

サザエの鰓での酸素摂取に及ぼす低酸素の影響

山元憲一^{1†}, 半田岳志¹, 嶋田 誠²

Effect of Hypoxia on Oxygen uptake at the gill in the top shell, *Turbo cornutus* (Gastropoda : Prosobranchia : Turbinidae)

Ken-ichi Yamamoto^{1†}, Takeshi Handa¹ and Makoto Shimada²

Abstract : In the top shell, *Turbo cornutus*, the effects of hypoxia on the oxygen uptake at the gill and the oxygen transport with the blood were examined. The efficiency of the oxygen uptake at the gill was higher than those of the octopus and the cuttlefish ; it is almost equal to those of the active fishes. However, the oxygen capacity of the blood was remarkably smaller than those of cephalopod and active fish species. Conversely, the cardiac output was markedly larger than those of cephalopod and active fish. These results suggested that the top shell should maintained both the ventilation volume and the cardiac output in the high level owing to the low oxygen capacity of blood in order to keep the high metabolic rate. Under hypoxia, the top shell increased the ventilation volume, the efficiency of the oxygen uptake at the gill and the cardiac output were increased and the oxygen utilization was almost constantly maintained.

Key words : Top shell ; Gastropoda ; Blood ; Gill ; Hypoxia ; Oxygen uptake

緒 言

サザエ *Turbo cornutus* も含まれている腹足綱の貝類については、酸素飽和の状態下での酸素摂取量が多くの種類で調べられている¹⁾。酸素摂取と活動の関係については新腹足目ムシロガイ科の一種である *Nassarius reticulatus*²⁾、原始腹足目ニシキウズガイ科の一種である *Monodonta turbinata*, *M. articulata*, *Gibbula richardi* や *G. ratilineata*³⁾ で、酸素摂取に及ぼす低酸素の影響については中腹足目カリバガサガイ科のネコゼフネガイ *Crepidula fornicata* で調べられている⁴⁾。鰓での酸素利用率は、原始腹足目ミミガイ科の一種である *Haliotis tuberculatus*, ネコゼフネガイや新腹足目アキガイ科の一種である *Murex brandaris* など調べられている^{5, 6)}。血液の酸素分圧についてはムラサキガイ *Mytilus edulis*^{7, 8)} で、血液の酸素分圧と酸素含量についてはフネガイ目フネガイ科のフクレサンカクサルボウガイ *Noetia ponderosa*⁹⁾ で調べられている。鰓での酸素摂取と血液による酸素運搬については、頭足類を除くと、多板綱新

ヒザラガイ目ケハダヒザラガイ科のオオバンヒザラガイ *Cryptochiton stelleri*¹⁰⁾、腹足綱新腹足目カムリボラ科のミゾコブシボラ *Busycon canaliculatum*¹¹⁾ や二枚貝綱イガイ目イガイ科の一種である *Modiolus demissus*¹²⁾ で総合的に研究されている。

しかし、サザエの呼吸生理については、宇野¹³⁾ が酸素摂取量を調べている他には、研究が見当たらない。そこで、著者らは、サザエの酸素摂取と鰓繊毛運動に及ぼす水温の影響¹⁴⁾、酸素飽和海水中での安静状態にあるサザエの鰓における酸素摂取¹⁵⁾、サザエの酸素摂取に及ぼす水温および低酸素の影響¹⁶⁾ について明らかにしてきた。本研究では、鰓における酸素摂取および血液による酸素運搬に及ぼす低酸素の影響について調べたので報告する。

材料および方法

実験には、山口県漁業協同組合連合会より購入したサザエ220個体を用いた。大きさは、殻高 67.0 ± 8.3 mm (平均

2007年10月23日受付。Received October 23, 2007.

1 水産大学校生物生産学科 (Department of Applied Aquabiology, National Fisheries University)

2 水産大学校水産学研究所 (Graduate school of Fisheries Science, National Fisheries University)

† 別刷り請求先 (corresponding author) : yamagenk@fish-u.ac.jp

値±標準偏差値, 以降同様に表す), 殻径 56.8 ± 3.3 mm, 体重 74.7 ± 5.8 g および肉質部の湿重量 35.8 ± 5.7 gであった。サザエは, 購入後直ちに殻の付着物を取り除いて水槽(200l)に入れ, 海水を50l/min注水した状態で緑藻や褐藻を毎日十分量与えて, 実験水温のもとで1か月以上飼育した。

実験は, 水温 $23.0 \pm 0.1^\circ\text{C}$ のもとで窒素ガスの曝気によって酸素分圧を60分毎に順次7段階に低下させて, 酸素摂取量, 酸素利用率, 血中酸素および心拍数に関する測定をそれぞれ20, 20, 160, 20個体用いて行った。各測定は, サザエを24時間絶食させた後実験装置(Fig. 1)に入れ, 15時間経過後の午前9時より開始した。なお, 酸素摂取量の他の3項目に関する測定は, 殻に手術を施した後, 実験装置に入れて行った。呼吸室には, 直径100mm, 高さ80mmの透明なアクリル製の円筒形で, 底より15mmのところを5mm目合いの網を張り, 底に回転子を入れたもの2個を用いた(Fig. 1)。実験中の呼吸室からの流出水量(F, l/min)は $0.060 \sim 0.100$ l/minとした。ただし, 血中酸素に関する測定では流出水量を1l/minとした。

測定が終了した個体は, 濾紙の上に蓋の部分を下にして約30分間置き, 殻の表面を乾かしたのちに体重を計測し, 沸騰している海水に1分間浸して肉質部を取り出し, 殻および蓋の重量を計測し, 体重から殻および蓋の重量を引い

て肉質部の湿重量(以降, 湿重量と表す)を求めた。

酸素摂取量

酸素摂取量(\dot{V}_{O_2})は, サザエを入れていない呼吸室からの流出水の溶存酸素量(C_{i, O_2} , ml/l)とサザエを入れている呼吸室からの流出水の溶存酸素量(C_{e, O_2} , ml/l)をWinkler法²⁰⁾で測定し, $\dot{V}_{O_2} = (C_{i, O_2} - C_{e, O_2}) \cdot F$ から計算し, 体重当たりの値(ml/min/kg TW)および湿重量当たりの値(ml/min/kg WW)で表した。両呼吸室からの流出水は, 次の段階の酸素分圧への低下開始10分前に, 新しい酸素瓶に取り替えて採水した。この時, サザエを入れていない呼吸室からの流出水については, 酸素分圧も同時に酸素計(pH/Blood Gas Analyzer 213, Instrumentation Laboratory Inc.)で測定した。

酸素利用率

酸素利用率(U, %)は, 外套腔への吸入水の酸素分圧(P_{i, O_2} , mmHg)と外套腔からの排出水の酸素分圧(P_{e, O_2} , mmHg)を測定し, $U = 100 \cdot (P_{i, O_2} - P_{e, O_2}) / P_{i, O_2}$ から計算した。これらの酸素分圧は, 次のようにして次の段階の酸素分圧への低下開始20分前から吸入水と排出水の順にそれぞれ8分間ずつ測定し, 連続記録をもとに8分間を平均した。測定は, 呼吸室の蓋を開け, 殻に開けた穴に酸

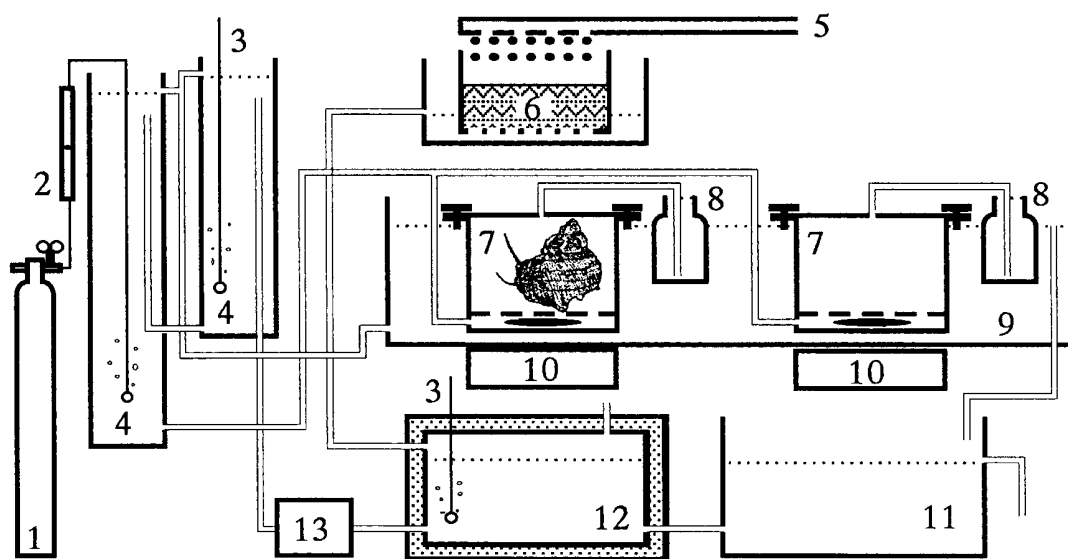


Fig. 1. Schematic diagram of experimental system. 1: N_2 bottle, 2: flow meter, 3: aeration, 4: equilibration column, 5: seawater supply, 6: chemical fiber filter, 7: respiration chamber, 8: bottle of 100ml used for measurement of dissolved oxygen concentration, 9: constant-temperature water bath, 10: magnetic stirrer, 11: water reservoir, 12: water bath used to regulate the water temperature, 13: lift pump.

素電極（ロング酸素電極125/05L, ダイヤモンドジェネラル）の先端部を静かに押し当て（Fig. 2）, 酸素計（ケミカルマイクロセンサーI, ダイヤモンドジェネラル）を介して記録計（MacLab/4, ADI）で連続記録して行った。この時、呼吸室への流入水については、下記の換水量および血液の酸素飽和度を求める式で使用するために、次の段階の酸素分圧への低下開始直前に呼吸室への流入水を採水して、溶存酸素量（ Co_2 , ml/l ）をWinkler法²⁹⁾で、酸素分圧（ Po_2 , mmHg ）を前記の酸素計で測定した。

殻に開けた穴は、しっかりと蓋を閉じさせて蓋に当たらないようにして、入水口と出水口が位置する部分の殻にそれぞれ直径4 mmのものをドリルで開けた（Fig. 2）。さらに、殻の外沿部の対角線上に2か所穴（直径約1 mm）を開け、ポリエチレン製の網（40mm x 80mm, 目合い5 mm）の中央に糸で固定して、サザエを呼吸室に設置した。

換水量（ V_g ）は、酸素摂取量の測定で計算した酸素摂取量（ \dot{V}_{O_2} ）を用いて、 $V_g = 1000 \cdot \dot{V}_{\text{O}_2} / [100 \cdot (\text{Pi, O}_2 - \text{Pe, O}_2) \cdot (\text{Co}_2 / \text{Po}_2)]$ から計算し、体重当たりの値（ $\text{ml}/\text{min}/\text{kg TW}$ ）および湿重量当たりの値（ $\text{ml}/\text{min}/\text{kg WW}$ ）で表した。

血中酸素

測定は次のようにして血液を採取し、血液の酸素分圧、酸素含量および酸素容量について行った。採血は、次の段階の酸素分圧への低下開始5分前に呼吸室の蓋を開け、殻

に窓（約7 mm x 10mm, Fig. 3）を開けて外部から見えるようにした入鰓動脈および出鰓動脈のいずれかの血管に針を刺して $0.56 \pm 0.11 \text{ ml}$ を1個体から1回のみ採取した。以降、入鰓動脈から採取した血液を静脈血、出鰓動脈から採取した血液を動脈血と表す。なお、採血には凝固防止剤は使用せず、1回の採血に要した時間は20~30秒間であった。採血の用具は、山元ら³⁰⁾に準じて、針の部分のみにした25Gの注射針、外径1 mm, 長さ約5 mmのポリエチレン細管（No. 3, ヒビキ）、外径1 1/2 mm, 長さ約410 mmの同細管（No. 4, ヒビキ）、注射筒（1 cc ディスポーザブル）の順に接続したものを用いた。長い方の細管は、空気に触れずに採血および分注を可能にするためのもので、内容量が0.3 mlになる長さに決めた。また、25Gの注射針の先端部は、その開口部が血管壁で塞がりやすいように、少し内側に曲げた。

酸素分圧の測定は0.3 mlの血液を用いて酸素計（pH/Blood Gas Analyzer 213, Instrumentation Laboratory Inc.）で行い、酸素含量の測定は、0.02 mlの血液を専用のマイクロシリンジに分注してLEX₂ CON-K（Lexinton Instrument Corp.）で行った。酸素容量は、残りの血液を梨型フラスコ（20 ml）に移し、これを実験水温に調節した恒温槽に設置し、水蒸気で飽和した空気を通した状態で30分間酸素飽和させて酸素含量を前記と同様にして測定した。

動脈血の酸素飽和度（ Sa, O_2 , %）および静脈血の酸素飽

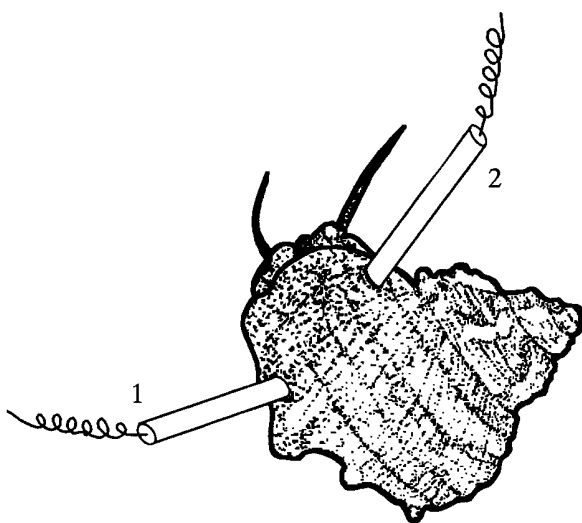


Fig. 2. Schematic diagram of setting the electrode of oxygen pressure analyzer into two holes in the shell of the top shell. 1: the electrode to measure oxygen pressure of water inspired into the pallial cavity, 2: the electrode to measure oxygen pressure of water expired from the cavity.

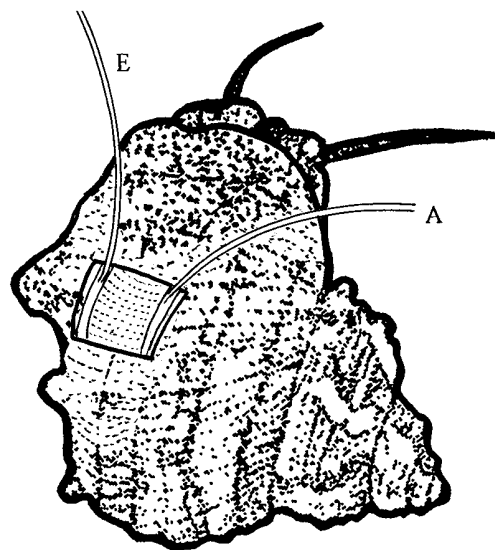


Fig. 3. Operation on the shell to collect the blood from the efferent branchial vein (E) and from the afferent branchial vein (A).

和度 ($Sv, O_2, \%$) は, 貝類の血液は生息している海水の浸透圧と同じであることから, 血液と海水は酸素の溶解度が同じと仮定して, 動脈血の酸素含量 ($Ca, O_2, \text{vol.}\%$), 静脈血の酸素含量 ($Cv, O_2, \text{vol.}\%$), 動脈血の酸素分圧 (Pa, O_2, mmHg), 静脈血の酸素分圧 (Pv, O_2, mmHg), 酸素容量 ($O_2 \text{ Cap.}, \text{Vol.}\%$), および酸素利用率の測定の際に測定した呼吸室への流入水の溶存酸素量 ($Co_2, \text{ml/l}$) と酸素分圧 (PO_2, mmHg) を用いて, $Sa, O_2 = 100 \cdot (Ca, O_2 - Pa, O_2 \cdot Co_2 / PO_2 / 10) / (O_2 \text{ Cap.} - 156 \cdot Co_2 / PO_2 / 10)$ および $Sv, O_2 = 100 \cdot (Cv, O_2 - Pv, O_2 \cdot Co_2 / PO_2 / 10) / (O_2 \text{ Cap.} - 156 \cdot Co_2 / PO_2 / 10)$ から計算した。なお, 数字の156は酸素容量の測定時の血液の酸素分圧 (mmHg) を示す。鰓での水と血液間の平均酸素分圧差 ($\Delta P_{O_2}, \text{mmHg}$)^{32, 33)} は, 酸素利用率のところで測定した外套腔への吸入水の酸素分圧 (Pi, O_2, mmHg) と外套腔からの呼出水の酸素分圧 (Pe, O_2, mmHg) を用いて, $\Delta P_{O_2} = 1/2 \cdot (Pi, O_2 + Pe, O_2) - 1/2 \cdot (Pa, O_2 + Pv, O_2)$ から計算した。鰓での酸素摂取効率 (TO_2)^{32, 33)} は, 先に計算した酸素摂取量 (\dot{V}_{O_2}) を用いて, $TO_2 = \dot{V}_{O_2} / \Delta P_{O_2}$ から計算し, 体重当たりの値 ($\text{ml}/\text{min}/\text{mmHg}/\text{kg TW}$) および湿重量当たりの値 ($\text{ml}/\text{min}/\text{mmHg}/\text{kg WW}$) で表した。動脈血中の酸素を組織へ渡す割合 ($Ut, \%$) は, $Ut = 100 \cdot (Ca, O_2 - Cv, O_2) / Ca, O_2$ から計算した。心拍出量 (Vh) は, 先に計算した酸素摂取量 (\dot{V}_{O_2}) を用いて, $Vh = 100 \cdot \dot{V}_{O_2} / (Ca, O_2 - Cv, O_2)$ から計算し, 体重当たりの値 ($\text{ml}/\text{min}/\text{kg TW}$) および湿重量当たりの値 ($\text{ml}/\text{min}/\text{kg WW}$) で表した。酸素1 ml を組織に渡すのに必要な心拍出量 (Vt/\dot{V}_{O_2}) は心拍出量 (Vt) と酸素摂取量 (\dot{V}_{O_2}) を用いて計算した。

心拍数

心拍数は, 血中酸素の測定の場合と同様に殻に窓 (約7 mm x 12mm) を開けて心臓が見えるようにし, 次の段階の酸素分圧への低下開始10分前から心臓の拍動を5分間数えて毎分の値 (HR, cycle/min) で表した。

結果

酸素摂取量 (\dot{V}_{O_2}) は, 酸素飽和の状態 (酸素分圧, 153.1 \pm 2.1mmHg) では1.176 \pm 0.201 ml/min/kg WW (0.550 \pm 0.094 ml/min/kg TW) を示し, 酸素分圧 (PO_2) が107mmHg に低下するまではほぼ酸素飽和の状態での値を維持し, さらに酸素分圧が低下すると徐々に減少した (Fig. 4)。

酸素利用率 (U) は, 酸素飽和の状態では66 \pm 7% を示し,

酸素分圧が低下してもほぼ酸素飽和の状態での値を維持した (Fig. 5)。換水量 (Vg) は, 酸素飽和の状態では355 ml/min/kg WW (166 ml/min/kg TW) を示し, 酸素分圧が低下すると増加して, 酸素分圧40mmHgで605 ml/min/kg WW (283 ml/min/kg TW) と最大となり, 酸素飽和の状態での値の1.7倍を示し, さらに酸素分圧が低下すると減少した (Fig. 6)。

動脈血および静脈血の酸素分圧は, 酸素飽和の状態ではそれぞれ124.3 \pm 8.8mmHg, 41.1 \pm 5.7mmHgを示し, いずれも酸素分圧の低下に伴って減少した (Fig. 7)。鰓での水と血液間の平均酸素分圧差 (ΔP_{O_2}) は, 酸素飽和の状態では20.0mmHgを示し, 酸素分圧が低下すると著しく減少して, 酸素分圧106mmHgで6.8mmHgを示し, さらに酸素分圧が低下するとわずかに減少した (Fig. 7)。鰓での酸

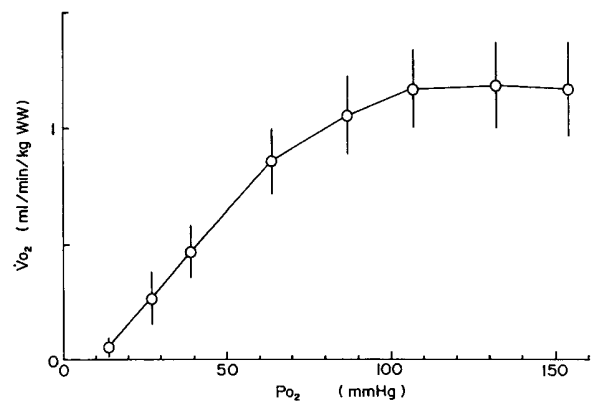


Fig. 4. Change in oxygen consumption (\dot{V}_{O_2}) with the decrease of oxygen partial pressure (PO_2) at 23.0 \pm 0.1°C in the top shell. WW is wet weight, excluding shell and operculum. All values are expressed as the mean (circles) and the standard deviation (vertical lines).

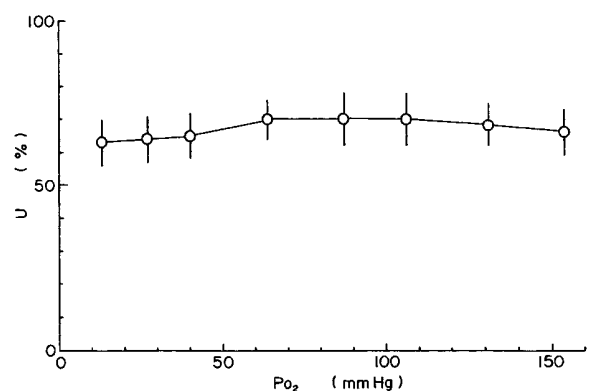


Fig. 5. Change in percent oxygen utilization (U) with the decrease of oxygen partial pressure (PO_2) at 23.0 \pm 0.1°C in the top shell. All values are expressed as the mean (circles) and the standard deviation (vertical lines).

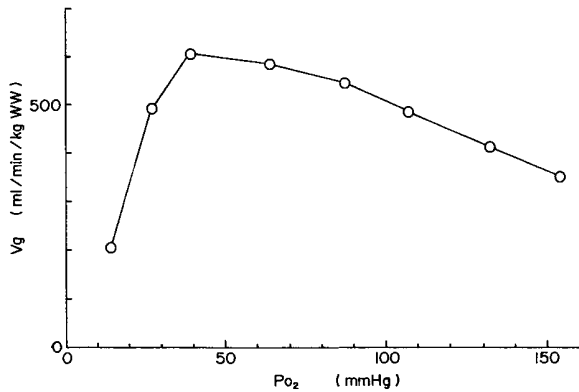


Fig. 6. Change in minute volume of the ventilation (V_g) with the decrease of oxygen partial pressure (P_{O_2}) at $23.0 \pm 0.1^\circ\text{C}$ in the top shell. WW is wet body weight excluding the shell and the operculum weights. All values are expressed as the mean (circles) and the standard deviation (vertical lines).

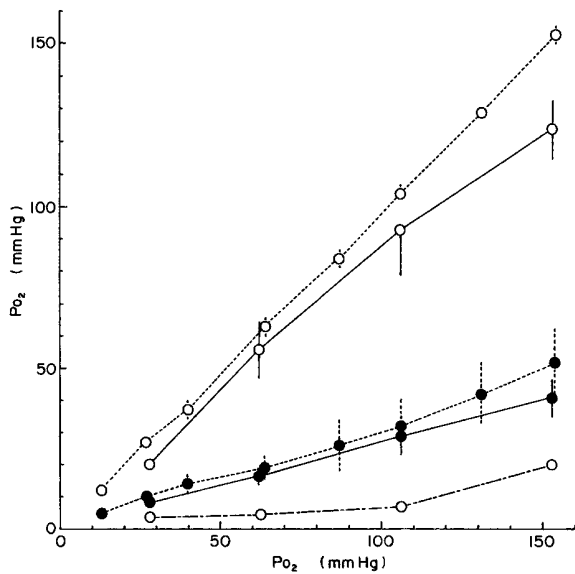


Fig. 7. Change in oxygen partial pressures (P_{O_2}) of the blood in the efferent branchial vessel (open circles and solid lines) and in the afferent branchial vessel (closed circles and solid lines), of the water inspired into the pallial cavity (open circles and broken lines) and of the water expired from the pallial cavity (closed circles and broken lines). The oxygen gradient between blood and water across the gill epithelium (ΔP_{O_2} , open circles, and broken dotted lines) with the decrease of oxygen partial pressure (P_{O_2}) at $23.0 \pm 0.1^\circ\text{C}$ in the top shell. All values are expressed as the mean (circles) and the standard deviation (vertical lines).

素摂取効率 (To_2) は、酸素飽和の状態では $0.0589 \text{ ml/min/mmHg/kg WW}$ ($0.0276 \text{ ml/min/mmHg/kg TW}$) を示し、酸素分圧が低下すると増加して、酸素分圧 62 mmHg で湿重量当たり $0.1944 \text{ ml/min/mmHg/kg WW}$ (体重当たり 0.0910

ml/min/mmHg/kg TW) と酸素飽和の状態での値の3.3倍を示し、さらに酸素分圧が低下すると減少した (Fig. 8)。動脈血および静脈血の酸素含量は、酸素飽和の状態ではそれぞれ $1.07 \pm 0.12 \text{ vol.}\%$ 、 $0.49 \pm 0.07 \text{ vol.}\%$ を示し、いずれも酸素分圧の低下に伴って減少した (Fig. 9)。動脈血および静脈血の酸素飽和度は、酸素飽和の状態ではそれぞれ $96.4 \pm 3.7\%$ 、 $58.1 \pm 5.4\%$ を示し、いずれも酸素分圧の低下に伴って減少した (Fig. 10)。動脈血中の酸素を組織へ渡す割合 (U_t) は、酸素飽和の状態では 54% を示し、酸素分圧が 62 mmHg に低下するまではほぼ酸素飽和の状態での値を維持し、さらに低下すると減少した (Fig. 11)。

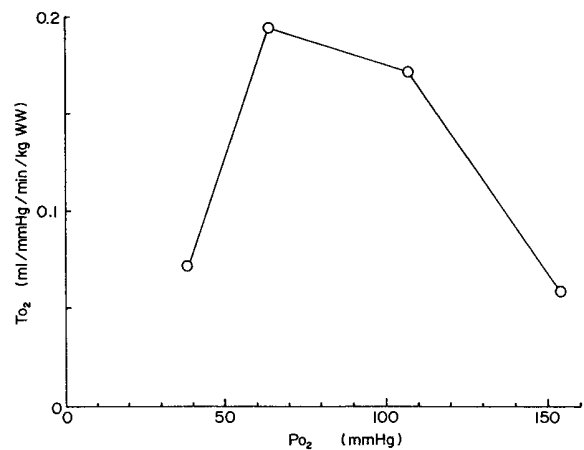


Fig. 8. Change in the oxygen transfer factor of the gills (To_2) with the decrease of oxygen partial pressure (P_{O_2}) at $23.0 \pm 0.1^\circ\text{C}$ in the top shell. WW is wet body weight excluding the shell and the operculum weights.

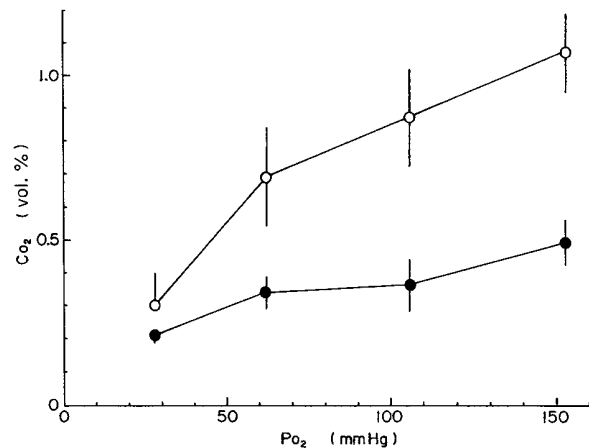


Fig. 9. Change in oxygen contents (Co_2) of the blood in the efferent branchial vessel (open circles) and in the afferent branchial vein (closed circles) with the decrease of oxygen partial pressure (P_{O_2}) at $23.0 \pm 0.1^\circ\text{C}$ in the top shell. All values are expressed as the mean (circles) and the standard deviation (vertical lines).

心拍数 (HR) は, 酸素飽和の状態では 34.9 ± 2.5 cycle/min を示し, 酸素分圧の低下に伴って徐々に減少した (Fig.12)。心拍出量 (Vh) は, 酸素飽和の状態では 202 ml/min/kg WW (95 ml/min/kg TW) を示し, 酸素分圧の低下に伴って増加して, 酸素分圧 62 mmHg で 283 ml/min/kg WW (133 ml/min/kg TW) と酸素飽和の状態での値の1.4倍を示した (Fig.13)。酸素 1 ml を組織へ渡すのに必要な心拍出量 ($Vh/\dot{V}O_2$) は, 酸素飽和の状態では 172 を示し, 酸素分圧の低下に伴って増加して, 酸素分圧 $28.2 \pm 1.7 \text{ mmHg}$ で $1, 111$ と 6.5 倍を示した (Fig.14)。

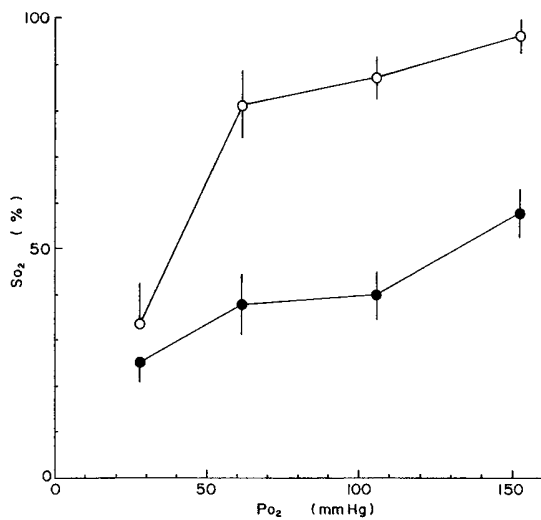


Fig.10. Change in oxygen saturation (So_2) of the blood in the efferent branchial vessel (open circles) and in the afferent branchial vessel (closed circles) with the decrease of oxygen partial pressure (Po_2) at $23.0 \pm 0.1^\circ\text{C}$ in the top shell. All values are expressed as the mean (circles) and the standard deviation (vertical lines).

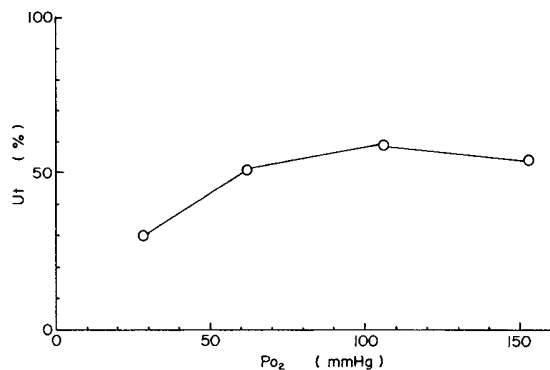


Fig.11. Change in percent oxygen utilization at the tissues (Ut) with the decrease of oxygen partial pressure (Po_2) at $23.0 \pm 0.1^\circ\text{C}$ in the top shell. Ut is calculated using following equation.
 $Ut = 100(Ca_{o_2} - Cv_{o_2}) / Ca_{o_2}$
 Ca_{o_2} is the mean value of oxygen content of the blood in the efferent branchial vessel and Cv_{o_2} is that in the afferent branchial vessel.

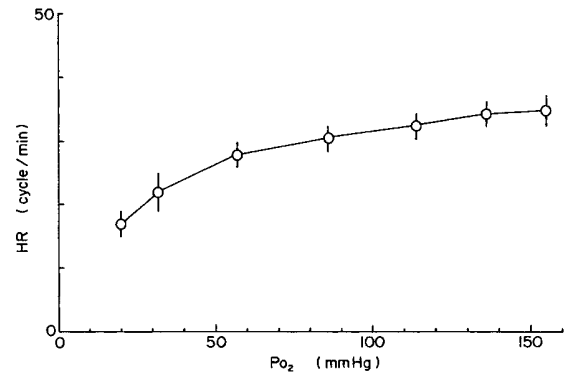


Fig.12. Change in the heart rate (HR) with the decrease of oxygen partial pressure (Po_2) at $23.0 \pm 0.1^\circ\text{C}$ in the top shell. WW is wet body weight excluding the shell and the operculum weights. All values are expressed as the mean (circles) and the standard deviation (vertical lines).

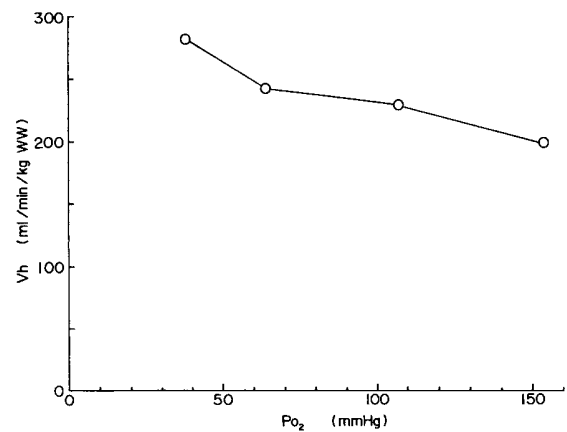


Fig.13. Change in minute volume of the cardiac output (Vh) with the decrease of oxygen partial pressure (Po_2) at $23.0 \pm 0.1^\circ\text{C}$ in the top shell.

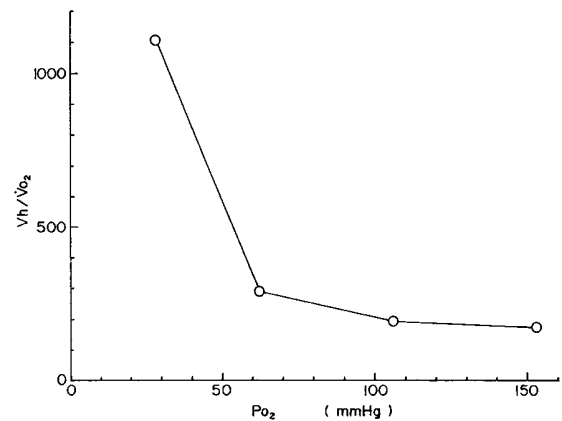


Fig.14. Change in perfusion requirement ($Vh/\dot{V}O_2$) with the decrease of oxygen partial pressure (Po_2) at $23.0 \pm 0.1^\circ\text{C}$ in the top shell. $Vh/\dot{V}O_2$ is calculated using following equation.
 $Vh/\dot{V}O_2 = 100 / (Ca_{o_2} - Cv_{o_2})$
 Ca_{o_2} is the mean value of oxygen content of the blood in the efferent branchial vessel and Cv_{o_2} is that in the afferent branchial vessel.

考 察

サザエは炭酸カルシウムできている殻の部分では代謝していないと仮定して、軟体部の重量当たりの値で殻を持たない他の軟体動物や魚類での値と比較すると次のようになる。酸素飽和の状態におけるサザエの酸素摂取量 (1.176 ml/min/kg WW) は遊泳能力の発達しているイカの仲間である *Lolliguncula brevis* (水温14~30℃で6.8~12.7 ml/min/kg)¹⁹⁾ や *L. opalescens* (水温12℃で3.35 ml/min/kg)²⁰⁾ よりも小さいが、タコの仲間である *Octopus briareus* (水温20~30℃で0.69~1.52 ml/min/kg)²¹⁾ や *O. vulgaris* (水温20~24℃で0.84~1.87 ml/min/kg)²²⁾ とほぼ同じ値を示している。魚類と比較すると、ブリ *Seriola quinqueradiata* (水温19.2~20.4℃で1.72~1.93 ml/min/kg)^{23, 24)}、マアジ *Trachurus japonicus* (水温16.5℃で1.47 ml/min/kg)²⁵⁾ よりもわずかに小さい値である。これらのことから、サザエは遊泳性の大きなイカには劣るが、タコや魚類と同等の代謝量を示す動物であると考えられる。

サザエの酸素利用率 (66%) は、他の腹足類で報告され

ている値 (48~90%)^{1, 11)} や魚類 (35~85%)²⁶⁾ とほぼ同じである。しかし、イカの仲間である *L. brevis* (5~10%)¹⁹⁾ や *L. opalescens* (11%)¹⁸⁾ よりも著しく高い値を示している。これらのことから、サザエはイカよりも効率よく、他の腹足類や魚類とほぼ同じ効率で水中から酸素を鰓で摂取していると考えられる。

腹足類は、換水を鰓の繊毛運動で行っていることが知られている^{1, 27)}。しかし、サザエの換水量 (355 ml/min/kg WW) は、鰓の換水機構が発達したオウムガイ *Nautilus pompilius* (水温16~18℃で296 ml/min/kg)²⁸⁾ やタコの仲間である *O. dofleini* (水温11℃で232 ml/min/kg)^{29, 30)}、魚類 (89~556 ml/min/kg)²⁶⁾ とほぼ同じ値を示している。このことから、サザエの鰓の繊毛は、鰓の換水機構が発達したオウムガイ、タコや魚類と同等の換水を行う能力を有していると考えられる。

サザエの動脈血の酸素分圧 (Pa, o₂) は、Table 1 に示したように、腹足綱のミゾゴブシボラ *Busycon canaliculatum*、魚類のヌマガレイ *Platichthys stellatus*、テンチ *Tinca tinca* やコイ *Cyprinus carpio* よりも高く、多板綱のオオバン

Table 1. Oxygen pressure in the arterial blood (Pa, o₂), oxygen pressure gradient across gill surface (Δ Po₂) and transfer factor for oxygen (To₂) under normoxic condition.

	WT	Pi, o ₂	Pe, o ₂	Pa, o ₂	Pv, o ₂	Vo ₂	Δ Po ₂	To ₂	Reference
	°C	mmHg	mmHg	mmHg	mmHg	ml/min /kg**	mmHg	ml/min /kg**/mmHg	
Molluscus									
<i>Turbo cornutus</i>	23	153.1	52.2	124.3	41.1	1.18	19.95	0.05894	Present study
<i>Cryptochiton stelleri</i>	10	127	80	98.5	31.7	0.14*	38.3	0.0036	10
<i>Busycon canaliculatum</i>	21-24	100-120	50-60*	27	2.3	1.17	62.7-77.7*	0.0151-0.0187*	11
<i>Nautilus pompilius</i>	16-18	136*	126*	99.2	20.4	0.05	71.2*	0.0070*	28
<i>Sepia officinalis</i>	17	138*	81*	101.3*	25.1*		46.3*		31
Fishes									
<i>Seriola quinqueradiata</i>	13.2-13.6	150.3	32.5	129.5	20.4	0.603	16.45	0.0366	23
<i>Salmo gairdneri</i>	9	160.3	86.1	133.2	31.9	0.645	40.65*	0.0159	32
<i>Platichthys stellatus</i>	7.5	138.7	43.5	34.9	13.4	0.458	66.95*	0.00684*	33
	11.4	126.3	54.2	75.5	42.9	0.894*	31.05*	0.0288	34
	19.4	148.5	71.8	62.3	29.8	0.955*	64.10*	0.0149	34
<i>Tinca tinca</i>	11-14	145.0	65.5	35.8	7.0	0.500	83.85*	0.00596*	35
<i>Cyprinus carpio</i>	25.3	130.0	28.6	23.2	9.0	0.97	63.2*	0.0155*	36

* : the value calculated with the results of each reference, ** : wet weight, excluding shell and operculum in gastropods, Pi, o₂ : oxygen pressure in the water inspired into the organ of gas exchange organ, Pe, o₂ : oxygen pressure in the water expired from the organ, Pv, o₂ : oxygen pressure in the mixed venous blood, Vo₂ : amount of oxygen uptake.

ヒザラガイ *Cryptochiton stelleri*, オウムガイ, イカ *Sepia officinalis* や遊性の魚種であるブリ, ニジマス *Salmo gairdneri* とほぼ同じ値を示している。これらのことから, サザエの鰓はミゾコブシボラ, 魚類のヌマガレイ, テンチやコイよりも酸素が透過しやすく, オオバンヒザラガイ, オウムガイ, イカやブリ, ニジマスと同程度の酸素透過性を有した構造であると考えられる。

また, サザエの鰓での水と血液間の平均酸素分圧差 (ΔP_{O_2}) は, ミゾコブシボラ, オウムガイ, テンチやコイよりも小さく, オオバンヒザラガイ, タコ, イカやヌマガレイとほぼ同じで, ブリよりも大きい。これらのことから, サザエは, ブリよりも大きい, ミゾコブシボラ, オウムガイ, テンチやコイよりも小さく, オオバンヒザラガイ, タコ, イカやヌマガレイとほぼ同じ圧力差を利用して拡散で水から血中に酸素を摂取していることが明らかである。

サザエの鰓での酸素摂取効率 (T_{O_2}) は, オオバンヒザラガイ, オウムガイやテンチよりも大きく, ミゾコブシボラ, ブリ, ニジマス, ヌマガレイやコイとほぼ同じ値を示している。このことは, サザエが水と血液間の 1 mmHg の酸素分圧差で鰓から拡散で血中に摂取している酸素量は, オオバンヒザラガイ, オウムガイやテンチよりも大きく, ミゾコブシボラ, ブリ, ニジマス, ヌマガレイやコイとほぼ同じであることを示している。これらのことから, サザエは, ブリ, ニジマス, ヌマガレイやコイなどの魚類と同程度の効率で水から血液へ酸素を摂取していると考えられる。

一方, サザエの血液の酸素容量は, Table 2 に示したように, 多板綱の仲間とほぼ同じ値であるが, オウムガイ, タコ, イカや魚類よりも著しく小さな値を示している。このことから, サザエの血液の酸素を運ぶ能力は, 多板綱の仲間とほぼ同じであるが, オウムガイ, タコ, イカや魚類よりも著しく小さいことが明らかである。Johansen³¹⁾ は, 頭足類では, 体組織の酸素要求が大きいにもかかわらず血液の酸素容量が小さいことを補うためには, 動脈血の酸素をできるだけ多く組織へ渡し, つまり U_t を大きく保ち, 換水量と心拍出量を大きく保つことによって達成していると推測している。サザエの動脈血の酸素飽和度は, 他の軟体動物や魚類と同様に高い値を示している。一方, 動脈血中の酸素を組織へ渡す割合 (U_t) はミゾコブシボラよりも大きく, オオバンヒザラガイ, タコ, イカよりも小さく, オウムガイや魚類とほぼ同じ値を示している。サザエの心拍出量 (V_h) は, イカとほぼ同じで, 他の種類よりも著しく大きく, サザエが酸素 1 ml を組織へ渡すのに必要な心拍出量 (V_h/\dot{V}_{O_2}) は, 他の種類と比較して著しく大き

な値を示している。また, サザエは先にも述べたように換水量がタコとほぼ同じで, 血液の酸素容量が頭足類よりも小さい値を示している。これらのことから, Johansen³¹⁾ が頭足類について推測しているように, サザエは, 動脈血中の酸素を組織へ渡す割合 (U_t), 換水量および心拍出量を大きく維持して血液の酸素容量の小さいことを補って, タコや魚類と同程度に大きな酸素要求量を維持していると考えられる。

低酸素

鰓での水と血液間の平均酸素分圧差 (ΔP_{O_2}) は, 水中の酸素分圧の低下に伴って減少している。つまり, 低酸素になると水から血液への酸素の拡散は, 水中と血中の酸素分圧差が小さくなっただけ減少しているはずである。酸素摂取量は酸素分圧が 107 mmHg に低下するまでは酸素飽和の状態での値を維持し, 更に酸素分圧が低下すると減少している。心拍出量は, 酸素分圧の低下に伴って増加している。酸素摂取量の変化からみると, 酸素分圧が 107 mmHg に低下するまでは, 拡散で血中に入ってくる酸素量の減少分を心拍出量を増加させて組織へ運ぶ酸素量を増加させて補うことによって, 酸素飽和の状態と同程度の酸素摂取量を維持していると考えられる。一方, 血液の酸素分圧差 1 mmHg 当たり血中に摂取している酸素量 (T_{O_2}) は酸素分圧が 62 mmHg に低下するまでは増大し, さらに酸素分圧が低下すると減少している。この値 (T_{O_2}) の変化からみると, 酸素分圧が 62 mmHg に低下するまでは水中から血中への酸素摂取の効率を増大させていることが明らかである。これらのことから, サザエは酸素分圧が 107 mmHg に低下するまではもとより, 更に 62 mmHg に低下するまで心拍出量を増加させると同時に, 魚類でも認められている¹⁷⁾ ように, 鰓でのガス交換の有効面積の増大や水と血液間の拡散距離の減少, あるいはその両方による調節を行って鰓での酸素摂取の効率を上昇させていると考えられる。しかし, 酸素分圧が 62 mmHg よりも低下すると, 前記の調節を行っても鰓での水と血液間の平均酸素分圧差 (ΔP_{O_2}) が著しく小さくなっているために水から血中に酸素を摂取することができなくなり, 血液の酸素分圧差 1 mmHg 当たり血中に摂取している酸素量 (T_{O_2}) が減少したと考えられる。

サザエは, 換水量 (V_g) の増加率 (1.7 倍) がウナギ (4 倍)³²⁾, コイ (13 倍)³³⁾, テラピア (6~17 倍)⁴⁴⁾ やニジマス (13 倍)⁴¹⁾ に比べると小さいが, 低酸素になると換水量を増加させている。この時, 魚類では換水量が増加すると

Table 2. Oxygen saturation of the arterial blood (S_{a, O_2}), oxygen carrying capacity ($O_2Cap.$), cardiac output (V_h), percent oxygen utilization at the tissues (U_t) and perfusion requirement ($V_h/\dot{V}O_2$) under normoxic condition.

	WT	$Ca_{, O_2}$	$Cv_{, O_2}$	S_{a, O_2}	$Sv_{, O_2}$	$O_2Cap.$	$\dot{V}O_2$	V_h	U_t	$V_h/\dot{V}O_2$	Reference
	°C	vol. %	vol. %	%	%	vol. %	ml/min	ml/min	%		
							/kg**	/kg**			
Molluscus											
<i>Turbo cornutus</i>	23	1.07	0.49	96	58	1.20	1.18	202	54	172	Present study
<i>Cryptochiton stelleri</i>	10			92.8	74.2		0.14*				10, 37
<i>Chiton tuberculatus</i>	29.0					1.3					37
<i>Katherina tunicata</i>	12.8					1.17					37
<i>Mopalia muscoca</i>	13.0					1.28					37
<i>Amicula stelleri</i>	12.5					0.89					37
<i>Busycon canaliculatum</i>	22-24			84	16	3.68	1.17	52	81*	44*	11
<i>Nautilus pompilius</i>	16-18			100	63	2.0	0.50	5	37*	100	28
<i>Octopus dofleini</i>	7-9	3.4*	0.7*	89*	19*	3.9*	0.38*	14.3*77*		38*	35
<i>O. vulgaris</i>							1.36*	31.6*		23.2	22
<i>Sepia officinalis</i>	17			96*	32*	3.61			68*	46*	28
<i>Loligo opalescens</i>	12						3.35	90		27*	38
<i>L. pealei</i>						4.3					39
Fishes											
<i>Seriola quinqueradiata</i>	19.2	11.74	7.09	87.1	52.1	13.44	1.73	35.0	39.6	22.2	23
<i>Salmo gairdneri</i>	9						0.645	18.3		28*	32
	9-10.5	10.4	7.1	97.0		10.7*	0.56	17.6	32*	32*	40
<i>Platichthys stellatus</i>	7.5	4.60	3.34	90.3	67.5	5.09*	0.458	39.2	27*	86*	33
	11-20						0.195-0.613	17-49	80-87	80-87*	33
<i>Cyprinus carpio</i>	25.3	7.4	4.4	86	53	8.67*	0.97	34.2	41*	35*	36

* : the value calculated with the results of each reference, ** : wet weight, excluding shell and operculum in gastropods, $Ca_{, O_2}$: oxygen content of the arterial blood and the mixed venous blood, $Cv_{, O_2}$: oxygen content of the mixed venous blood, $Sv_{, O_2}$: oxygen saturation of the mixed venous blood, $\dot{V}O_2$: amount of oxygen uptake.

酸素利用率 (U) は減少する³⁶⁾ が、サザエでは酸素利用率は換水量が増加したにもかかわらず減少していない。このことは、サザエは換水量 (V_g) の増加率が小さいために、換水量の増加に伴う酸素利用率 (U) の減少を水と血液の酸素分圧差 1 mmHg 当たり血中に摂取している酸素量 (To_2) を増加させて補っている結果、酸素利用率を酸素飽和の状態での値を維持することが可能となっていると考えられる。

一方、心拍出量は、低酸素になると、魚類では減少させる^{34, 41)} が、サザエでは増加させている。一方、先にも述べたように低酸素になると水から血液への酸素の拡散は、

鰓での水と血液間の平均酸素分圧差 (ΔP_{O_2}) が小さくなっただけ減少しているはずであるし、血液の酸素容量は、魚類に比べて著しく小さい。これらのことから、サザエは、先にも述べたように酸素飽和の状態で活動している場合と同様に、水中が低酸素になった場合においても魚類と異なって酸素分圧の低下に伴う鰓で血液に拡散で取り込む酸素量の減少および血液の酸素容量の小さいことを補うために心拍出量を増加させてこれらに対応していると考えられる。このように心拍出量を増加させて対応していることは、酸素 1 ml を組織へ渡すのに必要な心拍出量 ($V_h/\dot{V}O_2$) が酸素分圧の低下に伴って増加していることから推測さ

れる。

腹足類の血液循環をみると、血液の心臓循環は、体組織から静脈洞様の器官 (Nephridium) を経由して心臓に流入する経路と体組織から鰓を通過して心臓に流入する経路が示されている¹¹⁾。本研究で計算した心拍出量は、鰓から流出する血液と鰓へ流入する血液の酸素含量の差で酸素摂取量を割って求めていることから、鰓を通過する経路の血液量を表していることになる。したがって、実際のサザエの心拍出量は本研究での値と異なる可能性が考えられる。本研究では、サザエは低酸素になると心拍出量を増加させる結果となったが、この時の心拍数は魚類⁴¹⁾と同様に減少している。これらのことから、本研究での低酸素下における心拍出量の増加は、実際の増加ではなく、静脈洞様の器官を経由する血液を鰓経由へ分配して鰓経由の血液量を増加させたことによって計算上得られた結果とも考えられる。実際には、心拍数の減少に伴って心拍出量も減少しているかもしれない。今後、このような血流の分配も念頭に入れて、心臓機能について検討する必要があると考えている。

要 約

サザエの鰓での酸素摂取と血液による酸素輸送に及ぼす低酸素の影響を調べた。鰓での酸素摂取の効率はタコ、イカなどよりも良く、遊泳性の魚種とほぼ同じであった。しかし、血液の酸素容量はそれらの種類のなかでは著しく小さな値を示し、心拍出量は著しく大きな値を示した。その結果、サザエは、大きな代謝を維持するために、血液の酸素輸送能力の小さいことを換水量と心拍出量を大きくして補っていると推測した。低酸素下では、換水量を増加させるが酸素利用率を一定に維持し、鰓での酸素摂取の効率を増加させ、心拍出量を増加させることが明らかとなった。

引用文献

- Ghiretti F : Respiration. In Wilbur K M and Yonge C M (eds) *Physiology of Mollusca*, Academic Press, New York and London, 175-208 (1966)
- Crip M : The effect of activity on the oxygen uptake of *Nassarius reticulatus* (Gastropoda, Prosobranchia). *Malacologia*, **18**, 445-447 (1979)
- Houlihan D F, Innes A J : Oxygen consumption, crawling speed, and cost of transport in four Mediterranean intertidal Gastropods. *J Comp Physiol*, **147**, 113-121 (1982)
- Newell R C, Johnson L G, Kofoed L H : Effects of environmental temperature and hypoxia on the oxygen consumption of the suspension-feeding Gastropod *Crepidula fornicata* L. *Comp Biochem Physiol*, **59A**, 175-182 (1978)
- Hazelhof E H : Über die Ausnutzung des Sauerstoffs bei verschiedenen Wassertieren. *Z vergleich Physiol*, **26**, 306-327 (1939)
- Newell R C, Kofoed L H : The energetics of suspension-feeding in the gastropod *Crepidula fornicata* L. *J mar biol Ass U K*, **57**, 161-180 (1977)
- Famme P : Haemolymph circulation as a respiratory parameter in the mussel *Mytilus edulis* L. *Comp Biochem Physiol*, **69A**, 243-247 (1981)
- Jokumusen A, Fyhn H J : The influence of aerial exposure upon respiratory and osmotic properties of haemolymph from two intertidal mussels, *Mytilus edulis* L. and *Modiolus modiolus* L. *J Exp Mar Biol Ecol*, **61**, 189-203 (1982)
- Freadman M A, Mangum C P : The function of hemoglobin in the arcid clam *Noetia ponderosa*, I. Oxygenation *In vitro* and *In vivo*. *Comp Biochem Physiol*, **53A**, 173-179 (1976)
- Petersen J A, Johansen K : Gas exchange in the giant sea cradle *Criptochiton stelleri*. *J Exp Mar Biol Ecol*, **12**, 27-43 (1973)
- Mangum C P, Polites G : Oxygen uptake and transport in the prosobranch mollusc *Busycon canaliculatum*, I. Gas exchange and the response to hypoxia. *Biol bull*, **158**, 77-90 (1980)
- Booth C E, Mangum C P : Oxygen uptake and transport in the lamellibranch mollusc *Modiolus demissus*. *Physioll Zool*, **51**, 17-32 (1978)
- 宇野寛 : サザエの増殖に関する基礎研究, 特に生態と成長の周期性とに関して. 東京水産大学特別研究報告, **6**, 1-76 (1962)
- 山元憲一, 河原邦昌, 嶋田誠, 藤井淳, 寺戸寛史 : 酸素飽和海水中で安静状態にあるサザエの鰓における酸素摂取. 水大校研報, **44**, 89-95 (1996)
- 山元憲一, 河原邦昌, 藤井淳 : サザエの酸素摂取と鰓組織毛運動に及ぼす水温の影響. 水大校研報, **46**, 33-37

- (1997)
- 16) 山元憲一, 半田岳志, 河原邦昌: サザエの酸素摂取. 水大校研報, **56**, 237-249 (2008)
 - 17) Randall D J, Holeyton G F, Stevens E D: The exchange of oxygen and carbon dioxide across the gills of rainbow trout. *J Exp Biol*, **46**, 339-348 (1967)
 - 18) Piiper J, Baumgarten-Schumann D: Effectiveness of O₂ and CO₂ exchange in the gills of the dogfish (*Scyliorhinus stellaris*). *Resp Physiol*, **5**, 338-349 (1968)
 - 19) Wells M J, Hanlon R T, Lee P G, Dimarco F P: Respiratory and cardiac performance in *Lolliguncula brevis* (Cephalopoda, Myopsida): the effects of activity, temperature and hypoxia. *J Exp Biol*, **138**, 17-36 (1988)
 - 20) Shadwick R E, O'Dor R K, Gosline J M: Respiratory and cardiac function during exercise in squid. *Can J Zool*, **68**, 792-798 (1990)
 - 21) Borer K T, Lane C E: Oxygen requirements of *Octopus briareus* Robson at different temperatures and oxygen concentrations. *J Exp Mar Biol Ecol*, **7**, 263-269 (1971)
 - 22) Wells M J, Wells J: Blood flow in acute hypoxia in a cephalopod. *J Exp Biol*, **122**, 345-353 (1986)
 - 23) Yamamoto K, Itazawa Y, Kobayashi H: Gas exchange in the gills of yellowtail, *Seriola quinqueradiata* under resting and normoxic condition. *Bull Jap Soc Sci Fish*, **47**, 447-451 (1981)
 - 24) Yamamoto K: Increase of arterial O₂ content in exercised yellowtail (*Seriola quinqueradiata*). *Comp Biochem Physiol*, **98A**, 43-46 (1991)
 - 25) 山元憲一: マアジの酸素消費に及ぼす低酸素の影響. 水産増殖, **39**, 399-402 (1991)
 - 26) Shelton G: The regulation of breathing. In Hour W S and Randall D J (eds) *Fish Physiology*. Academic Press, New York and London, 239-359 (1970)
 - 27) Mill P J: 無脊椎動物の呼吸 (落合威彦訳). 東興交易医書 出版部, 東京, 21-77 (1978): Invertebrate respiration. Macmillan Press, London and Basingstoke (1972)
 - 28) Johansen K, Redmond J R, Bourne G B: Respiratory exchange and transport of oxygen in *Nautilus pompilius*. *J Exp Zool*, **205**, 27-36 (1978)
 - 29) Maginniss L, Wells M J: The oxygen consumption of *Octopus cyanea*. *J Exp Biol*, **51**, 607-613 (1969)
 - 30) Johansen K: Cardiac output in the large cephalopod *Octopus dofleini*. *J Exp Biol*, **42**, 475-480 (1965)
 - 31) Johansen K, Brix O, Lykkeboe G: Blood gas transport in the cephalopod *Sepia officinalis*. *J Exp Biol*, **99**, 331-338 (1982)
 - 32) Cameron J N, Davis J C: Gas exchange in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) with varying blood oxygen capacity. *J Fish Res Bd Can*, **27**, 1069-1085 (1970)
 - 33) Wood C M., McMahon B R, McDonald D G: Respiratory gas exchange in the resting starry flounder, *Platichthys stellatus*: a comparison with other teleost. *J Exp Biol*, **78**, 167-179 (1979)
 - 34) Watters K W Jr, Smith L S: Respiratory dynamics of the starry flounder *Platichthys stellatus* in response to low oxygen and high temperature. *Mar Biol*, **19**, 133-148 (1973)
 - 35) Eddy F B: Blood gases of the tench (*Tinca tinca*) in well aerated and oxygen-deficient waters. *J Exp Biol*, **60**, 71-83 (1974)
 - 36) Takeda T: Ventilation, cardiac output and blood respiratory parameters in the carp, *Cyprinus carpio*, during hyperoxia. *Resp Physiol*, **81**, 227-240 (1990)
 - 37) Redmond J R: The respiratory characteristics of chiton hemocyanins. *Physiol Zool*, **35**, 304-313 (1962)
 - 38) Johansen K, Lenfant C: Gas exchange in the cephalopod, *Octopus dofleini*. *Am J Physiol*, **210**, 901-918 (1966)
 - 39) Shadwick R E, O'Dor R K, Gosline J M: Respiratory and cardiac function during exercise in squid. *Can J Zool*, **68**, 792-798 (1990)
 - 40) Redfield A C, Goodkind R: The significance of the Bohr effect in the respiration and asphyxiation of the squid, *Loligo pealei*. *J Exp Biol*, **6**, 340-349 (1929)
 - 41) Kiceniuk J W, Jones D R: The oxygen transport system in trout (*Salmo gairdneri*) during sustained exercise. *J Exp Biol*, **69**, 247-260 (1977)
 - 42) Holeyton G F, Randall D J: The effect of hypoxia upon the partial pressure of gases in the blood and water afferent and efferent to the gills of rainbow trout. *J Exp Biol*, **46**, 317-327 (1967)
 - 43) 山元憲一: ウナギの鰓におけるガス交換に及ぼす低酸素の影響. 魚雑, **34**, 368-372 (1987)
 - 44) 山元憲一: コイの鰓換水に及ぼす低酸素の影響. 水産

- 増殖, 39, 37-40 (1991)
- 45) Fernandes M N, Rantin F T :Respiratory responses of *Oreochromis niloticus* (Pisces, Cichlidae) to environmental hypoxia under different thermal conditions. *J Fish Biol*, 35, 509-519 (1989)