微小酸素電極による昆虫の飛しょう筋内酸素分圧の直接計測*

駒 井 豊^{*1}Direct Measurement of P_{O_2} in an Insect Flight Muscle
with an Oxygen Micro Electrode

Yutaka KOMAI

The wing muscle of a flying insect is the most active muscle known. Aerobic metabolism in this muscle is sustained by an organ of intricate geometry but of simple structure, a trachea. The gas transport system in a flying insect drastically differs from that in a vertebrate in that an insect has no red blood to carry oxygen to a tissue and no diaphragm to drive inspiration/expiration gas flow. Here, properties of the gas transport system in a flying insect were investigated by directly measuring the oxygen partial pressure P_{O_2} in a wing muscle of a hawk moth using a needle electrode. Results showed that at the onset of flight, P_{O_2} in the moth decreased due to an increase in the metabolic rate. However, during long, stable flight (i.e., about 1 minutes after onset), P_{O_2} increased and then reached a plateau. Furthermore, the maximum P_{O_2} in the center of the second DLM (Dorsal Longitudinal Muscle) during flight was higher than that during rest. Our results strongly suggest that a flying insect effectively uses muscle movement, which increases the frequency and volumetric stroke of ventilation, to augment the gas exchange during flight.

Key Words: Bio-fluid Mechanics, Mass Transfer, Oxygen Transport, Unsteady Flow, Micro Electrode, Insect

1. 緒 言

昆虫の呼吸⁽¹⁾⁽²⁾では、気管系により酸素は気門から組織へと直接輸送され、炭酸ガスは逆の経路で排出される。気管系は中空の管により構成され、一端は気門を介して大気に開放され、他端は筋線維内に入り込む。気管は分岐を繰返し、1 μm 以下となり個々の筋線維に直接酸素を供給するため、多くの昆虫では拡散輸送のみで安静時の酸素消費量を維持できる⁽³⁾。しかしながら、大形の昆虫が飛しょうを行う場合には拡散輸送のみでは酸素の供給が不十分であり、対流輸送の寄与が必要となる。気管自体は独立したアクチュエータをもたないが、周りの筋組織が収縮することで、気のあるいは気管自体が押しつぶされ、気管内に流れが発生する。特に飛しょう時では羽ばたき運動により、微小換気体積、高周波数の振動流が生成することが期待される。Weis-Fogh⁽⁴⁾は、静的な状態で得られた計測値より、体内外的气体交換はこの胸部の動きにより生まれる換気流で十分賄えることを示した。試料としてトノサマバッタを用い、翅の位置を変化させ1

回のストロークにより生まれる気管内体積の変化(25 $\mu\text{l}/\text{stroke}$)、および呼気と吸気の酸素濃度の差(大気中と気の中の差が7.1%)を測定し、その積が運動中の酸素消費量より大きいことを示した。しかしながら、体内でのガス輸送に関しては不明な点が多い。本研究では、微小酸素電極⁽⁵⁾を用いてエビガラスズメガの筋組織内の酸素分圧の直接計測を行った。また、飛しょう筋内の酸素分圧と飛しょう強度との関係について検討を行った。

おもな記号

- a : 背縦走筋の頭部側の幅(=0.3 cm)
- b : 背縦走筋の尾部側の幅(=0.4 cm)
- d : 気管の最大直径(=4.0 $\times 10^{-2}$ cm)
- l : 気門と背縦走筋間の気管の長さ(=3.5 $\times 10^{-4}$ cm)
- l_t : 背縦走筋の長さ(=1.0 cm)
- h : 背縦走筋の筋肉束間の最大間隔(=3.5 $\times 10^{-4}$ cm)
- f : 羽ばたきの周波数(=30 Hz)
- Re : レイノルズ数(= $dU/2\nu$)
- U : 太い気管内で予測される最大流速 cm/s
- V_a : 背縦走筋のかんげき間の気の中の体積

* 原稿受付 1997年6月20日。

^{*1} 正員、科学技術振興事業団(☎ 153-0041 東京都目黒区駒場4-7-6)。

V_t : 気門と背縦走筋間の気管体積

α : 周波数パラメータ ($=d/2 \cdot \sqrt{\omega/\nu}$)

ν : 空気の時粘性係数 ($=0.15 \text{ cm}^2/\text{s}$)

ω : 羽ばたきの角速度 ($=2\pi f$)

2. 実験手法

2.1 実験手法 実験試料は実験室飼育の羽化後3～5日のエビガラスズメガ (*Agrius convolvuli*) を用いた⁽⁶⁾。実験準備は試料を炭酸ガスにより麻酔をした後に行った。実験系の模式図を図1に示す。翅、および脚が自由な状態で固定するために、体毛を除去した後、胸部背面上部に金属プレートに接着した。金属プレートは、機械的に指示棒に接続し、マニピュレータにマウントした。酸素電極は、胸部背面の外殻の約1 mm×2 mmを除去し、露出させた飛しょう筋に刺入した。また、同時に対称側の筋組織に熱電対を刺入し、胸部温度を計測した。熱電対はタイプT、 $\phi 50 \mu\text{m}$ の素線を用い、接合部はアクリル樹脂を被覆し絶縁した。飛しょうは、前方の直流ファンにより2～4 m/sの流速を送り、誘起、安定させた。飛しょう行動は、前方に設置した小型CCDカメラによりモニタし、ビデオに録画した。また、個々時刻の羽ばたき振幅は

Fig. 1 Experimental apparatus

Fig. 2 Polarographic microcoaxial electrode

VTRをデジタル画像化し、検出した右前翅の前縁の座標より計算した。図2に酸素電極の先端部の構造を示す。電極はポーログラム形(Pt-Ag/AgCl, -0.6 V)で、先端径2～8 μm を作製し用いた。還元電流は大気と平衡した蒸留水中で200 pA–2 nAで、測定周波数は10 Hzで行った。電極の刺入はピエゾマニピュレータにより行い、送り位置は1 μm 精度の変位計で確認した。筋組織の変形を防ぐために、電極の移動は通常30 μm 、前進10 μm 後退の繰返しにより行った。

2.2 微小酸素電極の特性 図3に30±0.2°Cに保った Theorel buffer⁽⁵⁾内で校正した酸素分圧と還元電流の関係を示す。校正は計測前に2回、直後、および、超音波洗浄器で洗浄後に行った。実験終了後には電極先端に組織の付着物が認められ、10～20%の電流値の低下が見られた。このため、実験直後の校正曲線より得られた係数を用いて、電流値を酸素濃度に変換した。

Fig. 3 Calibration curve

Fig. 4 Stability of the electrode

Fig. 5 Polarogram recorded in the muscle

図4, 5に筋組織内での電極の特性を示す。図4は炭酸ガスで麻酔した後、筋肉表面から500 μm の深さで得られた電極信号の時間変化を示す。信号は初期減少の後、極めて高い安定性を示した。この初期減少は電極表面に筋組織が付着し、酸素分子の拡散層が厚くなった結果として還元電流が減少したと考えられる。45 min 過ぎの電極値の変化は、麻酔からの覚せいが始まり、断続的に動き続けた結果として起きた。図5に、同様に筋組織内で得られたポーログラムを示す。電極への印可電圧は、0 V から-1.0 V の範囲で行った。酸素の還元電位は-0.6 V であり、この付近に電流値の平坦な部が見られることより、試料の筋組織内でも、酸素分圧に比例した電流値が計測されると考えられる。

2・3 計測部位の特定 電極の刺入位置の特定は、三次元内部構造顕微鏡⁽⁷⁾を用い、以下の手順で行った。

(1) 胸部を単離し、OCT コンパウンドを蒸留水により約50%に薄めた水溶液に沈め、低圧力下で1日放置。

(2) 胸部試料をOCT コンパウンドに移し、凍結。

(3) 凍結試料をMICRO SLICERにより、30 μm 厚さで切除し、連続断面をLVRに記録。

(4) 記録した画像より、計算機上で胸部を再構築(シリコングラフィクス, AVS)し、測定経路を特定するために再切断。

ただし、電極の刺入により組織が自動的に暗化したため、付加的な染色等は行わなかった。

3. 結果および考察

3・1 安静時の酸素分圧 安静時の筋肉中での酸

Fig. 6 P_{O_2} profiles in the muscle

素分圧分布を図6に示す。計測は約20試料を用い、神経毒を体液に注射し(10^{-5} M テトロドキシン 0.2 ml), 筋収縮が起きない状態でを行った。また、信号の初期減少の影響を避けるために、電極を筋組織に刺入してから、10 min 経過後より計測を始めた。計測は20 μm ごとで行い、信号が安定した後の20 sの平均値を図6に示した。また、プロットには標準偏差を示した。図6に示すように、安静時の酸素分圧はおもに4~10%の範囲に分布した。条件Run1およびRun2では、酸素分圧は筋肉表面からなだらかに減少し、その後1200 μm および780 μm でそれぞれの最大値が現れた。より深い部位(~1500 μm)では、酸素分圧は小さな極大値を取りながら、再び増加した。一方、条件Run3では、酸素分圧は筋肉表面から深さ600 μm まで増加し、最大値を取り、その後減少、深さ900 μm で極小値が現れ、1000~1800 μm では比較的值が高く平坦な分布を示した。

酸素分圧分布と筋組織の構造を対応付けるために、胸部断面の模式図、および、電極の刺入位置を図7に示す。計測を行った背縦走筋は、四つの筋肉束(第4層めはさらに細分化可能)より構成されている。図7中の矢印は酸素の輸送経路を示す。電極が刺入されていた部位は、おもに背部より1番めおよび2番めの筋肉束に対応する。図7のRun1およびRun2の極大値は、1番めと2番めの筋肉束のかんげきに一致する。このかんげきには、体側から中央へと走る直径30 μm の太い気管が存在し、この気管の間には薄い気管のうが観察される。このため、筋肉束の表面付近は最も酸素の豊富な部位であり、逆に筋肉束の中央部は、気管系の末しょうであり、酸素の最も低い部位と考えられる。定性的には、図7中の最大値、最小値は、この酸素の高い部位、低い部位と一致する。しかしながら、

Fig. 7 Puncturing path of the electrode

Run 3 の分布は他の分布と異なる。これは、胸部の中央付近では酸素は対称面側から供給されたため、筋組織内を拡散する距離は深さ 1 000~2 000 μm の間ではほとんど差がないためだと思われる。

Run 1~3 と刺入経路が一致する条件では、個体によらず図 6 と定性的に一致する分布が再現性よく認められた。ただし、本研究での刺入経路の制御は送り方向の一軸に限れば 1 μm の精度であるが、刺入口、ならびに刺入角度の制御は顕微鏡下での目視であり、また、計測後の刺入経路の特定は 100 μm 程度の精度であるため、定量的な再現性は確認されなかった。1 番めと 2 番めの筋肉束のかんげきで現れる極大値を例に取れば、 $P_{O_2}=8.02\pm0.82\%$ (9 計測) の不確かさが見られた。

3.2 飛しょう中の酸素分圧 飛しょう時には筋収縮に伴い酸素電極の先端部が移動し計測に影響を与えることが考えられるが、顕微鏡観察では筋収縮による電極の動きは極めてわずかであった。また、酸素電極の作動原理上、電極先端が移動した場合には濃度境界層が作用極の周囲に再構成されるため、動いた瞬間に疑似的に高い酸素分圧値を示す。このため、不連続に高い酸素分圧値が現れた条件は結果より除去した。飛しょう実験は約 30 試料を用い、1 回の実験は約 2 h 行い、8~10 回の飛しょうを行わせた。

飛しょう時の結果では、酸素分圧と羽ばたきの強度、計測部位、時間による変化が見られた。図 8 に典型的な分布を示す。図 8(a) は酸素分圧の変化を示し、図 8(a) 中の横線は風刺激を行った時間、また、線上の数字は風速を示す。図 8(b) は胸部温度、(c) は前翅の振幅を示す。図 8(d) は安静時を基準とした翅の上死点と下死点を角度で示した。ただし、図 8(c), (d) には、6 回の羽ばたきの平均値を用いた。図 8 では、

計測時間 5 min 5 s に試料は羽ばたきを開始し、それに伴い酸素分圧は直後の 4 s で 9.95% から 6.27% へと急激に減少した。しかしながら、その後に酸素分圧は増加し始め、一定値に安定した (10 s の平均値で 9.11%)。飛しょうによる酸素分圧の減少、飛しょう開始から 10~20 s 後より増加、約 1 min で一定値に漸近という変化は対象とした筋肉中 (第 1 番めおよび第 2 番めの筋肉束) では、少なくとも筋肉表面から 500~2 500 μm の深さでは、計測部位、および個体によらず観察された。しかしながら、飛しょう前の酸素分圧 P_0 と飛しょう中に安定した酸素分圧 P_1 の関係は、定性的に 1 番めの筋肉束の中央では、 $P_0 > P_1$ 、逆に、2 番めの筋肉束中央では $P_0 < P_1$ 、そして、かんげき付近では、 $P_0 \approx P_1$ の関係が得られた。また、前方からの風の飛しょうおよびガス交換への影響を確認するために、試料に風刺激を与えず、偶発的な自発飛しょうを行わせた場合にも、同様な酸素分圧の変化が起きることが確認された。

結果をより詳細に解析するために、運動の強度と酸素分圧変化の関係を示す。ここでは羽ばたきの振幅を活動状態の指標として用いた。羽ばたき周波数や組織温度なども重要な因子と考えられるが、羽ばたき周波数に関しては振幅 5° 以上の自然な飛行動作中には約 30 Hz で安定しており、周波数の制御は見られなかった。また、胸部温度と酸素分圧の明確な関係も認められなかった。図 9 に酸素分圧と振幅の特徴的な関係を示す。振幅は約 10 s ごとに離散的に変化し、それに伴い酸素分圧が変化している。なお、羽ばたきの振幅は、薄い板を直流ファンの前に置き、風を遮ることで変化させ、試料は風刺激の変化に速やかに反応した。酸素消費量の変化のみを考えると、酸素消費量は振幅に比例して増加すると考えるのが自然であり、振幅の大き

Fig. 8 P_{O_2} at flight condition (Representative variation)

Fig. 9 P_{O_2} at flight condition (Effect of flapping amplitude)

Fig. 10 P_{O_2} at flight condition (Effect of wing position during constant flapping amplitude)

Fig. 11 Correlation between P_{O_2} and wing position

な激しい飛しょうが行われた場合には筋肉中の酸素分圧が低下することが予想される。しかしながら、実際の計測結果では振幅の増加に伴い酸素分圧が増加し、減少に伴い減少する傾向が示された。すなわち、羽ばたき振幅の増加に比例して酸素供給量も増加しており、さらにはより激しい運動時のほうが酸素供給量の能力に余裕があると考えられる。

図 10 に振幅が一定な羽ばたきが行われた場合の酸素分圧の変化を示す。試料は 20 min 3 s に羽ばたきを開始し、5 min 羽ばたきを行い、最初の 2 min はほぼ一定の振幅を維持した。この 2 min は、ほぼ一定の振幅であるのかかわらず、20 min 35 s に明らかな極大値が見られる。この極大値と羽ばたきの関係をより明らかとするために、図 11 に 20 min から 21 min の、酸素分圧、羽ばたき振幅、翅の中間位置(上死点と下死点の中間)を抽出した。翅の中間位置は 20 min 23 s(1 223 s)から 20 min 35 s(1 235 s)の間に、57.0°

Fig. 12 Puncturing path of the electrode

Fig. 13 Tracheal network connection to DLMs

から 80.9° へと変化し、それと同時に酸素分圧が増加している。また、同様に 20 min 45 s(1 245 s)に 60.0° へと中間位置は下がり、酸素分圧も減少している。この酸素分圧と中間位置の関係は、エビガラスズメガが用いているガス輸送の機構を考えると説明可能である。エビガラスズメガは大きな気のないため、気管内に流れを作るには、飛しょう時の筋収縮を利用して気管の断面形状を変化させる。筋緩時の気管の断面形状は円、または、円に近いだ円であり、筋収縮時につぶれただ円となる。計測を行った背縦走筋は、エビガラスズメガでは打下ろし筋であることより、翅の位置が高い状態でし緩しており、低い位置で収縮している(図 15 参照)。この系では、容易に推測されるように、振幅が一定であっても、その平均位置が異なれば、流量は一定には保たれない。また、気管は流れを駆動するポンプであると同時に流路であるために、羽の位置が低い状態では、流路の断面形状が狭くガス輸送効率が低下することが予想される。

3・3 流動条件 安定した飛しょう時の筋肉中の酸素分圧は安静時と比較して大きくは変化しないため、飛しょう時のガス輸送効率は酸素消費量と同程度

に増加していることが必要である。これは、ガス輸送の駆動力である大気と筋組織間の酸素分圧の差が大きくは変化していないことより確認される。昆虫では、酸素消費量は安静時に $0.01 \sim 0.04 \text{ ml O}_2/\text{muscle g./min}$ の範囲にあり、運動時にはその $50 \sim 400$ 倍になることが報告されている⁽³⁾。また、Bartholomew-Cassey⁽⁸⁾ によるさまざまなガを用いて計測した結果では、酸素消費量は体重に弱く依存するが、ホバリング時には安静時の 148 倍に増加することが示されている。すなわち、安静時に比較して見掛け上のガス輸送効率、 $100 \sim 200$ 倍は増加していると概算される。

エビガラスズメガで用いられているガス交換機序を考察するために、気管系の構造および流動条件について検討を行う。図 13 に光学顕微鏡での観察によって得られた気管の形状を示す。図 13 は側部の外殻、および側筋を取り除き、背縦走筋およびその表面を走る気管を露出させたサンプルより得られた顕微鏡写真をトレースした。ただし、他の筋肉および器官に接続した気管は表示していない。図 13 中の斜線部が計測を行った部位に対応する。対象の気管は胸部側表の気門から始まり、紙面垂直方向へ向かった後、背縦走筋の表面に沿って頭部方向へ走る。また、太い気管の末端は、背縦走筋の 3 層と 4 層の間に侵入する。気門と筋肉間には、気のうや断面が広がったような部位は見られない。気管は筋肉束間に入った後も樹状に分岐し、さらに分岐した枝の間には薄い膜上の構造物が見られた。この薄い膜状の気のうは気管枝の末しょうとつながり、また、筋線維間へ入り込む気管の多くはこの気のうから分岐することが観察された。特に対称面付近では、高頻度で筋線維間を並走する気管が観察された。図 14 の黒色で示した最も太い部位では、直径 d が $400 \mu\text{m}$ 、軸方向長さ l は 4.5 mm である。これより、太い気管部での飛しょう時の周波数パラメータは次式で与えられる。

Fig. 14 Tracheal network connection to DLMs

$$\alpha = \frac{d}{2} \sqrt{\frac{\omega}{\nu}} = \frac{0.04}{2} \sqrt{\frac{2 \cdot 3.14 \cdot 30}{0.15}} = 0.71 \dots \dots \dots (1)$$

もし、この区間を単純に円柱形状と仮定すると、気門から背縦走筋までの気管の容積 V_t は以下に概算される。

$$V_t = \pi \left(\frac{d}{2} \right)^2 l = \pi \left(\frac{0.04}{2} \right)^2 \cdot 0.45 = 5.6 \times 10^{-4} [\text{cm}^3] \dots \dots \dots (2)$$

顕微鏡観察では筋肉束間の気管の直径は $5 \sim 35 \mu\text{m}$ である。気管系の構造を考えると、筋肉束間のかんげきは気管を破壊することなく $35 \mu\text{m}$ を超えて広がることは不可能である。これより、気のうに蓄えられる体積は、もし、4 層すべての筋肉束間のかんげきで気のうが完全に広がっていると仮定すると、台形柱で概算できる。

$$V_a = \frac{a+b}{2} \times l_t \times h \times 4 = \frac{0.3+0.4}{2} \times 1.0 \times (35 \times 10^{-4}) \times 4 = 4.9 \times 10^{-3} [\text{cm}^3] \dots \dots \dots (3)$$

以上の概算では、羽ばたきにより、背縦走筋内の気のう容積 V_a の数割が変化すれば、直接換気により筋肉近傍にまで外気を取り込むことが可能となる。しかしながら、筋肉間のかんげきはより細い気管によっても拘束されており、上式で得られた値よりも小さいと推測される。また、運動時の結果は、直直接換気が行われていないことを示す。これより、1 回当たりの換気体積は太い気管部の体積 V_t よりも小さく、断面平均流速の振幅は以下より小さい。

$$U = \frac{V_t \times f}{2} / \pi \left(\frac{d}{2} \right)^2 = \frac{lf}{2} = 6.75 [\text{cm/s}] \dots \dots \dots (4)$$

これより、レイノルズ数は以下の値を超えない。

Fig. 15 Schematic of muscle contraction and trachea deformation

$$Re = \frac{dU}{2\nu} = \frac{0.04}{2} \times \frac{6.75}{0.15} = 0.9 \dots\dots\dots (5)$$

図 15 に筋収縮と気管断面変化の模式図を示す。羽ばたきの打下ろしは、背縦走筋 (Dorsal Longitudinal Muscle) が収縮し、背板 (Notum) を押し上げることで行われる。また、収縮により断面積の増加した背縦走筋に気管は押しつぶされ、内部に流れが発生する。運動時には、この内部流れを利用して物質輸送を増強させている。しかしながら、発生した流れがどのように物質輸送に寄与するかは明らかでない。エビガラスズメガの気管系には、1 回の収縮で気管内のガスと新鮮な大気との入れ替えができるような大きなダイアフラムは観察されない。同様に、気管が筋収縮により完全に閉そくし、体内のガスをすべて排出するとも考えにくい。実際に本研究により得られた運動時の計測結果は、飛しょうが開始した後再び酸素分圧が増加するまでの時間が数十 s であることを考えると、1 回の吸気で大気が筋組織の近傍まで取り込まれるような直接換気は行われていないことを示す。すなわち、吸気された大気は直接筋線維にはたどりつかないため、何らかのメカニズムがなければ、吸気された大気は呼気として外部へと排出されてしまう。トノサマバツタ⁽⁹⁾ やカミキリムシ⁽¹⁰⁾ のような、ある種の大形昆虫では太い気管部に分岐路、または、前後の気門を継ぐように気管路が構成されており、トリの肺と同様に構造的な一方向流れが生成されると期待されるが、用いたエビガラスズメガでは、そのような構造は存在しない。

小さな換気体積でも高周波数の換気を行うことで、ガス交換効率が著しく向上することは、人工呼吸法の一つ、HFV⁽¹¹⁾ として知られている。しかしながら、エビガラスズメガでの流量条件は、知られているメカニズムが有効に働く領域とは明らかに異なる。例えば、Taylor dispersion⁽¹²⁾ と呼ばれるメカニズムでは、軸方向流速の半径方向のこう配を利用し、物質輸送を増強する方法であるが、エビガラスズメガ内で概算される値では、わずかに分子拡散に比較して、3% の増加が期待されるのみである。同様に、呼気と吸気の非対称性を利用して、流れに定常成分 (steady streaming) を作ることで、物質輸送が増大することが知られている⁽¹³⁾⁽¹⁴⁾。特徴的な例として、テーパ管内の振動流を上げる。吸気相では先細りとなる流路形状により流速分布は放物形より平坦な分布となる。一方、呼気相では同じ形状が拡大管となるために、流速分布は管中央で放物形より高いピークをもつ分布となる。結果として、一周期で積分すると断面平均の流量は零となる

が、定常成分として管中央で後退流、管壁で前進流が残る。これにより一つの流路内で物質の供給、除去を行う 2 方向流が存在することになる。

著者はエビガラスズメガでも似たような現象が利用されていると考えるが、前述の例ではレイノルズ数が小さく不十分である。レイノルズ数と周波数パラメータともに 1 程度では、軸方向への流路断面の変化のみではポアズイユ流れからゆがみは期待しにくい。著者の提案は、エビガラスズメガ特有の系に起因する。すなわち、気管系は流路のみでなく駆動ポンプであるため、一周期にわたり断面形状が変化している。低レイノルズ数、低周波数パラメータであるために、流速分布はだ円形状に境界層を合せたポアズイユ流れである。しかしながら、個々の位相により変化する断面形状は定常成分を生成すると期待される。

4. 結 言

エビガラスズメガの飛しょう筋内の酸素分圧を、微小酸素電極により計測し、以下の結果を得た。

(1) 安静時において、酸素の輸送経路である気管系の構造と合致する酸素分圧分布を得た。

(2) 飛しょうにより筋組織内の酸素分圧は、速やかに減少するが、10~20 s 後に増加し始め、約 1 min 後には安静時と同じレベルまで回復した。

(3) 飛しょう中の筋肉内の酸素分圧は、羽ばたき振幅に比例し、より大きな振幅により羽ばたきが行われた場合に、より高い値を示した。

(4) 羽ばたき振幅が一定の場合には、羽ばたきの中間位置が高いほど、高い酸素分圧を示した。

実験試料は、蚕糸・昆虫農業技術研究所発生分化研究室 霜田政美氏より供給を受けた。計測部位の特定は、(財)神奈川科学アカデミー樋口「極限メカトロニクス」プロジェクトの樋口俊郎研究室長、工藤謙一氏、および横田秀夫氏の協力で行われた。また、微小酸素電極の作製、使用に関して、ドイツマックスプランク研究所 Baumgärtl 博士より多大なる支援を受けた。日本での電極作製は、慶應義塾大学理工学部 谷下・岡研究室との共同で行われた。

文 献

- (1) Schmidt-Nielsen, K., *Animal Physiology: Adaptation and Environment*, 4th ed., (1990), 5-126, Cambridge university press.
- (2) Mill, P. J., (Kerkut, G. A. and Gilbert, L. I., eds.), *Comprehensive Insect Physiology Biochemistry and Pharmacology: Integument, Respiration and Circulation*, 3 (1985), 517-593, Pergamon press.
- (3) Weis-Fogh, T., *Diffusion in Insect Wing Muscle*, The

- Most Active Tissue Known, *J. Exp. Biol.*, **41** (1964), 229-256.
- (4) Weis-Fogh, T., Respiration and Tracheal Ventilation in Locusts and Other Flying Insects, *J. Exp. Biol.*, **47** (1967), 561-587.
- (5) Baumgärtl, H., (Ehrly, A. M., Hauss, J. and Huch, R., eds.), Systematic Investigations of Needle Electrode Properties in Polarographic Measurements of Local Tissue PO₂, *Clinical Oxygen Pressure Measurement*, (1987), 17-42, Springer-Verlag, London.
- (6) Kiguchi, K. and Shimoda, M., The Sweet Potato Hornworm, *Agrius Convolvuli*, as a New Experimental Insect: Continuous Rearig Using Artificial Diets, *Zool. Sci.*, **11** (1964), 143-147.
- (7) 工藤謙一・横田秀夫・樋口俊郎, 三次元内部構造顕微鏡の開発, 微小光学研究グループ機関誌, **12-3** (1994), 59-64.
- (8) Bartholomew, G. A. and Casey, T. M., Oxygen Consumption of Moths during Rest, Pre-flight Warm-up, and Flight in Relation to Body Size and Wing Morphology, *J. Exp. Biol.*, **76** (1978), 11-25.
- (9) Weis-Fogh, T., Functional Design of the Tracheal System of Flying Insects as Compared with the Avian Lung, *J. Exp. Biol.*, **41** (1964), 207-227.
- (10) Miller, P. L., The Supply of Oxygen to the Active Flight Muscles of Some Large Beetles, *J. Exp. Biol.*, **45** (1966), 285-304.
- (11) Drazen, J. M., Kamm, R. D. and Slutsky, A. S., High-Frequency Ventilation, *Physiol. Rev.*, **64-2** (1984), 505-543.
- (12) Watson, E. J., Diffusion in Oscillatory Pipe Flow, *J. Fluid Mech.*, **133** (1983), 233-244.
- (13) Hydon, P. E. and Pedley, T. J., Axial Dispersion in a Channel with Oscillating Walls, *J. Fluid Mech.*, **249** (1993), 535-555.
- (14) Dragon, C. A. and Grotberg, J. B., Oscillatory Flow and Mass Transport in a Flexible Tube, *J. Fluid Mech.*, **231** (1991), 135-155.