，Polystream，孔雀綠，大安牛豬安，地特松，加保利及莢竹桃葉抽取液等，但至目前為止，尚未廣泛被使用於蚵螺之防治<sup>(2,5)</sup>。蚵螺之所以能為害牡蠣，是因它具有鑽孔的能力。牡蠣殼的主要成分和一般貝殼一樣為碳酸鈣 (Calcium Carbonate)<sup>(8,9,10)</sup>，而蚵螺可穿孔這種鈣質殼，以達攝取蚵肉之目的。據 Carriker and Van Zandt (1972) 之報導，蚵螺鑽孔方式有二種，即機械式 (Mechanical phase) 和化學式 (Chemical phase) 二者交替進行，終使殼穿孔，再由其吻部 (Proboscis) 自孔伸入，取食牡蠣的柔軟組織<sup>(11)</sup>。Carriker et al (1974) 以慢動作電影攝影術 (Slow-motion picture photography) 確定鑽孔之機械活動係靠吻部內，齒舌 (Radula) 之錘擊作用<sup>(12)</sup>。Carriker et al (1978 a) 及 Carriker and Williams (1978) 以特殊設計之殼模型及實體觀察，研究美國蚵螺 *U. cinerea* 的化學方式鑽孔法，瞭解位於蚵螺腹足前端中央部位之鑽孔輔助器

官 (Accessory boring organ) 能分泌溶解多種貝殼及其它礦物質的物質<sup>(13,14)</sup>。

由於過去有關臺灣蚵螺之研究着重於生態調查及藥物防治，忽略了有關其特有之鑽孔器官及其機制，甚或分類地位之問題。本篇主要以光學及掃描式電子顯微鏡研究採自香山地區之蚵螺 *Thais clavigera* 之鑽孔器官，吻部及鑽孔輔助器官的一般構造，並以掃描式電子顯微鏡觀察其齒舌於鑽孔後之變化，及鑽孔輔助器官的分泌物對牡蠣殼之影響，以供更進一步研究之參考。至於有關鑽孔器官的組織化學及其分泌物性質之測定，則將另撰文報導。

## 材料及方法

蚵螺 (*Thais clavigera* Küster) 採自新竹縣香山牡蠣養殖場。採回之蚵螺依觀察目的之不同而做下列處理。

1. 吻部構造：將蚵螺頭部用鑷子稍加壓力使吻部伸出，將吻部切下，在解剖顯微鏡下解剖觀察並攝影。另一方面爲了觀察吻部之組織構造，將切下之吻部立刻放入 Zenker 氏固定液中固定，再經脫水包埋等過程，製成厚 7  $\mu\text{m}$  之縱切及橫切薄片，並以蘇木紫 (Hematoxylin) 及伊紅 (Eosin) 染色後，以一般光學顯微鏡觀察並攝影。

2. 齒舌之微細構造：在解剖顯微鏡下，自吻部將角質帶狀齒舌取下，置於 10% 氫氧化鉀溶液中加熱 10 分鐘以去除黏液，經酒精脫水後以兩面黏紙黏在標本台 (Stub) 上，在空氣中乾燥一天，以真空蒸着器在標本上加上碳及金薄膜後，即用掃描式電子顯微鏡 (JSM-15) 觀察。

3. 鑽孔後齒舌微細構造之變化：將採回之蚵螺置於無牡蠣之槽中養一個月後，取其中 10 隻蚵螺分別置於 10 個養殖槽中，每槽加入 3 隻活牡蠣，實驗期間不斷打空氣入水。一經發現牡蠣已被鑿孔，即將蚵螺齒舌取下，以掃描式電子顯微鏡觀察 (標本製作與 2 同)。

4. 鑽孔輔助器之構造：在解剖顯微鏡下，在腹足腹面中央離前端約 2 mm 的地方，以鑷子稍施壓力，此器官即自鑽孔輔助器官之孔腔中凸出，即可觀察外形並攝影。另一方面，爲了組織構造觀察，將此器官連同周圍的一些組織切下，置於 Zenker 氏固定液中固定後，製成 7  $\mu\text{m}$  之染色薄片，以光學顯微鏡觀察並攝影。

5. 牡蠣殼上之穿孔 (borehole) 觀察：將已穿孔之牡蠣殼以鋼鋸鋸成 5 mm 之方塊，放入蒸餾水中泡浸一天，以去除鹽分及雜物。之後放入 60°C 烤箱內乾燥三天，經真空蒸着器覆上碳及金薄膜後，即以掃描式電子顯微鏡 (JSM-15) 觀察。

## 結 果

### (一) 蚵螺 *Thais clavigera* Küster 之外形圖 (1a, 1b)

蚵螺 *T. clavigera* 屬軟體動物腹足類 (Gastropoda) 骨螺科 (Muricidae) 其厚殼呈短紡錘形，殼長 2.1 至 3.9 公分 (平均 2.84 公分)，殼徑 1.46 至 2.20 公分 (平均 1.83 公分)。殼頂尖，螺塔 (Spire) 約爲殼長的  $\frac{1}{3}$  高。體層 (Body Whorl) 有四條具結節之環形螺肋。其體層之第一及第二螺肋結節稍高而明顯，而第三及第四較小且不明顯。在結節位置的殼呈黑褐色。整個殼表爲灰褐色並帶黑褐色斑紋。角質瓣 (Operculum) 呈淡黃褐色至黑褐色。殼口除外唇 (Outer lip) 內側有黑褐色斑紋外，其它部分全呈肉色。但亦有部分個體外唇內側之斑紋或無或不顯著。外唇具細凸之齒狀點，而內唇則無。不產生紫色汁液。

### (二) 吻部及齒器 (Odontophore) 之構造

蚵螺之頭部觸角中央下方之間，具一紅色筒狀構造可伸縮之吻部，長度因螺體大小而異，平均約

4 mm。平時縮在體內吻鞘 (Proboscis sheath) 中，當攝食或鑽孔時才伸出。吻之內部構造，前端為口球腔 (Buccal cavity)，咽、食道位於吻部背方。於食道下方，口球腔後方尚有齒器，為一舌狀突起構造。將吻部自背方剪開，移走食道即可見到齒器 (圖 2 a)。如圖 2 a 所示，齒器中央有一縱走凹陷。凹陷背方為一窄溝 (sulcus) 腹方則擴大形成一齒舌囊 (Radular sac) 囊內有具利齒構造之帶狀齒舌，齒舌由背部沿着齒器中央到齒器之最前端即向下彎入腹面。齒舌總長 1.1 至 1.4 mm 寬 1.95 至 2.60 mm，每一齒舌約有 300~349 排利齒。一般而言齒舌之長寬及齒數隨殼之大小而增加。*T. clavigera* 之齒式為三縱列式  $1 + R + 1$  式，亦即具有一列中央齒 (Rachidian) 及兩列邊緣齒 (Marginal teeth) 中央齒寬 91 至 156  $\mu\text{m}$ ，中央齒與邊緣齒之間溝 (Intermediate groove) 為 19.5 至 26  $\mu\text{m}$  寬。位於齒器先端中央之齒舌完全展開，而位於齒囊內者，其邊緣齒向中央彎曲而覆蓋在中央齒上。齒器背方之齒舌的中央齒齒峰指向後方。將齒器表膜除去，可見齒器內部兩側有多套齒舌肌肉 (Odontophoral Musculature) 及兩條貫穿齒器之棒狀支持構造 (圖 2 b)。齒器肌肉控制齒舌之伸縮，而棒狀構造除支持作用外，尚可做許多肌肉之始點及終點之附着面。

吻壁富肌肉，外覆角皮 (Cuticle) 表皮細胞呈柱狀，大部分為黏液細胞 (圖 3、4、5)。上述支持構造經切片觀察為軟骨質，與高等動物之軟骨構造相似 (圖 4)。

除了口球肉肌 (Buccal Musculature) 附着於齒器兩側軟骨之位置外，整個齒器都覆蓋一層角皮 (Odontophoral membrane) 在齒舌囊中之角皮則黏着細長角質齒舌。吻部齒舌部位縱切構造之圖中 (圖 4)，齒舌上之利齒清晰可見，齒舌自吻部後段約  $\frac{1}{3}$  的地方開始向前延伸，到達距口約 800  $\mu\text{m}$  之位置即向下彎約有 200  $\mu\text{m}$  長，又向後延伸 400  $\mu\text{m}$ 。圖 5 為吻部中段之橫切面構造，由此圖可知齒舌囊正好穿過兩齒器軟骨 (Odontophoral cartilage) 之中央底部，而囊中之齒舌向中央捲曲。又，口球腔內壁四周都覆蓋角皮，尤其是面對下彎齒舌位置之角皮更厚。這些可能都是為了保護口球腔組織，免為齒舌所傷。

### 三 齒舌之微細構造

圖 7~11 為 *T. clavigera* 齒舌之掃描式電子顯微鏡圖，細長鐮刀型之邊緣齒 (Marginal teeth) 座落於大型中央齒 (Rachidian) 之兩側。中央齒複雜，具一主齒峰 (Central cusp) 兩個側齒峰 (Lateral cusp) 及兩個緣齒峰 (Marginal cusp)。因此，*T. clavigera* 之中央齒屬五尖型 (圖 8)。主齒峰長而銳利，側齒峰高不及主齒峰之一半，其尖端略指向外側。側齒峰的兩側具有多數小齒 (denticles) (圖 9)。主齒峰與側齒峰之間有一尖形內小齒 (medial denticle) 其尖端低於側齒峰尖。側齒峰與緣齒峰之間則有 5~7 個外小齒 (Marginal cusp)，其中位於側齒峰與緣齒峰間的底部位置的四個外小齒較顯著，而側齒峰外緣斜面上之其它外小齒則較小且不明顯，有些僅是一些小波紋而已 (圖 9、10)。愈靠齒舌前端之齒狀構造成型之時間愈久，也較堅硬，而近後端的新形成者較軟，因此於固定時，後端齒舌會有縮縮現象 (圖 11)。

### 四 鑽孔後齒舌之變化

將剛鑽過孔之蚵螺齒舌，以掃描式電子顯微鏡觀察，結果發現齒舌上之尖齒於鑽孔後都會有部分尖齒被磨平 (12、13)。磨損之現象僅發生在齒舌前端及下彎地帶之十數排尖齒中。中央齒之主齒峰變成一梯形斜平台，平台上有許多縱走細條紋，顯然為錘過東西之痕跡 (圖 13)。因此蚵螺在鑽孔時，齒舌係前後移動來錘牡蠣殼，而非用挖的動作。

至於中央齒之側齒峰，內小齒及外小齒亦受損，其中側齒峰及緣齒緣多數尖端亦被磨平，而內、外小齒顯然是被折斷而非錘平的。

邊緣齒幾乎被磨掉一半，與中央齒之主齒峰及側齒峰之鑽孔後的高度仍不一致，不過主齒峰與側齒峰間之高度差距減少。

#### 田鑽孔輔助器官之構造

鑽孔輔助器官位於蚵螺腹面中央，離腹足前端約 2 mm 的位置。平時它縮在腹足背面之孔隙中，當鑽孔時或用錘子將它周圍擠壓時才會伸出（圖14）。伸出之鑽孔輔助器官狀如洋菇，有一膨大的盤狀構造及一柄部。鑽孔輔助器官之大小因動物體不同而有差別。完全伸出之鑽孔輔助器官之直徑約為 0.8 mm。

經組織切片觀察，鑽孔輔助器之膨大盤狀部份之上皮細胞為柱狀分泌細胞（Secretory epithelium）核位於細胞基部。大部分細胞表面覆蓋有微絨毛（Microvilli）柄部細胞則為立方形上皮細胞，僅 28.24 μm 高。（圖15）。

如圖 15 所示，腹足表面之上皮細胞（Pedal epithelium）有許多是被蘇木紫（Hematoxylin）染成深藍色之黏液細胞（Mucussecreting epithelium），在鑽孔輔助器之盤狀及柄狀部分的上皮細胞中無此黏液細胞。

#### 六鑽孔輔助器官之分泌物對牡蠣殼之影響

幾乎每一個完全或不完全的穿孔壁上都覆蓋着一層鑽孔輔助器官之分泌物（圖16）。這層分泌物於標本製作之乾燥過程中，會有部分捲曲或剝落的現象（圖17、18、20）。在分泌物剝落的地方，孔壁表面的柱狀碳酸鈣結晶束，彼此之間有分離之趨勢，亦即結晶束間的有機物基質已被分泌物所溶解。圖20所示者為自孔壁剝離之捲曲分泌物，其內層黏有碳酸鈣結晶，由此推知分泌物除了具有分解結晶束間有機物基質之能力外，可能還有溶解牡蠣殼上之碳酸鈣結晶或使其易斷或軟化之效能。

### 討 論

過去有關臺灣蚵螺之研究文獻中，所提到之蚵螺學名分別為 *Purpura clavigera*<sup>(1,3,4,5)</sup>，*Drupa marginada* 及 *Thais tumulosa*<sup>(2)</sup>。本實驗所採用的新竹香山地區之蚵螺，經省立博物館賴景陽先生協助鑑定為 *Thais clavigera* Küster。香山地區之蚵螺僅外唇有齒凸，而 *Drupa* 屬內外唇都有齒凸，因此不可能為 *Drupa* 屬。又，*Purpura* 屬之一般體型較 *Thais* 大，且螺塔較低，殼上之結節小而不明顯，殼較 *Thais* 平滑。但殼之外形也有與 *Thais* 非常相似的。另據 Hyman (1967) 所述，*Purpura* 屬具鰓下腺（Hypobranchial gland），會分泌紫色汁液（Purple dye）可為染料，通常此紫色汁液易污染採集袋，而本蚵螺不具此特性。除此之外，本蚵螺之殼口外唇內側具黑褐色斑紋<sup>(15)</sup>。這些特徵與 Kira (1964) 的 *Thais clavigera* Küster 完全一致<sup>(16)</sup>。

根據 Wu (1965) 之有關 25 種臺灣產骨貝類齒舌形態之報導中，認為骨貝類齒舌之形態因種而異，但在種內之形態恒定，可為「種」的特徵<sup>(17)</sup>。本實驗利用掃描式電子顯微鏡觀察 *T. clavigera* 之齒舌構造，發現不同個體的齒舌確實變異很少，更未曾發現如 Carriker (1975) 所報導之不正常齒舌<sup>(18)</sup>，Wu (1965) 雖報導各種間之齒舌或多或少都有差異，但有些差異需在詳細對照之後才能顯示出來，例如 *Purpura* 與 *Thais* 之中央齒非常相似，僅在齒峰突起之程度或指向上略有差異而已，因此以齒舌形態之不同直接鑑定種別仍有其困難<sup>(17)</sup>。

齒舌上之各齒峰於鑽孔後都有損傷，唯損傷之程度不一，有些被磨平有些則折斷。若以折斷之難易度表示各齒峰之堅硬度，則以中央齒之主齒峰及邊緣齒為最堅硬，側齒峰次之，外小齒再次之，至於內小齒幾乎完全被折斷，其堅硬度不若其他各齒。齒舌上各尖齒之主要成分為鈣質，可能受鑽孔輔助器分泌物的影響，但是這些利齒在掃描式電子顯微鏡之觀察下，除被磨平外，都還硬挺如昔，顯然未受到鑽孔輔助器之分泌的影響，其機制如何尚待研究。Carriker and Van Zandt (1972)，報告美國蚵螺齒舌上之尖齒成分除了鈣以外，尚有其他微量元素如鋇（strontium）鎂（magnesium）硼

(Boron) 矽 (Silicon) 鐵 (iron) , 鋅 (Zinc) 及其它微量元素<sup>(11)</sup>。而 Carriker et al (1978b) 以切下之鑽孔輔助器官試驗多種礦物質膜之可溶性, 結果顯示含鐵、鋅及矽的礦物質不受該器官之影響, 因此齒舌不受鑽孔輔助器官之影響, 可能與之含有這些不溶性礦物質有關<sup>(19)</sup>。

過去有關化學鑽孔方式之假說很多, 對殼貝溶解作用之物質包括酸、蛋白分解酶、雙價正離子去除劑 (Chelating substances) 等<sup>(7)</sup>。截至目前為止, 蛋白分解酶及雙價正離子去除劑之化學性質尚不明確。Carriker and Willians (1978) 指出美國蚵螺之鑽孔輔助器之分泌液在微量海水中為3.8~4.1 (純液則為5.2), 含碳酸酐酶, 細胞色素氧化酶 (Cytochrome oxidase), 琥珀酸脫氫酶 (Succinate dehydrogenase) 等酵素, 另外還含有鈉離子、氯離子、氫離子及微量之鈣離子及鉀離子<sup>(14)</sup>。除上述物質外尚有許多性質未定之有機物質, 其中可能含有溶解殼之有機物質的酵素。至於碳酸酐酶之作用可能與維持分泌液適當之酸度有關, 以便使分泌物中之某物質能發揮溶解殼之功能。總之蚵螺之鑽孔機制仍有許多問題猶待解決, 仍需進一步之研究。

### 摘 要

骨螺類之蚵螺 *Thais clavigera* Küster 嚴重危害本省之養殖牡蠣 *Crassostrea gigas*, 它具有特殊之鑽孔能力使牡蠣殼穿孔, 以達攝取柔軟組織之目的。

本文以光學及掃描式電子顯微鏡研究蚵螺之吻部及鑽孔輔助器官等鑽孔器官, 並觀察鑽孔後齒殼之變化及牡蠣殼上穿孔壁之構造。

*T. clavigera* 之齒式為  $1 + R + 1$ , 即具一列中央齒及二列邊緣齒, 中央齒為五峰型, 具一主齒峰, 二側齒峰及二緣齒峰。各齒峰於鑿孔之後都會磨損。鑽孔輔助器為位於腹足腹面中央前端之輦狀構造, 具分泌性上皮細胞, 能分泌物質協助蚵螺於牡蠣殼上穿孔。由孔壁之掃描式電子顯微鏡像顯示, 鑽孔輔助器之分泌物可使牡蠣殼之碳酸鈣晶體束間之有機物質溶解, 且有軟化碳酸鈣結晶之功效。

### 謝 辭

本研究承農發會之資助得以完成, 謹此致謝。臺灣省立博物館賴景陽先生協助蚵螺種之鑑定, 臺大動物系黃仲嘉、郭光雄教授修閱本文, 在此特為誌謝。

### 參 考 文 獻

1. Kou, H. (1964). Investigation on Taiwan edible shellfish. Spec. Rept. JCRR. 38: 99.
2. Hwang, Y. W. and S. C. HUANG. (1971). Biology and control of the Taiwan oyster drill. China Medical College Annual Bull. V. 2: 1-44.
3. Hu, S. H., P. F. LING and C. C. WANG. (1977). Radular, boring and food searching of oyster drill *Purpura clavigera*. Bull. Tai. Fish. Res. Inst. No. 29. Oct. 1977.
4. Lin, Y. S. and C. J. HSU. (1979). Feeding, reproduction and distribution of oyster drill *Purpura clavigera* (Küster). Bull. Inst. Zool., Academia Sinica 18 (1): 21-27.
5. Chu, S. H. (1979). Observation on the control of oyster drill *Purpura clavigera*

- using the crude leaf extract on *Nerium indicum* Mill. Natl. Sci. Counc. Monthly. KOC. 7 (11): 1115-1126.
6. Carriker, M. R. (1955). Critical review of biology and control of oyster drills *Urosalpinx* and *Eupleura*. Spec. Sci. Rep. Fish. 148: 1-150.
  7. Carriker, M. R. and H. H. Chauncey. (1972). Effect of carbonic anhydrase inhibitor on shell penetration by the muricid gastropod *Urosalpinx cinerea*. *Malacologia* 12 (2): 247-263.
  8. Watabe, N. (1965). Studies on shell formation XI. Crystal-Matrix relationships in the inner layers of mollusk shells. *J. Ultrastructure Res.* 12: 351-370.
  9. Travis, D. F., J. F. Camille., C. B. LAURENCE. and J. G. MELVIN. (1967). Comparative studies of the organic matrices of invertebrate mineralized tissues. *J. Ultrastructure Res.* 18: 519-550.
  10. Travis, D. F. (1968). The structure and organization of, and the relationship between, the inorganic crystals and the organic matrix of the prismatic region of *Mytilus edulis*. *J. Ultrastructure Res.* 23: 183-215.
  11. Carriker, M. R. and D. Vanzandt. (1972). Predatory behavior of a shell-boring muricid gastropod. Chapter 5, in H. E. WINN and B. L. OLLA, Ed., *Behavior of Marine Animals: Current Perspectives in Research*, Vol. 1, Invertebrates, Plenum Press, N. Y., p. 157-244.
  12. Carriker, M. R., J. G. Schaadt, and V. PETERS. (1974). Analysis by show motion picture photography and scanning electron microscopy of Radular function in *Urosalpinx cinerea* during shell penetration (Muricidae, Gastropoda). *Mar. Biol.* 25: 63-76.
  13. Carriker, M. R., L. G. Williams, and D. Vanzandt. (1978 a). Preliminary characterization of the secretion of the accessory boring organ of the shell-penetrating muricid gastropod *Urosalpinx cinerea*. *Malacologia* 17: 125-156.
  14. Carriker, M. R., and L. G. Williams. (1978). The chemical mechanism of shell dissolution by predatory boring gastropods: an hypothesis. *Malacologia* 17: 143-156.
  15. Hyman (1967). *The invertebrates. Mollusca I. Vol. VI* McGraw Hill.
  16. Kira, T. (1964). *Coloured illustrations of the shells of Japan.* Hoikusha.
  17. Wu, S. (1965). Studies of the radulae of Taiwan muricid gastropods. *Bull. Inst. Zool, Academia Sinica* 4: 95-106.
  18. Carriker, M. R. (1975). Radular anomaly in *Urosalpinx cinerea* (Gastropoda: Muricidae). *Nautilus.* 89: 91-94.
  19. Carriker, M. R., D. Vanzandt, and T. J. Grnt. (1978b). Penetration of molluscan and non-molluscan minerals by the boring gastropod *Urosalpinx cinerea*. *Biol. Bull.* 155: 511-526.

— 70 — 1a



1b



1 cm

Fig. 1. Two views of the shell of *Thais clavigera* Kuster.



Fig. 2. The proboscis of *T. clavigera*, showing the structure of the odontophore.  
a. Dorsal view, with wall of proboscis removed.  
b. Dorsal view, with odontophoral membrane removed.  
M : Muscle  
O : Odontophore  
Oc: Odontophore cartilage  
R : Radula  
Rs : Radular sac



Fig. 3. A longitudinal section through odontophoral cartilage.

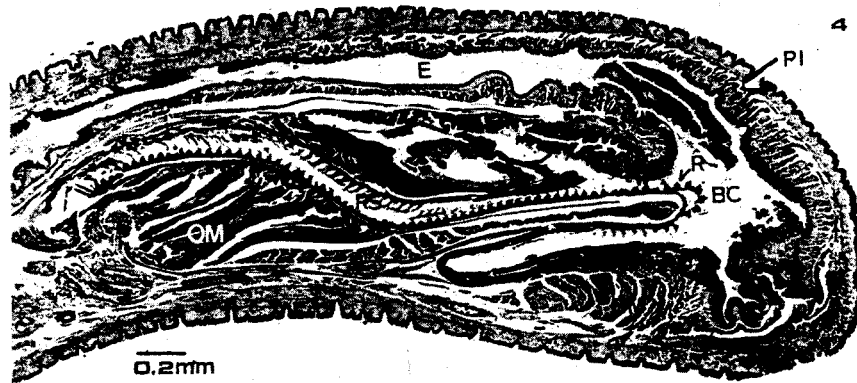


Fig. 4. A longitudinal section through radula.



Fig. 5. A cross section through the middle of proboscis.



Fig. 6. High magnification of odontophoral cartilage.

Figs. 3-6. Light micrographs of the proboscis of *T. clavigera*, showing the structure of odontophore.

- |                             |                               |
|-----------------------------|-------------------------------|
| BC : Buccal cavity          | OM : Odontophoral musculature |
| BM : Buccal musculature     | OMe : Odontophoral membrane   |
| E : Esophagus.              | PI : Proboscis integument     |
| M : Mouth                   | R : Radula                    |
| O : Odontophore             | RS : Radular sac              |
| OC : Odontophoral cartilage | S : Sulcus                    |

Figs. 7-9. Scanning electron micrographs of radula of *T. clavigera*.

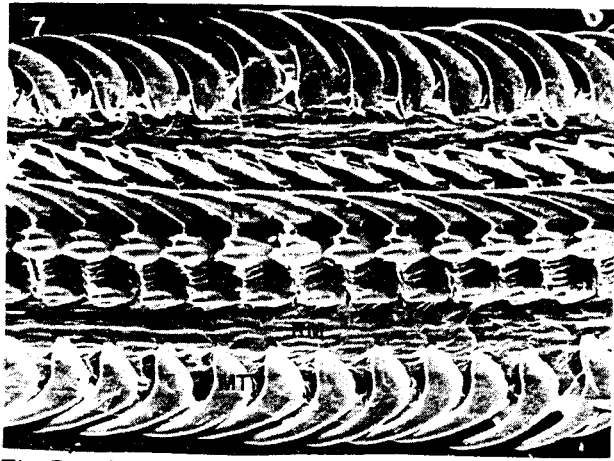


Fig. 7. A small portion of radula showing one central row of rachidian teeth and two rows of marginal teeth.



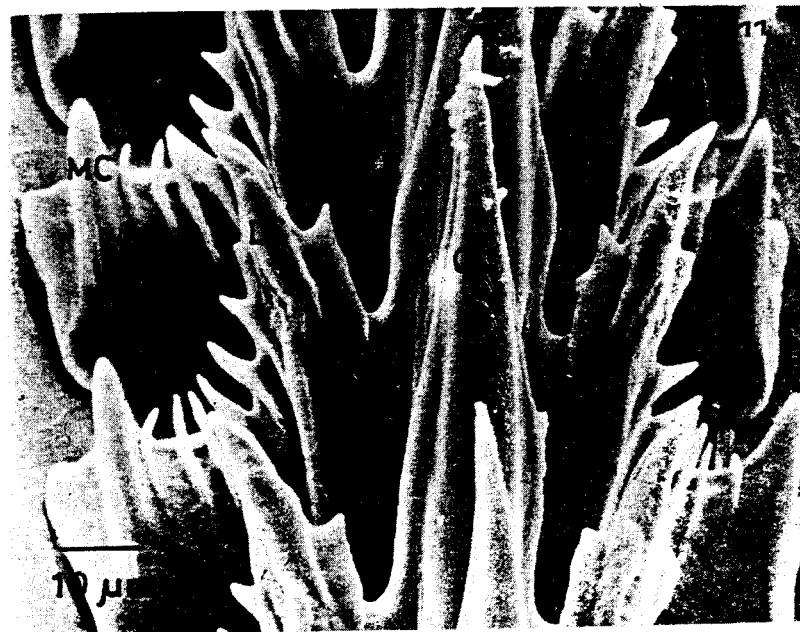
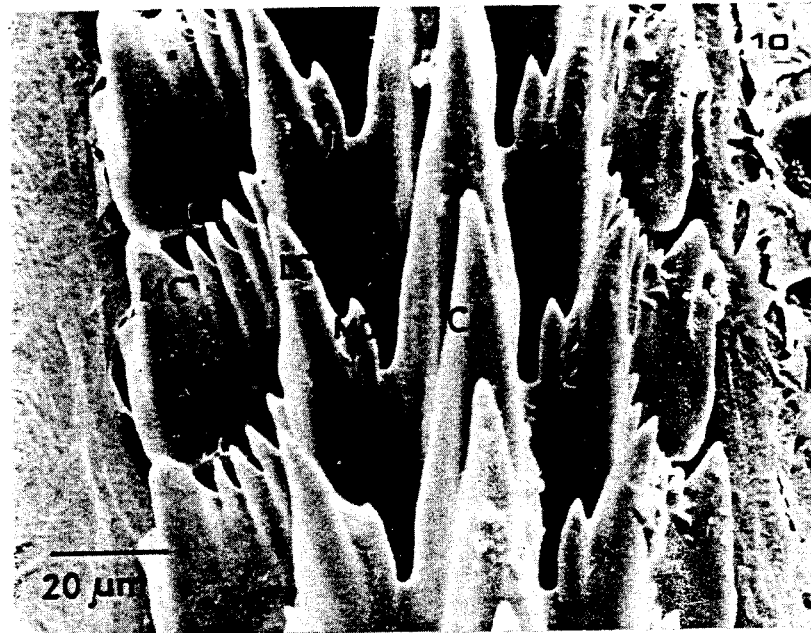
Fig. 8. Dorsal view of rachidian teeth.



Fig. 9. Lateral view of rachidian teeth.

AMA : Anterior marginal angle.

- |                       |                                |
|-----------------------|--------------------------------|
| CC : Central cusp     | MT : Marginal tooth            |
| LC : Lateral cusp     | PMA : Posterior marginal angle |
| LD : Lateral denticle | RM : Radular membrane          |
| MC : Marginal cusp    | RT : Rachidian tooth           |
| MD : Medial denticle  |                                |



Figs. 10-11. Scanning electron micrographs of radula, showing the rachidian teeth of posterior part (Fig. 10), and anterior part (Fig. 11).  
CC : Central cusp      MC : Marginal cusp  
LC : Lateral cusp     MD : Marginal denticle  
LD : Lateral denticle

Figs. 12-13. Scanning electron micrographs of radula of *T. clavigera* after boring.



Fig. 12. The worn-out portion of radula, showing the truncation of cusps.



Fig. 13. Higher magnification of worn-out central and lateral rachidian cusps.

CC : Central cusp	MC : Marginal cusp
LC : Lateral cusp	MD : Medial cusp
LD : Lateral denticle	MT : Marginal tooth



Fig. 14. Light micrograph of the foot of *T. clavigera*, showing the extruded accessory boring organ on the anterior midventral region.  
ABO : Accessory boring organ



Fig. 15. Light micrograph of the section of the foot, showing the structure of the accessory boring organ.  
ABO : Accessory boring organ.  
AS : ABO sinus.                      S : Stalk epithelium.  
PE : Pedal epithelium.              SE : Secretory epithelium.

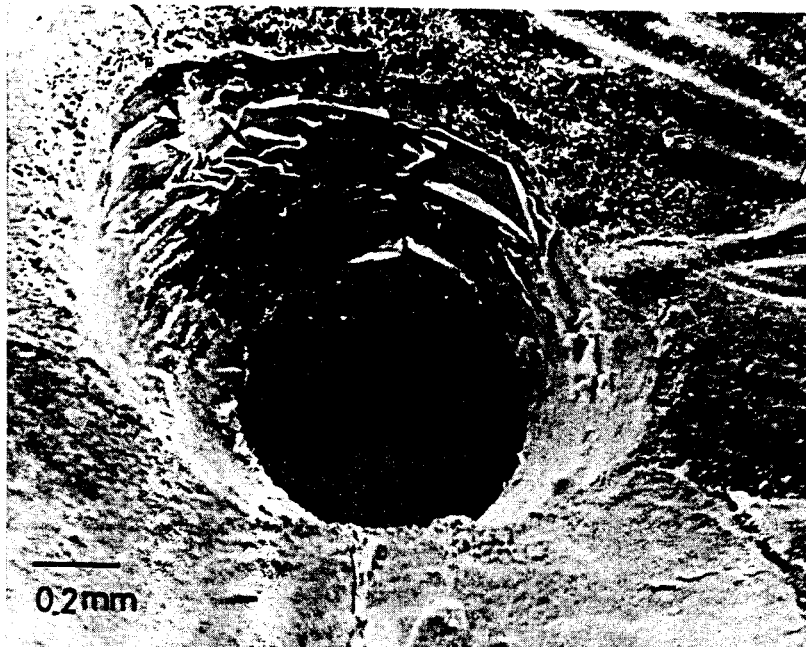


Fig. 16. Scanning electron micrograph of a complete borehole in the shell of the oyster, *Crassostrea gigas*.

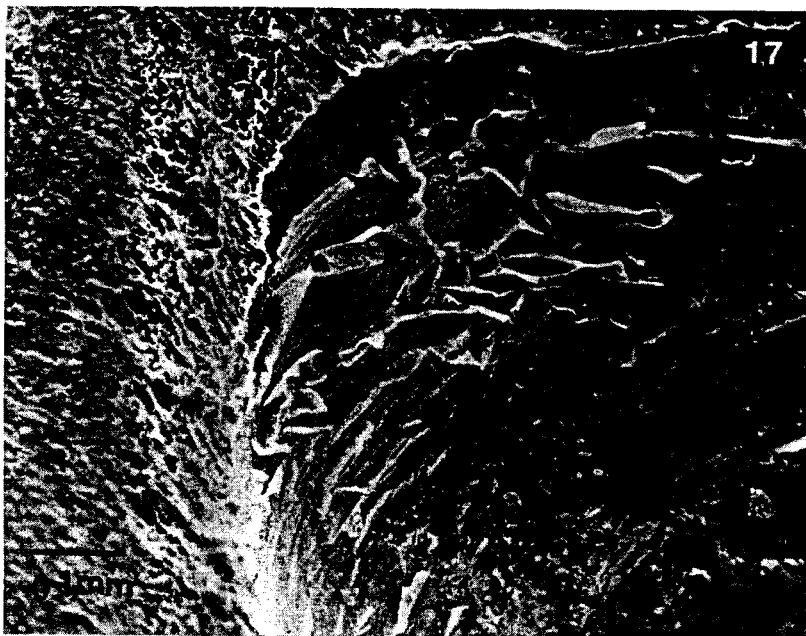


Fig. 17. Higher magnification of borehole, showing the secretion coat on the borehole surface. The arrow indicates some of the secretion coat curled away from the surface of the borehole.



Fig. 18. Some of the thick secretion coat was removed during sample preparation.



Fig. 19. Higher magnification of uncovered area, showing the loosened prisms of the shell.

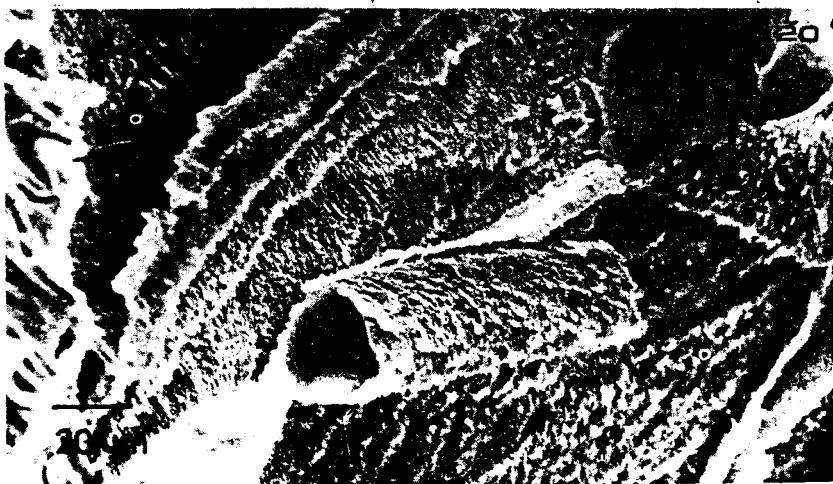


Fig. 20. Higher magnification of the curled secretion coat, showing the loose fragments of the shell adhering to one side adjacent to the shell.