

水管を持たない二枚貝の外殻腔への入水と出水

山元憲一^{1†}・半田岳志¹・茅野直登²

Inspiring and Expiring into/from Mantle Cavity in Suspension-feeding Bivalves without the Siphon

Ken-ichi Yamamoto^{1†}, Takeshi Handa¹ and Naoto Kayano²

Abstract : The ventilations were examined on the Pen-shell, *Atrina (Servatrina) lischkeana*, the Japanese oyster, *Crassostrea gigas*, the Rock-oyster, *C. nippona*, the Densely lamellated oyster, *Ostrea denselamelloosa*, the Mediterranean blue mussel, *Mytilus galloprovincialis*, the Asian brown mussel, *Modiolus metcalfei*, by recording simultaneously the water-volumes inspired and expired through mantle cavity. The water-volumes in those animals synchronously changed. The results exceedingly proved that the inspiration and the expiration synchronized when the suspension-feeding bivalves ventilated.

Key words : Bivalves, Inspiring, Expiring, Mantle cavity

緒 言

二枚貝では、鰓の繊毛運動で水流を起こして鰓の換水を行っている¹⁻⁵⁾。Winter⁶⁾は、鰓を通過させる水量(換水量)は鰓の繊毛運動の活動度と相関していると報告している。また、換水量は殻および外套膜の開閉や開く角度などを総合して調節しているとされている^{4,7-9)}。山元¹⁰⁾は、アコヤガイ *Pinctada fucata martensii*を用いた実験で入水口と出水口を強制的に常時開かせた状態においても換水量を変化させたことから、鰓を通過させる抵抗を変化させることによっても換水量を変化させていると推測している。また、山元^{11,12)}は、タイラギでは酸素飽和の状態では換水を時々行う間歇型の換水運動を示し、低酸素になると常時換水を行う連続型に変化させることを報告している。

しかし、それらの二枚貝類に関する研究では、外套腔内への入水とそれからの出水をどのように行っているかについては明らかにされていない。そこで、山元¹³⁾は、リシケタイラギ *Atrina (Servatrina) lischkeana* (以下、タ

イラギと表す)を用いて入水口と出水口にセンサーを取り付けて海水の流れを調べる方法で、外套腔への入水とそれからの出水は完全に同調して行っていることを報告している。本報告では、タイラギの場合と同様の方法でタイラギを用いて餌の投与および低酸素の状態での換水運動を調べ、合わせてマガキ *Crassostrea gigas*、イワガキ *Crassostrea nippona*、イタボガキ *Ostrea denselamellosa*、ムラサキイガイ *Mytilus galloprovincialis*、コケガラス *Modiolus metcalfei*についても調べて、タイラギで先に示した外套腔内への入水とそれからの出水が完全に同調して行う換水は水管を持たない二枚貝類で一般に認められる換水法であると推測した。

材料および方法

実験には、熊本県荒尾地先の有明海中央部で採集した体重164~286g、殻長187~215mmのタイラギ6個体および体重8~11g、殻長56~65mmのコケガラス6個体、広島県の

2007年6月11日受付。Received June 11, 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科 (Graduate School of Fisheries Science National Fisheries University)

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

養殖業者から入手した体重59~90g, 殻高89~107mmのマガキ8個体, 香川県水産試験場から入手した体重59~72g, 殻高75~94mmのイワガキ5個体および体重47~78g, 殻高70~86mmのイタボガキ6個体, 水産大学校に隣接した内湾で採集した体重25~35g, 殻長77~83mmのムラサキガイ9個体を用いた。貝は, 入手後水産大学校の屋内に設置したFRP水槽(長さ170cm, 幅78cm, 深さ40cm)に籠(長さ46cm, 幅32cm, 深さ15cm)を浮かべて収容し, タイラギだけは小型の水槽(長さ56cm, 幅26cm, 深さ18cm)に砂を深さ約17cm入れて収容し, 1週間以上塩分濃度35で予備飼育した。同水槽への生海水の注水量は20l/minとし, 餌は山元¹⁾と同様にして培養した植物プランクトンを0.4l/min連続投与した。

実験は, 山元^{1), 13)}と同様の装置を用いて外套腔内への入水量とそれからの出水量を同時に測定する方法で, 水温15~18℃で行った。測定は, 前もって手術を施した貝の入水口と出水口に箱(以降, これらを換水量測定用の箱と表す)を取り付けた状態で呼吸室に設置して開始し, 14時間経過した後, 餌を投与して2~5時間行った。換水量測定

用の箱は, タイラギでは山元¹³⁾と同様に入水口と出水口に分けて設置したが, 他の貝では, Fig. 1に示したように, 出水口に設置した後, これに入水口側にもう一つをかぶせて密着させ, 両方の箱の間から海水が漏れないように輪ゴムで固定した。

餌は, 山元¹³⁾に準じて, *Chaetoceros glacilis* (1.1×10^8 cell/ml, ヤンマー製) 100mlを濾過海水2.7lに加えたものを定量送液ポンプ(PST-050, IWAKI)で毎分7ml呼吸室へ流入させている濾過海水(1,030ml/min)に連続注入した。濾過海水は流し捨てとした。従って, 餌の投与濃度は26,519cell/mlと計算された。なお, タイラギでは, 山元¹³⁾に準じて, 前記の14時間経過後からタイラギの酸素摂取によって酸素分圧を徐々に低下させた場合についても測定した。コケガラスでは, 餌を投与せずに連続測定・記録中に呼吸室を手で触れ, 刺激を与えて換水運動を変化させた。マガキでも餌の投与中に同様に刺激を与えた。

外套腔への入水量とそれからの出水量(以降, それぞれを入水量および出水量と表す)は, それぞれの換水量測定用の箱にプローブ(内径1cm, 1l/min測定用, Model

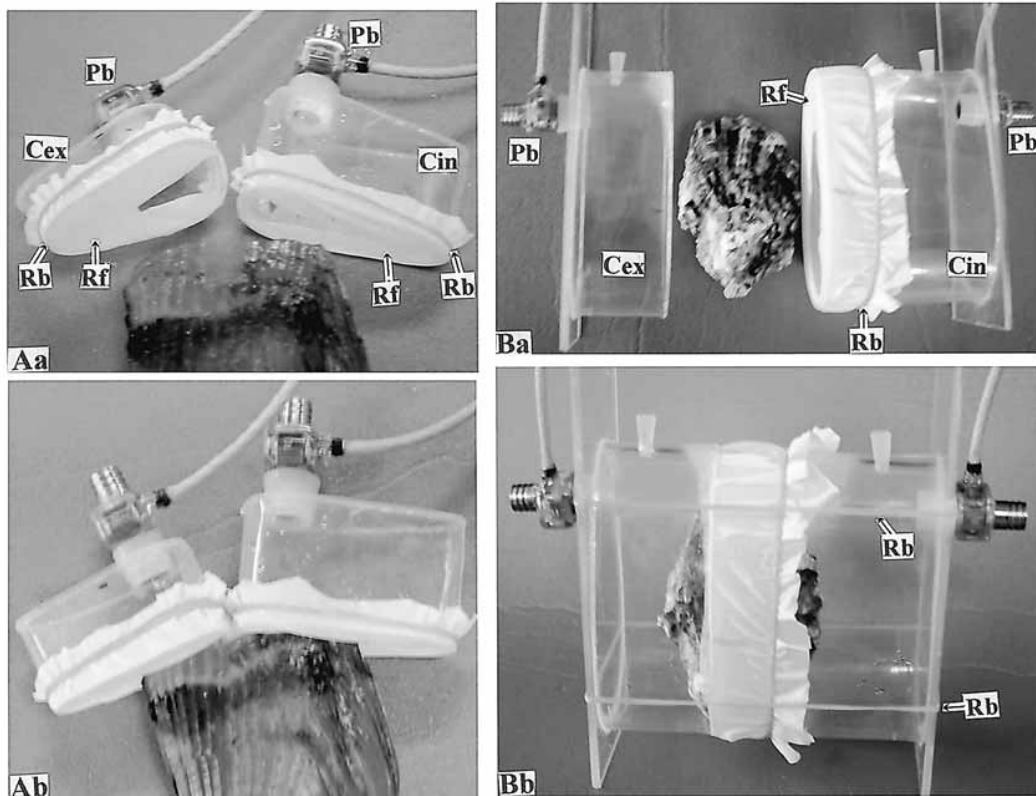


Fig. 1. Setting the chamber for catching the inspired water (Cin) and expired water (Cex) on the pen-shell, *Atrina (Servatrina) lischkeana* (A) and the Japanese oyster, *Crassostrea gigas* (B). a and b: before and after setting the chamber, respectively, Pb: probe of electromagnetic flow-meter, Rb: rubber band, Rf: rubber film.

FF-100T, 日本光電) を取り付けて電磁血流量计 (MFV-3200, 日本光電) で測定し, 記録計 (MacLab/8, ADI) を用いて毎秒1回の読み込み速度で連続記録した。

呼吸室は, タイラギでは, 長さ22cm, 幅20cm, 高さ35cmに砂を約18cm入れて用いた。他の貝では, 長さ20cm, 幅20cm, 高さ19cmのものを用いた。

換水量測定用の箱は, タイラギでは山元ら¹¹⁾ に準じて作製し, 入水口には幅3.5cm, 長さ6cm, 出水口には幅3.5cm, 長さ10.0cmで共にハート型の高さ5.0cmのものを用いた。他の貝では, 幅5.0cm, 長さ11.0cmの楕円形で高さが入水口では4cm, 出水口では8.0cmのもの, および幅4.0cm, 長さ10.0cmの楕円形で高さが入水口では3.0cm, 出水口では7.0cmのものを用いた (Fig. 1)。同箱に設置したゴムの薄膜は, タイラギでは入水口には中央を長さ5.2~7.0cm, 貝の外套皺の部分に当たる部位を幅1.5~1.8cmに切り抜き, 出水口には長さ1.6cm, 同幅3.5cmに切り抜き, 輪ゴムで固定した。他の貝ではFig. 1に示したように出水口だけに中央を切り抜いたゴムの薄膜を取り付けた。切り抜いた大きさは, マガキでは幅1.1~1.4cm, 長さ5.3~8.0cm, イワガキでは幅1.2~1.4cm, 長さ5.5~7.0cm, イタボガキでは幅0.9~1.2cm, 長さ4.3~5.3cm, ムササキイガイでは幅0.8~1.0cm, 長さ4.5~5.0cm, コケガラスでは幅8.0cm, 長さ4.5cmとした。

手術は, 測定開始1週間前に金切り鋸で殻の外套皺の部分に, タイラギでは深さ約2cm, 幅約1cmの凹型の切り込みを入れ, 他の貝では0.5~1.0cmのV字型の切り込みを入れた。

結果および考察

タイラギの換水は, 酸素飽和の状態においては, 時々排水を行う間歇型から低酸素になると連続して排水を行う連続型に変化させることが知られている¹¹⁻¹⁵⁾。同様に, 餌を投与すると, 間歇型から連続型の換水に変化させて捕食することが知られている¹³⁾。タイラギの換水はFig. 2に示したように, 間歇型の換水を行っている時には, 外套腔への入水開始とそれからの出水開始が必ず同時に, それらの停止も必ず同時に起こる様子が記録され, 低酸素下において連続型の換水を行っている際にも時々起こる入水量の減少と出水量の減少が必ず同時に記録されていた。また, Fig. 3に示したように, 餌を投与した後に連続型の換水に変化させて捕食している際にも, 時々起こる入水量の減少と出水量の減少が必ず同時に記録されていた。同様に, マガキ,

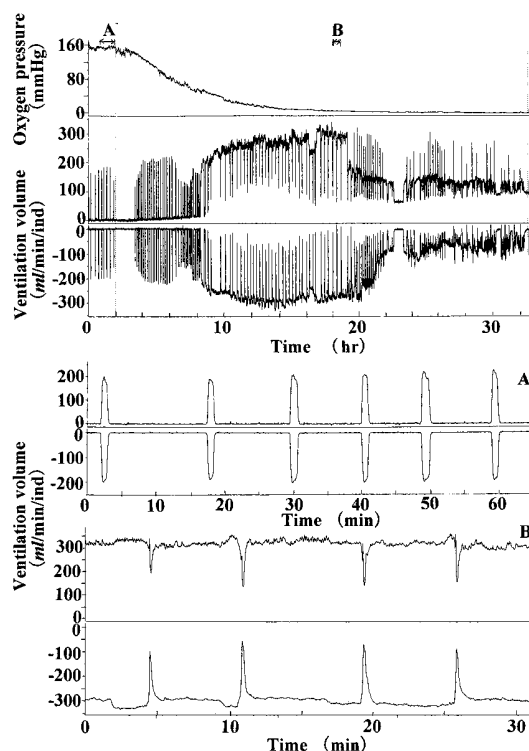


Fig. 2. Records of the volume of inspired (plus side) and expired water (negative side) with the decrease of oxygen pressure in the pen-shell. A and B in under figures show the expand of A and B in upper figure, respectively.

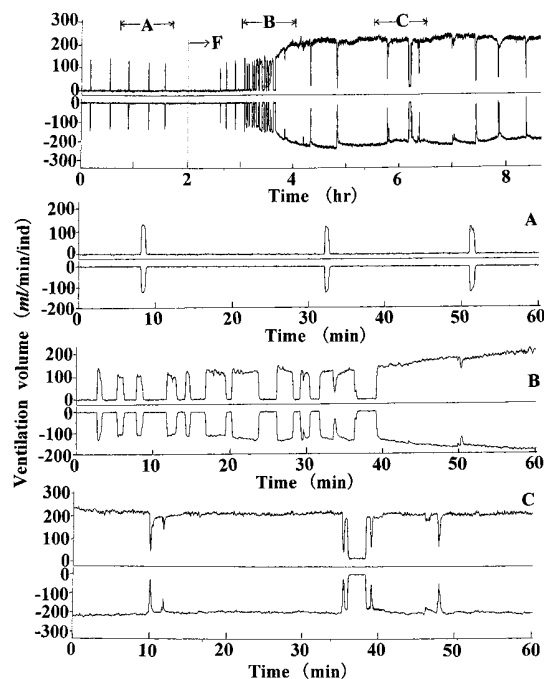


Fig. 3. Records of the volume of inspired (plus side) and expired water (negative side) before and after the feeding of *Chaetoceros gracillis* (28,000cell/ml) in the pen-shell. A, B and C in under figures show the expand of A, B and C in upper figure, respectively. F: after feeding.

イワガキ、イタボガキ、ムラサキイガイおよびコケガラスの換水のいずれも、入水量の減少と出水量の減少が必ず同時に記録されていた (Figs. 4~8)。また、貝に刺激を与えて換水運動を変化させた時にも、Fig. 4とFig. 8に示したように、入水量の減少と出水量の減少が必ず同時に記録されていた。これらのことから、外套腔内の水の換水は、入水と排出を完全に同調させて行っていることが明らかとなった。

二枚貝では、鰓の繊毛運動で水流を起こし、換水量は外套膜の閉閉や外套膜を開く角度などを変化させることによって総合して調節している言われている^{4,7-10)}。もし、換水の際に、殻を閉じるなどの外套腔内容積の減少によって外套腔から海水を排出するならば、入水口と排出口から同時に海水を排出する様子、あるいはそのいずれかから排出する様子が記録されるはずである。また、殻を開くなどの外套腔内容積の増大によって外套腔へ海水を吸入するならば、入水口と排出口から同時に海水を吸入する様子、あるいはそのいずれかから吸入する様子が記録されるはずである。しかし、本研究の結果では、前記の貝のいずれの場合

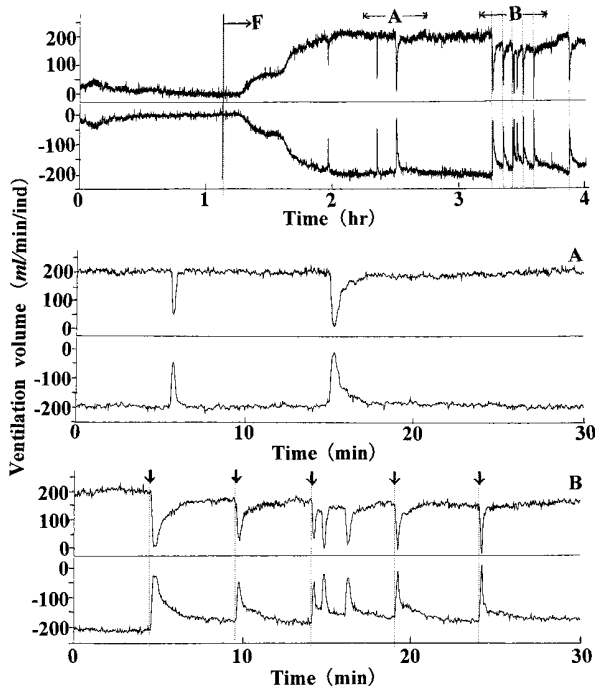


Fig. 4. Records of the volume of inspired (plus side) and expired water (negative side) before and after the feeding of *C. gracillis* (28,000cell/ml) in the Japanese oyster. A and B in under figures show the expand of A and B in upper figure, respectively. Arrows indicate the stimulating point by lightly striking the respiration chamber, setting the animal. F: after feeding.

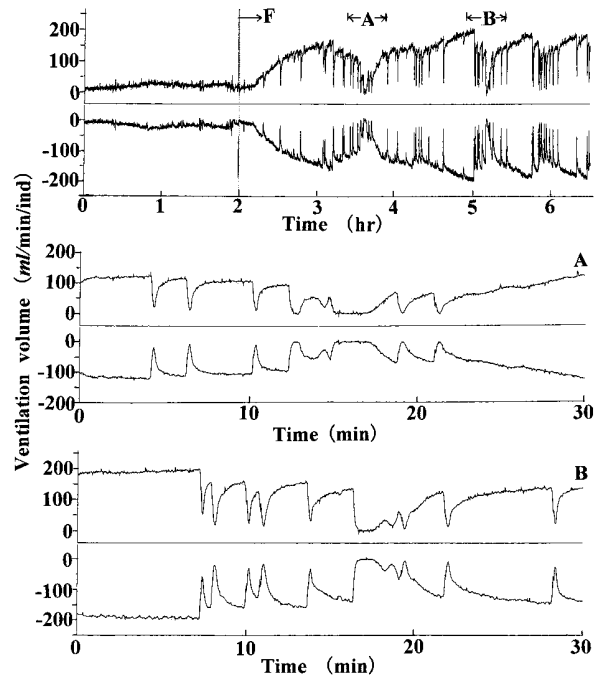


Fig. 5. Records of the volume of inspired (plus side) and expired water (negative side) before and after the feeding of *C. gracillis* (28,000cell/ml) in the Rock-oyster, *Crassostrea nippona*. A and B in under figures show the expand of A and B in upper figure, respectively. F: after feeding.

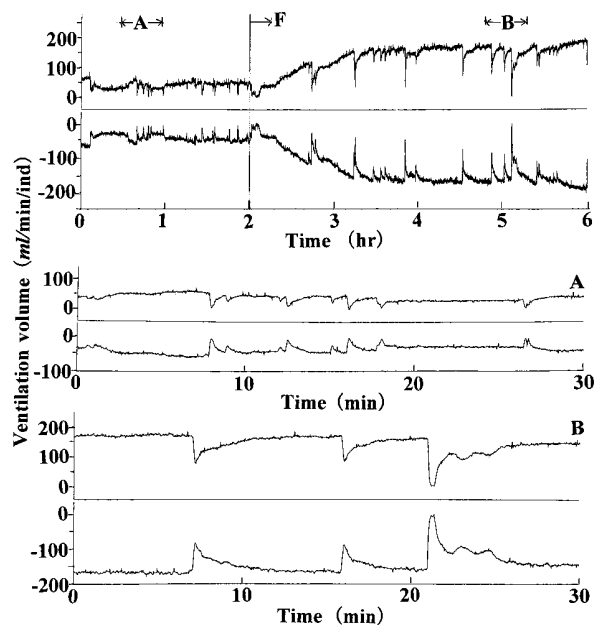


Fig. 6. Records of the volume of inspired (plus side) and expired water (negative side) before and after the feeding of *C. gracillis* (28,000cell/ml) in the Densely lammellated oyster, *Ostrea demsellaerosa*. A and B in under figures show the expand of A and B in upper figure, respectively. F: after feeding.

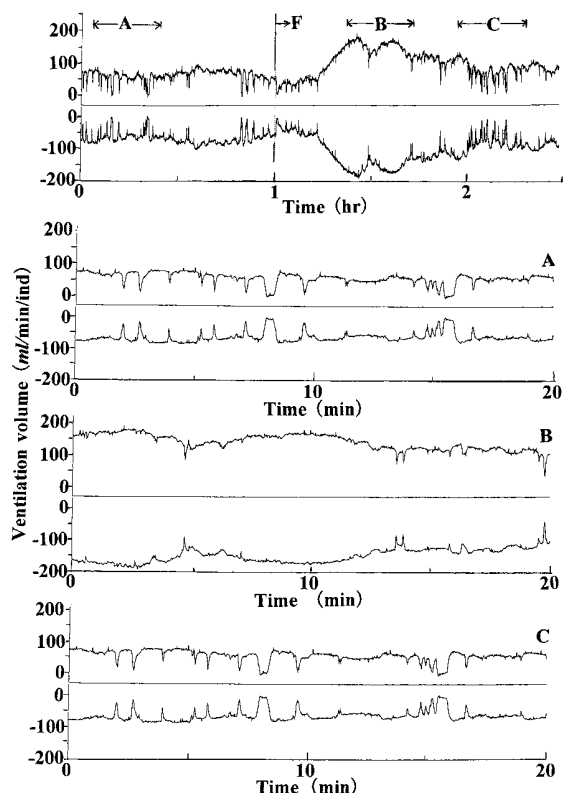


Fig. 7. Records of the volume of inspired (plus side) and expired water (negative side) before and after the feeding of *C. gracillis* (28,000cell/ml) in the Mediterranean blue mussel, *Mytilus galloprovincialis*. A and B in under figures show the expand of A and B in upper figure, respectively. F: after feeding.

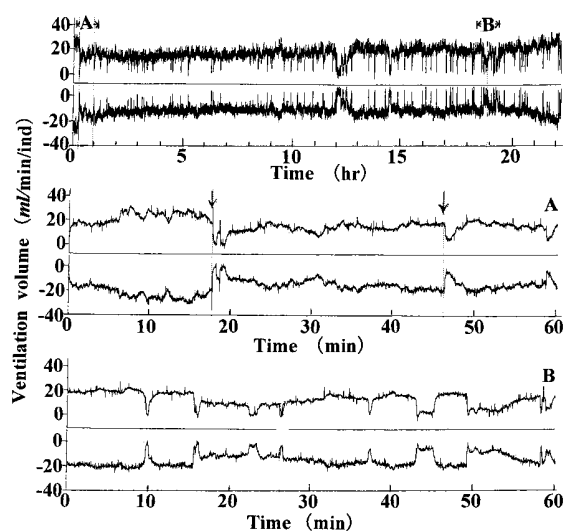


Fig. 8. Records of the volume of inspired (plus side) and expired water (negative side) in the Asian brown mussel, *Modiolus metcalfei*. A and B in under figures show the expand of A and B in upper figure, respectively. Arrows indicate the stimulating point by lightly striking the respiration chamber which was set the animal.

合にも、入水量と排出水量は同じ値を示して変化していた (Figs. 2~8)。これらのことから、換水量の調節は、殻の開閉などによる外套腔内の容積を変化させることなく、外套膜の開閉や外套膜を開く角度などを変化させて行っていることが明らかである。

以上の結果から、二枚貝は、入水と出水を完全に同調させて行うことによって、外套腔内に吸入した海水を外套腔内で滞留させずに鰓弁間を通過させて排出し、鰓で懸濁物を補足していると推測した。

要 約

外套腔への入水量とそれからの出水量を同時に連続測定する方法で、リシケタイラギ、マガキ、イワガキ、イタボガキ、ムラサキイガイ、コケガラスを用いて、鰓の換水を調べた。いずれの貝でも、入水量の増減と出水量の増減は常に完全に同調していた。これらのことから、二枚貝の換水は、入水と出水を完全に同調させて行っていると推測した。

文 献

- 1) Jørgensen C B: On gill function in the mussel *Mytilus edulis* L. *Ophelia*, 13, 187-232 (1975)
- 2) Jørgensen C B: A hydromechanical principle for particle retention in *Mytilus edulis* and other ciliary suspension feeder. *Mar Biol*, 61, 277-282 (1981)
- 3) Jørgensen C B: Fluid mechanics on the mussel gill: The lateral cilia. *Mar Biol*, 70, 275-281 (1982)
- 4) 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)
- 5) Silvester N R: Hydrodynamics of flow in *Mytilus* gills. *J Exp Mar Biol Ecol*, 120, 171-182 (1988)
- 6) Winter J E: A review on the knowledge of suspension-feeding in lamellibranchate bivalves, with special referenc to artificial aquaculture systems. *Aquaculture*, 13, 1-33 (1978)
- 7) Jørgensen C B, Larsen P S, Mohlenberg F, Riisgard H U: The bivalve pump: properties and modelling. *Mar Ecol Prog Ser*, 45, 205-216 (1988)
- 8) Hopkins A E: Experiments on the feeding behavior of the Oyster *Ostrea gigas*. *J Exp Biol*, 64, 469-494 (1933)

- 9) Jørgensen C B: Efficiency of particle retention and rate of water transport in undisturbed lamellibranchs. *J Cons Int Explor Mer*, 26, 94-116 (1960)
- 10) 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)
- 11) 山元憲一, 半田岳志, 西岡晃：リシケタイラギの鰓換水量の直接測定法. 水産増殖, 53, 291-296 (2005)
- 12) 山元憲一, 半田岳志, 西岡晃：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)
- 13) 山元憲一, 半田岳志, 茅野直登：タイラギの捕食と呼吸の換水. 水産増殖(投稿中) (2007)
- 14) 山元憲一, 半田岳志, 中村真敏, 橋川和正, 北靖史, 滝本真一, 西川智：アコヤガイの呼吸に及ぼすオゾン処理海水の影響. 水産増殖, 47, 241-248 (1999)