

ハマグリ¹の酸素摂取と鰓繊毛運動に及ぼす水温上昇の影響山元憲一^{*1}・半田岳志¹・河邊 博²Effects of Water Temperature Rise on Oxygen Uptake and Ciliary Movement in the Japanese Hard Clam *Meretrix lusoria*Ken-ichi Yamamoto^{*1}, Takeshi Handa¹ and Hiroshi Koube²

Abstract : Effects of water temperature on amount of oxygen uptake ($\dot{V}O_2$) and ciliary movement were examined in the Japanese hard clam *Meretrix lusoria* by rising the water temperature at a rate of 3°C per hour from 10, 22 and 28°C on January, June, and August, respectively. The ciliary movement (CM) was measured with the transportation velocity of a piece of vinyl film put on the gill surface. $\dot{V}O_2$ and CM increased with rising temperature from 10, 22 and 28°C. However, $\dot{V}O_2$ and CM at 22°C on June were larger than those when rising from 10 to 22°C on January, and those at 28°C on August were smaller than those when rising from 22 to 28°C on June. From the results, the pattern of temperature compensation is supposed to be different between at 10-22°C and at 22-28°C: $\dot{V}O_2$, Precht type 4 or 5 and Prosser type I at 10-22°C, and Precht type 3 and Prosser type II at 22-28°C; CM, Precht type 5 and Prosser type IV at 10-22°C, and Precht type 3 and Prosser type II at 22-28°C.

Key words : Japanese hard clam; Ciliary movement; Oxygen uptake; Water temperature

変温動物は環境の温度変化に対して順応して生息している。Precht¹⁾は、変温動物の温度変化に対する順応を、温度変化に対して変化させる生理的な反応速度の違いから5つの型に分けている。軟体動物の多くの種では、酸素摂取量は、順応温度が上昇しても同じ値を維持する温度補償(Precht type 2, Complete response)あるいは少し上昇させる温度補償(Precht type 3, Partial response)を示している^{2,8)}。一般に前記の温度補償は、冬季にも活動を維持する動物で認められ、低温期(冬季)での代謝量を高く維持して、活動を容易にする効果があると推測されている⁹⁾。しかし、ネコゼフネガイ *Crepidula fornicata* では、濾過水量は、順応温度の上昇に伴って増大し、温度補償を示さない Precht type 4 (None response) に分けられている⁵⁾。

一方、Prosser¹⁰⁾は、温度変化に伴って変化する反応速度の曲線が順応していた温度によって変化する型を4つ

に分けている。キイロナメクジ *Limax flavus*, *Philomycus carolinianus*, ネコゼフネガイおよびカワホトトギス *Dreissena polymorpha* では、温度変化と酸素摂取量の関係の曲線は、順応温度の上昇に伴って高温側に平行移動する温度補償(Prosser type II, Translation)を示している^{2,3,5-8)}。オオノガイ *Mya arenaria* では、同曲線の傾きが順応温度の上昇に伴って大きくなり、低温側では低温に順応した方が酸素摂取量が大きく、高温側では高温に順応した方が大きくなる温度補償(Prosser type IV, Translation with rotation)を示している⁶⁾。これらの温度補償(Prosser type IIおよびIV)は、順応温度が低下しても代謝量を維持することによって、冬季での活動を可能にしているとされている⁹⁾。

ハマグリ *Meretrix lusoria* は、アサリなどの他の底生性二枚貝類の稚仔にみられないほど稚仔期に著しい高温耐性

2011年8月17日受付。Received August 17, 2011

¹ 水産大学校生物生産学科 (National Fisheries University, Shimonoseki, Yamaguchi 759-6595, Japan).

² 熊本県水産研究センター (Kumamoto Prefecture Fisheries Research Center, Oyano, Amakusa, Kumamoto 869-2800, Japan).

*連絡先 (Corresponding author): Tel: (+81)83-286-5111; Fax: (+81) 83-286-2292; E-mail: yamagenk@fish-u.ac.jp (K. Yamamoto).

を示す種特性を有すとされている¹¹⁾。ハマグリは、変態期幼生での成長不適範囲の上限および下限温度が比較的高い暖流系群に属する発生上の特色を示すとされている¹²⁾。ハマグリの鰓の繊毛運動は、25.5°Cで極大を示し、41.2°Cで停止している¹³⁾。しかし、これらは順応水温を考慮して研究されていない。そこで、本研究では、季節に伴って変化した水温から温度を上昇させて、ハマグリの酸素摂取量および鰓の繊毛運動の変化を調べ、順応温度に伴うハマグリの温度補償について検討した。

材料および方法

実験には、有明海の緑川河口域干潟で採集した殻長27.4±2.4 mm、殻高24.1±2.0 mm、殻幅14.3±2.1 mm、体重6.20±1.60 g、軟体部の質重量0.89±0.26 gのハマグリ255個体を用いた。入手後、水産大学校に隣接する内湾に垂下した容器に収容し、それぞれの実験での設定水温(10~28°C)で予備飼育し、実験に供した。なお、ハマグリは、1月、6月および8月に採集した個体を用いた。垂下した容器は、大きさ53 x 34 cm、深さ6 cmの箱に砂を約5 cm入れ、周囲をナイロン製の網(目合い1 cm)で囲ったものを用いた。

酸素摂取量と鰓の繊毛運動の測定は、1月に10.0±0.1°C、6月に22.0±0.2°Cおよび8月に28.0±0.1°Cから1時間毎に3°Cずつ上昇させて行った。測定終了後には、殻を除去して、軟体部の湿重量(WW)を計測した。

酸素摂取量

測定は、ハマグリを海から取り上げて直ちに15個体を呼吸室へ入れ、呼吸室を黒いビニールで覆って暗くした状態で14時間経過した後開始した。なお、測定は各水温で15例ずつ行った。呼吸室は、直径5 cm、長さ20 cmの透明アクリル製の筒を用いた。呼吸室への流入水量は、50~70 ml/minに調節した。

酸素摂取量($\dot{V}O_2$, ml/min/kg WW)は、山元・高殿¹⁴⁾に準じて、次の段階の水温への上昇開始5分前に採水し、呼吸室への流入水の溶存酸素量(C_{iO_2} , ml/l)と呼吸室からの流出水の溶存酸素量(C_{eO_2} , ml/l)をWinkler法で測定して、次のように算出した。

$$\dot{V}O_2 = (C_{iO_2} - C_{eO_2}) \cdot F / WW$$

なお、Fは呼吸室への流入水量(l)を、WWは貝の軟体部の湿重量(kg)を表す。

鰓の繊毛運動

鰓の繊毛運動は、山元ら^{15,16)}に準じて、鰓弁の表面に載せた小片(直径2.0 mm、厚さ0.3 mmのビニールの薄膜)の移動する速度(mm/min、以降、小片の移動速度と示す)を計測して調べた。測定は、殻の一方を除去して鰓を露出させ、測定用の箱(10 x 10 x 5 cm)に鰓弁の表面を水平に設置して14時間経過した後、開始した。なお、測定は各水温について15例ずつ行った。小片の移動速度は、各水温への上昇開始前の15分間に、測定用の箱への海水の注入(1 l/min)を停止して5回測定し、その平均値で表した。

統計処理

それぞれの水温間の値は、Unpaired *t*-testを用いて検定した($P < 0.05$)。

結果

酸素摂取量は、1月に10°Cから水温を上昇させると、10°Cで0.43±0.10 ml/min/kg WWを示し、水温の上昇に伴って増加して19°Cで1.28±0.18 ml/min/kg WWと最大となり、更に上昇すると減少した(Fig. 1)。6月に22°Cから水温を上昇させると、22°Cで1.51±0.42 ml/min/kg WWを示し、水温の上昇に伴って増加して34°Cで3.87±0.61 ml/min/kg WWと最大となり、更に上昇すると減少した(Fig. 1)。

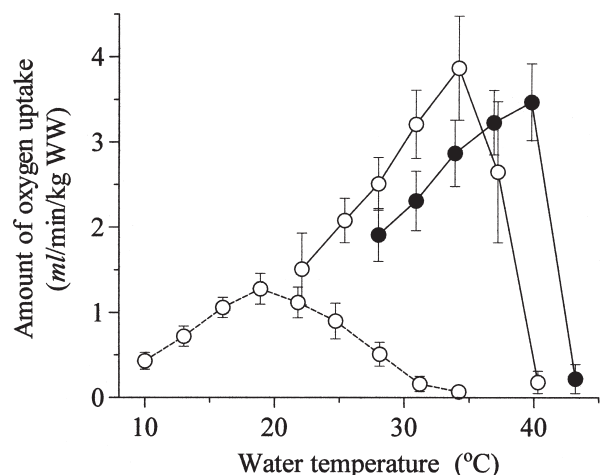


Fig. 1. Change of the amount of oxygen uptake in the Japanese hard clam *Meretrix lusoria* with rising the water temperature. Circle, mean; vertical line, standard deviation; open circle and broken line, rise from 10.0±0.1°C on January; open circle and solid line, rise from 22.0±0.1°C on June; closed circle and solid line, rise from 28.0±0.1°C on August.

この時、22°Cでの値は1月に10°Cから水温を上昇させた場合での22°Cの値 ($1.12 \pm 0.18 \text{ ml/min/kgWW}$) よりも大きな値を示した ($t = 3.3056, P < 0.05$)。しかし、22°Cからの水温上昇に伴う酸素摂取量の増加曲線は、1月の10°Cから19°Cへの上昇に伴う同増加曲線の延長上に位置していた (Fig. 1)。8月に28°Cから水温を上昇させると、28°Cで $1.91 \pm 0.31 \text{ ml/min/kgWW}$ を示し、水温の上昇に伴って増加して40°Cで $3.47 \pm 0.45 \text{ ml/min/kgWW}$ と最大となり、更に上昇すると減少した (Fig. 1)。この時、28°Cでの値は6月に22°Cから水温を上昇させた場合での28°Cの値 ($2.51 \pm 0.31 \text{ ml/min/kgWW}$) よりも小さい値を示した ($t = 5.3005, P < 0.05$)。8月の28°Cからの水温上昇に伴う酸素摂取量の増加曲線は、6月の22°Cからの同増加曲線よりも高温側に平行移動していた (Fig. 1)。

小片の移動速度は、1月に10°Cから水温を上昇させると、10°Cで $4.7 \pm 0.4 \text{ mm/min}$ を示し、水温の上昇に伴って増加して34°Cで $13.6 \pm 2.0 \text{ mm/min}$ と最大となり、更に上昇すると減少した (Fig. 2)。6月に22°Cから水温を上昇させると、22°Cで $9.6 \pm 1.5 \text{ mm/min}$ を示し、水温の上昇に伴って

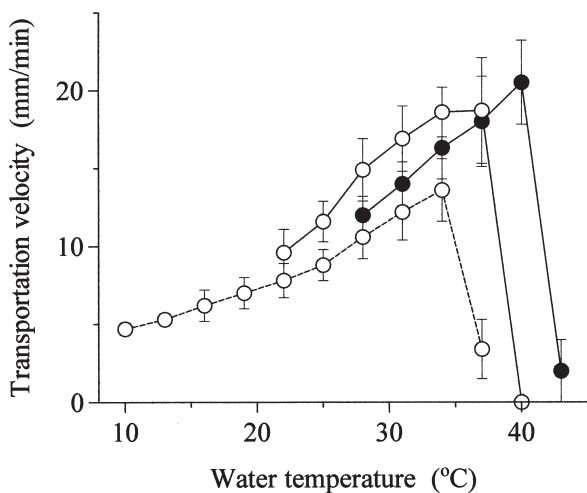


Fig. 2. Change of the transportation velocity of vinyl film (2.0 mm diameter, 0.3 mm thickness) on the gill surface in the Japanese hard clam with rising the water temperature. Circle, mean; vertical line, standard deviation; open circle and broken line, rise from $10.0 \pm 0.1^\circ\text{C}$ on January; open circle and solid line, rise from $22.0 \pm 0.1^\circ\text{C}$ on June; closed circle and solid line, rise from $28.0 \pm 0.1^\circ\text{C}$ on August.

増加して37°Cで $18.7 \pm 3.4 \text{ mm/min}$ となり、更に上昇すると減少した (Fig. 2)。この時、22°Cでの値は1月に10°Cから水温を上昇させた場合での22°Cの値 ($7.8 \pm 1.1 \text{ mm/min}$) よりも大きな値を示した ($t = 3.7478, P < 0.05$)。6月の

22°Cからの水温上昇に伴う増加曲線は、1月の10°Cからの増加曲線よりも低温側に平行移動していた (Fig. 2)。8月に28°Cから水温を上昇させると、28°Cで $12.0 \pm 1.2 \text{ mm/min}$ を示し、水温の上昇に伴って増加して40°Cで $20.5 \pm 2.7 \text{ mm/min}$ となり、更に上昇すると減少した (Fig. 2)。この時、28°Cでの値は6月に22°Cから水温を上昇させた場合での28°Cの値 ($14.9 \pm 2.0 \text{ mm/min}$) よりも小さい値を示した ($t = 4.8155, P < 0.05$)。8月の28°Cからの水温上昇に伴う増加曲線は、6月の22°Cからの増加曲線よりも高温側に平行移動していた (Fig. 2)。

考 察

酸素摂取量は、6月の22°Cでの値は1月に10°Cから水温を上昇させた場合での22°Cの値よりも大きな値を示した。このような変化は、Precht¹⁾に従って順応の型を分けると、温度補償作用を示さない Precht type 4 あるいは Precht type 5 (Inverse response) に相当している。6月の22°Cからの水温上昇に伴う酸素摂取量の増加曲線は、1月の10°Cから19°Cへの上昇に伴う増加曲線の延長上に位置していた。このような変化は、Prosser¹⁰⁾に従って順応の型を推測すると、酸素摂取量の増加曲線に対して水温上昇に伴う温度補償作用を示さない Prosser type I (No compensation) に相当している。しかし、8月の28°Cでの値は、6月の22°Cでの値よりも大きい、6月に22°Cから水温を上昇させた場合での28°Cの値よりも小さい値を示した。このような変化は、Precht¹⁾に従って順応の型を分けると、軟体動物の多くの種で認められているように²⁻⁸⁾、順応温度が上昇しても代謝量を少し上昇させる温度補償 (Precht type 3) に相当している。8月の28°Cからの水温上昇に伴う酸素摂取量の増加曲線は、6月の22°Cからの増加曲線よりも高温側へ平行移動していた。このような変化は、Prosser¹⁰⁾に従って順応の型を分けると、軟体動物の多くの種で認められているように^{2, 3, 5-8)}、Prosser type II に相当している。

小片の移動速度は、6月の22°Cでの値は1月に10°Cから水温を上昇させた場合での22°Cの値よりも大きな値を示した。このような変化は、Precht¹⁾に従って分けると、温度補償作用を示さない Precht type 5 に相当している。6月の22°Cからの水温上昇に伴う増加曲線は、1月の10°Cからの水温上昇に伴う増加曲線よりも低温側へ移動していた。このような変化は、22°Cから水温を低下させた場合については調べていないが、あえて Prosser¹⁰⁾に従って分け

ると、増加曲線の傾きが順応温度の上昇に伴って大きくなり、低温側では低温に順応した方が反応速度が大きく、高温側では高温に順応した方が大きくなる温度補償 (Prosser type IV) を示すと推測される。しかし、1月の28°Cでの値は、22°Cよりも大きな値を示したが、6月に22°Cから水温を上昇させた場合での28°Cの値よりも小さい値を示した。このような変化は、Precht¹⁾に従って分けると、軟体動物の多くの種で認められているように²⁻⁸⁾、順応温度が上昇しても反応速度を少し上昇させる温度補償 (Precht type 3) に相当している。8月の28°Cからの水温上昇に伴う増加曲線は、6月の22°Cからの増加曲線よりも高温側へ平行移動していた。このような変化は、Prosser¹⁰⁾に従って分けると、軟体動物の多くの種で認められているように^{2,3,5-8)}、Prosser type II に相当している。これらのことから、ハマグリは、10~22°Cと22~28°Cでは酸素摂取量および小片の移動速度に対する水温に対する順応の型を変化させていると考えられる。*H. trivolvis*の酸素摂取は、水温の異なるダム湖に生息する生息域および季節によってProsser type I-IVまでの4段階の異なる型を示すことが知られている⁷⁾。オオノガイでは、生息している潮間帯の高さによって異なるPrecht type およびProsser type を示すと報告されている⁶⁾。

しかし、酸素摂取量は、1月に10°Cから水温を上昇させると19°Cで、6月の22°Cからでは34°Cで、8月の28°Cからでは41°Cと最大を示す水温が順応水温の上昇に伴って増大している。小片の移動速度も同様に、1月に10°Cから水温を上昇させると34°Cで、6月の22°Cからでは34°Cで、8月の28°Cからでは41°Cと最大を示す水温が順応水温の上昇に伴って増大している。これらのことから、ハマグリの高温耐性は、順応水温の上昇に伴って増大することが明らかとなった。

要 約

ハマグリの酸素摂取量および鰓の繊毛運動に及ぼす水温上昇の影響を、1月に10°C、6月に22°Cおよび8月に28°Cから1時間毎に3°Cずつ上昇させて調べた。酸素摂取量および鰓に載せた小片の移動速度は、水温上昇に伴って増加したが、6月の22°Cのそれらの値は1月に10°Cから上昇させた時の22°Cの値よりも大きな値を、8月の28°Cのそれらの値は6月に22°Cから上昇させた時の28°Cよりも小さい値を示した。結果から、ハマグリは10~22°Cと22~28°Cでは酸素摂取量および小片の移動速度の水温に対する順応の型を変化させていると推測した。

文 献

- 1) Precht H : Concepts of temperature adaptation of unchanging reaction systems of cold-blooded animals. In "*Physiological Adaptation*" (ed. by Prosser CL) , American Physiological Society, Washington D C, 50-78 (1958)
- 2) Segal E : Acclimation in molluscs. *Am Zoo*, **1**, 235-244 (1961)
- 3) Rising T L and K B Armitage : Acclimation to temperature by the terrestrial gastropods *Limax maximus* and *Philomycus carolinianus*, oxygen consumption and temperature preference. *Comp Biochem Physiol*, **30**, 1091-1114 (1969)
- 4) Widdows J and B L Bayne : Temperature acclimation of *Mytilus edulis* with reference to its energy budget. *J mar biol Ass U K*, **51**, 827-843 (1971)
- 5) Newell R C and L H Kofoed : Adjustments of the components of energy balance in the gastropod *Crepidula fornicata* in response to the thermal acclimation. *Mar Biol*, **44**, 275-286 (1977)
- 6) Anderson G : Metabolic rete-temperature acclimation and resistance to high temperature of the soft-shell clam, *Mya arenaria*, as affect by shore level. *Comp Biochem Physiol*, **61A**, 433-438 (1978)
- 7) Wood D H : Temperature adaptation in the freshwater snail, *Helisoma trivolvis* (Say), in an artificially heated reservoir in the northeastern United States. *J Thermal Biol*, **3**, 187-194 (1978)
- 8) Alexander Jr J E and R F McMahon : Respiratory response to temperature and hypoxia in the zebra mussel *Dreissena polymorpha*. *Comp Biochem Physiol*, **137A**, 425-434 (2004)
- 9) Cossins A R and K Bowler : Rate compensations and capacity adaptations. In "*Temperature biology of animals*", Chapman and Hall, London and New York, 155-203 (1987)
- 10) Prosser C L : The nature of physiological adaptation. In "*Physiological Adaptation*" (ed. by Prosser, C. L.), American Physiological Society, Washington D C, 167-180 (1958)
- 11) 沼口勝之・田中彌太郎：ハマグリ初期稚貝の成長におよぼす水温および塩分の影響。養殖研報，**11**, 35-40 (1987)

- 12) 田中彌太郎: ハマグリ幼生の沈着におよぼす水温の影響. 養殖研報, **9**, 45-49 (1987)
- 13) 井上 明: ハマグリ¹⁾の鰓²⁾の纖毛運動と温度の関係. 日水誌, **7**, 24 (1938)
- 14) 山元憲一・高殿俊行: 低酸素下におけるウナギ, ドジョウ, ティラピア, アユの酸素消費量の変化. 水産増殖, **33**, 103-107 (1985)
- 15) 山元憲一・田中 実・曾我部知徳・渡辺英悦: マシジミの鰓²⁾の纖毛運動と酸素消費に及ぼす塩分, 低酸素と水温の影響. 水産増殖, **42**, 329-334 (1994)
- 16) 山元憲一・安達智・田村征夫・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²⁾の纖毛運動に及ぼす低酸素と水温の影響. 水大校研報, **44**, 137-142 (1996)