ว.วิทย. มข. 40(2) 356-365 (2555) KKU Sci. J. 40(2) 356-365 (2012)

ชีววิทยาของเมือกหอยทากและการใช้ประโยชน์

Biology of Terrestrial Snail Secretion and Application

บังอร กองอิ้ม[1]

บทคัดย่อ

เมือกหอยทากถูกสร้างและขับออกมาจากเซลล์ในเนื้อเยื่อบุผิวบริเวณแผ่นเท้าและผิวลำตัว เพื่อประโยชน์ในการเคลื่อนที่ การผสมพันธุ์ การล่าเหยื่อ และการรักษาความชื้นในช่วงจำศีล โดยเมือกที่ขับออกมาจากแผ่นเท้าขณะคืบคลานเป็นเมือกบางไม่เข้มข้น ส่วนเมือกจากที่ขับออกมาจากผิวลำตัวเป็นเมือกหนาเข้มข้น ความเหนียวของเมือกขึ้นอยู่กับปริมาณไอออนสองขั้วถ้ามีมากเมือกก็จะมีความเหนียวมาก ซึ่งไอออนสองขั้วมีปริมาณแตกต่างกันขึ้นอยู่กับชนิดและสภาพทางสรีรวิทยาของหอยทาก ทั้งนี้อัตราการหลั่งเมือกจะถูกควบคุมโดยฮอร์โมนประสาท เมือกประกอบด้วยส่วนที่เป็นของเหลวและแกรนูล โดยจำนวนแกรนูลจะแปรผันตรงกับปริมาณและน้ำหนักของเมือก ส่วนองค์ประกอบหลักทางชีวเคมีในเมือกหอยทากเป็นพวกโมเลกุลไกลโคคอนจูเกต ซึ่งประกอบด้วย sulfate sugar หรือ carbohydrate chains, globular soluble proteins, uronic acid และ oligoelements ที่สำคัญเมือกของหอยทากมีเปปไทด์ เช่น มิวซิน ซึ่งมีฤทธิ์ทำลายเชื้อจุลินทรีย์ทั้งแกรมบวกและแกรมลบ และมีคุณสมบัติกระตุ้นการทำงานของเซลล์ในระบบภูมิคุ้มกันช่วยลดการติดเชื้อและการอักเสบของผิวหนังของมนุษย์รวมถึงเสริมสร้างเซลล์ใหม่ได้อย่างมีประสิทธิภาพ ปัจจุบันมีการประยุกต์ใช้ประโยชน์จากเมือกหอยทากในอุตสาหกรรมต่าง ๆ เพิ่มมากขึ้น เช่น ผลิตภัณฑ์ดูแลรักษาผิวหนัง และการผลิตโปรตีนยึดเกาะ

[1]ภาควิชาชีววิทยา คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยมหาสารคาม ต.ขามเรียง อ.กันทรวิชัย จ.มหาสารคาม 44150

E-mail: kongimb@yahoo.com, Tel: +66-4375-4245

ABSTRACT

The snail mucus is excreted from the cells in the epithelium of the skin, foot and body that call pedal mucus and viscous mucus, respectively. For the purpose of adhesive locomotion, mating, hunting, and maintain moisture in hibernation, especially a thin layer of pedal mucus is secreted for crawling. Whilst, the viscous mucus are a thick layer and high concentration excreted from body skin. The viscosity of mucus is highly depends on its bipolar ion content, which can vary between species and with the physiological condition of the animal. The rate of mucus excretion is controlled by neurohormone. Snail mucus consists of a liquid, and granules. The number of granules is directly proportional to the weight of the mucus. The major biochemical component of snail mucus is a complex glycoconjugates molecules contain sulfate sugar or carbohydrate chains, globular soluble proteins, uronic acid and oligoelements. The important role of antibiotic peptide such as mucin of the snail mucus exhibited positive antibacterial activity both for the Gram positive and Gram negative bacteria. Moreover, antimicrobial peptides (AMPs) are important to immune defense by acting not only as natural antibiotics but also stimulate many elements of the immune system, including barrier repair and inflammatory cell recruitment. Currently, there are many the applications of snail mucus in various industries, such as increased skin care products and glue proteins.

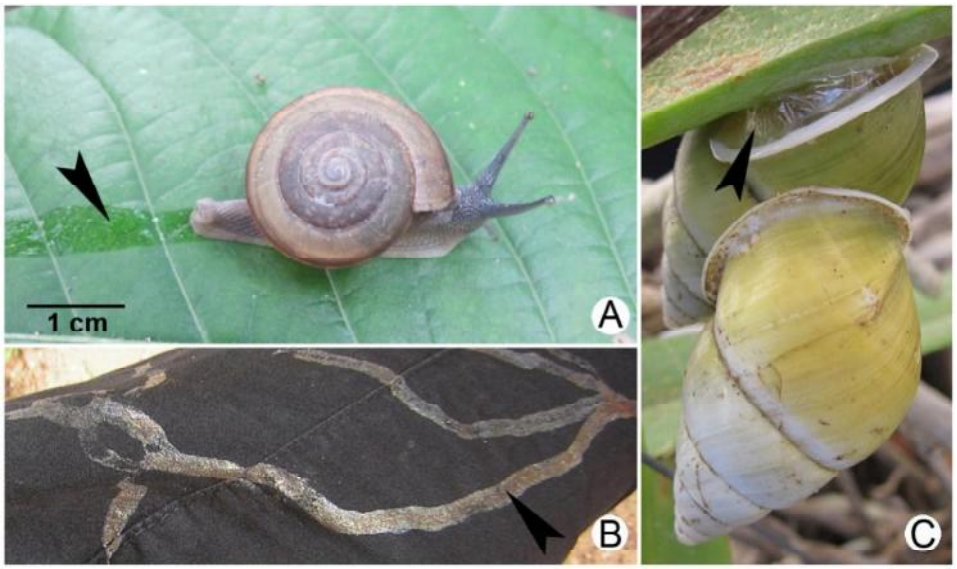
คำสำคัญ: เมือกหอยทาก องค์ประกอบทางชีวเคมี การใช้ประโยชน์

Keywords: Snail mucus, Biochemical component, Applications

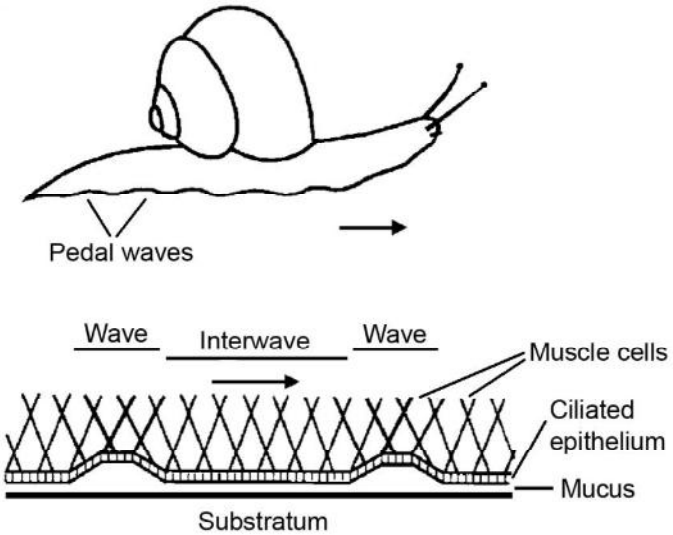
บทนำ

เมือกของหอยทาก (snail secretion หรือ snail mucus) เป็นสารคัดหลั่งที่หอยทาก (terrestrial snail) ขับออกมาจากต่อมเมือกในเนื้อเยื่อบุผิว (epithelium) โดยทั่วไปเมือกจะเป็นของเหลวที่เหนียว ถ้าแห้งจะมีลักษณะเป็นฟิล์มหนา มันวาว และเมือกที่หอยทากขับออกมาขณะคืบคลานเห็นเป็นทางยาว เรียกว่า snail slime, snail goo หรือ trial mucus เมือกที่ขับออกมานั้นจะช่วยลดแรงเสียดทานขณะเคลื่อนที่และป้องกันอันตรายที่อาจเกิดขึ้นกับแผ่นเท้า ช่วยหาคู่ผสมพันธุ์ หรือช่วยหาเหยื่อสำหรับหอยทากนักล่า (carnivorous slug) (Richter, 1980) ในหอยทากบางชนิดมีการขับฟองเมือกออกมาจำนวนมากเพื่อขับไล่ศัตรู หรือใช้ปิดขอบปากเปลือกเมื่อนอนหรือจำศีล (hibernate) (Denny, 1980) (รูปที่ 1 และ 2)

เมือกหอยทากมีฤทธิ์เป็นกรด แบ่งเป็น 2 ชนิดตามลักษณะของเมือก ได้แก่ เมือกบาง และเมือกข้นหนา โดยเมือกบางจะมีน้ำเป็นส่วนประกอบในปริมาณมากและขับออกมาจากต่อมเมือกบริเวณแผ่นเท้า เรียกว่า pedal mucus ส่วนเมือกข้นหนา (viscous mucus) ผลิตและขับออกมาจากต่อมเมือกบริเวณผิวลำตัว (Pinchuck and Hodgson, 2009)



รูปที่ 1 (A) หอยทากสยาม *Cryptozona siamensis* ขณะคืบคลานจะปล่อยเมือกออกมาจากแผ่นเท้า (pedal mucus) (B) เมือกหอยทากสยามเห็นเป็นทาง (trial mucus) มีลักษณะเป็นฟิล์มหนา มันวาว มีสีน้ำตาล (C) หอยนกขมิ้นหรือหอยต้นไม้ *Amphidromus givenchyi* ขับเมือกใสไม่มีสีออกมาปิดขอบปากเปลือกและยึดเปลือกให้ติดกับวัตถุ ต้นไม้ หรือใบไม้ซึ่งเกาะติดอยู่เช่นนี้เป็นเวลานานถึง 6 เดือน และจากการสังเกตจะไม่มีมดหรือแมลงอื่นเข้าไปรบกวนหรือทำอันตราย (หัวลูกศรชี้ฟิล์มเมือก)



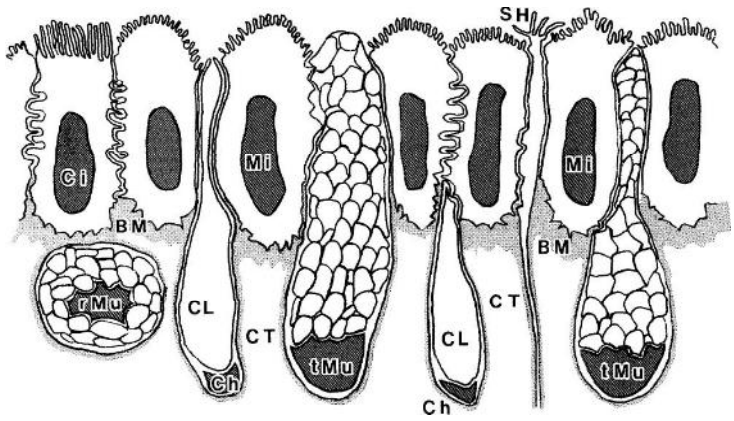
รูปที่ 2 การเคลื่อนที่ของหอย *Helix lucorum* โดยอาศัยการหดตัวของกล้ามเนื้อเท้าเป็นจังหวะคลื่น (wave) ร่วมกับการขับเมือก (mucus) จากเนื้อเยื่อบุผิว (ciliated epithelium) บริเวณแผ่นเท้า (ที่มา: Pavlova, 2001)

ความเหนียวของเมือก (viscosity) ขึ้นอยู่กับปริมาณไอออนสองขั้ว (bipolar ion) หากมีไอออนสองขั้วเป็นองค์ประกอบมากเมือกก็จะมีความเหนียวมาก ซึ่งปริมาณไอออนสองขั้วแตกต่างกันขึ้นอยู่กับชนิดและสภาพทางสรีรวิทยาของหอยทาก เช่น หอยทาก *Derocerus reticulatum* ในสภาวะปกติเมือกจะมีปริมาณไอออนชนิดสองขั้วน้อย เมือกจึงมีความเหนียวน้อย แต่ถ้าถูกรบกวนหอยทากจะขับเมือกออกมาปริมาณมาก มีลักษณะข้น มีความเหนียวมาก และมีเกลือแคลเซียมเป็นองค์ประกอบในปริมาณมาก ในหอยบางชนิดจะขับเมือกมีสี เช่น หอยทาก *Arion subfuscus* เมือกมีสีเหลือง เป็นต้น (South, 1992)

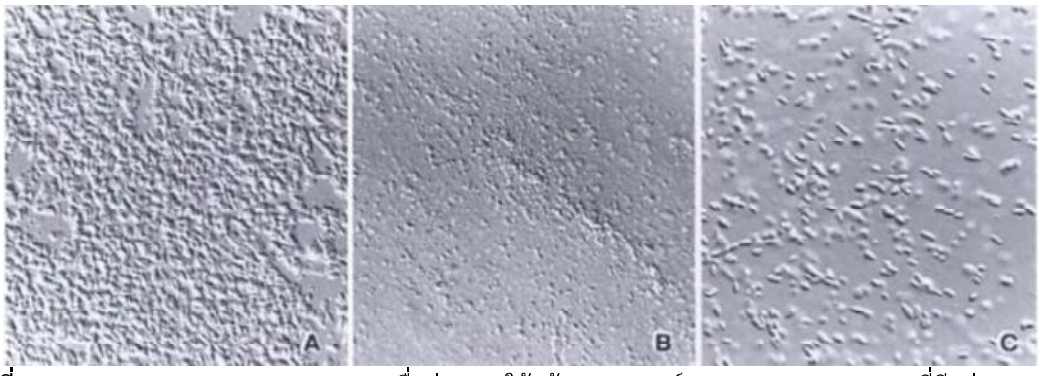
การสร้างเมือกและการควบคุมการหลั่งสารเมือก

โดยทั่วไปเซลล์ในเนื้อเยื่อบุผิว (epithelium) ที่ทำหน้าที่หลั่งสารที่สำคัญมี 2 ชนิด ได้แก่ mucous cell เป็นเซลล์ที่ทำหน้าที่ขับเมือก (mucus) และ channel cell เป็นเซลล์ที่มีช่องอยู่ภายใน ทำหน้าที่กรอง haemolymph ก่อนขับออกสู่ด้านนอกเนื้อเยื่อบุผิว และทำหน้าที่เกี่ยวกับการดูดกลับ Na^+, Cl^- ions และการขนส่ง K^+, HCO^{3-} ions เซลล์ทั้งสองชนิดนี้อยู่เป็นแถวเรียงเดี่ยวแทรกอยู่ระหว่าง microvillous cells และ ciliated cell โดยช่องที่อยู่ภายใน channel cell มีความกว้าง 10-100 นาโนเมตร ยาวถึง 500 นาโนเมตร และมีท่อเปิดออกสู่ภายนอกเซลล์ (รูปที่ 3) (Barr, 1927; Yamaguchi et al., 2000) ซึ่งกระบวนการหลั่งสารเหล่านี้สามารถยับยั้งโดย ouabain, amiloride และ furosemide หรือ epithelial blocking agents อื่น ส่วนอัตราการหลั่งเมือกถูกควบคุมโดยฮอร์โมนประสาท (neurohormone) ซึ่งส่วนใหญ่มีฤทธิ์กระตุ้นการหลั่งเมือก เช่น acetylcoline, prostaglandin E2, indomethacin, serotonin (5-hydroxytryptamine ; 5-HT), และ ergometrine (Ierusalimsky et al., 1997; Pavlova, 2001) ส่วนฮอร์โมนประสาทที่ทำหน้ากระตุ้นการเคลื่อนที่ของของเหลวผ่าน channel cell ได้แก่ arginine และ vasotocin ขณะที่ noradrenaline และ atropine จะมีผลยับยั้งการเคลื่อนที่ของของเหลวผ่านเซลล์ (Luchtel et al., 1984; Martin et al., 1990)

เมือกของหอยทากจะประกอบด้วยส่วนที่เป็นของเหลว และ mucous granules แต่ละ mucous granules มีขนาดความกว้าง 1-2.7 ไมโครเมตร ยาว 6-7 ไมโครเมตร จำนวน granules จะแปรผันตรงกับปริมาณและน้ำหนักของเมือก โดยการสร้างเมือกที่มีพื้นที่ 1 ตารางเซนติเมตรจะใช้ mucous granules ประมาณ $6x10^6$ granules คิดเป็นน้ำหนักประมาณ 3 มิลลิกรัม (Deyrup-Olsen and Jindrova, 1996; Kapeleta et al., 1996) (รูปที่ 4 A และ C) ในธรรมชาติ mucous granules จะแตกตัวอย่างรวดเร็วและกลายเป็นเมือกเหนียว (รูปที่ 4B) ซึ่งในการศึกษาเมือกจะเตรียมด้วยเทคนิค ultrarapid freezing (Luchtel et al., 1991)



รูปที่ 3 แผนภาพแสดงโครงสร้างเนื้อเยื่อบุผิวของหอยทาก *Incilaria fruhstorferi* ประกอบด้วยเซลล์ 5 ชนิด ได้แก่ microvillous (Mi), ciliated (Ci), round mucous (rMu), tubular mucous (tMu) และ channel (Ch) แต่ละเซลล์ประกอบด้วยตัวเซลล์ (cell body) และส่วนที่เป็นสารคัดหลั่ง แทรกอยู่ในเนื้อเยื่อเกี่ยวพันธ์ (CT) มีเนื้อเยื่อที่ฐาน (basement membrane; BM) อยู่ชิดกับเนื้อเยื่อเกี่ยวพันธ์ นอกจากนี้ยังมีช่องภายใน channel cell (CL) และ sensory hair (SH) (ที่มา: Yamaguchi et al., 2000)



รูปที่ 4 mucous granules ของหอยทากเมื่อส่องภายใต้กล้องจุลทรรศน์ (A) mucous granule ที่มีอยู่หนาแน่นของ *Deroceras reticulatum* (Müller) (Agriolimacidae) หลั่งออกมาหลังจากกระตุ้นด้วยกระแสไฟฟ้า (B) เมือกที่ผ่านการทำให้ mucous granule แตกตัวสานกันเป็นร่างแหทำให้เมือกมีลักษณะเหนียวหนืด (C) mucous granules ของ *Prophysaon foliolatum* (Gould) (Arionidae) ซึ่งมีความเข้มข้นน้อยกว่าเมือกของ *D. reticulatum* และมี mucous granules กระจายตัวหลวมๆ (กำลังขยายภาพ 350 เท่า) (ที่มา: Luchtel and Deyrup-Olsen, 2001)

องค์ประกอบทางชีวเคมีในเมือกของหอยทาก

องค์ประกอบหลักทางชีวเคมีในเมือกหอยทากเป็น complex glycoconjugates molecules ซึ่งประกอบด้วย sulfate sugar หรือ carbohydrate chains, globular soluble proteins, uronic acid

และ oligoelements เช่น สังกะสี ทองแดง แมงกานีส แคลเซียม และเหล็ก (Werneke et al., 2007)

โดยทั่วไปเมือกของหอยทากประกอบด้วยน้ำ (96.5%), electrolytes, glycoconjugates (3%) ซึ่งมี glycoproteins, proteoglycans (เป็น core protein จับกับ glycosaminoglycan chains ด้วยพันธะ covalent), lectins, mucin, sialic acid, hexosamine และ hemocyanin ทั้งนี้น้ำหนักแห้งของเมือกวัดได้จาก glucosamine, L-iduronic acid, acetyl และ sulfate groups โดยทั้ง proteoglycans, glycosaminoglycans และ glycoproteins จะละลายอยู่ในส่วนที่เป็นของเหลวในเมือก และทำหน้าที่เป็น glyconutrients, enzymes และ cell signals ในผิวหนัง และเมื่อวิเคราะห์องค์ประกอบที่เป็นโปรตีนในเมือกแห้ง (dry mucus) มีประมาณ 25% ของน้ำหนักเมือกแห้งทั้งหมด และมี uronic acid ประมาณ 72% เมื่อเทียบกับกราฟมาตรฐานที่เตรียมได้จาก glycosaminoglycans บริสุทธิ์ อาจกล่าวได้ว่าในเมือกหอยทากประกอบด้วยส่วนที่เป็น globular proteins และ strongly acidic glycosaminoglycans จึงมีคุณสมบัติในการปกป้องผิวจากการถูกทำลายและเสริมสร้างเซลล์ผิวใหม่ได้ (Schlichter, 1982; Cottrell et al., 1993; Cottrell et al., 1994; Kuver et al., 1994; Davies and Hawkins, 1998; Yuasa et al., 1998; Skingsley et al., 2000; Braff et al., 2005; Furuta et al., 2006)

การใช้ประโยชน์จากเมือกของหอยทาก

เนื่องจากเมือกของหอยทากมีเปปไทด์ที่มีฤทธิ์ทำลายเชื้อจุลินทรีย์ (Antimicrobial peptides; AMPs) ช่วยบำรุงรักษาและถนอมผิวโดยช่วยรักษาความชุ่มชื้นของผิวหนัง ลดการอักเสบของสิว ลดการติดเชื้อ ปกป้องการทำลายผิวจากแสงอาทิตย์ ช่วยสมานแผล รักษาแผลจากการทำศัลยกรรม แผลไฟไหม้ แผลจากอุบัติเหตุ และแผลที่เกิดจากสารเคมี โดยเสริมสร้างการเกิดเซลล์ใหม่ และช่วยกระตุ้นระบบภูมิคุ้มกัน ซึ่งปัจจุบันมีการศึกษาวิจัยเกี่ยวกับสรรพคุณของสารต่างๆ ในเมือกหอยทากเพิ่มขึ้นและนำไปใช้ในอุตสาหกรรมผลิตยาสำหรับคน และสัตว์ และผลิตภัณฑ์ดูแลรักษาผิวอย่างกว้างขวาง เช่น เมือกจากหอยทากลดเปลือกสกุล *Arion* โดยหอยทากจะถูกกระตุ้นด้วยกระแสไฟฟ้าอ่อน ๆ และทำให้หอยทากขับฟองเมือกออกมาจำนวนมาก (รูปที่ 5) (Adikwu and Ikejiuba, 2005; Braff et al., 2005; Furuta et al., 2006; Adikwu and Alozie, 2007; Adikwu and Nnamani, 2007)

ในทางการแพทย์พบว่าสารมิวซิน (mucin) ในเมือกของหอยทากมีฤทธิ์ทำลายเชื้อแบคทีเรีย (Antibacterial activity) เช่น มิวซินในเมือกของหอยทากยักษ์แอฟริกัน *Achatina fulica* มีเปปไทด์ที่มีฤทธิ์ต้านแบคทีเรีย โดยแบ่งองค์ประกอบที่สำคัญที่พบในเมือกของหอยทากยักษ์แอฟริกัน ได้เป็น 2 ส่วน ได้แก่ ส่วนที่ละลายในน้ำ (the water soluble fraction; WSF) และส่วนที่เป็นมิวซิน (mucin fraction; MF) ซึ่งสามารถยับยั้งการเจริญทั้งแบคทีเรียแกรมบวก ได้แก่ *Bacillus subtilis* และ *Styphylococcus aureus* และแบคทีเรียแกรมลบ ได้แก่ *Escherichia coli* และ *Pseudomonas aeruginosa* (Iguchi et al., 1982) โดยเปปไทด์เหล่านี้จะมีผลต่อเยื่อหุ้มเซลล์ (cell membrane or plasma membrane) ของแบคทีเรีย โดยทำให้เยื่อหุ้มเซลล์สูญเสียคุณสมบัติของการเป็นเยื่อเลือกผ่าน โดยมีกลไกการทำลายเชื้อแบคทีเรียที่หลากหลายทั้งนี้ขึ้นอยู่กับรูปร่างและประจุที่มีอยู่ในโครงสร้างของเปปไทด์ (นวลใย และ สมปอง, 2553) นอกจากนี้ประโยชน์ของเปปไทด์ทำลายจุลินทรีย์จากมิวซินที่พบในหอยทากยังช่วย

ซ่อมแซมร่างกายได้ ในมนุษย์สารมิวซินจากหอยทากจะช่วยลดการติดเชื้อและการอักเสบของผิวหนังอย่างมีประสิทธิภาพ รักษาแผลได้ดีและไม่มีผลข้างเคียง โดยมีกลไกกำจัดสารเคมีก่อการอักเสบพวกไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ เช่น interleukin-6, histamines และกำจัดสารพิษจากแบคทีเรียที่เพิ่มขึ้นอย่างมีนัยสำคัญขณะที่ผิวหนังเกิดการอักเสบ และเมื่อนำไปผสมกับน้ำผึ้งการรักษาแผลจะมีประสิทธิภาพมากยิ่งขึ้น

ปัจจุบันโปรตีนจากเมือกหอยทากสามารถนำมาผลิตเป็นโปรตีนยึดเกาะ (glue proteins) เพื่อใช้รักษาบาดแผลซึ่งไม่เป็นอันตรายและไม่มีผลข้างเคียงต่อคนและสัตว์ หรือใช้เพื่อเพิ่มความเหนียวของ agar, lectin และ polygalacturonic acid ได้ (Pawlicki et al., 2004; Adikwu and Ikejiuba, 2005; Adikwu and Alozie, 2007)

รูปที่ 5 หอยทากลดเปลือกสกุล *Arion* ขับเมือกออกมาจำนวนมากในห้องปฏิบัติการ เพื่อนำไปใช้เป็นส่วนประกอบในผลิตภัณฑ์ดูแลผิวหนัง (ที่มา: http://www.biostretchmarkcream.com/clear-skin)

สรุป

เนื้อเยื่อบุผิวของหอยทากไม่เพียงแต่ทำหน้าที่ปกคลุมร่างกายเท่านั้น แต่ยังมีบทบาทควบคุมการเคลื่อนที่เข้าออกของสาร การหายใจ การเคลื่อนที่ และป้องกันอันตรายแก่ร่างกายด้วย นอกจากนี้ยังมีเซลล์ผลิตเมือกซึ่งมีเปปไทด์ที่มีความสำคัญในระบบภูมิคุ้มกันพื้นฐานสามารถป้องกันร่างกายจากการติดเชื้อที่จะเข้าสู่ร่างกายได้ โดยโมเลกุลของเปปไทด์ที่มีคุณสมบัติต้านจุลชีพได้ เช่น มิวซินสามารถต้านแบคทีเรียได้ทั้งแกรมบวกและแกรมลบ ตอบสนองต่อเซลล์หลายชนิด ยิ่งไปกว่านั้นเปปไทด์เหล่านี้ยังกระตุ้นการทำงานของเซลล์ในระบบภูมิคุ้มกันให้ทำงานมีประสิทธิภาพมากขึ้น จึงควรมีการศึกษาวิจัยเมือกของหอยทากอย่างจริงจังเพื่อนำมาใช้ในอุตสาหกรรมด้านต่าง ๆ ให้มากยิ่งขึ้น เช่น ผลิตยาสำหรับทั้งคนและสัตว์ ผลิตโปรตีนยึดเกาะ ผลิตภัณฑ์ดูแลรักษาผิวหนัง และอื่น ๆ ต่อไป

เอกสารอ้างอิง

นวลใย ญารักษา และ สมปอง ธรรมศิริรักษ์. (2553). เปปไทด์ทำลายเชื้อแบคทีเรีย : ยาปฏิชีวนะทางเลือกใหม่. วารสารวิทยาศาสตร์ มข 38: 143-153.

Adikwu, M. U. and Ikejiuba, C. C. (2005). Some physiochemical and wound healing properties of land snail mucin.

Buletino Chemico Farmceutico 144: 1-8.

Adikwu, M. U. and Alozie, B. U. (2007). Application of snail mucin dispersed in detarium gum gel in wound heal ing. Scientific Research and Essay 2: 195-198.

Adikwu, M. U. and Nnamani, P. O. (2007). Some physiochemical and toxico logical properties of land snail mucin. Bioresearch 5: 1-6.

Barr RA. (1927). Some notes on the mucous and skin glands of *Arion ater*. Quarterly Journal of Microscopical Science 71: 503-525.

Braff, M. H., Bardan, A., Nizet, V. and Gallo, R. L. (2005). Cutaneous defense mechanisms by antimicrobial pep-tides. Journal of Investigative Dermato logy 125: 9–13.

Cottrell, J. M., Henderson, I. F., Pickett, J. A. and Wright, D. J. (1993). Evidence for glycosaminoglycans as a major component of trial mucus from the terrestrial slug *Arion ater* L. Compa rative Biochemistry and Physiology 104: 455-468.

Cottrell, J. M., Henderson, I. F. and Wright, D. J. (1994). Studies of the glycosami noglycans component of trial mucus from the terrestrial slug *Arion ater* L. Comparative Biochemistry and Physio logy 107: 285-296.

Davies, M. S. and Hawkins, S. J. (1998). Mucus from marine molluscs. Advance in Marine Biology 34: 2-7.

Denny, M. (1980). The role of gastropod pedal mucus in locomotion. Nature 285: 160–161.

Deyrup-Olsen, I. and Jindrova, H. (1996). Product release by mucous granules of land slugs *Ariolimax columbianus* as a model species. Journal of Experimental Zoology 276: 387-393.

Furuta E., Takagi T., Yamaguchi K. and Shimozawa A. (2006). *Incilaria* mucus agglutinated human erythrocytes. Journal of Experimental Zoology 271: 340-347.

Ierusalimsky, V. N., Zakharov, I. S. and Balaban, P. M. (1997). Comparison of serotonin and dopamine neural systems in adult and juvenile terrestrial snails *Helix* and *Eobania*. Zhurnal Vysshei Nervnoi Deyatelnosti Imeni I.P. Pavlova 47: 563-576.

Iguchi, S. M. M., Aikawa, T. and Matsumoto, J. J. (1982). Antibacterial activity of snail mucus mucin. Comparative Biochemis try and Physiology 72 : 571-574.

Kapeleta, M. V., Jeminez-Mallebrela, C., Carnicer-Rodriguez, M. J., Cook, A. and Shephard, K. L. (1996). Production of mucus granules by the terrestrial slug *Arion ater* L. Journal of Molluscan Studies 62: 251-256.

Kuver, R., Ramesh, N., Lau, S., Savard, C., Lee, S. and Osborne, W. (1994). Consti tutive mucin secretion linked to CFTR expression. Biochemical and Biophy sical Research Communications 203: 1457–1462.

Luchtel, D. L., Martin, A. W. and Deyrup-Olsen, I. (1984). The channel cell of the terrestrial slug *Ariolimax columbianus* (Stylommatophora, Arionidae). Cell and Tissue Research 235: 143-151.

Luchtel, D. L., Deyrup-Olsen, I. and Martin, A. W. (1991). Ultrastructure and lysis of mucin containing granules in epider mal secretions of the terrestrial slug *Ariolimax columbianus* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata). Cell and Tissue Research 266: 375-383.

Luchtel, D. L. and Deyrup-Olsen, I. (2001). Body wall: form and function. In Barker GM. (eds) The biology of terrestrial mollusks, CABI Publishing, Wallingford, pp. 147-178.

Martin, A. W., Deyrup-Olsen, I. and Stewart, D. M. (1990). Regulation of body volume by the peripheral nervous system of the terrestrial slug *Ariolimax colum bianus*. Journal of Experimental Zoology 253: 121-131.

Pavlova, G. A. (2001). Effects of serotonin, dopamine and ergometrine on loco motion in the pulmonate mollusk *Helixlucorum*. Journal of Experimen-tal Biology 204: 1625-1633.

Pawlicki, J.M., Pease, L. B., Pierce, C. M., Startz, T. P., Zhang, Y. and Smith, A. M. (2004). The effect of molluscan glue proteins on gel mechanics. Journal of Experimental Biology 207: 1127-1135.

Pinchuck, S.C. and Hodgson, A. N. (2009). Comparative structure of the lateral pedal defensive glands of three species of *Siphonaria*(Gastropoda: Basommatophora). Journal of Molluscan Studies 75: 371-380.

Richter, K. O. (1980). Movement, reproduction, defense and nutrition as functions of the caudal mucus in *Ariolimax columbianus*. Veliger 23:43-47.

Schlichter, L. C. (1982). Unstirred mucus layer: Ion exchange properties and effect on ion regulation in *Limnaea stagnalis*. Journal of Experimental Biology 98: 363-372.

Skingsley, D.R., White, A. J. and Weston, A. (2000). Analysis of pulmonate mucus by infrared spectroscopy. Journal of Molluscan Studies 66: 363-371.

South, A. (1992). Terrestrial slugs. Chapman and Hall, London.

Werneke, S. W., Swann, C., Farquharson, L. A., Hamilton, K. S. and Smith, A. M. (2007). The role of metals in molluscan adhesive gels. The Journal

of Experimental Biology 210: 2137-2145.

Yamaguchi, K., Seo N. and Furuta, E. (2000). Histochemical and ultrastructural analyses of the epithelial cells of the body surface skin from the terrestrial slug, *Incilaria fruhstorferi*. Zoological Science 17: 1137-1146.

Yuasa, H. J., Furuta, E., Nakamura, A. and Takagi, T. (1998). Cloning and sequencing of three C-type lectins from body surface mucus of the land slug, *Incilaria fruhstorferi*. Compara tive Biochemistry and Physiology B-Biochemistry & Molecular Biology 119: 479–484.

❑❑❑❑❑