

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^{*1}

山元憲一^{*2}・河原邦昌^{*2}・嶋田誠^{*2}・藤井淳^{*2}・寺戸寛史^{*2}

Oxygen Uptake at the Gills of the Topshell, *Turbo (Batillus) cornutus* under Resting and Normoxic Condition

Ken-ichi Yamamoto^{*2}, Kuniaki Kawahara^{*2}, Makoto Shimada^{*2},
Atsushi Fujii^{*2}, and Kanji Terado^{*2}

Oxygen uptake at the gills of the topshell, *Turbo (Batillus) cornutus* was examined under resting and normoxic condition. Oxygen pressure of the inspired water into the cavity of the gills and the expired water from it were 154.5 ± 1.6 mmHg and 47.0 ± 8.1 mmHg at $23.0 \pm 0.1^\circ\text{C}$, and 146.0 ± 4.6 mmHg and 46.8 ± 10.6 mmHg at $28.0 \pm 0.1^\circ\text{C}$, respectively. Oxygen utilization was $69.6 \pm 5.3\%$ at $23.4 \pm 0.1^\circ\text{C}$ and $68.0 \pm 7.1\%$ at $27.8 \pm 0.1^\circ\text{C}$. Oxygen pressure of blood into the efferent branchial vein and into the afferent branchial vein were 102.2 ± 9.8 mmHg and 20.9 ± 8.3 mmHg at $23.0 \pm 0.1^\circ\text{C}$, respectively. Oxygen content (oxygen saturation) of blood into the efferent branchial vein and into the afferent branchial vein were 1.48 ± 0.22 vol. % ($86.5 \pm 5.8\%$) and 0.48 ± 0.19 vol. % ($28.1 \pm 6.1\%$) at $28.0 \pm 0.2^\circ\text{C}$, respectively. Oxygen capacity of the blood was 1.71 ± 0.38 vol. % at $28.0 \pm 0.2^\circ\text{C}$. Oxygen consumption were 0.59 ± 0.09 ml/min/kg · total weight at $23.0 \pm 0.5^\circ\text{C}$ and 0.68 ± 0.08 ml/min/kg · total weight at $28.0 \pm 0.2^\circ\text{C}$.

1 緒 言

サザエ *Turbo (Batillus) cornutus* はわが国沿岸域の水産資源として最も重要な魚介類の一つである。近年、その種苗生産や増殖が試みられており、また、盛んに活魚輸送が行われている。本種の生態や増殖方法については渡矢・桑原¹⁻⁸⁾によってまとめられている。しかし、呼吸生理については宇野⁹⁾が周期性との関係で酸素消費を調べて

いるのを見る限りである。

そこで著者らは、サザエを用いて、酸素飽和海水中において安静にしている状態で鰓への吸入水および呼出水の酸素分圧、鰓へ流入する血液および鰓から流出する血液の酸素含量および酸素分圧、酸素消費量などを測定し、鰓における酸素摂取について調べたので報告する。

水産大学校研究業績 第1527号、1995年8月25日受付。

Contribution from National Fisheries University, No. 1527. Received Aug. 25, 1995.

*1 本報の要旨は平成6年度日本水産学会中国・四国地区支部8月例会において発表したものである。

*2 水産大学校増殖学科水産資源学講座 (Laboratory of Fisheries Resources, Department of Biology and Aquaculture, National Fisheries University).

2 材料および方法

2.1 材料

実験は山口県漁業協同組合連合会より購入した合計125個体のサザエを用いて行った。サザエは、殻の付着物をナイフおよびワイヤーブラシできれいに取り除き、屋内のパンライト水槽（500l）で毎分50lの海水を注水し、毎日緑藻や褐藻を十分量与えて1か月以上飼育した。実験直前にはふたたび殻の付着物をワイヤーブラシで取り除き、24時間絶食させたのち、適宜手術をほどこして、実験装置（Fig.1）に入れ、15時間経過後より測定を開始した。

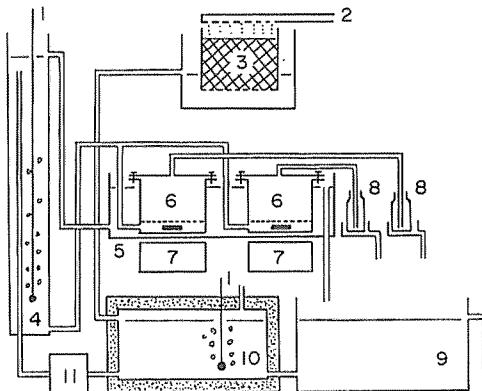


Fig. 1. Diagram of experimental system.

1: aeration, 2: supply of sea water, 3: filter, 4: equilibration column, 5: constant-temperature water bath, 6: respiration chamber, 7: magnetic stirrer, 8: DO bottle, 9: water reservoir, 10: water bath used to regulate the water temperature, 11: lift pump.

2.2 酸素消費量

測定には、殻高64.4±2.3mm、殻径55.0±1.3mm、体重65.3±4.5g、殻および蓋の重量34.6±2.2g、肉質部の湿重量30.7±3.2g、肉質部の乾燥重量6.34±0.86gのもの54個体を用いた。測定は、呼吸室への流入水量82.1±2.0ml/minで、水温28.0±0.2°Cにおいて36例および23.0±0.2°Cにおいて18例行った。前者の水温での36例中18例は、血中酸素の測定の場合と同様の手術を施し、殻に窓を開けた個体（Fig.2A）について行ったが、他はすべて手

術を施さない完全な個体について行った。呼吸室には、直径75mm、高さ75mmの透明なアクリル製の筒で、底より15mmのところに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）。

酸素消費量は、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、サザエを入れた呼吸室からの流出水の溶存酸素量（ C_e, O_2 , ml/l）をWINKLER法で測定し、呼吸室からの流出水量（F, l/min）、体重（TW, kg）、体重から殻および蓋の重量を差し引いた肉質部の湿重量（WW, kg）および肉質部の乾燥重量（DW, kg）をもとに、 $\dot{V}O_2$ (ml/min/kg · TW) = $(C_i, O_2 - C_e, O_2) \cdot F / TW$, $\dot{V}O_2$ (l/min/kg · DW) = $(C_i, O_2 - C_e, O_2) \cdot F / WW$ および $\dot{V}O_2$ (ml/min/kg · OW) = $(C_i, O_2 - C_e, O_2) \cdot F / DW$ より計算した。同時に、呼吸室からの流出水の酸素分圧をIL meterで測定し、溶存酸素量と酸素分圧（ P_i, O_2 , mmHg）との関係式を求めた。体重は実験終了後に計測し、つづいて、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ったのち、肉質部を105°Cで8時間乾燥させて乾燥重量を計測した。

2.3 酸素利用率

測定には、殻高66.6±3.0mm、殻径55.4±2.5mm、体重65.6±7.7gのもの21個体を用いた。測定は、水温23.0±0.1°Cで13例、水温27.8±0.1°Cで8例行った。

まず、しっかりと蓋を閉じさせ、蓋に当たらぬないように、蓋との境の所から殻の外縁部にかけての部分に直径4mmの穴（酸素電極装着用の穴）を、ドリルを用いて鰓への入水側と出水側の二か所殻に開けた（Fig.2B）。さらに、サザエが動き回ることを防ぎ、酸素電極装着用の穴を當時一定の方向に向かせるため、殻の外沿部に対角線上に二か所穴（直径約1mm）を開け、蓋を開けて吸着するのを妨げない程度にゆとりをもたせてポリエチレン製の網（40mm×80mm、目合い5mm）のほぼ中央に糸でサザエを固定し（Fig.2B）、恒温槽（Fig.1）に入れた。

鰓への吸入水および鰓からの呼出水の酸素分圧（ P_i, O_2 および P_e, O_2 , mmHg）は、酸素電極装着用の穴に酸素電極（ロング酸素電極125/05L、ダイヤモンドジェネラル社）の先端部を静かに押し当て、DOメーター（ケミカルマイクロセンサーI、ダイヤモンドジェネラル社）をマックラブシステム（MacLab/4、ADI社）に接続して10分間記録し、その間の平均値をそれぞれの値とした。

酸素利用率（U, %）は、 $U = 100 \cdot (P_i, O_2 - P_e, O_2) / P_i, O_2$ より求めた。換水量（Vg, ml/min/kg）は $Vg =$

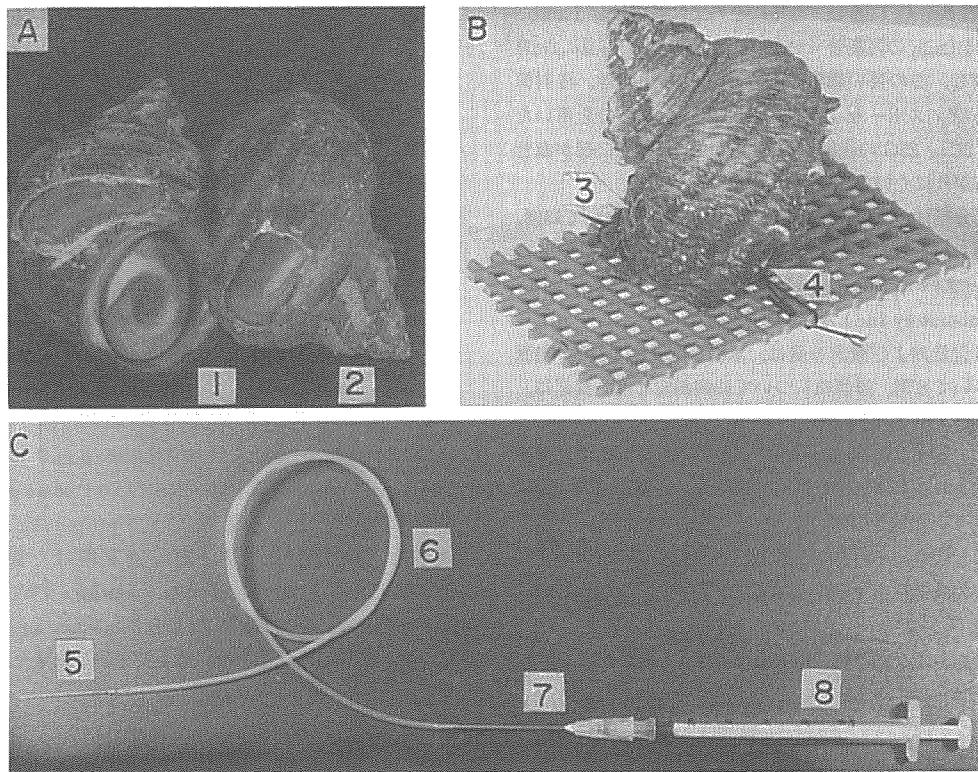


Fig. 2. Operation on the shell (A) to take from the efferent branchial vein (1) and the afferent branchial vein (2), the operation on the shell to measure oxygen pressure (B) of inspired water into the cavity of gills (4) and expired water from it (3), and instrument used to take the blood (C).
 5: needle of 25 G, 6: polyethylene tubing of outside dimiameter 1 · 1/2 mm and length 410 mm, 7: needle of 20 G, 8: syringe of 1 cc.

$1000 \cdot \dot{V}_{O_2} / [(P_{i,O_2} - P_{E,O_2}) + (C_i,O_2 / P_{i,O_2})]$ より求めた。

2.4 血中酸素

測定には、殻高 60.0 ± 4.1 mm、殻径 53.0 ± 3.6 mm、体重 57.0 ± 8.0 g、肉質部の湿重量 20.6 ± 3.5 g のもの 50 個体を用いた。

まず、心臓の部分が露出するように殻を約 7 mm × 17 mm の大きさに切除して窓を開けた (Fig. 2A)。この窓は入鰓動脈からの採血の場合 (Fig. 2A-2) と出鰓動脈からの採血の場合 (Fig. 2A-1) とで少し位置をずらせた。

このサザエを柔らかいスポンジに載せて恒温槽 (Fig. 1) に入れ、スポンジに吸着して静止した状態のものより採血

した。サザエは、窓を開ける手術後の 1 - 2 時間は敏感で、少しの刺激で直ちに殻を閉じるが、15 時間経過すると落ち着き、手術前と同様の状態を示した。また、柔らかいスポンジの上に吸着させておくと、血管へ針を挿入する刺激に対しても殻を閉じることはなく、静止した状態での採血が可能であった。血液は、入鰓動脈または出鰓動脈のいずれかの血管に針を刺して 0.56 ± 0.11 ml を一個体から一回のみ採取した。凝固防止剤は使用せず、採血に要した時間は 20-30 秒間であった。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。

採血には、針の部分のみにした 25G の注射針の根元の部分を外径 1 mm、長さ約 5 mm のポリエチレン細管 (ヒ

ビキ製, No.3) に通し, さらにその上に外径1·1/3 mm, 長さ約410mmの同細管(ヒビキ製, No.4, 内容量0.2ml)を接続し, この長い細管の他端に20Gの注射針, 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(Fig.2C)。25Gの注射針の先端部は, その開口部が血管壁で塞がりにくくないように, 少し内側に曲げた。

酸素分圧は, 水温23.0±0.1°Cで, 動脈血について13例, 静脈血について16例測定した。測定は23.0°Cに設定したILメーター(pH/Blood Gas Analyzer 213, Instrumentation Laboratory Inc.)を用いて行った。

酸素含量および酸素容量は, 水温27.6±0.2°Cで, 動脈血について8例, 静脈血について13例測定した。測定は, LEXO₂ CON-K (Lexington, Instrument corp.)を用いて行った。まず, 0.02mlの血液を空気ふれさせずに専用のマイクロシリンジに分注して酸素含量を測定した。ついで, 残りの血液を梨型フラスコ(20ml)に移し, 水蒸気で飽和した27.6°Cの空気を通した状態で30分間酸素飽和させ, その酸素含量を測定して酸素容量(O₂Cap., vol.%)とした。

動脈血および静脈血の酸素飽和度(Sa_{o2}およびSv_{o2},

%)は, それぞれの酸素含量(Ca_{o2}およびCv_{o2}, vol.%)を用いて, Sa_{o2}=100·Ca_{o2}/O₂Cap. およびSv_{o2}=100·Cv_{o2}/O₂Cap.より求めた。鰓での水と血液間の平均酸素分圧差(ΔP_{O_2} , mmHg)は, 動脈血の酸素分圧(Pa_{o2}, mmHg), 静脈血の酸素分圧(Pv_{o2}, mmHg), 鰓への吸入水の酸素分圧(P_i_{o2}, mmHg)および鰓からの呼出水の酸素分圧(P_e_{o2}, mmHg)を用いて, $\Delta P_{O_2} = 1/2 (P_{i,o_2} + P_{e,o_2}) - 1/2 (P_{a,o_2} + P_{v,o_2})$ より求めた。鰓での酸素摂取効率(T_{O2}, ml/min/mmHg/kg)はT_{O2}= $\dot{V}_{O_2}/\Delta P_{O_2}$ より求めた。

3 結果および考察

サザエの酸素消費量は28.0°Cで体重当たり0.68ml/min/kg·TW, 肉質部の湿重量当たり1.46ml/min/kg·WW, 肉質部の乾燥重量当たり6.57ml/min/kg·DWであった(Table.1)。一方, 窓を開けた個体では28.0°Cでそれぞれ0.67±0.09ml/min/kg·TW, 1.44±0.18ml/min/kg·WW, 6.51±0.82ml/min/kg·DWであった。このように窓を開ける手術を施した場合などにも

Table 1. Parameters on oxygen uptake in the gills of the topshell, *Turbo (Batillus) cornutus*, under resting and normoxic condition.

C _i , o ₂	5.05±0.06 4.61±0.12	ml/l	*	Pa, o ₂	102.2 ± 9.8	mmHg	*
P _i , o ₂	155.2 ± 2.1 155.4 ± 2.0	mmHg	*	Pv, o ₂	20.9 ± 8.3	mmHg	*
⋮ V̄ _{O2}	0.59±0.09 1.26±0.21 6.24±0.99 0.68±0.08 1.46±0.17 6.57±0.76	ml/min/kg·TW ml/min/kg·WW ml/min/kg·DW ml/min/kg·TW ml/min/kg·WW ml/min/kg·DW	* * * ** ** **	O ₂ Cap.	1.71±0.38	vol. %	*
P _e , o ₂	154.5 ± 1.6 146.0 ± 4.6	mmHg	*	Ca, o ₂	1.48±0.22	vol. %	*
U	47.0 ± 8.1 46.8 ± 10.6	mmHg	*	Cv, o ₂	0.48±0.19	vol. %	*
	69.6 ± 5.3 68.0 ± 7.1	%	*	Sa, o ₂	86.5 ± 5.8	%	*
			**	Sv, o ₂	28.1 ± 6.1	%	*
				Vg	168 358 1776	ml/min/kg·TW ml/min/kg·WW ml/min/kg·DW	*
					228 489 2192	ml/min/kg·TW ml/min/kg·WW ml/min/kg·DW	*
				ΔP _{O2}	39.2	mmHg	*
				T _{O2}	0.0151 0.0321 0.1591	ml/min/mmHg/kg·TW ml/min/mmHg/kg·WW ml/min/mmHg/kg·DW	*

* and **: 23.0 and 28.0°C, respectively, C: oxygen concentration in water or oxygen content in blood, P: oxygen pressure, S: oxygen saturation, i, l, e, a and v: the inflow water into the respiration chamber, the inspired water into the cavity of the gills, the expired water from the cavity, the blood in efferent branchial vein and the blood of afferent branchial vein, respectively, V̄_{O2}: oxygen consumption, O₂ Cap.: oxygen capacity of the blood, U: oxygen utilization, Vg: ventilation volume, ΔP_{O2}: mean oxygen gradient across gill epithelium, T_{O2}: oxygen transfer factor of the gills, TW: total weight of body, WW and DW: wet weight and dry weight of body without shell and operculum, respectively

手術を施していない場合とで酸素消費量に差がほとんどなかった。また、殻に窓を開ける手術を施した個体を、採血に使用したのち、一個体づつに分けて飼育すると、手術を施していない個体と同様に餌を補食し、3週間以上生存することを確認した。これらのことから、殻に窓を開ける手術は、サザエの呼吸および循環の生理を調べる上でほとんど問題にならないと考えられる。

サザエの酸素消費量を他の腹足類と比較する(Table.2)と、サザエは腹足類の中でも比較的高い値を示していた。このことから、サザエは腹足類の中でも比較的代謝量の大きな仲間であると考えられる。一方、魚類と比較する(Table.2)と、サザエは体重当たりの値では小さな値を示しているが、体重の約53%を占めている殻および蓋を除いた肉質部の湿重量当たりの酸素消費量で比較するとほぼ同じ値を示していた。これらのことから、サザエは安静にしている状態では遊泳性の魚種に相当する代謝を行っているものと考えられる。

サザエの酸素利用率は68.0および69.6%であった

(Table.1)。他の腹足類では、*Haliotis tuberculata*で48-70%，*Murex brandaris*で38%，*Tritonium nodiferum*で71-90%，*Doris tuberculata*で64-69%¹⁰⁾，*Busycon canaliculata*で50%と報告されている¹¹⁾。また、魚類では35-85%と報告されている¹⁵⁾。これらと比較して、サザエはほぼ同じ値を示していた。

サザエの換水量は23.0°Cでは体重当たり168ml/min/kg・TW，肉質部の湿重量当たり358ml/min/kg・WW，肉質部の乾燥重量当たり1776ml/min/kg・DW，28°Cではそれぞれ228ml/min/kg・TW，498ml/min/kg・WW，2192ml/min/kg・DWであった(Table.1)。*Busycon canaliculata*では、肉質部の乾燥重量当たり238-250ml/min/kg・DWであると報告されている¹¹⁾。これと比較して、サザエでは著しく大きな値を示していた。しかし、サザエは魚類の値(89-556ml/min/kg・WW)¹⁵⁾とほぼ同じ値を示していた。また、魚類では換水量が増加すると酸素利用率が減少し、それら両者は密接に関係して変化することが知られている¹⁵⁾。そこで、それらの両者

Table 2. Oxygen consumption ($\dot{V}O_2$) of gastropoda and teleost.

Species	WT	°C	$\dot{V}O_2$	Reference
<i>Gastropoda</i>				
<i>Turbo (Batillus) cornutus</i>	23		1.26 6.24	m/min/kg・WW m/min/kg・DW
	28		1.46 6.57	m/min/kg・WW m/min/kg・DW
<i>Lymnaea stagnalis</i>			0.18	m/min/kg・WW*
<i>Helix pomatia</i>	15		0.33-1.33	m/min/kg・WW*
<i>Haliotis tuberculata</i>	24		0.40-1.45	m/min/kg・WW*
<i>Pleurobranchaea meckelii</i>	24		0.57-0.60	m/min/kg・WW*
<i>Cepaea vindobonensis</i>	20		0.85-2.08	m/min/kg・WW*
<i>Zebrina detrita</i>	23		0.87	m/min/kg・WW*
<i>Cepaea hortensis</i>	20		1.33	m/min/kg・WW*
<i>Chilotrema lapicida</i>	15		1.60	m/min/kg・WW*
<i>Helicella candidans</i>	23		3.00	m/min/kg・WW*
<i>Deroceras agreste</i>	23		3.23	m/min/kg・WW*
<i>Littorina irrora</i>	32		5.17	m/min/kg・WW*
<i>Busycon canaliculata</i>	21-23		1.17	m/min/kg・DW
<i>Teleost</i>				
<i>Seriola quinqueradiata</i>	19.2		1.72	m/min/kg・WW
	20.4		1.93	m/min/kg・WW
<i>Trachurus japonicus</i>	16.5		1.47	m/min/kg・WW

* Modified to expression by the same unit as in present study.

WW and DW were wet weight and dry weight of body, respectively. In gastropoda, shell and operculum were excluded from the weight.

をあわせて比較すると、サザエではそれらのいずれも魚類とほぼ同じ値を示していた。これらのことから、サザエは魚類の口や鰓蓋のような発達した換水機構を備えておらず、鰓の繊毛運動によって鰓を換水して呼吸を行っているにもかかわらず、安静にしている状態では魚類とほぼ同じ水量で鰓を換水し、しかも、効率よく水から酸素を摂取しているものと考えられる。

サザエの動脈血および静脈血の酸素分圧はそれぞれ102.2mmHg および20.9mmHg を示した (Table.1)。多板綱のオオバンヒザラガイ *Cryptochiton stelleri* では、それぞれ98.5mmHg および31.7mmHg と報告されている¹⁶⁾。サザエはそれらの値とほぼ同じ値を示していた。一方、魚類では、それぞれハマチ *Seliora quinqueradiata* で129.5mmHg および20.4mmHg¹⁷⁾、ニジマス *Salmo gairdneri* で133.2mmHg および31.9mmHg¹⁸⁾、ヒラメ *Platichthys stellatus* で34.9mmHg および13.4mmHg¹⁹⁾、75.5mmHg および42.9mmHg²⁰⁾、テンチ *Tinca tinca* で35.8mmHg および7.0mmHg²¹⁾、コイ *Cyprinus carpio* で23.2mmHg および9.0mmHg²²⁾ であると報告されている。これらの値と比較すると、サザエの動脈血の酸素分圧はヒラメ、テンチやコイよりも高く、遊泳性の魚種であるハマチやニジマスに近い高い値を示していた。静脈血の酸素分圧はテンチやコイよりも高く、ハマチ、ニジマスやヒラメとほぼ同じ値を示していた。

サザエの鰓での水と血液間の平均酸素分圧差 (ΔP_{O_2}) は39.2mmHg であった (Table.1)。オオバンヒザラガイでは、38.3mmHg と報告されている¹⁶⁾。サザエはそれとほぼ同じ値を示していた。一方、魚類では、ハマチで16.45mmHg¹⁷⁾、ニジマスで40.7mmHg¹⁸⁾、ヒラメで67.0mmHg¹⁹⁾、31.0mmHg²⁰⁾、テンチで80.0mmHg²¹⁾、コイで63.65mmHg²²⁾ であると報告されている。これらの値と比較すると、サザエはハマチよりも大きいが、ニジマスやその他の魚種よりも小さい値を示していた。これらのことから、サザエは安静にしている状態では遊泳性の魚種であるハマチよりも大きな酸素分圧差を必要としているが、ニジマスや他の魚種よりも小さな酸素分圧差で水から血液への拡散で酸素を摂取していると考えられる。

サザエの鰓での酸素摂取効率 (T_{O_2}) は0.0321ml/mmHg/kg・WW であった (Table.1)。オオバンヒザラガイでは、0.0036ml/min/mmHg/kg・WW と報告されている¹⁶⁾。サザエではそれよりも大きな値を示していた。一方、魚類では、ハマチで0.0366ml/min/mmHg/kg・WW¹⁷⁾、ニジマスで0.0159ml/min/mmHg/kg・

WW¹⁸⁾、ヒラメで0.0069ml/min/mmHg/kg・WW¹⁹⁾、0.0288ml/min/mmHg/kg・WW²⁰⁾、テンチで0.0061ml/min/mmHg/kg・WW²¹⁾、コイで0.0152ml/min/mmHg/kg・WW²²⁾ であると報告されている。これらの値と比較すると、サザエはハマチとほぼ同じで、他の魚種よりも大きな値を示していた。このことから、遊泳性の魚種であるハマチと同様に単位量の酸素を水から血液に効率良く摂取していると考えられる。

報告が少ないため、サザエから得られた結果を他の腹足類と比較し、議論することはできない。一方、報告の多い魚類と比較すると、サザエは活動性が小さいにもかかわらず、安静にしている状態では遊泳性の大きな魚種とほぼ同じ程度の大きな代謝量を示しており、この大きな酸素要求に応じるために鰓の繊毛運動による換水（繊毛ポンプ）によって遊泳性の大きな魚種とほぼ同じ程度の大きな換水量を達成して、しかも同程度の高い効率で水から血液へ酸素を摂取していると考えられる。また、サザエはそれらの機能を発揮させるために、かなり発達した鰓の構造および呼吸・循環機能を有しているものと考えられる。

4 要 約

実験は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について調べた。鰓への吸入水および呼出水の酸素分圧は、23.0±0.1°C では、それぞれ154.5±1.6mmHg、47.0±8.1mmHg で、酸素利用率は69.6±5.3% であった。28.0±0.1°C では、それぞれ146.0±4.6mmHg、46.8±10.6mmHg で、酸素利用率は68.0±7.1% であった。出鰓動脈および入鰓動脈の血液の酸素分圧は、23.0±0.1°C では、それぞれ102.2±9.8mmHg、20.9±8.3mmHg であった。出鰓動脈の血液の酸素含量および酸素飽和度は、28.0±0.2°C では、それぞれ1.48±0.22vol.%、86.5±5.8%で、入鰓動脈の血液では、それぞれ0.48±0.19vol.%、28.1±6.1% であった。血液の酸素容量は1.71±0.38vol.% であった。酸素消費量は、23.0±0.5°C および28.0±0.2°C では、それぞれ0.59±0.09、0.68±0.08ml/min/kg・TW であった。

文 献

- 1) 萩矢謙・桑原昭彦：海洋と生物 52, 9, 368-371 (1987).

- 2) 萩矢謙・桑原昭彦：海洋と生物 53, 9, 426-430 (1987).
- 3) 萩矢謙・桑原昭彦：海洋と生物 54, 10, 52-56 (1988).
- 4) 萩矢謙・桑原昭彦：海洋と生物 55, 10, 128-131 (1988).
- 5) 萩矢謙・桑原昭彦：海洋と生物 56, 10, 214-217 (1988).
- 6) 萩矢謙・桑原昭彦：海洋と生物 57, 10, 288-291 (1988).
- 7) 萩矢謙・桑原昭彦：海洋と生物 58, 10, 374-377 (1988).
- 8) 萩矢謙・桑原昭彦：海洋と生物 59, 10, 456-459 (1988).
- 10) Ghiretti, F.: Respiration, in "Physiology of Mollusca" (ed. by K. M. Wilbur and C. M. Yonge), Academic Press, New York and London, 1966, pp. 175-208.
- 11) Mangum, C. P. and G. Polites: *Biol. Bull.*, 158, 77-90 (1980).
- 12) Yamamoto, K., Y. Itazawa, and H. Kobayashi: *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 47, 447-451 (1981).
- 13) Yamamoto, K., Y. Itazawa, and H. Kobayashi: *Jap. J. Ichthyol.*, 31, 427-433 (1985).
- 14) 山元憲一：水産増殖, 39, 399-402 (1991).
- 15) Shelton, G.: The regulation of breathing, in "Fish Physiology" (ed. by W. S. Hoar and D. J. Randall), Academic Press, New York and London, pp. 239-359.
- 16) Petersen, J. A. and K. Johansen: *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 12, 27-43 (1973).
- 17) 小林博：赤潮と魚類の呼吸，“魚の呼吸と循環”(日本水産学会編), 恒星社厚生閣, 東京, 1978, pp. 111-124.
- 18) Cameron, J. N. and J. C. Davis: *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 27, 1069-1085 (1970).
- 19) Wood, C. M., B. R. McMahon, and D. G. McDonald: *J. exp. Biol.*, 78, 167-179 (1979).
- 20) Watter, K. W. Jr. and L. S. Smith: *Marine Biol.*, 19, 133-148 (1973).
- 21) Eddy, F. B.: *J. exp. Biol.*, 60, 71-83 (1974).
- 22) Takeda, T.: *Resp. Physiol.*, 81, 227-240 (1990).