

クロアワビの酸素摂取に及ぼす低酸素の影響

山元憲一[†]・半田岳志

Effect of Hypoxia on Oxygen Uptake in the Abalone *Haliotis (Nordotis) discus discus*

Ken-ichi Yamamoto[†] and Takeshi Handa

Abstract : Effect of hypoxia on oxygen uptake at the gills in the abalone *Haliotis (Nordotis) discus discus* was examined with the direct measurement method of ventilation volume at 17°C. The ventilation volume and the oxygen utilization increased gradually with decrease of the oxygen partial pressure in the water from 199 ml/min/kgTW (total weight) and 62% to 392 ml/min/kgTW and 94%, respectively. The amount of oxygen uptake was maintained at the same level (0.758 ml/min/kgTW) until the oxygen partial pressure decreased to 90 mmHg, then was decreased gradually with decrease in the oxygen partial pressure.

Key words : abalone, hypoxia, oxygen uptake, oxygen utilization, ventilation volume

無脊椎動物の低酸素下での酸素摂取は、酸素分圧が低下してもある酸素分圧のところまでは酸素飽和の状態での酸素摂取量を維持する非酸素依存型と、酸素分圧の低下に伴って酸素摂取量が減少する酸素依存型に分けられている¹⁾。二枚貝においても、ムラサキインコガイ *Septifer virgatus*, リシケタイラギ *Atrina (Servatrina) lischkeana*, マガキ *Crassostrea gigas* やクロチョウガイ *Pinctada margaritifera* は非酸素依存型を、*Modiolus demissus*, ムラサキイガイ *Mytilus galloprovincialis* やミドリイガイ *Perna viridis* は酸素依存型を示す²⁻⁸⁾。また、無脊椎動物では低酸素下で酸素摂取を維持するために、理論的には換水量を増加させて対応する場合、酸素利用率を増大させる場合あるいはそれらの両者を増大させる場合がある¹⁾。低酸素下で、*Mytilus perna* は換水量を増加させ、酸素利用率を一定に維持し⁹⁾、リシケタイラギは換水量を著しく増加させるが、酸素利用率を減少させる³⁾。また、ミドリイガイ、ムラサキイガイ、*M. demissus* やアコヤガイ *Pinctada fucata martensii* は、低酸素下でも換水量をほぼ一定に維持し、酸素利用率を増大させる^{6-8, 10)}。一方、ヨーロッパイガイ *Mytilus*

edulis, ムラサキインコガイ、マガキやクロチョウガイは換水量と酸素利用率の両方を増大させる^{2, 4, 5, 11)}。以上のように、低酸素下で酸素摂取を維持するための調節は、二枚貝の種類によって異なることが明らかとなっている。しかし、腹足綱であるクロアワビ *Haliotis (Nordotis) discus discus* については調べられていない。本研究では、クロアワビの呼吸機能に及ぼす低酸素の影響を明らかにする目的で、酸素分圧の低下に伴う換水量、酸素利用率および酸素摂取量の変化を調べた。

材料および方法

実験には、殻長 93.1 ± 4.6 mm (平均値 \pm 標準偏差, 以降同様に表す), 殻幅 60.5 ± 5.6 mm, 体重 110.3 ± 18.6 gのクロアワビ20個体を用いた。クロアワビは、山元ら¹²⁾と同様にして、水産大学の屋外水槽(50 t)で放流サイズ(殻長20~30 mm)から3年以上飼育した後、室内の水槽(1 t)に設置したクレモナ製の網籠(50 x 50 x 50 cm, 目合1 cm)で、海水を100 l/min注入して1か月以上実

験時と同一の水温で馴致した。馴致中は、アナアオサ *Ulva pertusa* を常時無くならない量投与した。

実験は、Fig. 1 に示した装置を用いて、酸素分圧の低下に伴う換水量、酸素利用率および酸素摂取量の変化を、水温 $17.0 \pm 0.1^\circ\text{C}$ (4月) で20例調べた。酸素分圧は、クロアワビを呼吸室に設置して14時間以上経過した後、呼吸室への海水の流入 (1 l/min) を止め、クロアワビの酸素摂取によって低下させた。なお、呼吸室内の海水は、定量ポン

プ (PST-550, IWAKI) で常時循環 (0.5 l/min) させた。呼吸室 (22.5 x 13.5 x 12.5 cm) は、側面、後面および上面の3箇所クロアワビを保持する器具を設置し、底面にはプラスチック製の網 (目合 3 x 3 mm) を設置した¹²⁾。

換水量、鰓への吸入水の酸素分圧および呼水孔からの呼出水の酸素分圧は、クロアワビを呼吸室に設置した直後から実験終了まで測定し、記録計 (MacLab/8, ADI) で毎分40回の読み込み速度で連続記録した (Fig. 2)。換水量は、

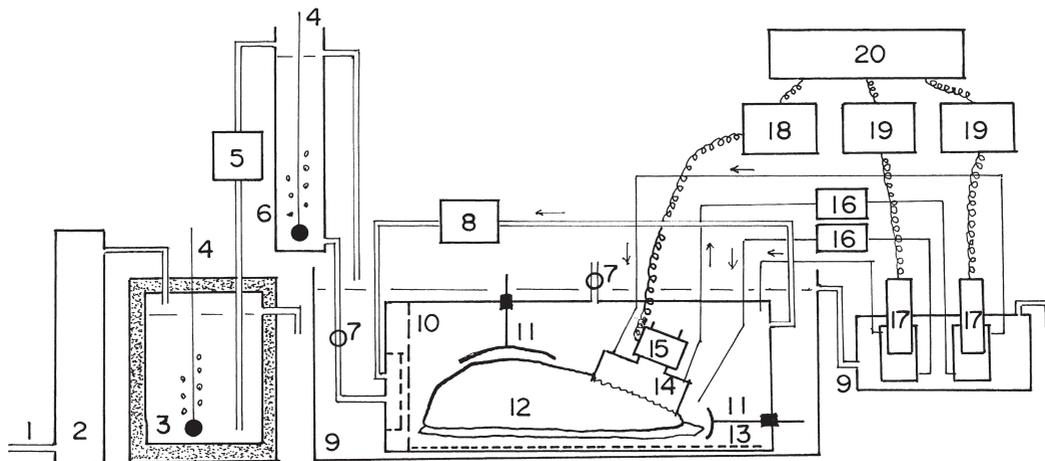


Fig. 1. Experimental system. 1, supply of sea water ; 2, filter of chemical fiber ; 3, water reservoir for controlling the water temperature ; 4, aeration ; 5, lift pump ; 6, equilibration column ; 7, stop cock ; 8, peristaltic pump (PST-550, IWAKI) ; 9, water bath ; 10, respiration chamber ; 11, the fixation tool of the abalone ; 12, abalone *Haliotis (Nordotis) discus discus* ; 13, net ; 14, chamber for catching the ventilated water ; 15, probe of electromagnetic flow-meter (FF-100T, Nihonkoden) ; 16, peristaltic pump (SMP-21, Eylea) ; 17, sensor of oxygen meter ; 18, electromagnetic flow-meter (MFV-3200, Nihonkoden) ; 19, oxygen meter (UC-100M, Central Kagaku Corp.) ; 20, recorder (MacLab/8, ADI).

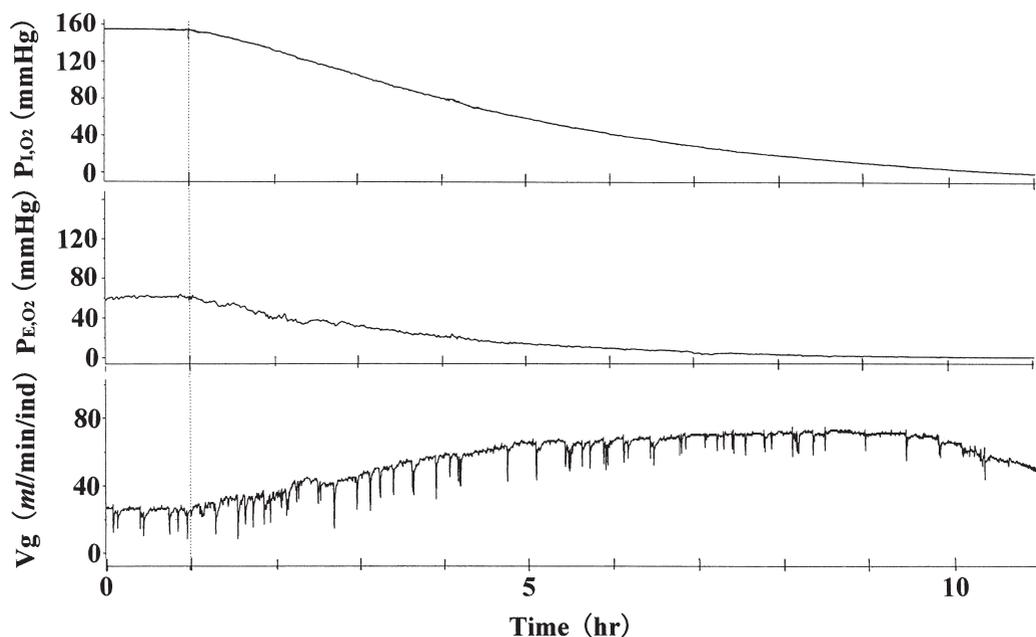


Fig. 2. The typical records of the oxygen partial pressures in the water inhaled into the mantle cavity (P_{i,O_2}) and exhaled from the respiratory pores (P_{E,O_2}), and the ventilation volume (V_g) in the abalone.

呼水孔から排出される水を箱（以降、受水箱と表す）で受け、電磁血流計のプローブ（1 l/min測定用, FF-100T, 日本光電）を通過する水量を電磁血流計（MFV3200, 日本光電）で測定した^{12, 13}。受水箱は、アクリル製の筒を楕円形（50~60 x 18~20 mm）に整形して作成し、ゴムの薄膜を輪ゴムで固定して用いた。ゴムの薄膜は、ゴム製の手袋（天然ゴム手袋極薄手 No.282, 東和コーポレーション）を切り出して、その中央部を楕円形（36~46 x 4~6 mm）に切り抜き、呼水孔の周囲に接着した^{12, 13}。鰓への吸入水の酸素分圧はクローアワビの前部付近の海水を、呼水孔からの呼出水の酸素分圧は受水箱内の海水をそれぞれ定量ポンプ（SMP-21, EYELA）で吸入し、酸素電極を設置した小室を循環（1 ml/min）させて酸素計（UC-100M, Central Kagaku Corp.）で測定した（Fig. 1）。

換水量（ V_g , ml/min/ind），鰓への吸入水の酸素分圧（ P_{i, O_2} , mmHg）および呼水孔からの呼出水の酸素分圧（ P_{e, O_2} , mmHg）の値は、連続記録（Fig. 2）をもとに、酸素分圧の低下開始前の10分間および140 mmHgから10 mmHg低下する毎にその前後5分間の10分間を平均して求めた。なお、換水量は体重当たりの値（ml/min/kgTW）で表した。

酸素摂取

酸素利用率（ U , %）は、 P_{i, O_2} （mmHg）と P_{e, O_2} （mmHg）の値を用いて次の式から計算した^{13, 14}。

$$U = 100 \cdot (P_{i, O_2} - P_{e, O_2}) / P_{i, O_2}$$

酸素摂取量（ \dot{V}_{O_2} , ml/min/kgTW）は、 V_g （ml/min/kgTW）の値を用いて次の式から計算した^{13, 14}。

$$\dot{V}_{O_2} = V_g / 1000 \cdot (P_{i, O_2} - P_{e, O_2}) \cdot Co_2 / Po_2$$

なお、 Co_2 （溶存酸素量, ml/l）および Po_2 （酸素分圧, mmHg）は、酸素分圧を低下させる前に呼吸室への流入水を採水し、それぞれWinkler法および前記の酸素計で測定した値である。

結 果

換水量は、酸素分圧が 152.8 ± 3.4 mmHg（以降、酸素飽和の状態と表す）では 199 ± 16 ml/min/kgTWを示し、酸素分圧の低下に伴って増加し、40 mmHgで 392 ± 24 ml/min/kgTWと2倍の増加を示した（Fig. 3）。

酸素利用率は、酸素飽和の状態では $62 \pm 5\%$ を示し、酸素分圧の低下に伴って増加し、10 mmHgで $94 \pm 7\%$ を示し

た（Fig. 3）。

酸素摂取量は、酸素飽和の状態では 0.758 ± 0.067 ml/min/kgTW示し、酸素分圧が低下しても90 mmHg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た（Fig. 3）。

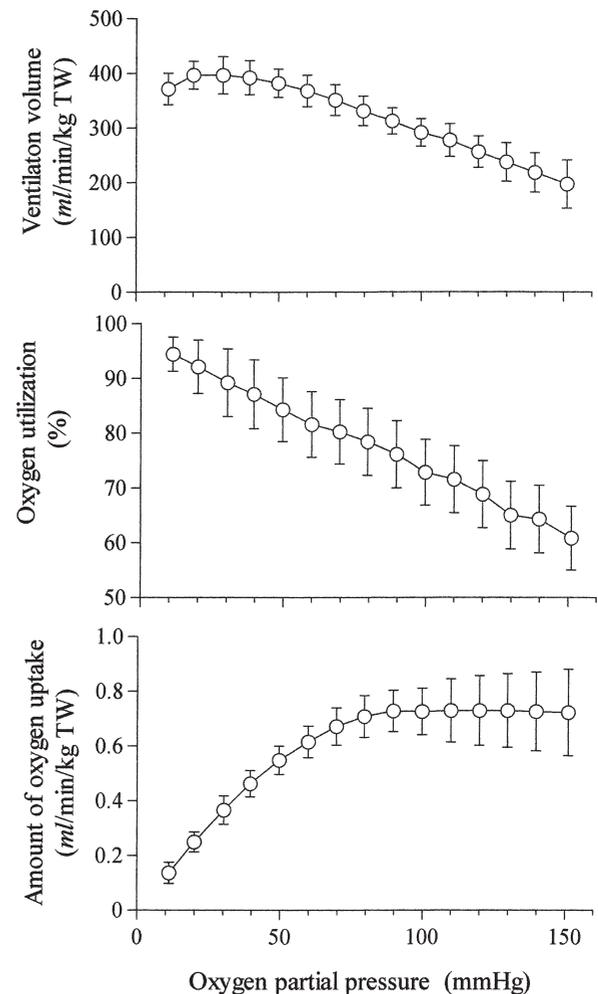


Fig. 3. Changes of the ventilation volume, the oxygen utilization and the amount of oxygen uptake in the abalone with decreasing the oxygen partial pressure in the water (P_{i, O_2}). Circles show mean and vertical lines standard deviation ($n=20$). TW, total body weight.

考 察

クロアワビは、ヨーロッパイガイ¹¹⁾、ムラサキインコガイ²⁾、マガキ⁴⁾やクロチョウガイ⁵⁾と同様に、酸素分圧の低下に伴って換水量および酸素利用率を増大させ、酸素飽和の状態での酸素摂取量を維持する変化(非酸素依存型)¹⁾を示した。この時、酸素摂取量は酸素分圧が90 mmHg(酸素飽和度約60%に相当)に低下するまでは酸素飽和の状態での値を示したが、更に低下すると減少した。これらの結果から、クロアワビは、酸素分圧が90 mmHgに低下するまでは換水量および酸素利用率を増大させて酸素飽和の状態での酸素摂取量を維持するが、酸素分圧が90 mmHg以下に低下すると、換水量および酸素利用率を増大させても、酸素飽和の状態での酸素摂取量を維持できないことが明らかである。

ムラサキインコガイは、酸素分圧の低下に伴って換水量を1.5倍増加させ、酸素利用率を3.0%から18.5%へ増加させる²⁾。マガキは、換水量を1.6倍増加させ、酸素利用率を0.8%から3.6%へと増加させる⁴⁾。クロチョウガイは、換水量を1.8倍増加させ、酸素利用率を3.7%から15.0%へと増加させる⁵⁾。腹足綱のサザエ*Turbo (Batillus) cornutus*は、換水量を1.2~1.9倍増加させ、酸素利用率を45~51%から60~75%へと増加させる¹⁵⁾。クロアワビでの換水量の増加率は、前記の二枚貝(1.5~1.8倍)およびサザエとはほぼ同じ値(2倍)を示した。二枚貝の換水は、鰓の繊毛運動で水流を起こし、外套膜を調節して鰓への入水口と出水口の大きさを変化させて換水量を調節している¹⁶⁻¹⁹⁾。二枚貝の鰓の繊毛運動は、酸素分圧が低下してもほぼ酸素飽和の状態での活動度を維持し、著しく酸素分圧が低下すると減少する^{2, 4, 8, 10, 20, 21)}。クロアワビと同じ腹足綱であるサザエも、鰓の繊毛運動は同様に酸素分圧が低下してもほぼ酸素飽和の状態での活動度を維持する³⁾。これらのことから、クロアワビは、酸素分圧が低下すると、鰓の繊毛運動の活動度を変化させずに、外套膜を調節して鰓への入水口と出水口を大きくして換水量を増加させていると考えられる。しかし、クロアワビの酸素利用率は、酸素飽和の状態で前記の二枚貝(0.8~3.7%)よりも大きな値(62%)を示し、低酸素下においても二枚貝(3.6~18.5%)よりも大きな値(94%)を示した。二枚貝の鰓は懸濁物を捕捉するために発達したものである²²⁾。しかし、アワビやサザエの鰓はガス交換を行う器官で、鰓弁での血液と海水の流れが対向流を示す構造となっている^{23, 24)}。これらのことから、クロア

ワビと二枚貝との酸素利用率の差異は、鰓の役割および構造に起因すると考えられる。

一方、魚類は低酸素下で酸素摂取を維持するために換水量を増加させ、酸素利用率を減少させる²⁵⁾。低酸素下において、ウナギ*Anguilla japonica*は換水量を2~4.5倍に増加させ、酸素利用率を60%から30~40%に減少させる²⁶⁾。マアジ*Trachurus japonicus*は2.5倍に増加させ77%から68%に減少させる²⁷⁾。コイ*Cyprinus carpio*は13倍に増加させ、74%から15%に減少させる²⁸⁾。しかし、クロアワビは、換水量を2倍増加させたが、酸素利用率も62%から94%へ増大させた。これらのことから、クロアワビは、口と鰓蓋の運動で鰓の換水を行う魚類²⁹⁾よりも換水の能力が劣ることから、換水量を魚類並に大きくすることができず、これを補うために酸素利用率も増大させて低酸素下における酸素摂取を維持すると考えられる。また、酸素利用率の増大は、サザエ³⁰⁾と同様に、鰓での血液への酸素摂取の効率、心拍数、心拍出量や動脈血中の酸素を組織へ渡す割合の増大などの循環機能も高めることで達成していると推測される。

要 約

クロアワビを用いて、酸素分圧の低下に伴う換水量、酸素摂取量および酸素利用率の変化を水温17°Cで調べた。換水量および酸素利用率は、199 ml/min/kgTWおよび62%から酸素分圧の低下に伴って392 ml/min/kgTWおよび94%まで増大した。酸素摂取量は、酸素分圧が低下しても90 mmHgまではほぼ酸素飽和の状態(0.758 ml/min/kgTW)を維持し、更に酸素分圧が低下すると減少した。

文 献

- 1) Herreid II CF : Hypoxia in invertebrates. *Comp Biochem Physiol*, 67A, 311-320 (1980)
- 2) 山元憲一, 半田岳志 : ムラサキインコガイの呼吸に及ぼす低酸素の影響. 水大校研報, 50, 137-140 (2002)
- 3) 山元憲一, 半田岳志 : タイラギの低酸素に伴う酸素摂取の変化. 水産増殖, 56, 45-49 (2008)
- 4) 山元憲一, 半田岳志 : マガキの換水に及ぼす低酸素の影響. 水産増殖, 59, 1-4 (2010)
- 5) 山元憲一, 半田岳志, 湊 恭行, 小田原和史, 曾根謙一 : クロチョウガイの酸素摂取に及ぼす低酸素の影響

- 響. 水大校研報, 61, 17-20 (2012)
- 6) Booth CE, Mangum CP : Oxygen uptake and transport in the lamellibranch mollusc *Modiolus demissus*. *Physiol Zool*, 51, 17-32 (1978)
- 7) 山元憲一, 半田岳志: ムラサキイガイ *Mytilus galloprovincialis* の呼吸の季節変化と呼吸に及ぼす低酸素の影響. 水産増殖, 49, 305-309 (2001)
- 8) 山元憲一, 半田岳志, 中村真敏, 田村晃一, 韓 青溪: ミドリイガイの呼吸に及ぼす低酸素の影響. 水産増殖, 46, 523-527 (1998)
- 9) Bayne BL : The respiratory responses of *Mytilus perna* L. (Mollusca : Lamellibranchia) to related environmental oxygen. *Physiol Zool*, 40, 307-313 (1967)
- 10) 山元憲一, 半田岳志, 中村真敏, 田村晃一, 韓 青溪: アコヤガイの呼吸に及ぼす低酸素の影響. 水産増殖, 47, 539-544 (1999)
- 11) Bayne BL : Ventilation, the heart beat and oxygen uptake by *Mytilus edulis* (L.) in declining ambient oxygen tension. *Comp Biol Physiol*, 40A, 1065-1085 (1971)
- 12) 山元憲一, 半田岳志, 津野地達也: 季節的水温上昇がクローワビの呼吸に及ぼす影響. 水産増殖, 59, 529-534 (2011)
- 13) 山元憲一, 半田岳志: アワビ類換水量の直接測定法. 水大校研報, 49, 59-65 (2001)
- 14) 山元憲一, 半田岳志, 茅野直登: リシケタイラギの摂餌時における換水の変化. 水産増殖, 55, 381-385 (2007)
- 15) 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)
- 16) Jorgensen CB : On gill function in the mussel *Mytilus edulis* L. *Ophelia*, 13, 187-232 (1975)
- 17) Jorgensen CB, Larsen PC, Mohlenberg F, Riisgard HU : The bivalve pump: properties and modelling. *Mar Ecol Prog Ser*, 45, 205-216 (1988)
- 18) Silvester NR : Hydrodynamics of flow in *Mytilus* gills. *J exp mar Biol Ecol*, 120, 171-182 (1988)
- 19) 山元憲一: アコヤガイの呼吸に及ぼす水温の影響. 水産増殖, 48, 47-52 (2000)
- 20) 山元憲一, 半田岳志: リシケタイラギの換水に及ぼす低酸素の影響. 水産増殖, 54, 319-323 (2006)
- 21) 山元憲一, 安達 智, 田村征生, 荒水多希, 河邊博: ムラサキイガイ, タイラギ, アコヤガイ, ヒオウギガイ, マガキの鰓の絨毛運動に及ぼす低酸素と水温上昇の影響. 水大校研報, 44, 137-142 (1996)
- 22) Mill PJ : 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)
- 23) 山元憲一, 半田岳志, 近藤昌和: アワビの鰓構造. 水大校研報, 56, 287-298 (2008)
- 24) 山元憲一, 半田岳志, 近藤昌和. サザエの鰓構造. 水大校研報, 56, 273-285 (2008)
- 25) Shelton G : The Regulation of Breathing. In : Hour WS, Randall DJ (ed) *Fish Physiology*. Academic Press, New York and London, 239-359 (1970)
- 26) 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)
- 27) 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)
- 28) 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)
- 29) Hughes GM : *Comparative Physiology of Vertebrate Respiration*. Heinemann Educational Books LTD, London, 8-30 (1965)
- 30) 山元憲一, 半田岳志, 嶋田 誠: サザエの鰓での酸素摂取に及ぼす水温の影響. 水大校研報, 57, 129-135 (2008)

