

ヒレシャコガイの換水に及ぼす低酸素の影響

山元憲一^{1†}・半田岳志¹・瓦 英明²

Effect of Hypoxia on Ventilation in the Scalded Clam *Tridacna (Flodacna) squamosa* (Ttidacnidae : Mollusca : Bivalvia)

Ken-ichi Yamamoto^{1†}, Takeshi Handa¹ and Hideaki Kawara²

Abstract : Ventilation in the scalded clam *Tridacna (Flodacna) squamosa* were examined by decreasing the oxygen partial pressure in the water. The ventilation volume increased from 571ml/min/kgWW (WW, the wet weight of soft part of the body) at oxygen saturated condition to 870ml/min/kgWW at 13.8 mmHg with decrease of oxygen partial pressure. The ventilation volume and the size of ctenidium were much smaller than those of the pearl oyster and the mussel. These results suggested that the scalded clam ventilates for the respiration rather than for the filtration.

Key words : Scalded clam ; Ctenidium ; Hypoxia ; Ventilation

多くの二枚貝では、鰓の繊毛運動によって換水して鰓で懸濁物を濾過して捕食すると同時に呼吸を行っている。シャコガイ科の貝では、原生動物の渦鞭毛虫の一種が主に外套膜に内共生しており¹⁻⁷⁾、それらの光合成による酸素を呼吸に利用すると同時に、増殖したものを食物として利用している^{7, 8)}。しかし、曇りや雨の日には、光合成で供給される酸素量はシャコガイの酸素要求量よりも少ないと試算されている⁸⁾。シャコガイの1日の酸素摂取量は、光合成による酸素生産量よりも多いとされている^{9, 10)}。餌としても、共生藻の増殖によって供給される量では不足するとされている^{7, 8)}。一方、シャコガイの鰓の基本構造は他の二枚貝と同じであると報告されている¹¹⁾。Mangum and Jørgensen⁹⁾は、懸濁物の消失する速度から換水量を測定して、ヒレシャコガイ *Tridacna (Flodacna) squamosa* は、換水量が *Modiolus* の1/5、*Noetia* の2/3と少ないことから、鰓は主に呼吸器官として機能しているとしている。これらのことから、シャコガイは共生藻を利用して呼吸および食物の補給を行うと同時に、食物の不足分を鰓の繊毛運動で換水を行って懸濁物を捕食していると推測される。

しかし、シャコガイでは、直接測定法で換水量を測定した例は見あたらない。そこで、換水能力を明らかにしておく目的で、ヒレシャコガイを用いて、直接測定法¹²⁻¹⁴⁾で換水量を測定し、換水に及ぼす低酸素の影響を調べた。

材料および方法

実験には、沖縄県水産試験場八重山支場から入手した殻長 93.8 ± 5.3 mm (平均値 \pm 標準偏差, 以降同様に表す)、殻高 63.7 ± 4.4 mm, 殻幅 38.3 ± 1.9 mm, 体重(TW) 147.7 ± 18.3 g, 肉質部の湿重量(WW) 49.2 ± 7.9 g, 肉質部の乾燥重量(DW) 3.67 ± 0.67 gのヒレシャコガイ25個体を用いた。貝は、入手後殻に手術を施して、水産大学の屋外に設置した水槽(長さ10m, 幅3m, 深さ1m)に浮かべた籠(長さ50cm, 幅40cm, 深さ15cm)に入れ、100l/minの生海水を注入した状態で1週間以上水温28℃, 塩分34psuで予備飼育した。殻への手術は、貝の入水口と出水口の間付近の殻に深さ約8mmの切れ込みを金切り鋸で入れた(Fig. 1)。

2010年8月20日受付. Received August 20, 2010.

1 水産大学校生物生産学科 (National Fisheries University, 2-7-1 Nagata-honmachi, Shimonoseki, Yamaguchi 759-6595, Japan).

2 ヤンマー株式会社マリンファーム (Yanmar Marine Farm, 3286 Oaza-itohara, Musashi-cho, Higashikunisaki-gun, Oita 837-0421, 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).

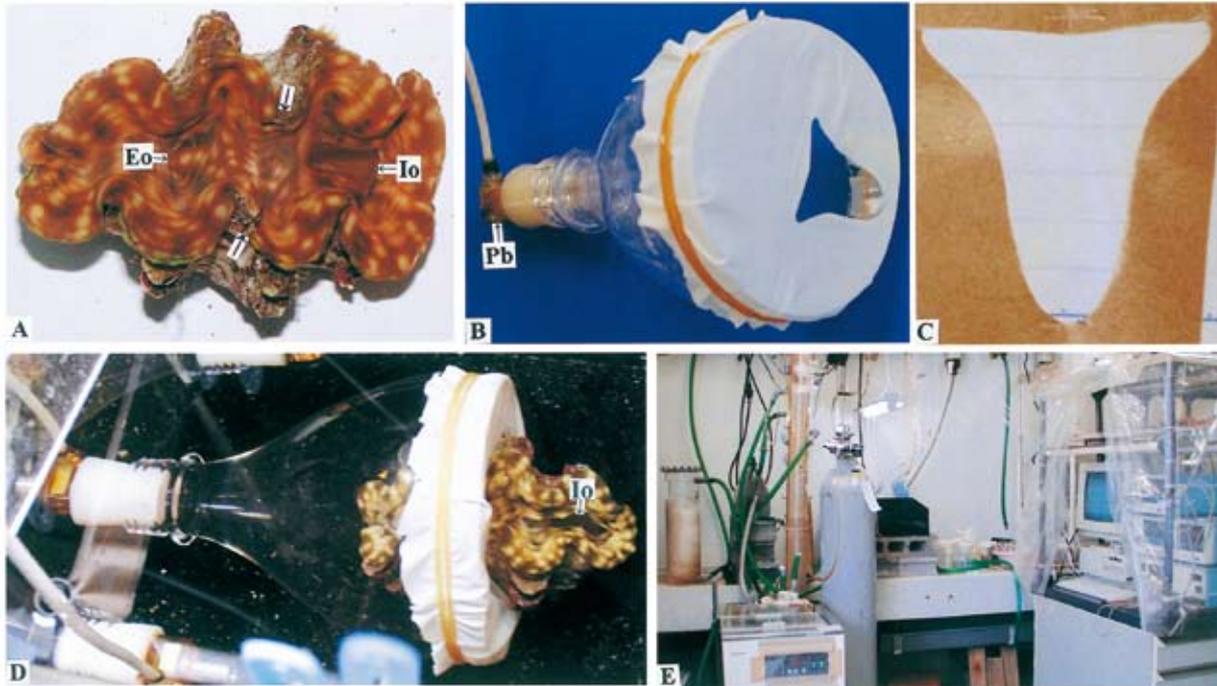


Fig. 1. Photograph of experimental system for measuring the ventilation volume of the scalloped clam *Tridacna (Flodacna) squamosa*. A, the position at which the shell valves is cut with saw (arrows); Eo, exhalant orifice; Io, inhalant orifice; B, chamber for catching the water ventilated by the scalloped clam and the probe of electromagnetic flowmeter (Pb); C, the shape of the window opened in the gum film; D, a set of the chamber; E, experimental system.

実験は、山元・半田^{15,16)}に準じて、低酸素に伴う換水量の変化を、 $28.0 \pm 0.1^\circ\text{C}$ で25個体で調べた。なお、実験中は、水面上40cmに蛍光灯(20W)を常時点灯させた。低酸素は、呼吸室への流入水(3l/min)の酸素分圧を窒素ガスの曝気によって1時間毎に順次7段階に低下させた(Fig. 2)。

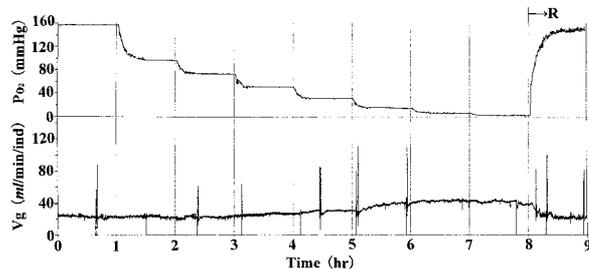


Fig. 2. Records of the ventilation volume in the scalloped clam (V_g) and the oxygen partial pressure (P_{O_2}) at 28°C . R, recovery from the hypoxia.

酸素分圧の低下は、プローブ(内径1cm, 1l/min測定用, Model FF-100T, 日本光電)を取り付けた換水量測定用の筒を貝に取り付けて呼吸室に設置して、14時間以上経過した後に開始した¹⁴⁾。換水量は電磁血流計(MFV-3200, 日本光電)を、酸素分圧は酸素測定計(UC-100M, セントラル科学)を介して、記録計(MacLab/8, ADI)で每秒4回

の読み込み速度で連続記録した。呼吸室には、長さ28cm, 幅36cm, 高さ16cmの箱を用いた。換水量測定用の筒は、容量1lのペットボトルを口の部分から約13cmのところまで切断して使用した(Fig. 1)。同筒に取り付けたゴムの薄膜は、中央を長さ $3.7 \pm 0.2\text{cm}$ 、貝の外套膜に当たる部位を幅 $3.4 \pm 0.7\text{cm}$ に切り抜き、輪ゴムで固定した(Fig. 1)。

測定終了後、殻の大きさを計測し、殻の中の海水を除去して濾紙の上に置き、室内で1時間以上殻の表面を乾かし、体重(TW)を計測した。次いで、殻を除去して軟体部の湿重量(WW)を計測し、 105°C で48時間乾燥させて軟体部の乾燥重量(DW)を計測した。

換水量(V_g)は、連続記録(Fig. 2)を元に、各酸素分圧への低下開始前の15分間の平均値を計測し、体重当たりの値($\text{ml}/\text{min}/\text{kgTW}$)、軟体部の湿重量当たりの値($\text{ml}/\text{min}/\text{kgWW}$)、軟体部の乾燥重量当たりの値($\text{ml}/\text{min}/\text{kgDW}$)で表した。

また、ヒレシャコガイの外套膜および鰓弁をアコヤガイ *Pinctada fucata martensii* やムラサキイガイ *Mytilus galloprovincialis* と比較するために、片側の殻を除去して鰓弁を露出させ、これら3種の写真を撮影した。

結 果

換水量は酸素分圧 155.1 ± 1.6 mmHg（酸素飽和の状態）で 571 ± 134 ml/min/kgWW（ 190 ± 45 ml/min/kgTW, $7,688 \pm 1,795$ ml/min/kgDW）から酸素分圧の低下に伴って増加して酸素分圧 13.8 ± 1.6 mmHgで 870 ± 186 ml/min/kgWW（ 290 ± 62 ml/min/kgTW, $11,696 \pm 2,498$ ml/min/kgDW）を示した（Fig. 3）。

ヒレシャコガイの入水口（Io）は比較的大きく開いていたが、出水口（Eo）は水管様の構造となっていた（Figs. 1, 4）。鰓弁は棍棒状を呈し、軟体部の大きさに比べて非常に小さい構造となっていた。これに比べて、アコヤガイやムラサキイガイでは、入水口（Io）と出水口（Eo）は殻の左右に大きく開き、鰓弁は軟体部の大きな部位を占めていた（Fig. 4）。

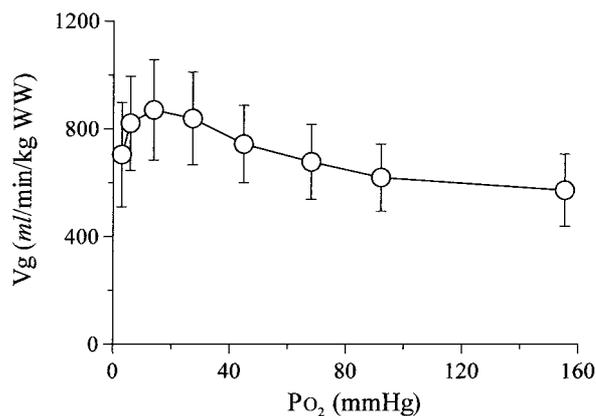


Fig. 3. Change of ventilation volume in the scalded clam (V_g) with the decrease of oxygen partial pressure in water (P_{O_2}) at 28°C. Circles and vertical lines show the mean and standard deviation, respectively.

考 察

ヒレシャコガイの換水量は、イガイの仲間やアコヤガイの約1/10を示していた（Table 1）。シャコガイの鰓の基本構造は他の二枚貝類と同じであることが知られている¹¹⁾。これらのことから、ヒレシャコガイは、イガイの仲間やアコヤガイよりも、鰓で懸濁物を濾過して捕捉する能力が劣ることが明らかである。

二枚貝は、鰓糸の側繊毛の運動によって水流を起こして、鰓を換水している¹⁷⁻²¹⁾。このことから、鰓弁面積が広いほど換水量が多いと考えられる。しかし、ヒレシャコガイの鰓はアコヤガイやイガイに比べて非常に小さい。一方、換水量は殻を開く角度および外套膜を開ける大きさによって調節されている²²⁻²⁴⁾。しかし、ヒレシャコガイの出水口は水管様の構造で、入水口もアコヤガイやイガイに比べて非常に小さい。Allen²⁵⁾は、水管を持つ種類よりもカキの方が換水量が大きいことから、換水する際には水管が抵抗になっていると推測している。これらのことから、ヒレシャコガイの換水量が小さいのは、入水口が小さく、出水口が水管様の構造であることも一つの原因と考えられる。しかし、換水量が小さいのは、主に鰓弁がイガイの仲間やアコヤガイよりも著しく小さいことに起因していると考えられる。

Herreid²⁶⁾は、理論的には低酸素下で酸素摂取を維持するために、換水量を増加させる場合と酸素利用率を増大させる場合があるとしている。ミドリイガイ²⁷⁾およびチレニアイガイ¹⁵⁾では、低酸素下になっても酸素飽和の状態での換水量を維持している。しかし、イガイ科の*Mytilus perna*²⁸⁾や*M. edulis*²⁹⁾、ムラサキイガイ¹⁶⁾およびリ

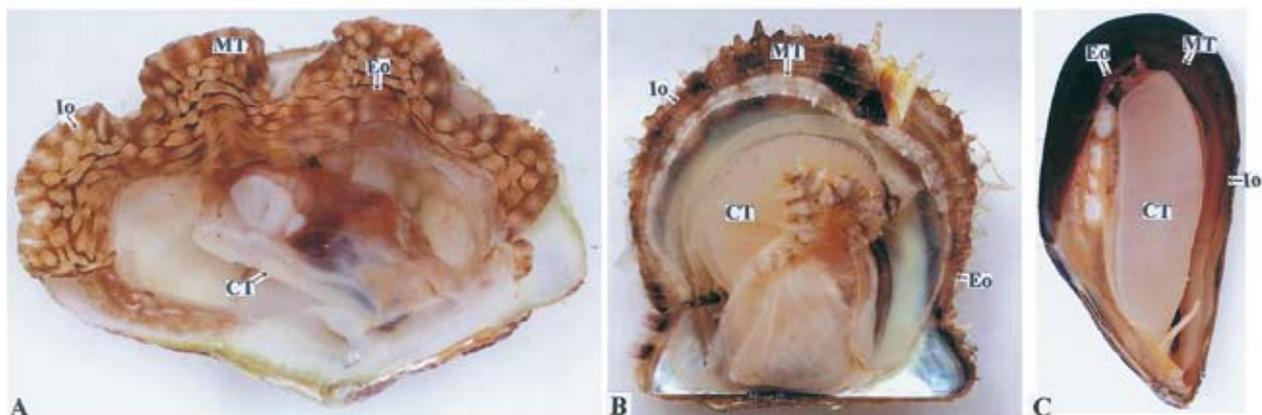


Fig. 4. Ctenidia of the scalded clam (A), the pearl oyster *Pinctada fucata martensii* (B) and the mediterranean blue mussel *Mytilus galloprovincialis* (C). MT, mantle; CT, ctenidium; Io, inhalant orifice; Eo, exhalant orifice.

Table 1. Ventilation volume of bivalves

	Water temperature (°C)	Ventilation volume (l/min/kg WW)	Reference
Mytilidae			
Mediterranean blue mussel <i>Mytilus galloprovincialis</i>	28.1	3.28 ± 0.78	15
	20.5	7.53 ± 1.53	15
Green mussel <i>Perna viridis</i>	28.0	13.34 ± 1.44	27
Purplish bifurcate mussel <i>Septifer virigatus</i>	20.0	5.59 ± 1.72	16
Asian brown mussel <i>Modiolus metcalfei</i>	15.2	5.23 ± 2.69	31
Pteriidae			
Pearl oyster <i>Pinctada fucata martensii</i>	27.0	5.04 ± 0.50	24
	27.2	5.89 ± 1.36	32
Tridacnidae			
Scalded clam <i>Tridacna squamosa</i>	27.0	1.113*	9
	28.0	0.679 ± 0.199	Present study
	28.0	0.571 ± 0.134	Present study

*, the value measured by indirect method; WW, the wet weight of soft part, except shell valves.

シケタイラギ³⁰⁾は酸素分圧の低下に伴って換水量を増加させている。ヒレシャコガイも酸素分圧の低下に伴って換水量を増加させた。これらのことから、ヒレシャコガイは低酸素下で酸素摂取を維持するために、ミドリイガイやチレニアイガイと異なって、イガイ科の*M. perna*や*M. edulis*、ムラサキインコガイやリシケタイラギと同様な酸素摂取機能を発揮していると推測される。

以上のことから、Mangum and Jørgensen⁹⁾も推測しているように、ヒレシャコガイの換水の役割は、アコヤガイやイガイの仲間などの二枚貝と比べて、捕食よりも呼吸のために行っている方が大きいと推測される。

要 約

ヒレシャコガイを用いて、低酸素に伴う換水量の変化を調べた。換水量は酸素飽和の状態では571 ± 134 ml/min/kgWW (WW, 肉質部の湿重量)を示し、酸素分圧の低下に伴って増加して13.8mmHgで870 ± 186 ml/min/kgWWを示した。換水量および鰓の大きさはアコヤガイやイガイと比べて、非常に小さかった。これらのことから、ヒレシャコガイの換水は、主に呼吸のために行っていると推測した。

文 献

- 1) Mansour, K. : Communication between the dorsal edge of the mantle and the stomach of *Tridacna*. *Nature*, 157, 844 (1946a)
- 2) Mansour, K. : Source and fate of the Zooxanthellae of the visceral mass of *Tridacna elongata*. *Nature*, 158, 130 (1946b)
- 3) Kawaguti, S. : Electron microscopy on the mantle of the giant clam with special reference to zooxanthellae and iridophores. *Biol J Okayama Univ*, 12, 81-92 (1966)
- 4) Kawaguti, S. : Electron microscopy on zooxanthellae in the mantle and gill of the heart shell. *Biol J Okayama Univ*, 14, 1-12 (1968)
- 5) Fankboner, P. V. : Intracellular digestion of symbiotic zooxanthellae by host amoebocytes in giant clams (Bivalvia : Tridacnidae), with a note on the nutritional role of the hypertrophied siphonal epidermis. *Biol Bull*, 141, 222-234 (1971)
- 6) Fitt, W. K., Trench, R. K. : Spawning, development, and acquisition of zooxanthellae by *Tridacna squamosa* (Mollusca, Bivalvia). *Biol Bull*, 161, 213-235 (1981)
- 7) Trench, R. K., Wethey, D. S., Porter, J. W. : Observations on the symbiosis with zooxanthellae among the Tridacnidae (Mollusca, Bivalvia). *Biol Bull*, 161, 180-198 (1981)
- 8) Fisher, C. R., Fitt, W. K., Trench, R. K. : Photosynthesis and respiration in *Tridacna gigas* as a function of irradiance and size. *Biol Bull*, 169, 230-245 (1985)

- 9) Mangum, C. P., Jorgensen, K. : The influence of symbiotic dinoflagellates on respiratory processes in the giant clam *Tridacna squamosa*. *Pac Sci*, **36**, 95-401 (1982)
- 10) Klumpp, D. W., Bayne, B. L., Hawkins, A. J. S. : Nutrition of the giant clam *Tridacna gigas* (L.) . I. Contribution of filter feeding and photosynthates to respiration and growth. *Exp Mar Biol Ecol*, **155**, 105-122 (1992)
- 11) Yonge, C. M. : Mantle chambers and water circulation in the Tridacnidae (mollusca). *Proc Zool Soc Lond*, **123**, 551-561 (1953)
- 12) 山元憲一・安達智・河邊博：アコヤガイのろ水量の直接測定法とその応用. 水大校研報, **44**, 189-194 (1996a).
- 13) 山元憲一・田村征生・棚野元秀：アカガイのろ水と鰓繊毛運動に及ぼす水温の影響. 水大校研報, **45**, 95-101 (1996b)
- 14) 山元憲一・半田岳志・西岡晃：リシケタイラギの換水の直接測定法. 水産増殖, **53**, 291-296 (2005)
- 15) 山元憲一・半田岳志：チレニアイガイ *Mytilus galloprovincialis* の呼吸の季節と呼吸に及ぼす低酸素の影響. 水産増殖, **49**, 305-309 (2001)
- 16) 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)
- 17) Jørgensen, C. B. : On gill function in the mussel *Mytilus edulis* L. *Ophelia*, **13**, 187-232 (1975)
- 18) Jørgensen, C. B. : A hydromechanical principle for particle retention in *Mytilus edulis* and other ciliary suspension feeder. *Mar Biol*, **61**, 277-282 (1981)
- 19) Jørgensen, C. B. : Fluid mechanics on the mussel gill: The lateral cilia. *Mar Biol*, **70**, 275-281 (1982)
- 20) Jørgensen, C. B., Famme, P., Kristensen, H. S., Larsen, P. S., Mohlenberg, P. S., Riisgard, H. U. : The bivalve pump. *Mar Ecol Prog Ser*, **34**, 69-77 (1986)
- 21) Silvester, N. R. : Hydrodynamics of flow in *Mytilus* gills. *J exp mar Biol Ecol*, **120**, 171-182 (1988)
- 22) Jørgensen, C. B. : Efficiency of particle retention and rate of water transport in undisturbed lamellibranchs. *J Cons Int Explor Mer*, **26**, 94-116 (1960)
- 23) Jørgensen, C. B., Larsen, P. S., Mohlenberg, F., Riisgard, H. U. : The bivalve pump : properties and moderring. *Mar Ecol Prog Ser*, **45**, 205-216 (1988)
- 24) 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)
- 25) Allen, J. A. : Preliminary experiments on the feeding and excretion of bivalves using *Phaeodactylum* labelled. *J mar biol Ass U K*, **42**, 609-623 (1962)
- 26) Herreid II, C. F. Hypoxia in invertebrates. *Comp Biochem Physiol*, **67A**, 311- 320 (1980)
- 27) 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)
- 28) Bayne, B. L. : The respiratory responses of *Mytilus perna* L. (Mollusca: Lamellibranchia) to related environmental oxygen. *Physiol Zool*, **40**, 307-313 (1967)
- 29) Bayne, B. L. : Ventilation, the heart beat and oxygen uptake by *Mytilus edulis* (L.) in declining ambient oxygen tension. *Comp Biochem Physiol*, **40A**, 1065-1085 (1971)
- 30) 山元憲一・半田岳志・茅野直登：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)
- 31) 山元憲一・半田岳志・茅野直登：コケガラスの酸素方を状態における酸素摂取. 水大校研報, **56**, 201-204 (2007)
- 32) 山元憲一・安達智・河邊博：アコヤガイの呼吸に及ぼす低酸素の影響. 水産増殖, **48**, 47-52 (1999)

