

マナマコの呼吸樹での換水と体腔内圧の関係

誌名	水産増殖 = The aquiculture
ISSN	03714217
著者名	山元, 憲一 半田, 岳志 茅野, 昌大 白石, 亮之
発行元	水産増殖談話会
巻/号	55巻3号
掲載ページ	p. 373-379
発行年月	2007年9月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



マナマコの呼吸樹での換水と体腔内圧の関係

山元憲一¹・半田岳志¹・茅野昌大¹・白石亮之¹

Relationship between Coelomic Pressure and Ventilation in the Respiratory Tree of the Japanese Common Sea Cucumber, *Apostichopus japonicus*

Ken-ichi YAMAMOTO¹, Takeshi HANDA¹, Masahiro KAYANO¹ and Masashi SIRAIISHI¹

Abstract: Relationship between coelomic pressure and ventilation in the respiratory tree of the Japanese common sea cucumber, *Apostichopus japonicus* was examined. Inhalation volume per ventilation (Vg-in) and inhalation period per ventilation increased with increase of inhalation frequency per ventilation (If). However, the minimum and maximum values of coelomic pressure (Pco) per ventilation, and ventilation volume per min (Vg) were constant. And the exhalation and inhalation from/into the respiratory tree started when Pco increased in 7.9–8.1 mmH₂O and decreased in 3.5–4.0 mmH₂O, respectively. The ventilation stopped when the body wall was strongly pushed, and resumed when Pco was lowered in 7.6–7.8 mmH₂O. From the results, the sea cucumber should be proven that Vg maintains constant, even if the size of body changes, by adjusting Vg-in to the fixed Pco (7.9–8.1 mmH₂O) with If.

Key words: Japanese common sea cucumber; Coelomic pressure; Respiratory tree; Ventilation /

ナマコ類の楯手目 *Aspidochiroda* の種類では、呼吸は触手および管足などを含めた体表と呼吸樹で行っている（椎野 1969; 小黑 1974）。呼吸樹での換水は、呼吸樹から肛門を経て外界への大きな排出 1 回とそれに続く肛門から呼吸樹への数回の吸入を換水 1 周期として行っていることが知られている（Crozier 1920; Pantin and Sawaya 1953; Newel and Courtney 1965; Robertoson 1972; Brown and Smith 1979）。1 周期での吸入回数は *Holothuris grisea* では約 10 回（Pantin and Sawaya 1953）、*Stichopus* sp. では 8–9 回（Crozier 1920）、マナマコ *Apostichopus japonicus* では 10.3 回（山元ら 2002）と報告されている。また、1 周期での吸入水量は *Holothuris grisea* では体の体積の約 10%（Pantin and Sawaya 1953）、*Stichopus mollis* では 5%（Robertoson 1972）、マナマコでは 9.16%（山元ら 2002）と報告されている。しかし、山内（1941）は 1 周期での吸入回数は底を移動しているときの方が静止しているときよりも多く、1–23 回の変化を示すと

報告している。ナマコは比較的自由に体の大きさを変化させることから、生理状態の変化に伴って変化させる体の大きさに応じて 1 周期での吸入回数および吸入水量を変化させている可能性がある。Crozier（1916, 1920）はナマコの換水は総排出腔と体腔壁の筋肉を利用して、呼吸樹への吸入とそれからの排出を行っており、吸入と排出は体腔内圧に関係して行われていると推測している。しかし、体腔内圧は *Holothuris grisea*（Pantin and Sawaya 1953）、*Sipunculus nudus*（Zuckerandl 1950）、*Caudina chilensis*（Yazaki 1930）で、体腔にガラス細管を立てて管内の水面の高さから調べられているだけである。

山元ら（2003, 2005）は換水 1 周期の変化を連続記録する方法でマナマコに及ぼす低塩分および水温の影響を明らかにしている。更に、換水 1 周期に加えて 1 周期での吸入回数や吸入水量、および体腔内圧などを総合的に調べて呼吸樹での換水に及ぼす環境要因の変化の影響を明らかにすることは、マナマコの生息環境

2006年4月6日受付：2007年6月5日受理。

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

や至適飼育条件などをより詳しく知る手段の一つとして利用されると考えられる。そこで、マナマコを用いて、呼吸樹での換水と体腔内圧の変化を同時に連続測定する方法を工夫し、換水と体腔内圧の関係を明らかにした。

材料および方法

実験には、体重 224 ± 32 g (平均値 \pm 標準偏差, 以降同様に表す) のマナマコ18個体を用いた。なお、それらのマナマコは体色が真っ黒な「クロマナコ」または「クロコ」と呼ばれるもの(崔 1963; 菅野・木島 2002; Kan-no and Kijima 2003) を実験に供した。マナマコは、瀬戸内海に隣接した水産大学校田名臨海実験実習場近くの浅海から採集した後、水産大学校の屋外水槽 (25 ton) で生海水を流し捨てにした状態で飼育し、実験前には同水槽に浮かべた籠 (縦46 cm, 横32 cm, 高さ16 cm) に移して2日間絶食させた。飼育は、十分なアナアオサ *Ulva pertusa* を投与した中に殻長約4cmのクロアワビ *Haliotis (Nordotis) discus* 約2,000個体とブリ *Seriola quinqueradiata* 50個体を同居させ、ブリへブリ用の配合飼料を毎日投与して行った。飼育期間は採集と輸送などのストレスから回復させるため、特に内臓を放出した個体での再生の期間を十分に設けるために1年以上とした。体重は、前記の籠より取り上げて、肛門から水を排出させた後、計測した。

実験は Fig. 1 に示した装置を用いて水温 $16.6 \pm 0.5^\circ\text{C}$ のもとで、マナマコの肛門からの海水の排出と吸入の水量および体腔内圧を同時測定する方法で、手術からの回復時に換水が開始する時の体腔内圧 (Test

1)、その後正常に換水を行っている時の換水と体腔内圧 (Test 2)、体壁を人為的に押しつけて強制的に体を収縮させた場合とそれからの回復時の体腔内圧を調べた (Test 3, 以降腹押さえと表す)。測定は、換水量を測定するための小さな室 (以降、チャンバーと表す) を肛門に、体腔内圧測定用のカテーテルを体腔に取り付ける手術を施した後、姿勢を保持する箱にマナマコを入れて Test 1 について開始し、3時間経過後から Test 2 について2時間行った後、Test 3 について行った。腹押さえは先端を丸くした直径1cmの円筒の棒を体の中央付近に手で30~60秒間強く押し当てて行った。同棒の押し当て開始は、呼吸樹からの排出の開始を確認した時から排出量が最大を示すまでの間、排出水量が最大を示した後から最小を示すまでの間、吸入を3~4回行った後の3通りを順不同に1時間毎に行った。換水量と体腔内圧の値は、記録計 (MacLab/8, ADI) を用いて、毎秒10回の読み込み速度で連続記録した。海水は、水温を調節した後空気です十分に曝気して呼吸室へ注水し、流し捨てとした。

換水量

呼吸樹への吸入水量とそれからの排出水量は、山元ら (2002) に準じて、チャンバーに設置した電磁血流計のプロープ (内径1.0 cm, 1.0 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 (Fig. 1)。チャンバーは、ペットボトル (500 ml) の口の部分を先端から約4 cm のところで輪切りにし、ゴムの薄膜を張って用いた。ゴムの薄膜は、天然ゴム製の極薄手の手袋の指の部分の長さ約2 cm に輪切りにし、中心が約1.5 cm

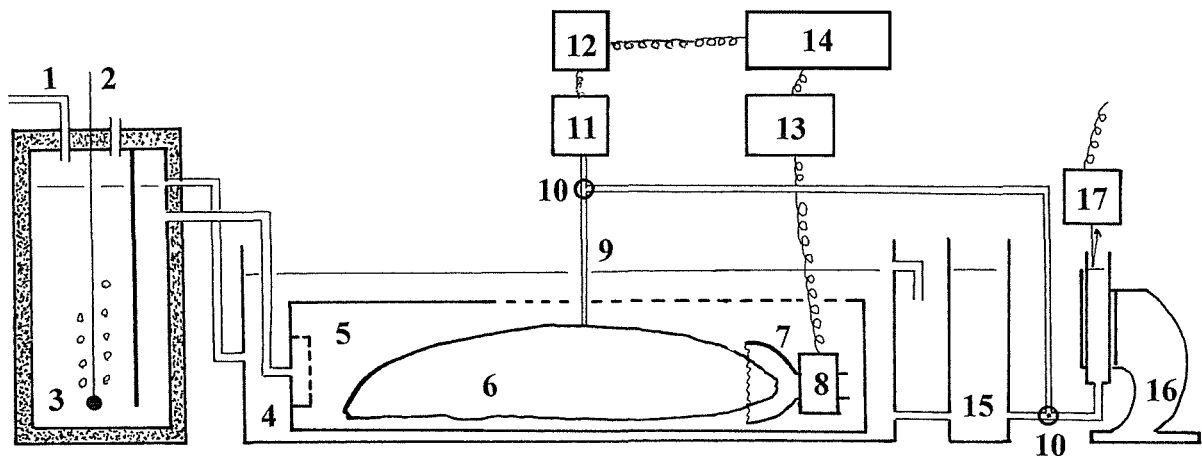


Fig. 1. Diagram of experimental system. 1: supply of seawater, 2: aeration, 3: water reservoir for controlling the water temperature, 4: water bath, 5: chamber for holding the Japanese common sea cucumber, 6: common sea cucumber, *Apostichopus japonicus*, 7: chamber for catching the seawater ventilated by the Japanese common sea cucumber, 8: probe of electromagnetic flowmeter, 9: cannulation into the coelom, 10: three way cock, 11: pressure transducer, 12: carrier amplifier, 13: electromagnetic flowmeter, 14: recorder (MacLab), 15: column used to absorb the vibration of water level, 16: column used to adjust the water pressure, 17: laser displacement meter.

の円形に開くようにチャンバーに被せて使用した。マナマコへのチャンバーの装着は、輪ゴムを切断して作成した5本のゴム紐を外科用の縫合針でほぼ等間隔に体壁へ通し、これらの紐をペットボトルの口の部分に輪ゴムで固定して行った。

体腔内圧

体腔内圧は、カテーテルを血圧トランスジューサー (LPU-0.1A, 日本光電) に接続し、前置増幅器 (AP-601G, 日本光電) を介して記録計 (MacLab/8, ADI) で測定した (Fig. 1)。圧は呼吸室の水面をゼロとして、レーザー変位計 (3Z4M-J10, オムロン) を用いて 1/100 mmH₂O の精度で校正した (Fig. 1)。カテーテルは、バルーンカテーテル (SF-BE0803D, TERUMO) を用い、V字型の彫刻刀 (1辺2 mm) で体腔壁に切れ込みを入れて体腔に挿入し、バルーンの部分に約 3 ml の海水を注入して膨らませて体腔壁に固定した。

解析

Test 1 では換水を開始した時の体腔内圧を、Test 3 では腹押さえ時と換水を開始した時の体腔内圧を計測した。Test 2 では、以下の項目を1換水周期 (Fig. 2 の T1) 毎に換水周期15~30回を連続して測定した。1換水周期の時間 (sec/cycle) は Fig. 2 の T1 の部位を、1換水周期での排出時間 (sec/cycle) は Fig. 2 の T2 の部位を、1換水周期での吸入時間 (sec/cycle)、1換水周期での吸入水量 (Vg-in, ml/cycle/kg) と1換水周期での吸入回数 (If, stroke/cycle) は Fig. 2 の T3 の部位を計測した。1回の吸入時間 (sec/stroke) は1換水周期での吸入時間を吸入回数で割って求め、1回

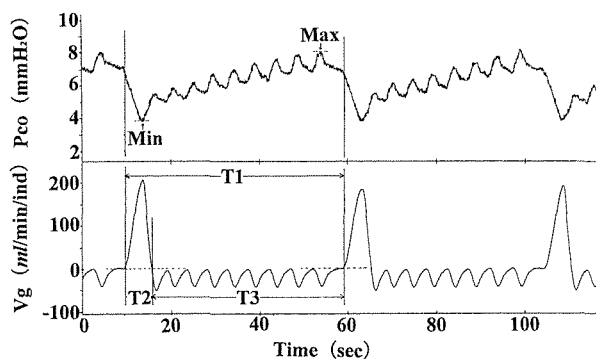


Fig. 2. Measurements of coelom pressure and ventilation volume on one cycle (T1), exhalation (T2) and inhalation (T3) at one ventilation in the sea cucumber. The change of expired and inspired volume was shown in the plus and negative side with recorder, respectively. Max and Min in Pco show the maximum value at the last inhalation in one cycle of ventilation and the minimum value at first inhalation, respectively.

の吸入量 (Vg-in-st, ml/stroke/kg) は1換水周期での吸入水量を吸入回数で割って求めた。呼吸数 (Vf, cycle/min) は1換水周期の時間をもとに計算した。毎分換水量 (Vg, ml/min/kg) は、1分間当たりの吸入水量を1換水周期での吸入水量と1換水周期の時間から計算した。体腔内圧 (Pco, mmH₂O) は1換水周期での吸入1回目の最小値と排出開始直前の吸入終了時の最大値を計測した (Fig. 2)。

結果

マナマコを手術後呼吸室に入れると、換水は停止しており、体腔内圧は高い値 (15.1 ± 5.3 mmH₂O) を示していた。しかし、体腔内圧は時間の経過に伴って低下し、換水は体腔内圧が 8.4 ± 1.2 mmH₂O になると開始し、1回の大きな排出とそれに続く数回の吸入を1換水周期として繰り返した (Fig. 3)。しかし、1換水周期での吸入回数は、同一個体でも換水周期によって異なり、Table 1 に示したように体重90~162 g (個体番号1~7) で6~10回、体重111 gで7~9回 (個体番号10) あるいは7~13回 (個体番号11) を示した。このように、1換水周期での吸入回数と体重の相関は認められなかった。また、マナマコの体の変化を観察すると、1換水周期での吸入回数は体を取縮させていた場合には少なく、膨張させていた場合には多い傾向を示した。

体腔内圧は、体外の海水を肛門から吸入している時に増大し、吸入が停止した時には少し低下し、再び吸入時に増大する変化を繰り返して増大し、1換水周期での最後の吸入時に最大を示した (Fig. 2)。しかし、肛門からの海水の排出時には、体腔内圧は排出水量が最大を示すまでは排出に移る前の値を維持し、それ以

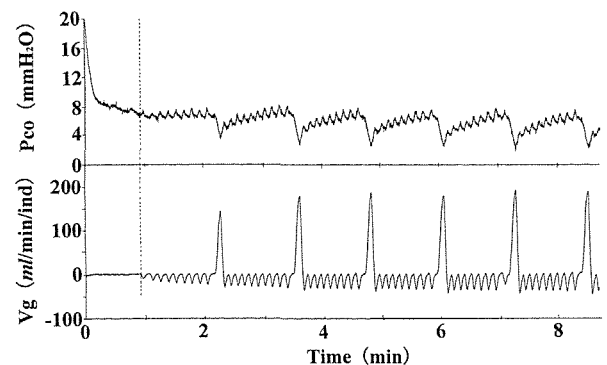


Fig. 3. Records of coelomic pressure (Pco) and ventilation volume (Vg) after set in the experimental system, in the sea cucumber. The change of expired and inspired volume was shown in the plus and negative side with recorder, respectively. Broken line show the start of ventilation.

Table 1. Frequency distribution of inhalation frequency per one ventilation at connected 15 times of ventilation in the Japanese common sea cucumber *Apostichopus japonicus*

Individual number	Body weight (g)	Inhalation frequency per one ventilation															
		6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17				
1	266	1	4	5	1	4											
2	90	1	4	10													
3	109	1	9	3		2											
4	162	2	10	3													
5	153	1	4	10													
6	109		1	8	6												
7	113		3	7	5												
8	142		2	2	8	2		1									
9	118		2	4	7	2											
10	111		4	4	7												
11	111		1		3	6	2	2	1								
12	126		1			1	5	3	2	2	1						
13	224			1	7	5	2										
14	108			1	8	5	1										
15	119			1	2	3	6		2	1							
16	127				3	2	6	3	1								
17	143				2	3	5	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
18	134					1				1	2	3	4	4	4	4	4
	total	6	45	59	52	35	28	10	8	6	5	5	5	4	4	4	4

降急激に低下して、排出の終了時には1換水周期での最小を示した (Fig. 2)。

1換水周期での吸入回数との関係を見ると Fig. 4に示したように、体腔内圧 (Pco) の最大値は吸入回数に関係なくほぼ一定で、吸入回数6回での 8.1 ± 1.2 mmH₂O と17回での 7.9 ± 0.4 mmH₂O で有意な差が認められなかった ($t = 0.32$, $P > 0.5$)。体腔内圧 (Pco) の最小値も吸入回数に関係なくほぼ一定で、吸入回数6回での 3.9 ± 0.6 mmH₂O と17回での 3.6 ± 0.7 mmH₂O で有意な差が認められなかった ($t = 0.70$, $P > 0.5$)。1換水周期での吸入時間 (T) は、1換水周期での吸入回数6回の場合での 36.9 ± 3.2 sec/cycle から17回での 103.4 ± 1.4 sec/cycle へ吸入回数の増大に伴って直線的に増大した。1換水周期での排出時間は吸入回数に関係なくほぼ一定で 8.3 ± 0.9 sec/cycle を示した。そこで、1換水周期の時間 (T) は吸入回数6回の場合での 44.1 ± 2.1 sec/cycle から17回での 111.1 ± 0 sec/cycle へ吸入回数の増大に伴って直線的に増大した。一方、呼吸数 (Vf) は1換水周期での吸入回数6回の場合での 1.4 ± 0.1 cycle/min から17回での 0.5 ± 0.1 cycle/min へ吸入回数の増大に伴って直線的に減少した。1換水周期での吸入水量 (Vg-in) は、吸入回数6回の場合での 67.3 ± 13.4 ml/cycle/kg から17回での 160.7 ± 18.0 ml/cycle/kg へ吸入回数の増大に伴って直線的に増大した。これらの吸入水量は1換水周期での吸入回数6回の場合では体重の7%、17回では16%に相当した。しかし、毎分換水量 (Vg) は吸入回数に関係なくほぼ一定で、吸入回数6回での 91.4

± 18.2 ml/min/kg と17回での 87.1 ± 9.7 ml/min/kg で有意な差が認められなかった ($t = 0.43$, $P > 0.5$)。

肛門からの排出の開始後から排出水量が最大を示すまでの間での腹押さえ時の体腔内圧は 16.5 ± 6.0 mmH₂O を示して換水を停止していたが、その後徐々に低下して8~64秒後には 7.6 ± 0.6 mmH₂O を示し、換水を再開した (Fig. 5)。この時の換水は吸入から始めた (Fig. 5)。排出水量が最大を示した後から最小を示すまでの間および吸入を3~4回行った後では、直後にそれぞれ 13.5 ± 5.2 mmH₂O, 14.1 ± 3.7 mmH₂O を示し、いずれも換水を停止していたが、その後徐々に低下して17~88秒後には 7.6 ± 0.6 mmH₂O, 12~87秒後には 7.7 ± 0.6 mmH₂O を示し、換水を再開した (Figs. 6, 7)。この時の換水はいずれも排出から始めた (Figs. 6, 7)。また、腹押さえを排出水量が最大を示した後から最小を示すまでの間に排出毎に連続して行った場合にも、毎回排出から始めた。

考 察

ナマコ類の楯手目の種類では、呼吸樹での換水は、吸入を何回か連続して行った後、一度に肛門から外へ排出する動作を1周期として行うことが知られている (椎野 1969; 小黒 1974)。楯手目に属するマナマコでも同じ換水の方式を示した。1換水周期での吸入回数は *Holothuris grisea* では約10回 (Pantin and Sawaya 1953), *Stichopus* sp. では8~9回 (Robertson 1972), マナマコでは平均10.3回 (山元ら 2002) と報

告されている。本研究の結果は6~17回を示した。また、1周期での吸入水量は *Holothuris grisea* では体の体積の約10% (Pantin and Sawaya 1953), *Stichopus*

mollis では5% (Robertson 1972), マナマコでは9.16% (山元ら 2002) に相当している。本研究の結果は7~17%を示している。この値は、マナマコの体重 (TW, g) と体の体積 (V, cm³) の関係が $V = 0.9738TW$ で表される (崔 1963) ことから、体の体積の7~17%に相当すると試算できる。これらのことから、本研究での1換水周期での吸入回数 (6~17回) および吸入水量 (7~17%) は、他の報告の範囲 (8~10.3回, 5~10%) に入っている。

山内 (1941) は、パラオ近海産ナマコ8種を調べた結果、1換水周期での吸入が10回以上も続く場合があり、概ね砂上を移動している時には回数が多く、静止すると減少して、比較的規則的になると報告している。本研究の結果も、1換水周期における吸入回数は同一個体でも換水周期によって異なり、体重と吸入回数の相関が認められず、体が収縮している場合には吸入回数が少なく、膨張しているときには多い傾向を示した。これらのことから、マナマコも体の体積の変化に応じて吸入回数を自由に変化させていることが明らかである。

体腔内圧は *Holothuris grisea* では7~21 mmH₂O (Pantin and Sawaya 1953), *Sipunculus nudus* では960 mmH₂O (Zuckerandl 1950), *Caudina chilensis* では450~500 mmH₂O (Yazaki 1930) と報告されている。しかし、それらの測定時には、換水運動の観察はなされていない。本研究でも体壁を押さえた直後では、体腔内圧 (13.5~15.1 mmH₂O) は *Sipunculus nudus* や *Caudina chilensis* よりも著しく低いが、*Holothuris grisea* とほぼ同じ値を示した。しかし、この時には、換水運動は停止していた。その後、換水運動は体腔内圧が7.6~7.8 mmH₂Oに低下すると再開した。これらのことから、過去に報告されている体腔内圧は、なんらかの刺激に反応して体腔壁を収縮させたことに伴って上昇した状態で測定した可能性がある。そこで、ナマコの呼吸樹での換水に関する体腔内圧は実際にはかなり低い値を示して変動していると考えられる。

Crozier (1920) は、呼吸樹からの海水の排出開始は呼吸樹内へ海水を吸入することによって上昇する体腔内圧に関係していると推測している。Lutz (1930) は、同刺激を感知する部位は総排出腔の筋肉内にあると推測している。しかし、Budington (1937) は、総排出腔の筋運動は呼吸樹からの排出には関係していないと報告している。本研究の結果では、1換水周期での吸入水量は1換水周期での吸入回数の増加に伴って直線的に増加したが、呼吸樹からの排出は吸入回数に関係なく、体腔内圧が7.9~8.1 mmH₂Oに上昇した後に開始した。一方、体腔内圧の最小値 (3.5~4.0 mmH₂O) も吸入回数に関係なくほぼ同じで、最

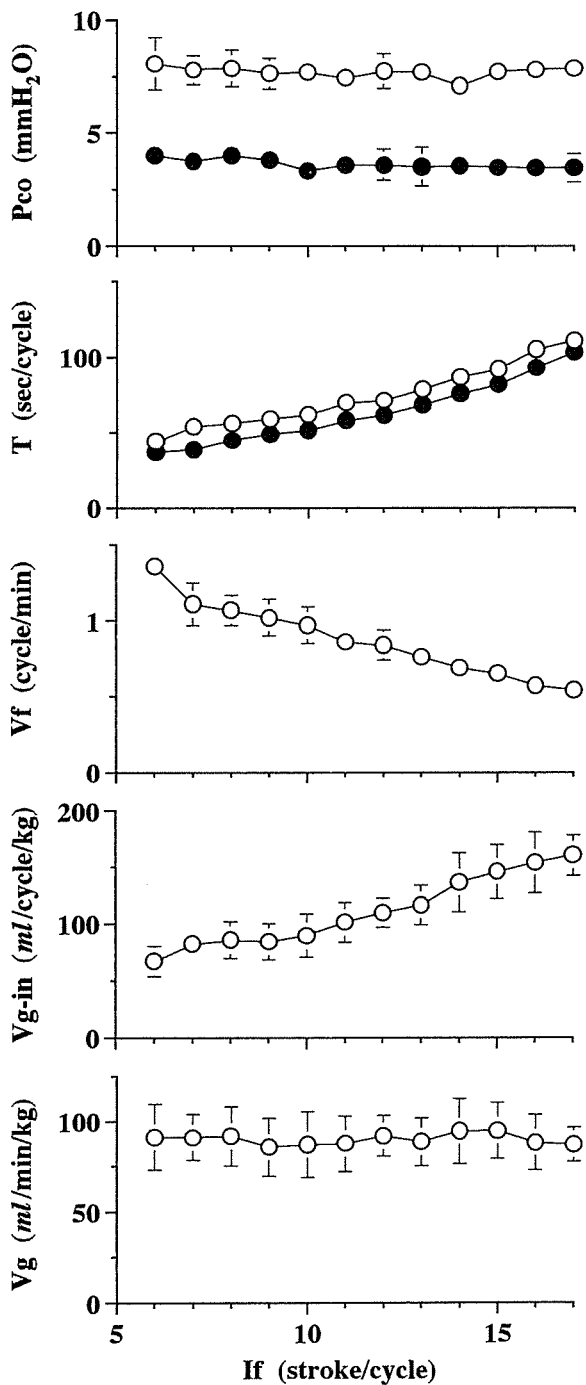


Fig. 4. Relationships between inhalation frequency per cycle of ventilation (If) and coelomic pressure (Pco), period per cycle of ventilation (T, open circle) or inhalation period per the cycle (T, closed circle), ventilation frequency per minute (Vf), inhalation volume per cycle of ventilation (Vg-in) or inhalation volume per minute (Vg) in the sea cucumber. Open and closed circles in Pco show the maximum and minimum values per cycle of ventilation, respectively, as shown in the Fig. 2. Circle and vertical line are mean value and standard deviation, respectively.

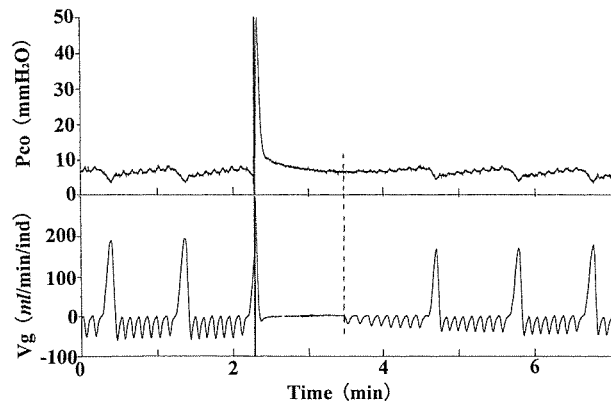


Fig. 5. Records of coelomic pressure (Pco) and ventilation volume (Vg), when the body wall was pushed just after exhalation started, in the sea cucumber. The change of expired and inspired volume was shown in the plus and negative side with recorder, respectively. Broken and solid lines show the time which held abdomen and the ventilation started, respectively.

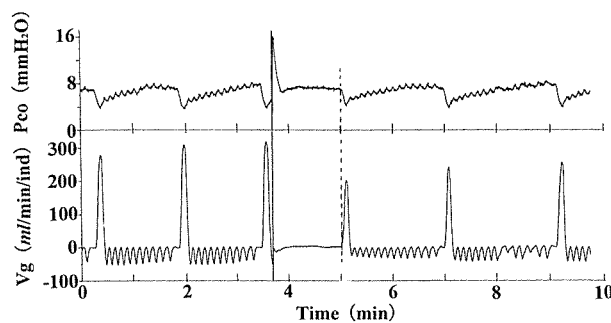


Fig. 6. Records of coelomic pressure (Pco) and ventilation volume (Vg), when the body wall was pushed just after inhalation started, in the sea cucumber. The change of expired and inspired volume was shown in the plus and negative side with recorder, respectively. Broken and solid lines show the time which held abdomen and the ventilation started, respectively.

小値を示す時は1換水周期での呼吸樹からの排出直後で、吸入の開始直前であった。これらのことから、呼吸樹への吸入開始と排出開始は、体腔内圧に関係していることが明らかである。併せて、体腔内圧の変化と換水が良く一致することから、呼吸樹での換水は体腔内圧を体腔内で感知して行っていると推測される。

Lutz (1930) は、摘出した総排出腔は非常に規則正しく収縮と弛緩を繰り返すことを観察している。本研究の結果でも、吸入回数が増大すると吸入時間は直線的に増大し、吸入量も直線的に増加した。つまり、総排出腔は吸入開始から停止まで比較的規則正しく、しかもほぼ同じ大きさの収縮と弛緩を繰り返して換水していることが明らかである。これらのことから、マナマコの総排出腔は、吸入時には心臓で知られている(上山 1994) ような内在した歩調取りに従って換水運動

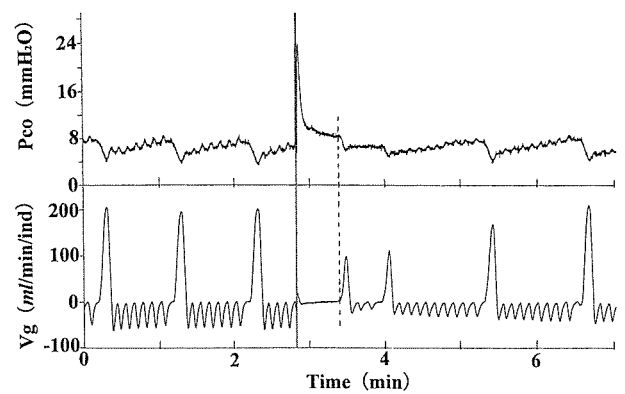


Fig. 7. Records of coelomic pressure (Pco) and ventilation volume (Vg), when the body wall was pushed after inhalation at its several times started, in the sea cucumber. The change of expired and inspired volume was shown in the plus and negative side with recorder, respectively. Broken and solid lines show the time which held abdomen and the ventilation started, respectively.

を行っていると考えられる。

一方、1換水周期での吸入水量は1換水周期での吸入回数の増加に伴って増加したが、1換水周期に要する時間は長くなり、呼吸数が減少して、毎分換水量は吸入回数に関係なくほぼ一定の値を示した。同時に、吸入開始時と排出開始時の体腔内圧は1換水周期での吸入回数も変化しても同じ値を示していた。これらのことから、マナマコは、収縮して体の容積を小さくなった場合には少ない吸入回数で所定の体腔内圧に到達し、体の容積が増大した場合にはそれだけ吸入回数を多くする必要が生じるが、体腔内圧を利用して換水を行うことによって、単位時間に呼吸樹を換水させる水量を一定に維持させていることが明らかである。従って、マナマコは、体の大きさを種々に変化させても、単位時間で行う呼吸樹での換水量を一定に維持することによって、酸素摂取には支障が生じていないと考えられる。

要 約

実験は、マナマコについて呼吸樹での換水と体腔内圧の関係を調べた。1換水周期での吸入水量と1換水周期の時間は1換水周期での吸入回数の増加に伴って増大した。しかし、1換水周期での吸入回数に関係なく、換水量は同じ値を示した。1換水周期での吸入回数に関係なく、呼吸樹からの排出は体腔内圧(mmH₂O)が7.9~8.1に達すると開始し、吸入は3.5~4.0に低下すると開始した。換水は体壁を押さえると停止し、体腔内圧が7.6~7.8に低下すると再開した。これらのことから、マナマコは体の大きさを変化させても所定の体腔内圧に達するまで吸入を続けた後一気に排

出ることによって単位時間での換水量を一定に維持していることが明らかとなった。

文 献

- Brown, W. I. and J. M. Shick (1979) Bimodal gas exchange and the regulation of oxygen uptake in holothurians. *Biol. Bull.*, **156**, 272-288.
- Bugington, R. A. (1937) The normal spontaneity of movement of the respiratory muscles of *Thyone briareus leseur*. *Physiol. Zool.*, **10**, 141-155.
- Crozier, W. J. (1916) The rhythmic pulsation of the cloaca of holothurians. *J. exp. Zool.*, **20**, 297-356.
- Crozier, W. J. (1920) Note on some problems of adaptation. 3. The volume of water involved in the cloacal pumping of holothurians (*Stichopus*). *Biol. Bull.*, **39**, 130-132.
- 菅野愛美・木島明博 (2002) マナマコにおける色彩変異の定量的定性的評価. *水産増殖*, **50**, 63-69.
- Kan-no, M. and A. Kijima (2003) Genetic differentiation among three color variants of Japanese sea cucumber *Stichopus japonicus*. *Fish. Sci.*, **69**, 806-812.
- Lutz, B. R. (1930) The effect of low oxygen tension on the pulsations of the isolated holothurian cloaca. *Biol. Bull.*, **58**, 74-84.
- Newel, R. C. and W. A. M. Courtney (1965) Respiratory movements in *Holothuria forskali* Delle chiaje. *J. exp. Biol.*, **42**, 45-57.
- 小黒千足 (1974) ナマコ (海鼠) 類, 動物系統分類学第 8 卷 (中) 棘皮動物, 内田亨監修, 中山書店, 東京, pp. 333-384.
- Pantin, C. F. A. and P. Sawaya (1953) Muscular action in *Holothuria grisea*. *Zoologia (S. Paulo)*, **18**, 51-59.
- Robertson, D. A. (1972) Volume changes and oxygen extraction efficiency in the holothurian, *Stichopus mollis* (Hutton). *Comp. Biochem. Physiol.*, **43A**, 795-800.
- 崔相 (1963) なまこの研究, まなまこの形態・生態・増殖. 海文堂, 東京, pp. 32-40.
- 椎野季雄 (1969) 水産無脊椎動物学, 培風館, 東京, pp. 285-309.
- 上山章光 (1994) 心臓血管系, 現代の生理学. 古河太郎・本田良行編, 金原出版, 東京, pp. 533-634.
- 山内年彦 (1941) パラオ産有用ナマコ類に関する研究, 科学南洋, **2**, 132-148.
- 山元憲一 (1992) マナマコの酸素消費に及ぼす低酸素と水温の影響. *水産増殖*, **40**, 313-316.
- 山元憲一・半田岳志・茅野昌大・藤本健治・原田裕子・丸岡詳治 (2002) マナマコの呼吸樹での換水運動の測定. *水産増殖*, **50**, 183-188.
- 山元憲一・半田岳志・藤本健治 (2003) マナマコのアカ・アオ・クロの呼吸樹での換水運動からみた低塩分に対する抵抗性の違い. *水産増殖*, **51**, 321-326.
- 山元憲一・半田岳志・藤本健治 (2005) 体色の異なるマナマコの換水運動に及ぼす水温の影響. *水産増殖*, **53**, 67-74.
- Yazaki, M. (1930) On the circulation of the perivisceral fluid in *Caudina chilensis* (J. Muller). *Sci. Reports Tohoku Imperial University*, ser.4, **5**, 403-414.
- Zuckerandl, E. (1950) Coelomic pressures in *Sipuncula nudus*. *Biol. Bull.*, **98**, 161-173.