

## 序 章

生物を取り巻く環境要因は、個々に、あるいは複合して生物に作用する。あらゆる生物の生活は、多くの環境要因に適応して生きていくことであり、適応できる生物のみが、環境の中で自らの位置を獲得していく。しかし、その環境要因は一定不変ではなく、常に変化するため、環境の変化が生物の適応の範囲より大きくなったとき、その生物は生命を維持することが不可能となる。一方、生物は環境の制約を受けるだけでなく、生物自身の生活を通して環境を変化させる。したがって、ある生物と環境との関係を明らかにするためには、種の生活様式と生息する環境を調査し、生物への環境要因の関与とその程度、あるいは逆に生物からの環境への関与を明らかにすることが重要である。本論文では、内水面漁業の最重要種であるヤマトシジミ *Corbicula japonica* と汽水湖宍道湖の環境との相互関係について研究した結果をまとめたものである。

ヤマトシジミはシジミ科、シジミ属の汽水性二枚貝であり、環境変化の大きい河川の河口域や汽水湖に生息している。日本の汽水湖における総漁獲量のうち、約 8 割はこのヤマトシジミであり (Fig.1)、重要な水産資源となっている。本研究の宍道湖においてもヤマトシジミは圧倒的に優占しており、生物量（貝殻部を除いた湿重量）で 97.5% を占め (Fig.2)、H5 年農林統計（農林水産省統計情報部）によれば、漁獲量では全体の 93.4% を占めている。

ヤマトシジミに関する研究は 1940 年代に北海道の汽水湖群における朝比奈 (1941) の生態学的研究にはじまり、その後多くの報告が見られる。

これら一連の研究により、産卵期は 7~9 月の間であることが明らかにされている (朝比奈, 1941; 川島・後藤, 1988)。

生息分布については汽水湖に生息するため、塩分の影響に関する報告が多く、生息範囲は成貝では、3.5~10.5psu (田中, 1984a) とされ、高塩分に対しては 20psu になると生息できない (石田・石井, 1971) が、低塩分に対しては、淡水域にも生息している (佐藤, 1978, 1979; 江川, 1981)。しかし、発生初期においては、淡水では生存できない (朝比奈, 1941; 田中, 1984a) とされ、佐藤 (1978, 1979) によれば、淡水では受精不可能であるため再生産はないと報告されている。また、塩分耐性は水温によって著しく異なり、低水温 (20 ) 時に比べ、高水温 (30 ) 時に塩分耐性は弱くなる (中村ら, 1996a)。

一方、ヤマトシジミの系統進化に関して、ヤマトシジミ、セタシジミ、マシジミの日本に生息する種の染色体の数や形態の違いにより、ヤマトシジミの祖先種からセタシジミの祖先種が分化し、さらに後になってマシジミが分化したとされていた (Okamoto & Arimoto, 1986) が、最近のアイソザイムを用いた研究からヤマトシジミの祖先種が分岐した後、セタシジミとマシジミに祖先種が分岐したことが相次いで報告された (酒井ら, 1994; Hatsumi et al., 1995)。

これまでの報告のほとんどが生息水域の開発工事、移殖放流、大量弊死などに関連した断片的な

報告が多く、ヤマトシジミの生活史を通して体系的に環境との相互関係をまとめた研究はない。

そこで、本研究では、宍道湖が典型的汽水湖であること、ヤマトシジミが湖底での圧倒的優占種であり、かつ懸濁物食性の内在性二枚貝であること、さらに内水面漁業で最も重要な水産資源であるということを基本的事項として考えながらヤマトシジミの生活史と宍道湖の環境との相互関係について検討した。

まず宍道湖におけるヤマトシジミの分布、生息密度と環境要因との関係を明らかにし、その後、自然個体群における新規個体の加入、減耗、成長から、ヤマトシジミの生活史に関する基礎的知見を得た。これらの調査により宍道湖は地形的に湖棚部と湖盆部、およびそれらをつなぐ傾斜部とからなり、ヤマトシジミの生息場所は水深が浅く、底質が砂礫で溶存酸素の豊富な湖棚部のみであり、水深が深く、泥の堆積した湖盆部は全くヤマトシジミの生息場所となっていないことが明らかにされた。さらに、ヤマトシジミと湖内の窒素循環との関係から、環境に対するヤマトシジミの果たす役割について検討した。

一方、ヤマトシジミの環境耐性を明らかにするための生理学的実験、ヤマトシジミ自身が保有している環境適応機構を知るための生化学的実験、そして漁場環境の改善のための覆砂実証実験などを室内および野外で進めてきた。

これら一連の研究から宍道湖において、生活史を通じたヤマトシジミと生息環境との相互関係についていくつかの知見を得たので、統括することにした。

本論文は全6章よりなり、まず第1章では本研究のフィールドである宍道湖の概況をまとめ、最近10ヶ年の宍道湖の水質、プランクトンの調査結果をとりまとめ、宍道湖の時間的空間的特性を検討した。

次いで第2章では、1982年に宍道湖の248調査地点で行った底質、水質およびマクロベントスに関する調査と1995年までの追加調査のデータにより、ヤマトシジミと無機的环境要因との関係を明らかにした。また、フィールド調査に基づいてヤマトシジミを含むマクロベントスの生息を制限する環境要因を見出す新しい解析方法を提起した。さらに環境に対するヤマトシジミの果たす影響として、宍道湖の窒素循環におけるヤマトシジミの役割を定量化した。

第3章ではヤマトシジミの環境要因（塩分、水温、貧酸素、硫化水素）に対する耐性の生理学的実験を行い、本種の環境耐性を調べた。あわせて宍道湖と同じ斐伊川水系のより塩分濃度の高い中海に生息する二枚貝3種（アサリ、サルボウ、ホトトギスガイ）について環境耐性を調べ、中海産の3種と比べ、本種の環境耐性の特徴を明らかにした。

第4、5章では塩分濃度の変化と溶存酸素の欠乏に対するヤマトシジミの適応機構を明らかにするため、いくつかの塩分濃度、溶存酸素濃度の条件を設定した室内飼育から、代謝調節による体内成分の変化を生化学的手法によって調べた。

第6章ではこれまで得られた結果を基にして、シジミ漁業の振興策の一つとしてヤマトシジミ資源の維持・増大を目的とした、覆砂工法による底質改良の実証実験を行った。覆砂した地点におけ

るマクロベントス群集の 3 年間の追跡調査から，ヤマトシジミを中心として覆砂工法の有効性について検討した。

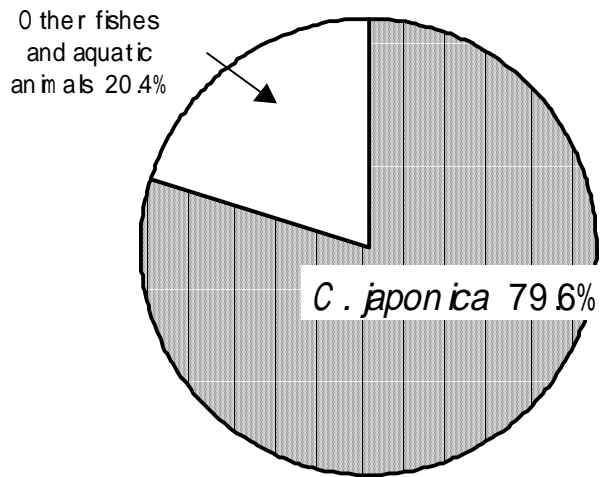


Fig. 1. Percentage of total catch in brackish water lakes in Japan.

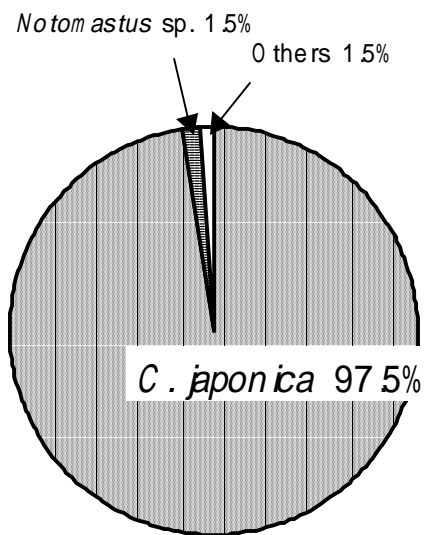


Fig. 2. Percentages in weight(mg/m<sup>2</sup>) of macrobenthic species in Lake Shinji in summer 1982.

# 第1章 宍道湖の環境特性

生物と環境は密接な相互関係にあり、単一不可分の関連した系として存在している。特に汽水湖の環境は海洋や陸水の環境と比べ、環境要因の変動が非常に大きい。そのため生物にとって厳しい環境となり、それぞれ相互の関係はより鮮明に見いだすことができる(國井ら, 1993)。

本研究の対象種であるヤマトシジミは、宍道湖において圧倒的優占種であり、その生息分布域や生息密度は宍道湖の地形や物理・化学的な無機環境要因に規定されると推察される。

宍道湖における環境特性を物理・化学的側面より明らかにすることは、ヤマトシジミの分布や環境耐性、生理的適応についての検討をする上で重要であるばかりでなく、富栄養化・資源管理対策を考える上でも基礎的な知見を提供する。

本章では第1節は既知の研究成果にもとづいて宍道湖の概況をまとめた。第2節は宍道湖定期調査(10年間)の水質のデータをもとに経年変化、経月変化、水平的変化、垂直的变化としてまとめた。また、水質との係わりが大きい動・植物プランクトンについても検討した。

## 第1節 宍道湖の概況

**宍道湖の概況** 宍道湖は島根県から鳥取県にかけて存在する我が国の代表的な汽水湖(海跡湖、変塩型低塩汽水湖)である。その諸元は以下のとおりである。

### 宍道湖の諸元

水面面積	湖岸延長	貯水量	平均水深	平均水位
80.3km <sup>2</sup>	45km	3.66 億 m <sup>3</sup>	4.5m	(+) 0.3m

宍道湖は中国山地を源とし、斐伊川(純淡水) 宍道湖(低塩分汽水) 大橋川(7.3 km) 中海(高塩分汽水) 境水道(7.5 km) 美保湾(内湾) 日本海(海洋)と連なる一連の水系の中にある。この水系は淡水から海水まで2つの水路, 2つの湖そして内湾へと相連続した環境の変化と共に様々な貴重な生態系を有している(Fig. 1-1-1)。

伊達(1990)によると宍道湖への流入河川は17, 最大の河川は斐伊川で流入する全淡水量の約80%を占めている。斐伊川から宍道湖に流入する水量は1日当たり310万m<sup>3</sup>である。これが他の河川からの流入水量を含めて大橋川から中海へ流入する時には423万m<sup>3</sup>/日となり、中海への全流入量の約70%を占める。そして、飯梨川, 伯太川などの他の河川からの流入水が一緒になって境水道から日本海へ出て行く時には620万m<sup>3</sup>/日となる。宍道湖の集水域は、湖面積の約16倍、中海の場合は約6倍である。このために集中豪雨時には、宍道湖の水位が高くなって水害を起こしやすい。

宍道湖, 中海では斐伊川が宍道湖に流入し, 境水道から美保湾に流出するわずか約30kmほどの間に、淡水域から海域にいたる典型的な塩分推移帯が形成されている。このように汽水湖では河川か



ら淡水の流入，海域からは海水の逆入があり，そのことが汽水湖の大きな特性のひとつにもなっている。特に宍道湖では高塩水は中海から大橋川を通じて逆流する。宍道湖水の塩分濃度はこれら淡水と高塩水の流入量により変動する。中海からの高塩水の流入量の多いのは斐伊川の低出水時（Isitobi et al.，1989）と高水温，低気圧時の海面の上昇時である（徳岡ら，1990）。

**湖底地形** 宍道湖の湖底地形は北岸と南岸は水深 3m 付近まで湖棚が発達する。そして狭い湖底傾斜部を経て深さ 4.5～5.5m の平坦な湖底平原が広く広がっている。斐伊川の延長部には湖底三角州が河口から約 3 km 沖合まで確認される。宍道湖の東部もまた大橋川の影響で広く砂が堆積している（徳岡ら，1990）。湖棚には細粒～中粒砂が分布し，湖底傾斜部から湖底平原へと次第に細粒化し，湖底平原はシルト粘土からなる。ただし，その大部分は直径 0.5～1 mm のペレット（*Notomastus* sp. の糞起源）として存在している。ヤマトシジミは湖棚に高密度で生息しているが，水深 4m 以上の湖底平原の泥底には生息していない（中村ら，1983）。また，宍道湖は人間の生活活動とも密接な関係があり，以下に述べるように種々の開発などの自然改変による環境変化も大きい。

**環境改変** 大正末期から昭和のはじめにかけて大橋川の改修が行われ，河積が約 6 割増大したため，昭和 4 年を境として，大橋川両端の水位差は小さくなった。これによって海水の逆流を見るようになり，昭和 7 年頃から沿岸既耕地に塩害が発生して，全く農業用水として使用できなくなった。その頃より宍道湖は汽水湖に変化しシラウオ，ボラ，マハゼなどの汽水性の魚類も漁獲されるようになり，ヤマトシジミの生息分布も広がったものと思われるが詳細な記録は見あたらない。

また，海への出入口である境水道は大正 11 年から昭和 5 年にかけて境港の修築工事が行われて，延長約 2.5 km の防波堤が東に延び，さらに外江干拓地により 1.0 km 延長され，水道は従来の流程 4 km が 7.5 km に延長された。このため中海の平均潮位は 3 cm から 5 cm 上昇し，また中海における潮流の影響を受ける範囲が縮小するようになった。その後，高度経済成長時の人間生活の高度化と多様化により流域から汚濁負荷量も増え，干拓，浚渫などにより水質悪化も進んだ。1968 年から農林水産省と県により，中海の中に広大な干拓地の造成と残水域を淡水化する目的で工事が行われてきた（川那部，1991）。しかし，中海・宍道湖の淡水化は水質環境の悪化などを懸念する地元住民の要望により 1987 年に当分の間，延期することに決定した。

## 第 2 節 宍道湖の水質環境

ベントスは底層の水質環境と密接な関係があり，また，動植物プランクトンは懸濁物食性マクロベントス，特に本湖のヤマトシジミにとっては餌料として非常に重要である。

これまで行われてきた研究は，水質に関しては伊達（1990），Seike et al.（1990），植物プランクトンに関しては秋山（1977a，1977b，1978，1986），動物プランクトンに関しては宮地（1962）の報告がある。また，定期的調査に関しては島根県水産試験場（1977 年～），島根県衛生公害研究所（1984 年～），島根大学（1990 年～）の調査報告がある。しかし，これらの報告は単年度，或い

は特定の環境要因に関する報告であり、水質環境を長期間にわたって、全体を総括し検討した報告は見あたらない。そこで、本節では宍道湖の水質・プランクトンについて最近 10 年間のデータにもとづいて総合的な考察を行った。

## 材料および方法

本研究には 1996 年までの近年 10 年間に、島根県水産試験場が行った宍道湖の毎月一回の定期調査データを用いた。ただし、全窒素量（以下 T-N）、全リン量（以下 T-P）、クロロフィル a 量（以下 Chl.-a）については島根大学理学部化学科、植物プランクトンについては島根県衛生公害研究所のデータを引用した。調査地点は宍道湖湖心部の表層と底層であり、調査項目と方法は下記のとおりである。

**水質** 水温は棒状水銀温度計、透明度は 30 cm セッキ板、pH はガラス電極法（TOYO TD21R）、DO はウインクラー法（アジ化ナトリウム変法）、COD はアルカリ性過マンガン酸カリウム-ヨウ素滴定法、T - N は三菱化学社製微量窒素分析装置 TN-05、T - P はモリブデン酸・ブルー法、Chl.-a はユネスコ法で測定した。塩分量は塩素量を Mohr 法で測定した後、Knudsen の式から塩分量を求めた。平成 6 年からは水温、塩分量、DO は現場型水質測定器 YSI 3800 により測定した。

**植物プランクトン** 水質と同じ調査地点の表層水を手つきのポリピーカーで採取し、実験室で中性ホルマリン溶液を加え、攪拌した後、静置し、プランクトンを沈殿させ、20～50 倍に濃縮して定性定量試料とした。

試料の 25  $\mu$ ℓ を 0.5mm 間隔の罫線入りスライドグラスに滴下し、カバーグラスで覆った後、顕微鏡を用いて定性定量を行った。

**動物プランクトン** 水質と同時に同じ地点で採集した。試料の採集は北原式鉛直曳き定量ネット（xx13、口輪半径 0.25m、濾過部測長 0.8m）を湖底上から表層までほぼ 0.5m/s 程度の速度で鉛直曳きした。船上でネットは付着物がなくなるまで十分な湖水で洗浄を行い、得られた内容物をサンプル瓶にとって 10%濃度になるようにホルマリンを添加し、冷蔵庫で保存した。実験室内で固定した動物プランクトン試料を 1,000mℓ に定容後、うち 1.0mℓ を採取し、光学顕微鏡下で動物プランクトン種の同定を行い、それらの個体数を計測した。

## 結果

最近 10 年間（1986～1996）の宍道湖の湖心部の環境要因の経年変化を Fig.1-2-1 に示し、その平均、最小値、最大値を Table 1-2-1 に示した。そして 10 年間の経月変化を Figs.1-2-2a、1-2-2b、Table 1-2-2 に示した。また、1994～1996 年の各季節の垂直分布を Fig.1-2-3 に、1996 年 8 月の水平分布を Figs.1-2-4a、1-2-4b に示した。以下各環境要因ごとに湖心部の水質を中心に結果をまとめた。

## 水温

**経年変化** ( Figs.1-2-1 , 1-2-2a , 1-2-2b , Tables 1-2-1 , 1-2-2 ) 10 力年での底層水の最高値は 30.6 (1996.8) であり最低値は 1.7 (1986.1) であった。各月の平均でみると底層水の水温が高い月は 8 月 (27.7 ) , 9 月 (25.3 ) , 7 月 (23.8 ) の順であり、低い月は 2 月 (5.1 ) , 1 月 (5.8 ) , 3 月 (6.7 ) である。水温の年較差は約 22 である。

**垂直分布** ( Fig. 1-2-3 ) 垂直的变化はほとんどない。夏期に弱い水温成層が 4m 以深に形成されることがあるが上下差は 2 以内である。

**水平分布** ( Figs.1-2-4a , 1-2-4b ) 表層水については空間的变化はない。底層水については夏季に斐伊川河口付近の西岸の水温が低く、大橋川のある東岸にむかうにしたがって表層水と同様の水温まで上昇している。

## 塩分量

**経年変化** ( Figs.1-2-1 , 1-2-2a , 1-2-2b , Tables 1-2-1 , 1-2-2 ) 塩分量は気象条件に大きく左右されるため経年変化は大きい。表層水は底層水にくらべて変化は少ない。また、底層水は表層水より高濃度である。10 年間の底層水の最大値は 19.5psu(1994.9) , 最低値は 0.93psu(1991.4) であった。表層水の最大値は 10.1(1990.9) , 最低値は 0.30(1993.10) であった。

**垂直分布** ( Fig. 1-2-3 ) 年間を通じて気象条件、中海からの海水の流入量の変化により、塩分躍層が形成されたり消滅したりする。塩分躍層は 4~5m に形成される。

**水平分布** ( Figs.1-2-4a , 1-2-4b ) 斐伊川河口付近、或いは大橋川からの海水の遡上する一部を除いては湖水は良く拡散されており、湖内での空間的地理的塩分濃度の大きな違いはない。

## 溶存酸素量

**経年変化** ( Figs.1-2-1 , 1-2-2a , 1-2-2b , Tables 1-2-1 , 1-2-2 ) 表層水の DO 飽和度の変化は底層水と比べ小さく、最大値は 160% , 最小値は 60.3% を示し、ほとんどの場合 100~105% である。しかし、湖心部の底層水は 0~141% の範囲で季節的に大きく変化する。冬季から春季には 70% 以上が多いが、夏季 6~9 月には DO 飽和度が減少する。特に 8 , 9 月には 0% 近くまで低下する。

**垂直分布** ( Fig. 1-2-3 ) 宍道湖での DO 飽和度の垂直変化は塩分濃度の変化と非常に強く対応している。塩分躍層形成下で DO 濃度が減少している。したがって、塩分躍層の上の 4m 以浅では DO 飽和度が豊富であるが、躍層の下の 4m 以深で DO 濃度が減少している。

**水平分布** ( Figs.1-2-4a , 1-2-4b ) 底層水を見るとき St.3 の湖棚と St.1 , St.2 の湖底平原とに大きく 2 つに分けられる。湖棚の底層水における DO 飽和度は表層水の DO 飽和度に近く、それに対して湖底平原の底層水は DO 飽和度が減少しやすい。特に 8・9 月に減少する。

**透明度** 最近 10 力年で大きな変動はなく、0.8~2.4m , 平均 1.3m である。冬期は透明度が高く、12 月の平均 1.6m , 1 月が 1.5m であった。透明度が低いのは 6~10 月であり 1.2m 以下であった ( Figs.1-2-1 , 1-2-2a , Tables 1-2-1 , 1-2-2 ) 。

**pH** 透明度と同様に 10 力年の変化は少ない。10 力年の平均は表層水が 8.04 , 底層水が 7.77 であり

表層水が底層水に比べて通常わずかに高い。

季節的に見ると9月が最も高く、表層水が8.30、底層水が8.01であり、最も低いのは2月の表層水の7.75、底層水の7.67であった(Figs.1-2-1, 1-2-2a, Tables 1-2-1, 1-2-2)。

**COD** 10年間で明らかな増加、或いは減少傾向はうかがえない。0.30~7.40ppmの範囲であり10カ年平均値は表層水で3.31ppm、底層水で3.48ppmである。季節的に見ると10月が最も高く表層水で3.84ppm、底層水で3.93ppmであった(Figs.1-2-1, 1-2-2b, Tables 1-2-1, 1-2-2)。

**T-P** 10カ年のT-Pをみると10~233ppbの広い範囲にあり平均値は表層水で44.8ppb、底層水で51.6ppbであった。年変動は規則的ではなく年によって異なる。9月が最も高く表層水で59.2ppb、底層水で89.0ppbであった(Figs.1-2-1, 1-2-2b, Tables 1-2-1, 1-2-2)。

**T-N** T-N濃度は13.0~820ppbの範囲にあり、10カ年の平均値は表層水で376.9ppb、底層水で55.1ppbであった。T-Nと同様季節変化に一定の規則性は余り見られない。表層水より底層水は低い値を示している(Figs.1-2-1, 1-2-2b, Tables 1-2-1, 1-2-2)。

**Chl. -a** 2.6~60.1ppbの範囲で平均値は表層水で16.4ppb、底層水で14.6ppbであった。季節変化と垂直分布に一定の規則性はみられない(Figs.1-2-1, 1-2-2b, Tables 1-2-1, 1-2-2)。

**植物プランクトン** 10年間(1986~1995)の優占種と頻度百分率、経年変動をFig.1-2-5に示した。

宍道湖において過去優占種として出現した種は珪藻の*Cyclotella* sp.、緑藻の*Dictyosphaerium* sp.、ラン藻の*Coelosphaerium* sp.、*Aphanocapsa* sp.、*Merismopedia* sp.、および*Microcystis incerta*であり、このうちラン藻の*Microcystis incerta*が最も卓越する。

水平的分布は宍道湖・中海水系の植物プランクトンの地理的分布をFig.1-2-6に示した。宍道湖の斐伊川河口付近から、大橋川、中海、境水道へと、淡水から海水への塩分の傾斜と同様に植物プランクトンも淡水種から汽水種、そして海産種と移行している。宍道湖では淡水、汽水性植物プランクトンが出現し、中海では海産種と汽水種のものが出現している。

**動物プランクトン** 10年間(1986~1995)の優占種と頻度百分率、経年変動をFig.1-2-5に示した。

10カ年の間に優占種として出現した動物プランクトン種は宍道湖では*Sinocalanus tenellus*が最も卓越した動物プランクトンであり、次いで*Copepoda nauplius*、*Keratella cruciformis*であった。

## 考察

**10年間の水質変動** 水質の調査結果はあくまで採水の際の瞬間値であり、数値は大きなタイムスケールで評価しなければならない。そこで本研究は10年間スケールで調査結果をまとめ、検討を行った。

水質はその年の気象によって大きく変動する。例えば1994年8月は異常気象で最高気温が38.5℃、連続真夏日が48日間、雨が20日間降らなかった。その影響を受けて宍道湖も記録的な水温(30.4℃)まで上昇し、塩分濃度は表層では9.9psu、底層水では19.5psuと非常に高くなった。それに伴いDO

飽和度は底層水で7%まで減少し、貧酸素水塊が形成された。

10年間の水質変動を詳細に見ると1990年頃から水温がわずかではあるが高くなる傾向がうかがえる。そして底層水のDO飽和度が減少し貧酸素状態になることが多くなっている様に推察される。

**季節変動** 季節的に見ると夏期8,9月の水質が生物生息を規定しやすい。例えば夏期8,9月には高気温,少雨,無風になりやすく,その影響で水温,塩分濃度の上昇,湖底における溶存酸素量の減少などが顕著に見られる。

**垂直変化** 宍道湖にも中海ほど強くはないが塩分躍層(密度躍層)を生じることもある。この塩分躍層が溶存酸素の垂直変化に大きな影響を及ぼしている。表層水では空気中からとけ込んでくる酸素の他に植物プランクトンの光合成によって大量の酸素が産出されるので年間を通じて溶存酸素飽和率は100%付近である。一方,光が届かない底層水中では水温が上昇する時期になると,底層水や底泥中に含まれる有機物がバクテリアによって分解を強く受ける結果,底層水中の溶存酸素が著しく消費され,夏には湖底は無酸素状態にまで低下する。溶存酸素の豊富な表層水と酸素の欠乏した底層水は塩分躍層があるため上下方向の混合が妨げられている。そのため塩分躍層と逆の形の酸素の躍層が形成される。このような底層水における貧酸素化は底泥からの窒素やリンの溶出を促進させる。そしてこのことが湖内の富栄養化に大きな役割を果たしていると思われる。

宍道湖は中海に比べて塩分躍層は湖底近く(4~5m)に形成され,あまり強くない。また塩分躍層は形成されない場合も多い。

**水平的分布** 宍道湖の中では斐伊川から流入する淡水と大橋川から流入する海水は良く混合し,宍道湖湖内では水質の差異は比較的少ない。ただし沿岸部の水深の浅い湖棚部と水深の深い湖底平原部の底層水では水質に違いがみられる。湖底平原部の底層水は塩分躍層の下部にあり,水が停滞しやすく塩分濃度が高く,溶存酸素量は少ない一方で,栄養塩は高くなりやすい。

宍道湖における水質の水平分布の特徴は,同一水系にある宍道湖・中海・美保湾の各水域でそれぞれ水質の違いが大きいことである。一つの川で結ばれた同じ汽水湖でありながらそれぞれ強い独自性を持っている(宮地,1962)。特に塩分濃度の斐伊川から境水道への傾斜に見られる宍道湖(Mixo-oligohaline)と中海(Mixo-polyhaline)の違いがそれぞれ宍道湖と中海の環境特性と関連している。

**植物プランクトン** 宍道湖の植物プランクトンは汽水および淡水産の植物プランクトンによって構成される(Fig. 1-2-5)。宍道湖の塩分濃度の変化に伴って植物プランクトンの分布の違いは約3.5psu程度を一つの臨界点として起こり,この濃度以下では淡水湖沼型のフロラ構成を示すものであるが,塩分濃度が3.5psu以上に上昇するとともに種相は徐々に汽水型に変化していく。

塩分に対して広範囲な適応能力を持った藻類には珪藻類が多く,一方緑藻類及び藍藻類については,その大部分が淡水性のものである。したがって汽水域における植物プランクトン相の主体は珪藻類であり,宍道湖のような低塩性汽水湖では*Cyclotella nana*, *Cyclotella cryptica*, *Chaetoceros muelleri*などが量的にも優占種として重要な役割を果たすことになる。これに対して,

緑藻類及びラン藻類プランクトンについてみると、わずかの浸透圧上昇に対しても著しく生理的に障害される（秋山，1979）傾向が認められる。

淡水型フロラを象徴するものは夏期における「水の華」現象時の *Microcystis*, *Amabaena*, *Oscillatoria* などの浮遊性ラン藻類の出現によって特徴づけられている。これらの種はいずれも富栄養型湖沼の指標生物であり、この点で宍道湖は典型的な富栄養湖として認めることができる。しかし、気象的要因によって春～夏期に著しい海水の流入がある場合は、これらの種の発生は認められない。このことは湖沼の栄養度の変化によるものではなく湖水の塩分濃度の上昇と、これに対応するこれらの藻類の浸透圧耐性が原因である。すなわち、宍道湖のような汽水湖沼ではこれら藻類による汚濁の指標は成立しない（秋山，1975，1979，1980；中村ら，1983）。

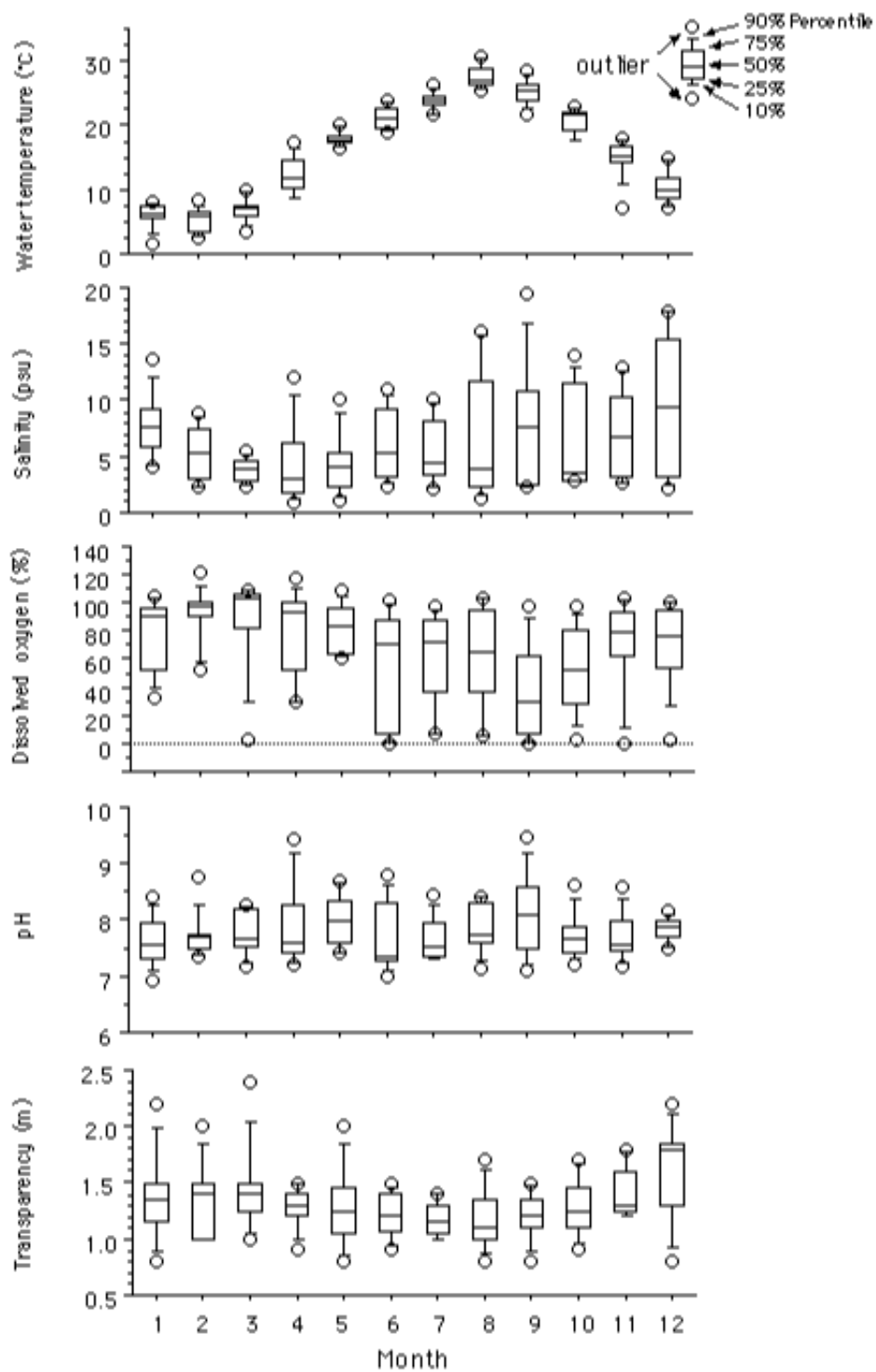
**動物プランクトン** 宍道湖の動物プランクトンは広塩性汽水種が優占し、その種数は余り多くなく、通常は橈脚類の *Sinocalanus tenella* が優占している。その他には Nauplius 幼生（種不明）、*Oithona nana*、輪虫類の *Brachionus plicatilis* などが多く発生している。宍道湖の動物プランクトンについては近年ほとんど調べられていなく知見に乏しい。特に現存量については山路が1960年に調べたのみである（宮地，1962）。動物プランクトンは湖内の物質循環や生物生産など検討する上で重要な資料となるので今後の調査が必要である。

Table 1-2-1. Mean, maximum and minimum data of various environment factors for decade (Jan.,1986-Aug.,1996) at the central part in Lake Shinji

Layer		WT ( )	DO (%)	Sa (psu)	Chl.-a (ppb)	COD (ppm)	T-P (ppb)	T-N (ppb)
Surface	Min	2.0	60	0.3	4	0.30	10	2
	Max	32.2	160	10.1	59	6.90	233	82
	Mean	16.1	104	3.6	16	3.31	45	37
Bottom	Min	1.7	0	0.9	3	0.80	13	1
	Max	30.6	141	19.5	60	7.40	209	46
	Mean	16.0	70	6.1	15	3.48	52	5

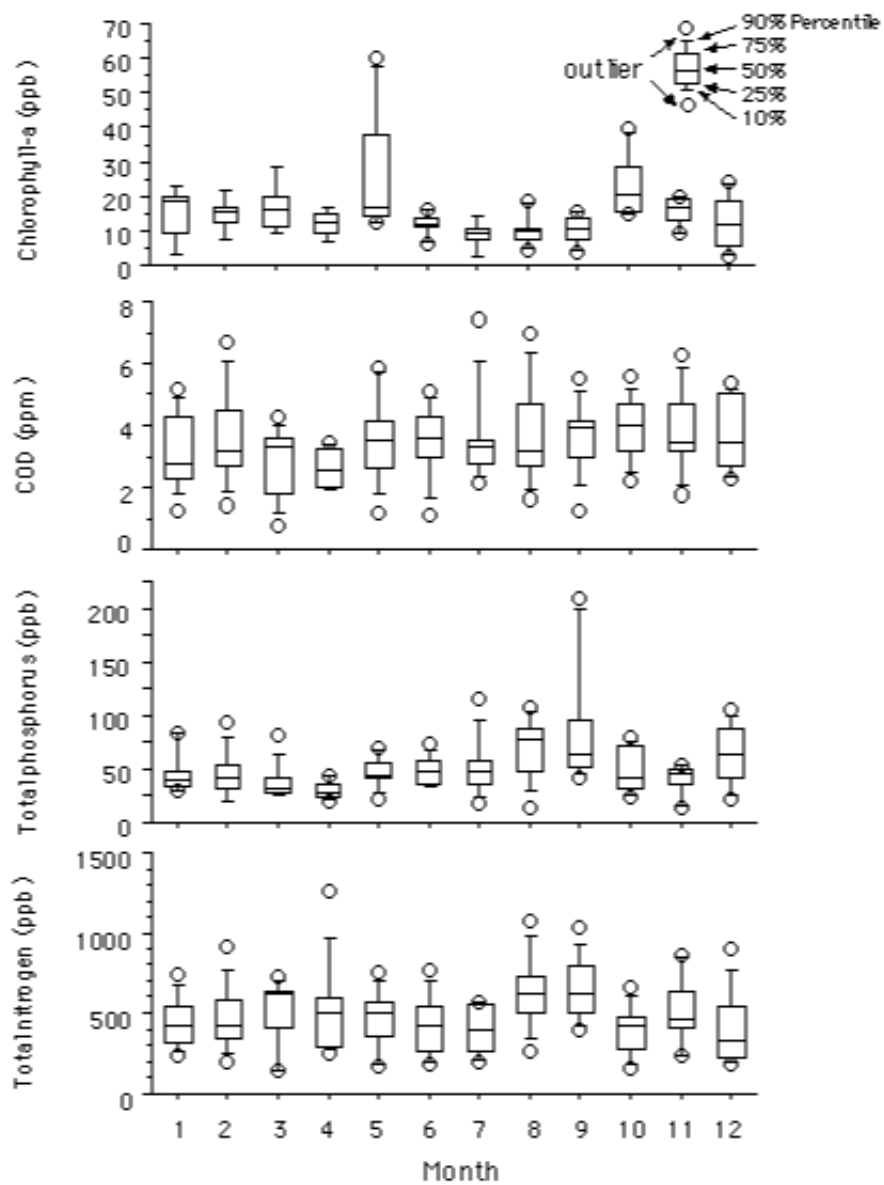
Note: WT: Water Temperatuer; DO: Dissolved Oxygen; Sa: Salinity; Chl.a: Chlorophyll-a; COD: Chemical Oxygen Demand; T-P: Total Phosphorus; T-N: Total Nitrogen; Tra: Transparency



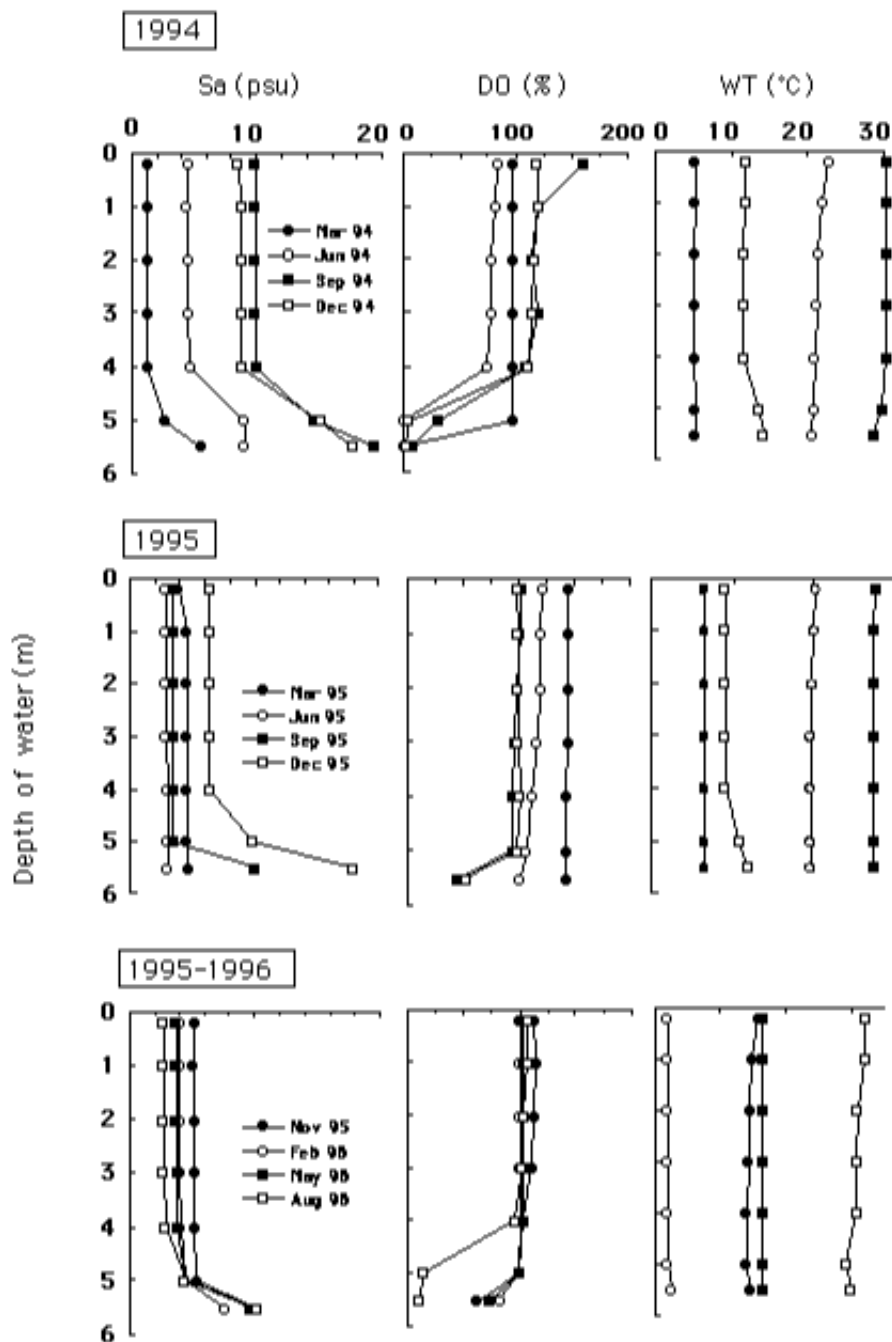


**Fig. 1-2-2a.** Monthly changes in water temperature, salinity, dissolved oxygen, pH and transparency for decade in bottom water at the central part in Lake Shinji

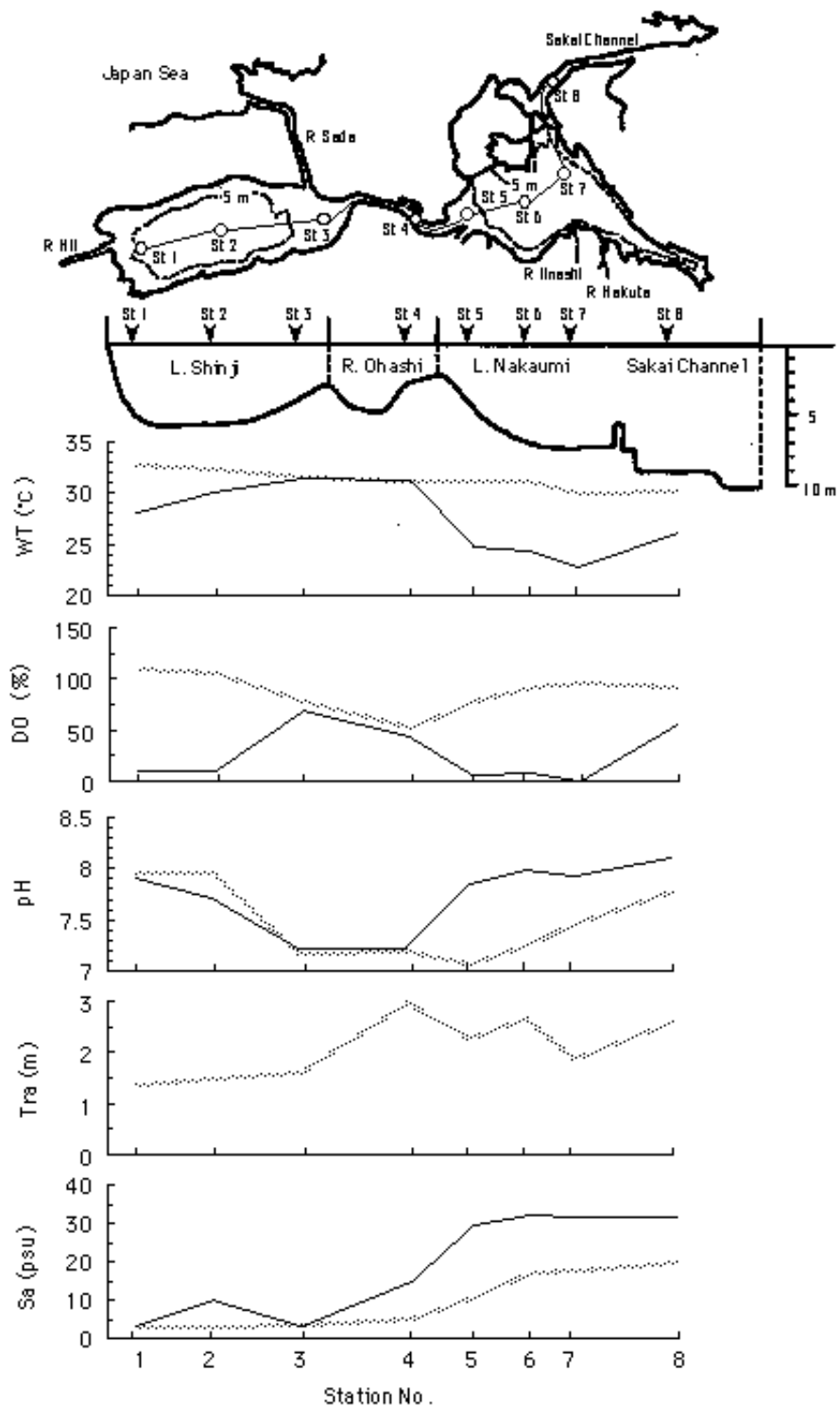




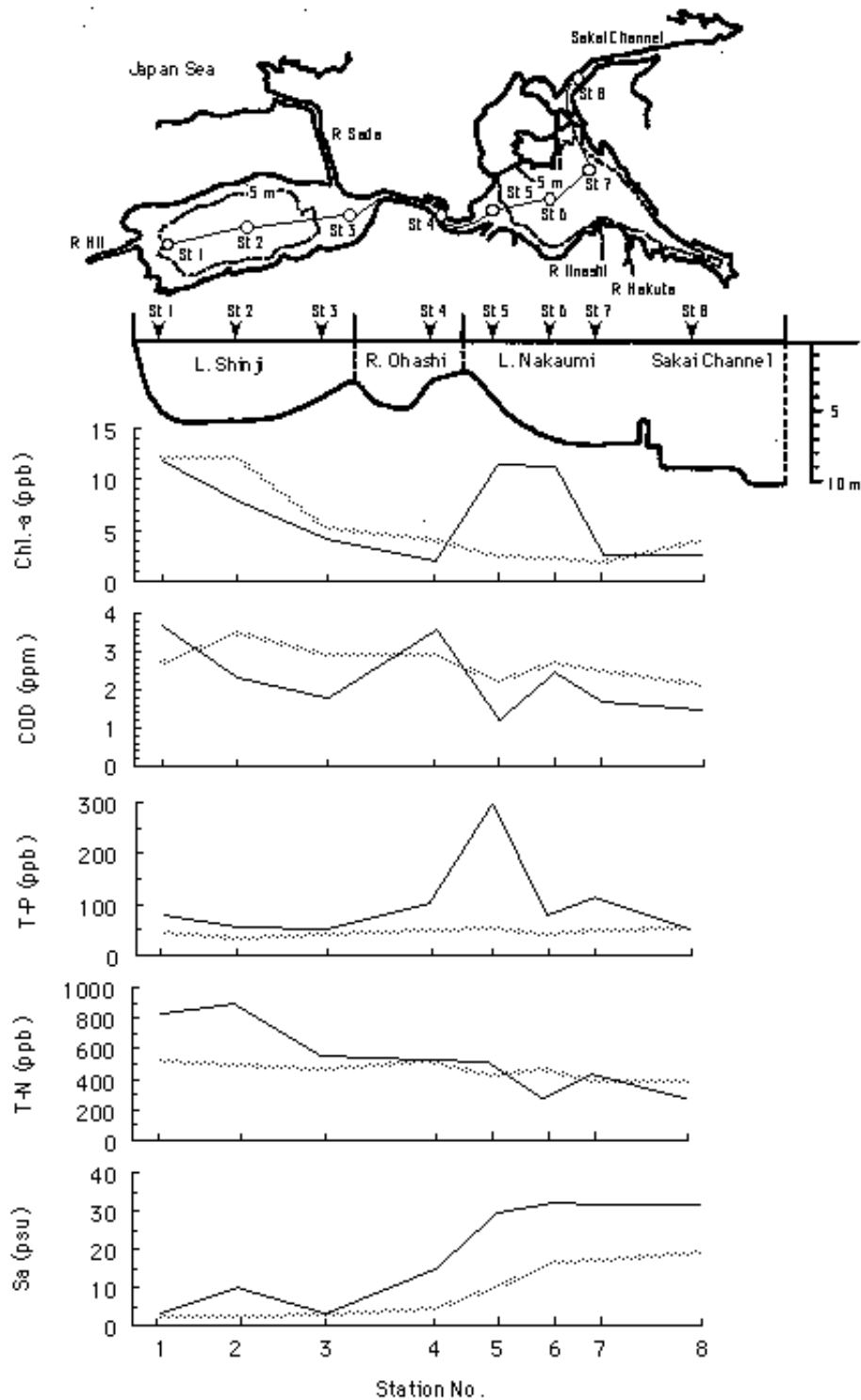
**Fig. 1-2-2b.** Monthly changes in chlorophyll-a, chemical oxygen demand(COD), total phosphorus, and total nitrogen for decade in bottom water at the central part in Lake Shinji.



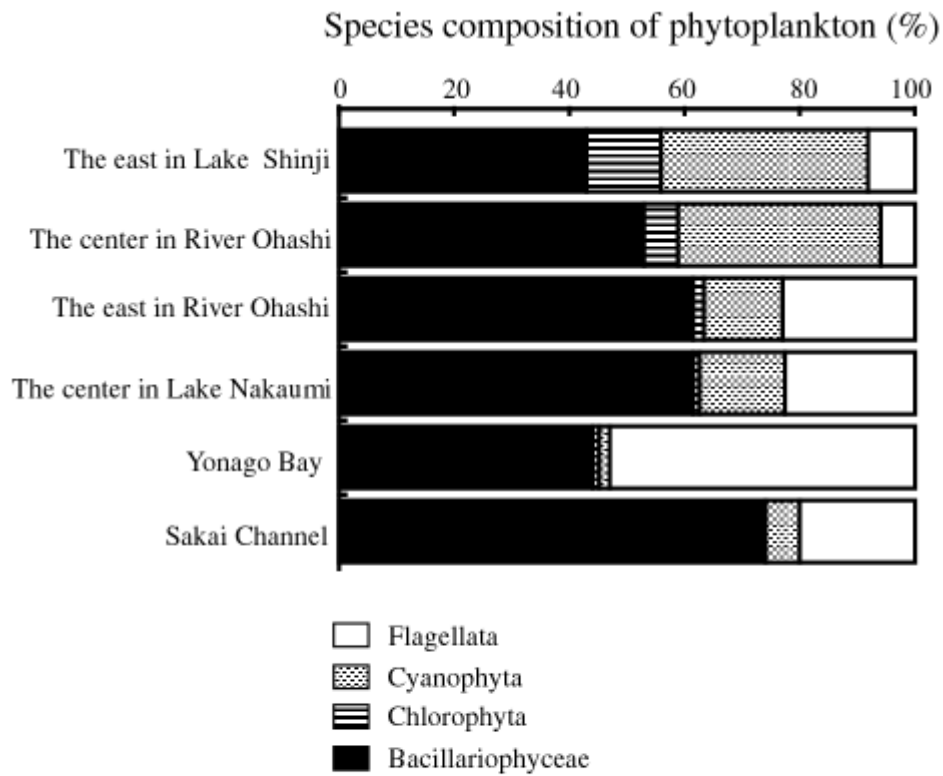
**Fig. 1-2-3.** Vertical profiles of salinity(Sa) dissolved oxygen(DO) and water temperature(WT) for three years at the central part in Lake Shinji.



**Fig. 1-2-4a.** Distributions of water temperature(WT), dissolved oxygen(DO), pH, transparency(Tra) and salinity (Sa) observed along the cruising line in August, 1996.



**Fig. 1-2-4b.** Distributions of Chl a, COD, T-P, T-N and salinity observed along the cruising line in August, 1996.



**Fig. 1-2-6.** Species composition of phytoplankton at sites between Lake Shinji and Sakai Channel. This graph was quoted from Date, 1990.

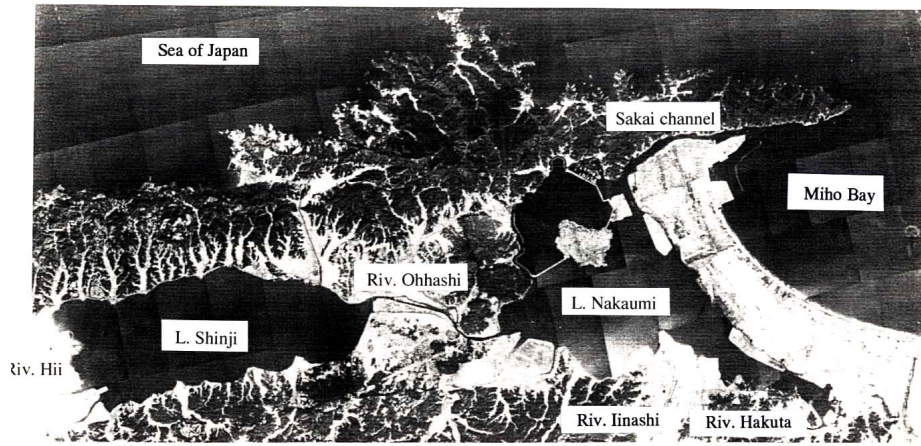


Fig. 1-1-1. An aerial photograph showing Lakes Shinji and Nakaumi

Table 1-2-1. Mean, maximum and minimum data of various environment factors for decade (Jan.,1986-Aug.,1996) at the central part in Lake Shinji

Layer		WT ( )	DO (%)	Sa (psu)	Chl.-a (ppb)	COD (ppm)	T-P (ppb)	T-N (ppb)	pH	Tra (m)
Surface	Min	2.0	60	0.3	4	0.30	10	24	6.92	0.7
	Max	32.2	160	10.1	59	6.90	233	820	9.81	2.4
	Mean	16.1	104	3.6	16	3.31	45	377	8.04	1.3
Bottom	Min	1.7	0	0.9	3	0.80	13	13	6.92	
	Max	30.6	141	19.5	60	7.40	209	464	9.46	
	Mean	16.0	70	6.1	15	3.48	52	55	7.77	

Note: WT: Water Temperatuer; DO: Dissolved Oxygen; Sa: Salinity; Chl.a: Chlorophyll-a; COD: Chemical Oxygen Demand; T-P: Total Phosphorus; T-N: Total Nitrogen; Tra: Transparency

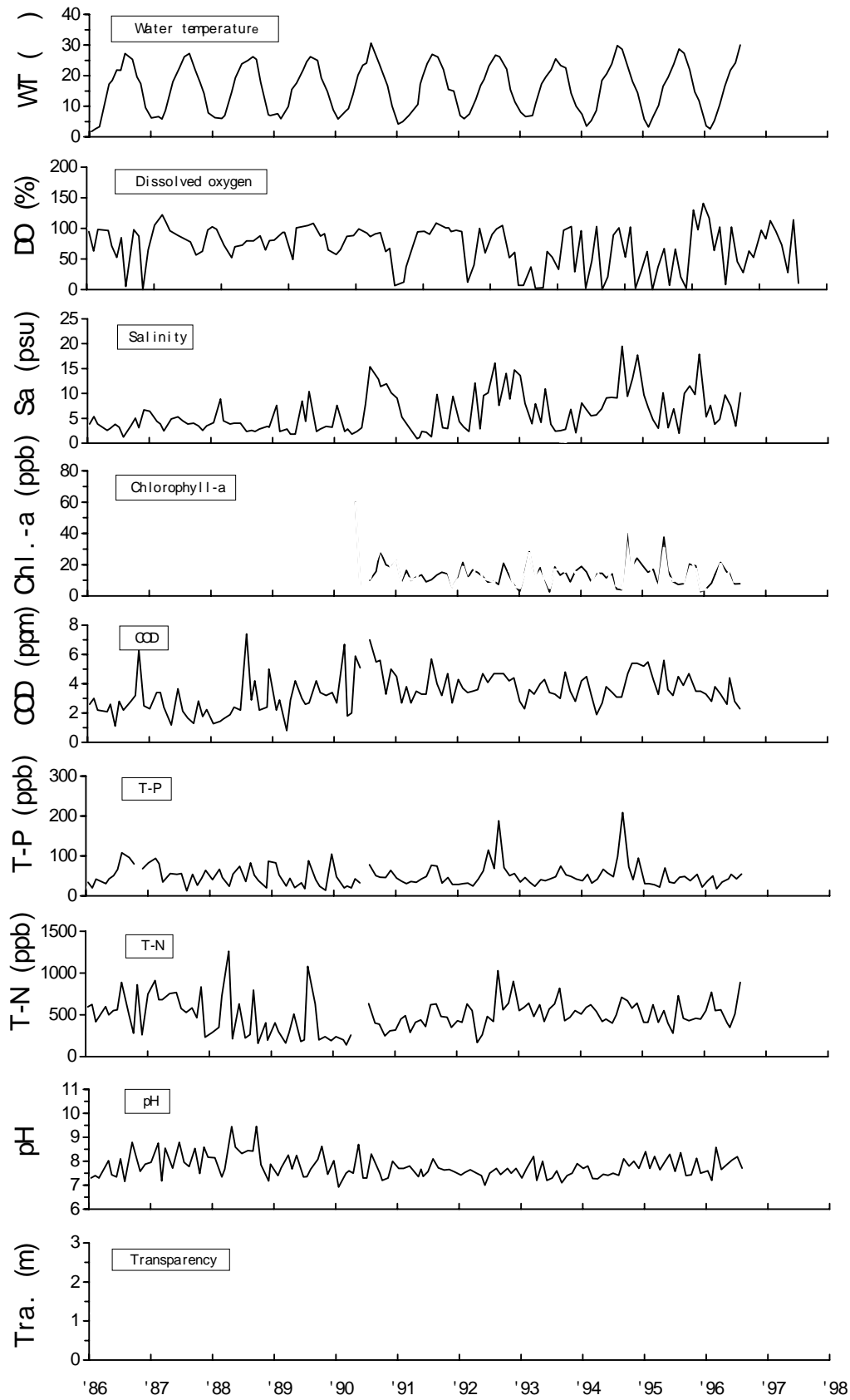


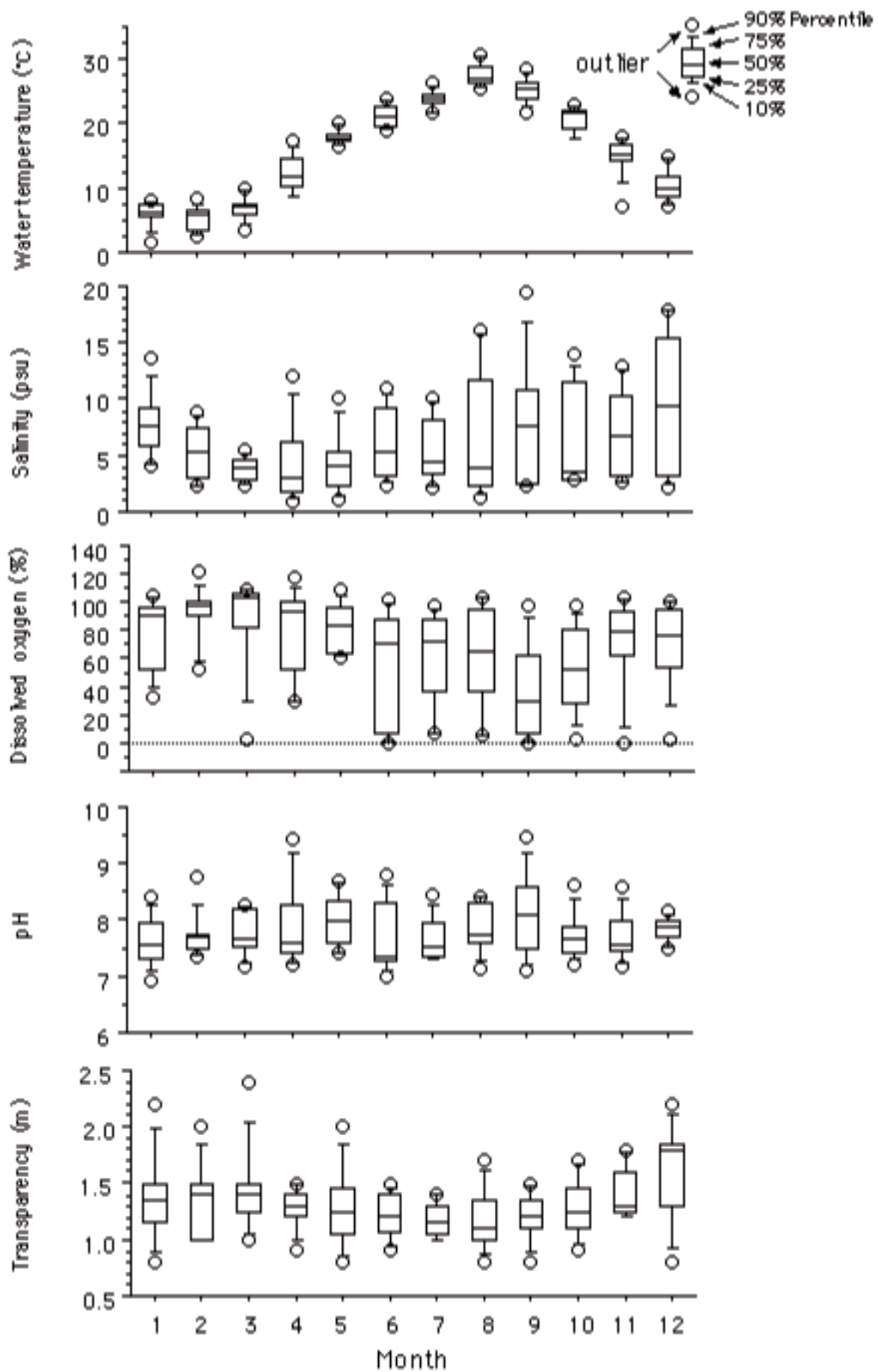
Fig. 1-2-1. Changes in environment factors for decade at the central part in Lake Shinji and represent surface and bottom layers, respectively.



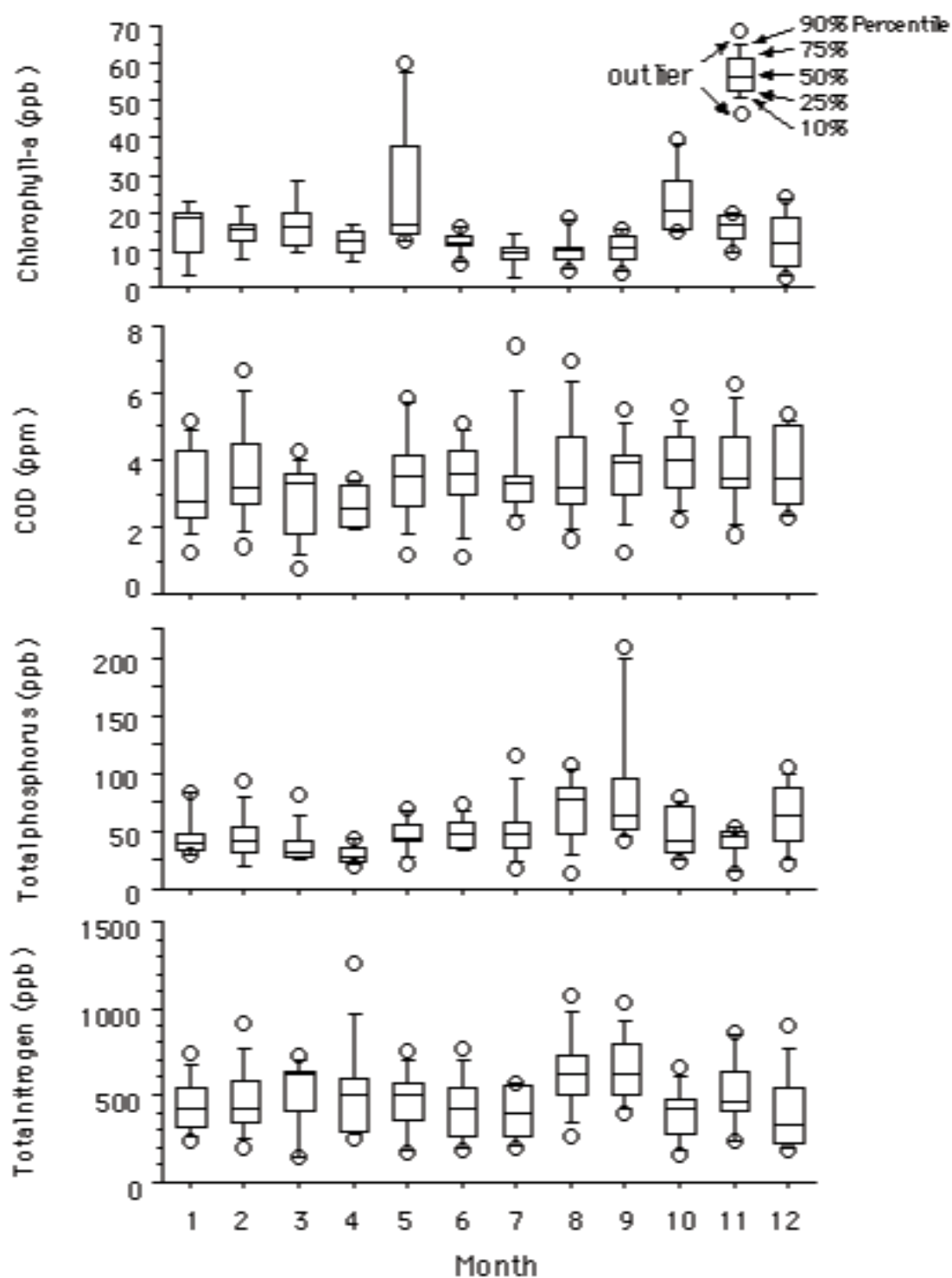
Table 1-2-2. Monthly mean, maximum and minimum of water environment data for decade (Jan.,1986-Aug.,1996) at central part in Lake Shinji

Item	Layer	Month												Mean
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
WT ( )	S	Min	2.6	2.0	3.3	8.8	16.5	19.5	22.0	25.5	21.6	17.3	7.0	6.8
		Max	7.6	8.3	10.4	17.2	21.3	24.1	26.6	32.2	30.4	23.1	16.9	11.9
		Mean	5.5	4.9	6.9	12.7	18.4	22.2	24.4	28.4	25.8	20.8	14.6	9.2
	B	Min	1.7	2.6	3.3	8.6	16.5	18.8	21.7	25.5	21.8	17.8	7.2	7.0
		Max	8.0	8.4	9.9	17.2	20.2	23.8	26.2	30.6	28.6	23.0	18.1	15.0
		Mean	5.8	5.1	6.7	12.1	17.8	21.2	23.8	27.7	25.3	20.8	14.8	10.6
DO( % )	S	Min	94.8	73.2	93.6	90.0	86.0	84.0	71.1	60.3	66.8	73.6	90.5	77.6
		Max	145.0	126.0	142.0	114.0	112.8	125.0	129.7	139.0	160.0	122.0	119.0	119.0
		Mean	106.3	100.2	109.1	101.7	102.7	106.9	103.7	101.3	106.0	100.9	105.2	101.9
	B	Min	33.0	52.3	2.0	29.0	61.0	0.0	7.0	5.1	0.0	3.0	0.0	2.0
		Max	130.0	122.0	141.0	117.0	108.2	102.3	114.0	103.0	98.0	97.5	102.6	101.0
		Mean	83.5	90.9	94.5	80.6	81.5	54.3	65.4	55.7	37.7	52.6	68.9	70.8
Sa (psu)	S	Min	1.44	1.31	1.30	0.80	0.93	2.32	2.02	0.80	0.40	0.30	1.05	2.00
		Max	9.30	6.40	4.06	3.63	4.38	5.40	5.60	8.60	10.14	7.50	8.87	8.50
		Mean	4.43	3.61	2.82	2.01	2.75	3.59	3.51	3.75	4.27	3.83	4.27	4.88
	B	Min	3.87	2.33	2.38	0.93	1.11	2.38	2.20	1.24	2.33	2.80	2.59	2.10
		Max	13.60	8.86	5.50	12.10	10.10	10.90	10.10	16.10	19.50	14.00	13.00	17.90
		Mean	7.25	5.58	3.79	4.27	4.63	6.11	5.26	6.77	7.44	6.64	6.58	8.86
Chl.-a (ppb)	S	Min	5.3	6.9	8.9	5.9	9.2	4.8	5.2	7.0	4.8	15.5	14.9	3.7
		Max	39.0	23.8	27.1	15.9	59.4	20.1	18.5	17.3	23.5	49.6	24.9	37.1
		Mean	18.4	14.0	13.9	11.4	25.8	11.0	11.8	12.8	15.3	30.0	18.0	14.4
	B	Min	7.6	9.2	7.0	12.1	6.3	2.6	4.4	4.0	15.1	9.1	2.7	2.9
		Max	21.5	28.2	16.6	60.1	16.4	14.1	18.6	15.7	39.8	20.0	24.2	22.7
		Mean	14.8	16.4	12.0	26.2	11.9	8.8	10.0	10.3	23.4	15.8	12.3	13.2
COD (ppm)	S	Min	0.80	1.28	0.30	0.70	1.00	1.20	1.20	1.40	1.53	1.80	1.12	1.60
		Max	6.00	6.10	4.60	4.20	6.00	5.30	5.50	6.70	6.40	6.60	6.90	5.90
		Mean	3.18	3.25	2.54	2.65	3.43	3.38	3.40	3.71	3.66	3.84	3.32	3.41
	B	Min	1.28	1.44	0.80	1.90	1.18	1.10	2.13	1.65	1.30	2.20	1.76	2.24
		Max	5.20	6.70	4.30	3.50	5.90	5.10	7.40	7.00	5.50	5.60	6.30	5.40
		Mean	3.21	3.61	2.82	2.60	3.57	3.48	3.59	3.78	3.67	3.93	3.83	3.69
T-P (ppb)	S	Min	23.0	16.0	25.0	10.0	21.0	24.0	13.0	15.0	33.0	14.0	14.0	27.0
		Max	80.0	71.0	42.0	42.0	60.0	55.0	89.0	70.0	92.0	98.0	81.0	233.0
		Mean	47.4	39.1	31.1	24.4	39.9	39.6	45.4	49.4	59.2	49.5	43.1	69.6
	B	Min	29.0	20.0	25.0	20.0	21.0	33.0	18.0	13.0	41.0	24.0	14.0	22.0
		Max	83.0	94.0	81.0	44.0	70.0	74.0	115.0	108.0	209.0	80.0	54.0	105.0
		Mean	46.7	45.3	37.6	30.3	47.2	48.2	51.4	71.0	89.0	48.3	40.6	63.2
T-N (ppb)	S	Min	64.0	150.0	137.0	80.0	128.0	210.0	162.0	97.0	24.0	125.0	120.0	110.0
		Max	580.0	620.0	640.0	560.0	500.0	646.0	690.0	720.0	820.0	760.0	610.0	550.0
		Mean	382.1	442.8	419.0	387.2	302.0	377.3	340.0	361.7	401.9	385.4	387.7	336.0
	B	Min	29.0	20.0	25.0	20.0	21.0	33.0	18.0	13.0	41.0	24.0	14.0	22.0
		Max	83.0	94.0	81.0	44.0	70.0	74.0	115.0	108.0	209.0	80.0	464.0	105.0
		Mean	46.7	45.3	37.6	30.3	47.2	48.2	51.4	71.0	89.0	48.3	82.9	63.2
PH	S	Min	6.92	7.10	7.27	7.28	7.54	7.45	7.59	7.07	7.40	7.03	6.96	7.53
		Max	8.60	8.92	8.60	9.68	8.79	9.08	8.90	8.70	9.81	9.30	8.61	8.40
		Mean	7.87	7.75	7.89	8.16	8.07	8.10	8.15	8.14	8.30	8.09	7.95	8.00
	B	Min	6.92	7.20	7.18	7.20	7.40	7.00	7.30	7.15	7.10	7.20	7.18	7.50
		Max	8.40	8.76	8.58	9.45	8.70	8.79	8.45	8.42	9.46	8.62	8.59	8.17
		Mean	7.62	7.67	7.79	7.80	7.91	7.67	7.71	7.84	8.01	7.72	7.69	7.83
Tra( m)	Min	0.8	0.8	1.0	0.7	0.8	0.9	1.0	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8	
	Max	2.3	2.0	2.4	2.0	2.0	1.5	1.5	1.7	1.5	1.7	1.8	2.2	
	Mean	1.5	1.3	1.5	1.3	1.3	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.3	1.6	1.3

Note: WT: Water Temperature; DO: Dissolved Oxygen; Sa: Salinity; Chl.a: Chlorophyll-a; COD: Chemical Oxygen Demand; T-P: Total Phosphorus; T-N: Total Nitrogen; Tra: Transparency; S: Surface; B: Bottom

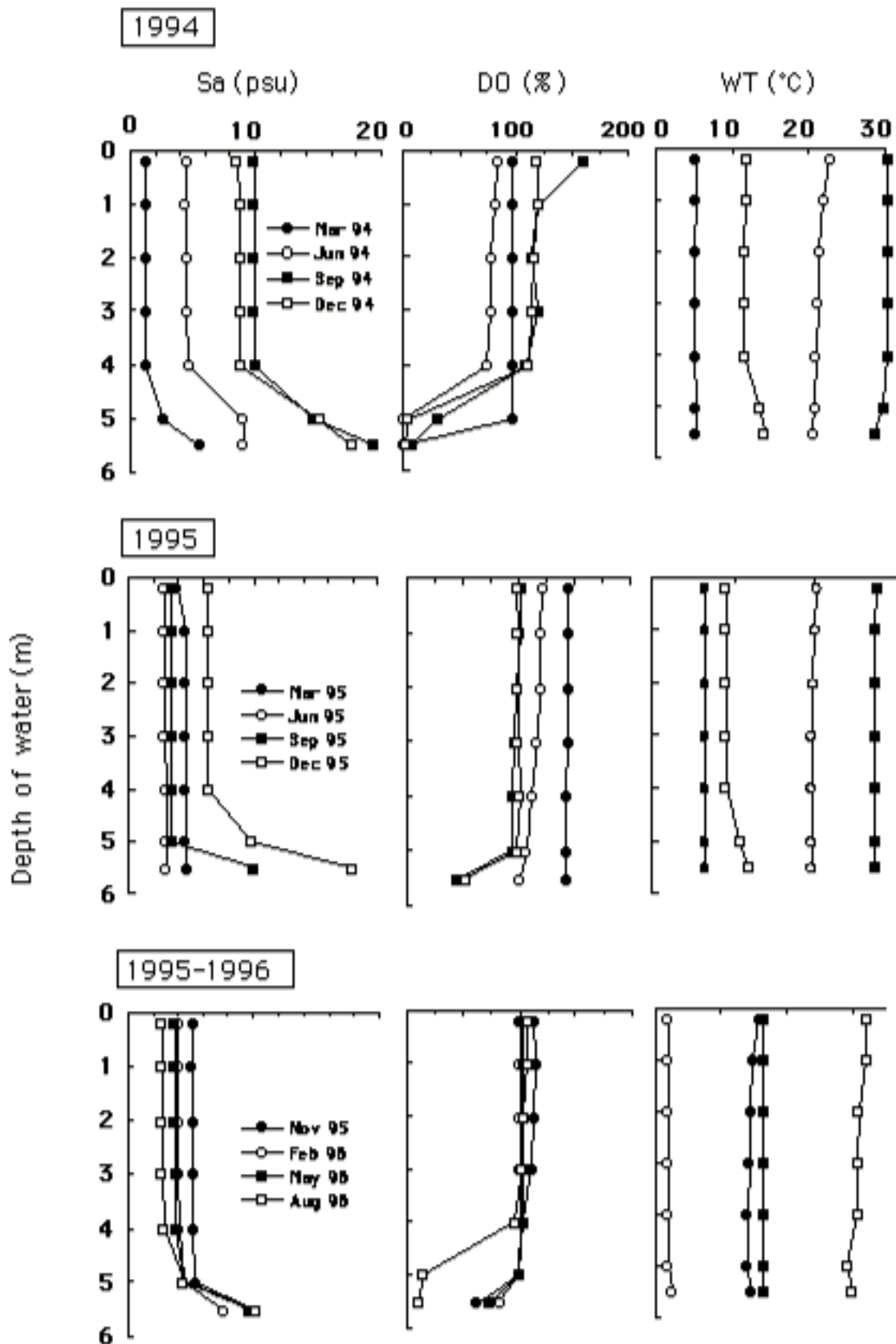


**Fig. 1-2-2a.** Monthly changes in water temperature, salinity, dissolved oxygen, pH and transparency for decade in bottom water at the central part in Lake Shinji

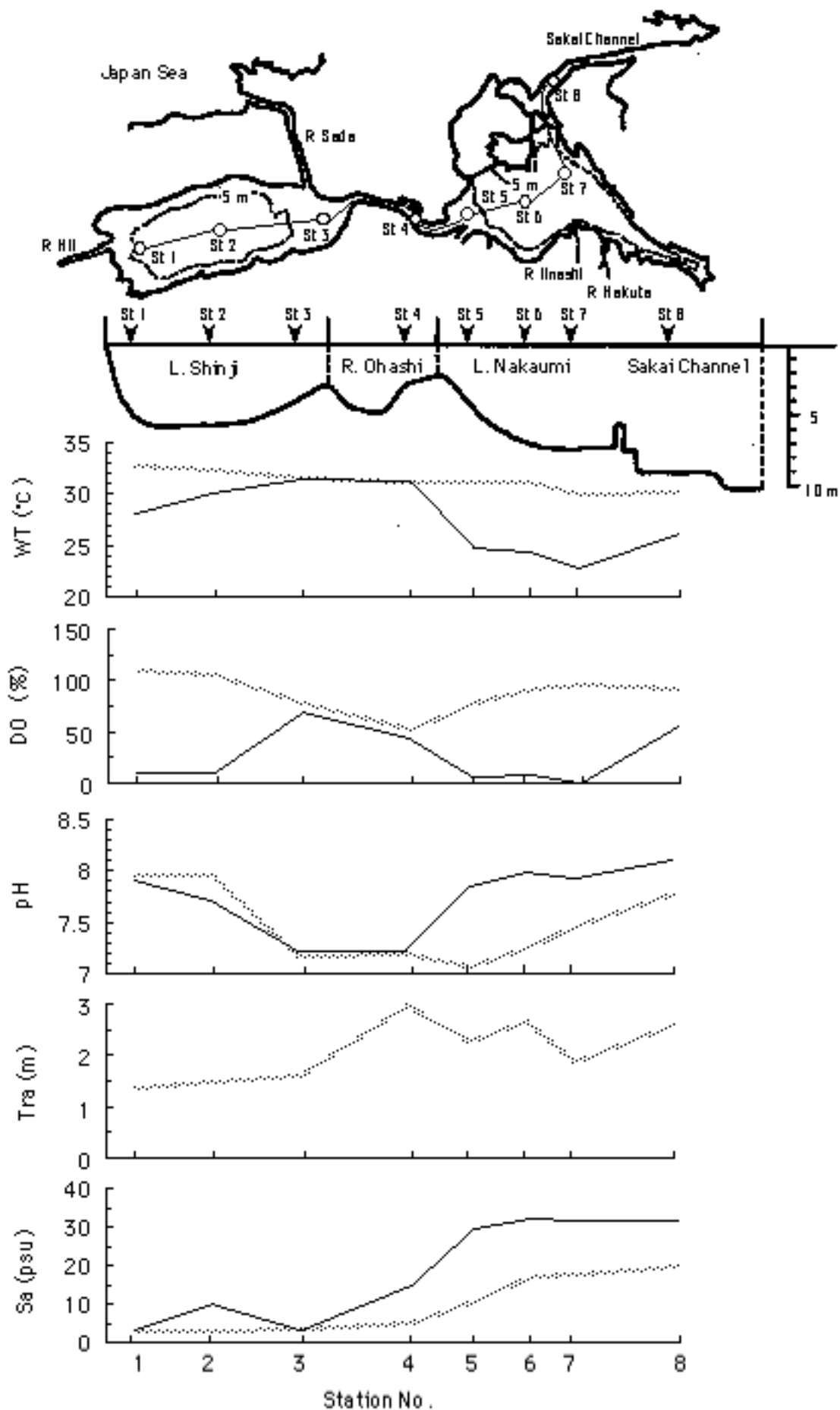


**Fig. 1-2-2b.** Monthly changes in chlorophyll-a, chemical

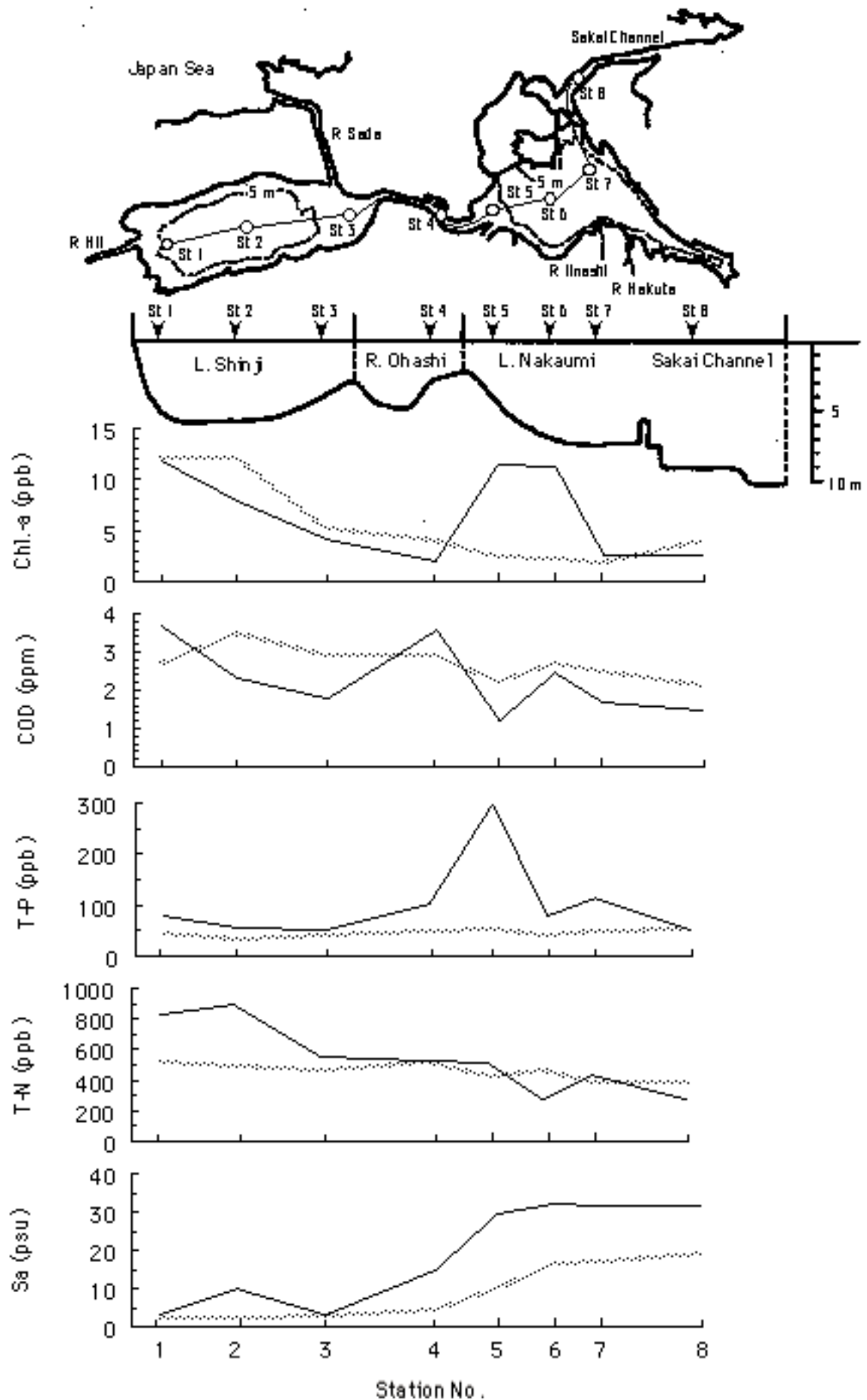
oxygen demand(COD), total phosphorus, and total nitrogen for decade in bottom water at the central part in Lake Shinji.



**Fig. 1-2-3.** Vertical profiles of salinity(Sa) dissolved oxygen(DO) and water temperature(WT) for three years at the central part in Lake Shinji.



**Fig. 1-2-4a.** Distributions of water temperature(WT), dissolved oxygen(DO), pH, transparency(Tra) and salinity (Sa) observed along the cruising line in August, 1996.



**Fig. 1-2-4b.** Distributions of Chl a, COD, T-P, T-N and salinity observed along the cruising line in August, 1996.

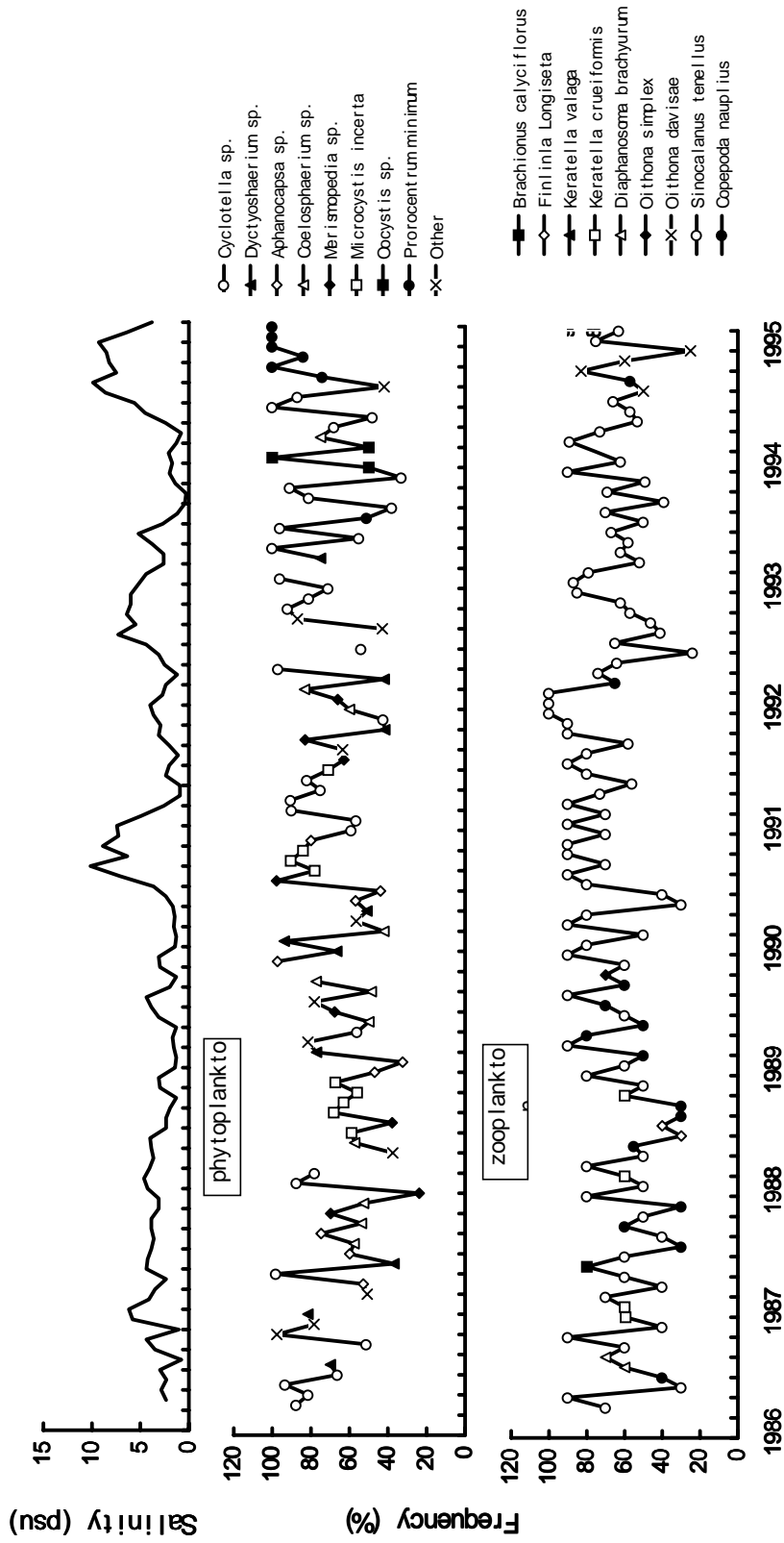
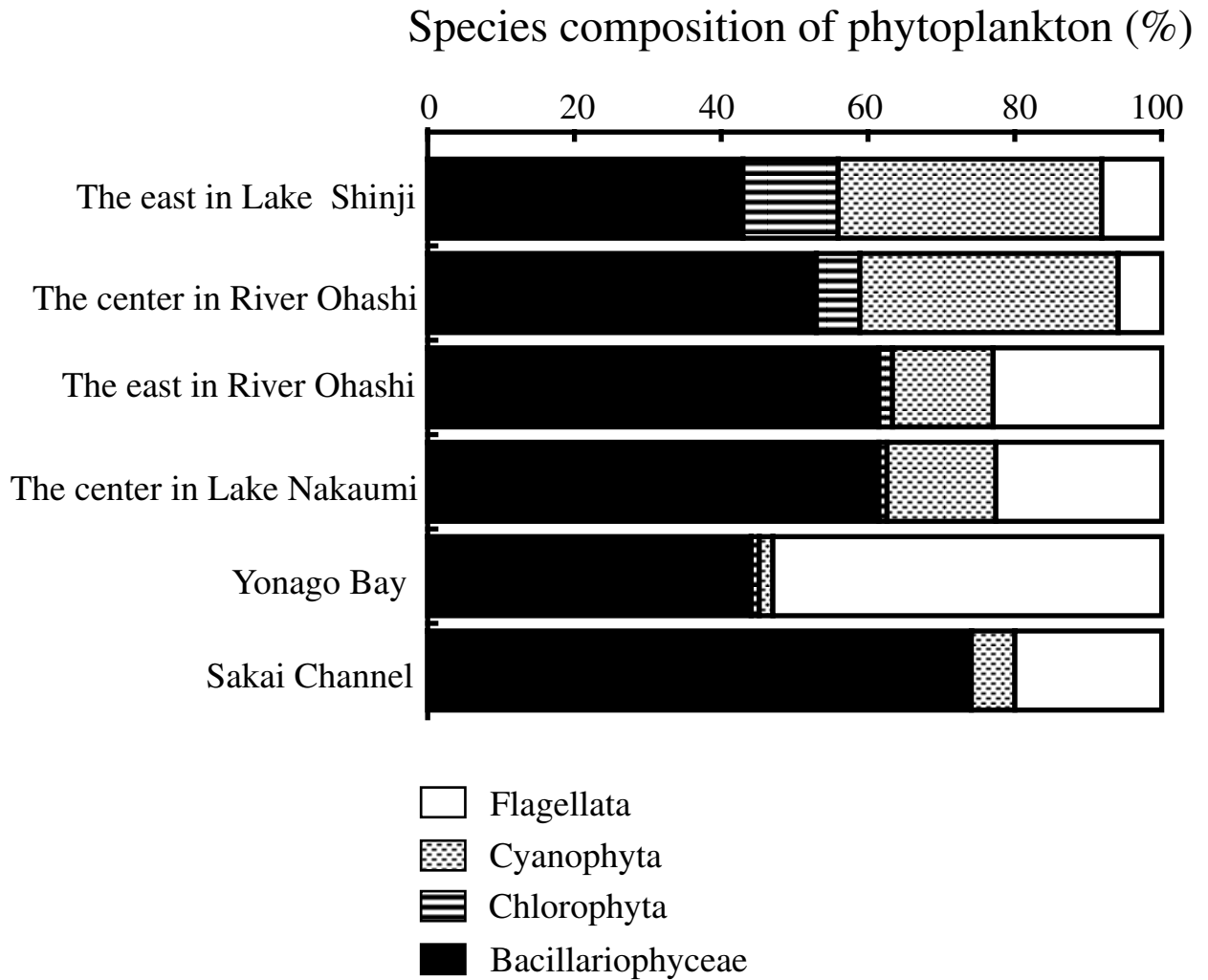


Fig. 1-2-5. Changes in salinity, dominant species of phyto- and zoo-plankton in Lake Shinji.



**Fig. 1-2-6.** Species composition of phytoplankton at sites between Lake Shinji and Sakai Channel. This graph was quoted from Date, 1990.



## 第2章 生態分布

生物群集を構成する各種個体群の分布や密度は、生息場所の無機的环境要因の化学・物理的特性に規定されると同時に、その場所に生息する生物の生物的环境要因にも影響される一方、環境への作用を通してその変化に大きく影響する (Begon *et al.*, 1996)。

本章ではヤマトシジミが無機的环境変動の大きい宍道湖でどのような環境要因に生息を規定されながら優占しているのか、また湖沼環境に対してどのような作用を及ぼしているのかを明らかにすることを目的とする。

1982年、宍道湖内に248地点の調査地点 (Fig. 2-1-1) をとり、水質、底質、マクロベントスの調査を行った。また、1995年までに追加調査を行い、ヤマトシジミの生態分布を再検討した。

本章では、第1節で宍道湖のマクロベントス群集の構造と湖底環境から、ヤマトシジミ漁場の環境特性を捉え、第2節でヤマトシジミの生態分布と底質環境について検討した。第3節ではフィールド調査に基づいてマクロベントスの生息を制限する環境要因を見出す新しい解析方法を提起した。第4節で宍道湖の窒素循環におけるヤマトシジミの環境への作用としての役割を定量化した。

### 第1節 底質とマクロベントス群集

ベントス群集の生態的分布は、生息水域の底質環境に支配される (Sanders, 1958)。ベントス群集の構造特性を物理・科学的環境条件と関連づけて解明することは、有用底生動物個体群の生息域を総合的に把握するのに有効な手段となり得る (Nakao, 1978, 1979, 1982; 李・中尾, 1985; 高丸・中尾, 1982)。

本節ではヤマトシジミの生態を検討するための基礎的知見として、まず本種が生息する湖底環境の物理・化学的環境特性を明らかにし、さらに生物学的環境としてのマクロベントス群集の構造を調べ、マクロベントス群集と底質との関係を検討し、ヤマトシジミ漁場の環境特性を明らかにすることを目的とした。

宍道湖のマクロベントス群集に関する研究は、まず Miyadi (1932) や上野 (1943) により、底生動物による湖沼類型の研究の一環として開始された。その後、Kikuchi (1964)、伊賀 (1976, 1977, 1978) により淡水化の影響との関連で調査が行われた。いずれの研究も調査地点数が十分でなく、底質分析もほとんど行われず、マクロベントス群集と底質環境との関係にはふれられていない。

そこで本節では1982~1995年までの調査データを解析し、底質とマクロベントスとの関係について検討した。

### 材料および方法

**調査地点** 宍道湖の底質環境とマクロベントスとの関係、マクロベントスの空間的構造と時間的変化を明らかにするために、以下に記す期間と地点で調査を実施した。

**1982年調査**：7～8月に500mメッシュで248地点を設定した（Fig. 2-1-1）。

**1983年調査**：4, 10月に1982年の調査地点に基づき60  
地点を選定した（Fig. 2-1-1）。

**1991年調査**：8月に1982年調査に基づき、40地点を設  
定した（Fig. 2-1-2）。

**1992～1995年調査**：

1992年5月から1995年3月まで、1982, 1991年調査に基づき、16地点を設定し、基本的に3カ月毎にマクロベントスの採集を行った（Fig. 2-1-2）。

**底質** Smith-McIntyre型採泥器で得られた表層堆積物については表層2cmまでを試料として採取し、分析に供するまで-30℃で凍結保存した。

1982, 1983年の粒度組成は篩分け法、強熱減量は700℃で24時間加熱して求めた。CODはアルカリ性過マンガン酸カリ法、硫化物は富山・神崎法（1952）で行った。

1992～1995年の粒度組成は粒径1μm以下～4μmを篩分け法、4μmから6μm以上を日立走査型粒度分布測定器PSA-2を用いて計9段階に分けて求めた。全炭素量、全窒素量は柳本CNコーダーMT500型により分析した。全硫化物量は富山・神崎法（1952）によって求めた。間隙水塩分量は湿泥を遠心分離し、上澄みの一定量をFajans法により測定し、間隙水塩素量として次の変換式から算出した。

$$\text{塩分量} = 0.03 + 1.805 \text{ 塩素量}$$

**マクロベントス** 各地点においてSmith-McIntyre型採泥器（1/20 m<sup>2</sup>）で2回採泥、またはEkman-Birge型採泥器（1/40 m<sup>2</sup>）で4回採泥を行い、0.5mmメッシュの篩いで洗い、篩い上に残ったすべての動物を10%中性ホルマリンで固定した。ついで実体顕微鏡下で種の分類・同定と個体数を計数した。個体密度はm<sup>2</sup>当たりの個体数に換算した。

宍道湖のマクロベントス相は1982年に設定した248地点データを基本とし、その後の調査データを補足して検討した。

マクロベントス群集の構造特性を検討するため、群集型の解析を行った。解析は1992～1995年の各地点の種構成と個体数データをもとに、各地点間の類似度をBray-Curtis（1957）の指数で計算し、Mountford（1962）の平均連結法でクラスター解析を行い検討した。

## 結果

**底質** 1982年度調査における底質の泥含有率、COD、強熱減量（IL）、硫化物量の分析結果を、そ

れぞれ Fig. 2-1-3 に示した。

それらの等値線のパターンはほぼ一致しており、湖棚と湖底平原とに二分される。

湖底平原の粒度組成はシルト・粘土含有率 99%以上であった。調査時の泥の状態は黒色軟泥であり、硫化水素臭を発した。COD, IL, 硫化物は湖棚と比較して量的に多く、それぞれ COD は 10~50mg/乾泥 g, IL で 5~18%, 硫化物は 0.5~3.0mg/乾泥 g であった。

それに対して湖棚は、シルト・粘土含有率が 10%以下の砂質および砂泥質であった。また、COD は 10mg/乾泥 g, IL は 10%, 硫化物は 0.5mg/乾泥 g 以下と湖底平原より低含有であった。

水深, IL, シルト・粘土含有率, DO 飽和度のそれぞれの相関係数は Table 2-1-1. の通りであった。すべての対応について 0.69 以上の高い相関があり、最も高い相関関係がみられたのはシルト・粘土含有率と水深との関係 (0.846) であった。

1983 年の春, 秋の調査結果をあわせて、COD, IL, 硫化物量の季節変化を Table 2-1-2 に示した。夏期は他の季節に比べて、これらの分析値は高かった。

**マクロベントス相** 1982~1995 年の調査において確認したすべてのマクロベントス種を Table 2-1-3 に示した。大きく 3 つの分類群から構成され、採集総種数はおよそ 23 種である。このうち環形動物が最も多く 12 種、ついで節足動物、軟体動物となっている。確認されたマクロベントスの多くは汽水域に分布が限定されているものである。しかし多毛類の *Pseudopolydra*, *Capitella*, *Eteone*, *Sigambra* などの海産種も数種出現した。

次に 1982 年の調査におけるマクロベントスの単位面積当たりの平均湿重量を Fig.2-1-4 に、また、1982 年、1992~1995 年のデータから、これらマクロベントスの平均個体数と相対優占度 (%) をそれぞれ Table 2-1-4, Table 2-1-5 に示した。最も優占しているのはいずれの調査でもヤマトシジミで 1992~1995 年の平均密度は 2,083 個体/m<sup>2</sup>, 相対優占度は 51.36% であった。その重量の優占割合をみると 1982 年はヤマトシジミは極めて高い優占度 (99%以上) であった。

1982 年、1992~1995 年のデータで相対優占度が 1%以上の種を優占種とすると、これらの優占種で全個体数の 90%以上を占めている。それらはヤマトシジミ, 多毛類のヤマトスピオ *Notomastus* sp., ゴカイ, また貧毛類イトミミズ科の *Tubifex* sp., そしてユスリカ亜科とモンユスリカ亜科のユスリカ幼虫である。

**マクロベントスの空間分布** 1982 年夏期調査で出現したマクロベントス優占種の空間分布を Figs. 2-1-5a, 2-1-5b に示した。

主要出現種の生息場所をみると、ヤマトシジミは沿岸一帯の湖棚に広く分布し、多毛類のゴカイ *Neanthes japonica* も沿岸部の砂泥底に生息し、ヤマトシジミの生息場所で多くみられる。ヤマトスピオは東部を中心に湖底平原に近い泥底で多くみられ、*Notomastus* sp. は西部或いは東部の泥底に多くみられた。また、貧毛類イトミミズ科の *Tubifex* sp. は宍道湖の西部、特に斐伊川からの有機懸濁物が堆積する場所及び湖底平原中央部を除く東部泥底に多く生息していた。

ユスリカ科 Chironomidae はオオユスリカ *Chironomus plumosus* とヤハズユスリカ *Procladius*

*sagittalis* が分類・同定された。この 2 種は共に沿岸部の砂質域を除くその沖合いの砂泥底および泥底に広く分布している。オオユスリカが斐伊川の沖合いを中心に西部に、ヤハズユスリカは大橋川沖合いを中心とした東部に分布している。ウミナナフシ科 *Paranthura* のキクチスナウミナナフシ *Cyathura kikuchii* は沿岸部の砂質底に分布していた。

ヨコエビ亜目 Amphipoda のアンナンデールヨコエビ *Anisogammarns annandalei* は小河川、河口付近の比較的汚染度の低い砂質底に出現した。

**群集型解析** 1992～1995 年のデータについてクラスター解析した結果が Figs. 2-1-6a, 2-1-6b, 2-1-6c である。この結果から、全期間を通して A～D の 4 つの群集型にまとめられた。Fig. 2-1-7 に各群集型の種組成を示した。

A 群集型：ヤマトシジミが優占度 80% を占める群集で

他種の優占度は非常に低い。

B 群集型：ヤマトスピオが優占度 77% を占める群集で A

群集型とは類似性が非常に小さい。

C 群集型：ユスリカ *Chironomus* とイトミミズ *Tubifex* が

優占する群集で、ゴカイは認められない。

D 群集型：多毛類 *Notomastus* sp. とユスリカ、ヤマトス

ピオが優占する。

これら各群集型の空間的分布とその時間変化を示したのが、Fig. 2-1-8 である。3 年間を通して、湖棚の地点群では A 群集型を示すことが多く、他の 3 群集型は湖棚から湖底部に広く分布する。B 群集型は秋から春に広く出現する。C 群集型は春、D 群集型は夏から秋に多く見られる。これら 2 群集型は 1992 年に卓越するが、1993 年と 1994 年では少なく、特に D 群集型は 1994 年には全く見られなかった。

## 考察

**底質** 今回の結果から、宍道湖の底質環境は湖棚と湖底平原とにそれぞれ 2 分されることが明らかにされた。

湖棚と湖底平原との底質環境の差異を検討するため、その境界となる水深 3m を基準に、2 つの地点グループに分け、それぞれの底質環境要因について、その平均値と標準誤差を Fig. 2-1-9 に示した。この図からも明らかなように、2 つの湖底地形タイプの間には各環境要因の数値に大きな差がある。Mann-Whitney の U 検定を行ったところ、どの要因についても有意差が認められた ( $p < 0.0001$ )。以上、湖棚部と湖底平原部の物理・化学的特性をまとめたものが Fig. 2-1-10 である。

湖底地形からみると、湖棚は塩分躍層の形成される水深 4～5m よりも浅い約 3m 以浅の湖底からなり、湖棚上の水塊は垂直混合が起こりやすい。また、底層水の停滞も少なく、風浪の影響も受け

やすいため、泥や生物の残滓などの細かい粒子、あるいは、軽いものは流されてしまい、底質の粒度は粗く、砂礫、砂、砂泥などから形成され、泥質堆積物は比較的少ない。また、溶存酸素も豊富なために、活発な有機物分解による酸素消費に対しても湖水は貧酸素化しない。

一方、湖棚部や流入河川から運搬された各種の懸濁物質は泥質堆積物として沈殿、堆積し湖底平原を形成する。このような水深 4m 以深の湖底平原部では大橋川から逆侵入した海水が塩分躍層を形成して滞留するために、表層水塊との垂直混合が起こりにくくなる。有機物に富む泥質堆積物は、微生物やマクロベントスによる活発な摂食活動に利用されるが、躍層形成によって水塊混合が起こりにくくなる場合は、湖底平原部直上水塊の貧酸素化を導く一因になる可能性が考えられる。

ところで、このような湖底平原の表層堆積物中に *Notomastus* sp. の糞粒 (fecal pellet) が多量に含まれていることが明らかにされている (中村ら, 1984)。糞粒の走査式電子顕微鏡写真を Fig. 2-1-11 に示した。 *Notomastus* sp. の摂食によって体内に取り込まれた、表層下堆積物中の有機物のうち、有機窒素化合物の大部分は消化吸収されるが、難分解性の有機化合物を含む底泥はそのまま排泄され糞粒となると思われる。底泥が糞粒化することは陸上の土壌の団粒構造と同じく湖底堆積物中の間隙を大きくし、水の流通交換を良くすると考えられる。

以上のように底泥における物質循環とベントスが底質環境へ及ぼす影響を検討するために、ペレットの役割を定量的に調べることは非常に重要であり、今後の課題である。

**マクロベントス相** 宍道湖のマクロベントス相は分類学的に検討が必要なものを含めて 23 種であった。結果として、宍道湖に出現した底生動物の種類はあまり多くなかった。その理由として益子 (1981) は第 1 に塩分の変化が大きいため、海または淡水からの生物の拡散・定着に対し、塩分変化の上限が相乗的に制限要因として働くことを挙げている。また、第 2 の理由として、汽水の歴史的要因すなわち汽水域は生物の分化が進むための状態が、長期間安定して保たれにくいことを挙げている。そうした中で、宍道湖のマクロベントス群集について最も特徴的なことは、ヤマトシジミが非常に強く優占していることである。

宍道湖のマクロベントスの種数は、宍道湖とほぼ同様な塩分環境を示す藻琴湖 (季・中尾, 1985)、十三湖 (Nakao, 1979) や神西湖 (中尾・園田, 1995) の種数に近い。また、その構成種、特に優占種群は先に挙げた汽水湖群に加え、他の汽水性湖沼においても共通に認められる種群である (中尾・園田, 1995)。これらの優占種は、ヤマトシジミ、多毛類のヤマトスピオ、*Notomastus* sp.、ゴカイ、また貧毛類の *Tubifex* sp. とユスリカ幼虫であった。

**マクロベントスの空間分布** 前述したように底質の特徴が、湖底地形の湖棚部と湖底平原部に対応していることを明らかにしたが、マクロベントスの分布にも同じ様な対応が見られると推察される。

1992~1995 年の 3 年間のデータを、水深 3m 以浅の湖棚部地点群とそれ以深の湖底平原部地点群に一括し、それぞれの種組成と相対優占度を示したのが Fig. 2-1-12 である。

懸濁物食者のヤマトシジミ、雑食者のゴカイが湖棚に優占し、表層堆積物食者であるヤマトスピオ、表層下堆積物食者である *Notomastus* sp. やイトミミズ類、そしてユスリカ幼虫が湖底平原にそれ

それぞれ優占的に分布している。

水圏のベントス分布にとって底質粒度条件が強く影響することについて、数多くの事例が報告されている（Sanders, 1958；菊池, 1977；中村, 1984）。特定の種、または種群がある底質粒度型に対応して分布するという点については、匍匐、埋没、固着などのベントスの存在様式と底質粒度の関係、およびベントスが必要とする食物が利用可能な状態でどの程度供給されるかという栄養関係の、両側面から考えねばならない。

ベントス群集が底質粒度型によって決定される点について、生物側の摂食型(feeding type)とそれぞれに適した食物の供給の観点から考察し、水力学的条件が底質粒度型と食物供給の両方を支配する要因であることを主張したのは Sanders(1958)であった。彼は、食物となる粒状有機物（動物プランクトン、デトリティス、微生物など）が泥底では沈降して底表にあり、砂底では流れのため堆積できずに底層を流されていく、このような食物の存在の仕方の違いが泥底には堆積物食者を主体とする群集を、砂底には懸濁物食者を主体とする群集を発達させると述べている。宍道湖の湖棚と湖底平原の底質型、およびベントス優占種の違いも同様の理由によって説明できると考えられる。

**群集型と底質環境** クラスタ解析の結果から、宍道湖のマクロベントス群集構造において、A～Dの4つの群集型が認識できた。ヤマトシジミの優占するA群集型とヤマトスピオの優占するB群集型の分布中心は、それぞれ底質粒度が粗く有機物量の少ない湖棚と、底質粒度が細かく有機物量の多い湖底平原にあり、群集型と底質型が対応する傾向がみられた。ただし、B群集型は、93年2月と95年3月には湖底平原だけでなく、ほぼ湖全域を覆う様に分布していた。ヤマトスピオの個体数変化をみると、この時期に8倍以上の個体数になっている。これは明らかに秋以降に着底した加入個体によるものと考えられる。

ユスリカ-イトミミズが優占するC群集型は92年、94年の春期に多く出現した。またD群集型は92年、93年の夏～秋にかけて湖底部斐伊川よりの地点群に出現した。これらC,D群集型はヤマトスピオ優占のB群集型の減少とともに、湖底平原に出現していた。

以上のように、底質型にマクロベントスの群集型が対応していることが、宍道湖においてもこれまでの研究（Nakao, 1978, 1979, 1982；李・中尾, 1985；高丸・中尾, 1982）と同様に認められた。このことは、環境に対応した群集が形成されるという見方ができるが、*Notomastus* sp. の糞粒が湖底平原に大量に堆積していることなど、マクロベントスが底質環境に与える影響も大きいと考えられる。マクロベントスが底質環境に対してどのような影響を与えているか、また、群集内の種間にどのような相互関係があるのかを明らかにすることは、マクロベントス群集の形成機構、群集と底質環境の相互作用、そして、宍道湖における物質循環の観点においても重要であり、今後の課題である。

## 第2節 ヤマトシジミの分布と底質環境

宍道湖におけるヤマトシジミの分布と底質環境の関係を明らかにすることは、その資源および漁場の管理方策を考える上で重要な知見を提供する。

これまでに行われたヤマトシジミの分布に関する研究には、汽水湖の塩分濃度に関連して行われた藻琴湖（朝比奈，1941），八郎潟（佐藤，1978，1979；江川，1981）の報告がある。宍道湖では水野ら（1966）がおこなった底質，水質，湖流，底生動物についての予察的研究のみである。しかしながらいずれの研究もその分布と底質環境について検討した事例はない。

そこで本節では，1982年および1983年の調査に基づいて，ヤマトシジミの分布と底質環境との関係について検討した。

## 材料および方法

調査地点と方法は前節の1982，1983年と同様の方法である。ヤマトシジミは殻長4mm以上の全個体を数えると共に重量を計測した。また，個体数密度は単位面積 $m^2$ 当たりには換算したものをを用いた。

垂直分布調査は夏季の8月と冬季の2月に玉湯地先の保護区において夏季4本，冬季8本のコアサンプルを採取し，コアサンプルを表層より2cm間隔で輪切りにして各層別にヤマトシジミを数えた（Fig. 2-2-1）。

## 結果

**ヤマトシジミの水平分布** 1982年の夏，1983年の春，秋の調査によるヤマトシジミの分布を Fig. 2-2-2 に示した。

宍道湖においてヤマトシジミが生息しているのはどの季節においても水深3～4m以浅の沿岸部の砂或いは砂泥質の湖棚であった。

**垂直分布** ヤマトシジミの垂直分布の調査結果を Fig. 2-2-3 に示した。夏（8月）には表面から深さ2cmまでに83.9%のヤマトシジミが生息しており，8cmより深い所ではヤマトシジミの生息は確認出来なかった。それに対して冬（2月）には表面より2cmの深さに生息しているヤマトシジミはわずかに12%であり，ほとんどが2cmより深く潜砂していた。また，8～10cmの深さにもヤマトシジミの生息が確認された。

**生息分布と底質環境** 1982年夏（8月），1983年春（4月），秋（10月）の調査結果より宍道湖における環境要因とヤマトシジミの空間的分布を Fig. 2-2-4a,b に示した。ヤマトシジミの分布密度はD0，シルト・粘土量，水深の等値線とよく類似した分布形態を示しているように見える。

ヤマトシジミの生息場所の底層水，底質の各環境要因の数値範囲を Fig. 2-2-5 に示した。宍道湖においてヤマトシジミが生息する範囲は水深4.0m以浅，D0飽和度50%以上，IL14%未満，COD 50mg/l

未満,シルト・粘土含有量 50%未満,であった。また,ヤマトシジミの生息密度が1,000 個/m<sup>2</sup>以上である好適範囲は水深 3.5m 以浅, DO 飽和度 80%以上, IL5%未満, COD 5mg/l 未満,シルト・粘土含有量 10%未満であった。

環境要因とヤマトシジミの現存量との相関を Fig. 2-2-6 にそれぞれ示した。底質の主要環境要因との相関は逆相関ではあるがシルト・粘土含有量と最も強く,相関係数は-0.63 であり,ついで強熱減量の-0.59,そして水深の-0.56 であった。

## 考察

**ヤマトシジミ生態分布と湖底環境** 宍道湖のマクロベントスと底質環境との関係については前節で考察を行った。ここではヤマトシジミと底質環境との関係について考察を進める。

ヤマトシジミは夏は底表より 1~2 cm,冬は 2~4 cm位の深さの砂泥底を生活空間としている。ヤマトシジミは鰓条にある繊毛によって水流を起こし,湖水懸濁物粒子を殻内に入れ,それから唇弁の上で粒子選択が行われ,適当量の細かい粒子のみが消化管内に取り込まれる。摂餌に伴う湖水濾過の際に,有機物と無機物を区別できず,物理的には沈降しない 5 $\mu$ 以下の微粒子を強制的に餌として取り込むことになり,結果的にヤマトシジミは湖水の浄化の面でも大きな役割を担うことになる(土屋, 1980)。

ベントスは底生期に入ってから移動能力は一般に小さく,多くのベントスの浮遊幼生は着底直前の時期に底表すれすれの層を流されながら底質と接触する。好適底質に接すると変態定着するという能動的選択能力をもつものが多く,その際選択のきっかけとなるのは一義的には底表堆積物の粒度であるが,誘引性として砂粒表面のバクテリア被膜の状態が重要であることがわかってきた(Gray, 1974)。ヤマトシジミは水中で産卵後 7~10 日前後の浮遊幼生期間に拡散し, D 型幼生を経て,幼貝となって足糸を形成して湖底に着底する。その時前述の様な着底場所の選択性があるのか,あるいはどの程度の強さなのかは明らかでない。

一般にベントス生息分布は種々の化学・物理的環境要因の影響以外にも,他種及び同種の他の個体の影響を強く受けると思われる。この生物的影響の主なもの補食,餌,住み場所の競争である。補食は群集構造を変化させたり,制御したりするが,餌と住み場所の競争は生産力や生残に大きな影響を与える。しかし,宍道湖の湖底にはヤマトシジミ以外に内在性懸濁物食性のベントスが生息していない。したがって,ヤマトシジミは他種との餌と住み場所の競争が全くない。そして,宍道湖の湖底にはヤマトシジミの捕食者もカモ類の他にほとんどいない。以上のような生物的環境要因のためヤマトシジミが圧倒的に優占種となり高密度に生息できるものと推定される。

底質の属性としてベントスの分布と関連性があるものに有機物含有量(T-N, T-P, IL, COD など)がある。これら有機物の含有率はすべて底質の粒度組成と底質型とに強い相関がある。また,粒度組成は湖底地形,湖流とも強い相関がある。したがって粒度組成がヤマトシジミの生息分布に



最も重要な環境要因である (Jones, 1973)。自然条件下では生物由来の有機物であれば、一般に底層に供給される有機物の多い方がヤマトシジミの成長に有利である。しかし、有機物の堆積した湖底平原では夏期に塩分躍層の下で貧酸素状態になりやすく、ヤマトシジミの生存に大きな影響を与える。現在の宍道湖でのヤマトシジミの生息場所の減少や大量弊死の主たる原因は湖底水の貧酸素化であることが本研究より示唆される。ヤマトシジミの資源を保全するためには宍道湖湖底水の貧酸素水塊対策は極めて重要となる。

### 第3節 生息を制限する環境要因

ヤマトシジミ個体群の生息分布を制限する致死的环境要因を検出することは、ヤマトシジミの資源管理あるいは漁場の改善・拡大方法を検討する上で重要な知見となる。

ヤマトシジミに限らず生物は、生息場所の様々な環境要因によりその生息を規定されている。各環境要因が生物の生存に及ぼす影響は、致死範囲、制限範囲、非制限範囲からなる S 字形の関数で表すことができ、また、いくつかの環境要因の複合的影響はこうした関数の集まりによって表すことができると考えられる。したがって、生息数密度と環境要因の直線的関係を前提とした重回帰分析のような従来の統計手法では、十分な解析を行うことができない。そこで、従来の統計解析法に変わり、各環境要因について、その大きさに沿って測定値を並び替え、対応する生物の個体数の累積曲線を作成して比べることで、致死的环境要因を抽出する方法を提案する。

本節では、ヤマトシジミに加え、宍道湖で生物量から重要な他のマクロベントス 3 種について、その生息もしくは生息分布域を制限する環境要因を、1982 年夏に宍道湖に設けた 248 の観測地点で得た野外データにもとづいて検討した。

### 材料および方法

**累積曲線法** 仮に、ある地点におけるマクロベントスのある種の個体数  $n$  が、全環境要因  $X_1, X_2, \dots, X_i, \dots, X_n$  のもたらす効果の積として表されるものとする、

$$n = n_{\max} f_1(x_1) f_2(x_2) \dots f_4(x_4) \dots f_n(x_n) \quad (1)$$

と表される。

上の式で、 $n_{\max}$  は最も好ましい状態にある場合に予測されるこの種の最大個体数であり、 $f_i$  は各環境要因の制限効果を表す関数である。これは 0 から 1 までの正の値 ( $0 < f < 1$ ) をとる。これは 3 つの範囲、すなわち致死範囲、制限範囲、非制限範囲から特徴づけられる S 字形になると予測される (Fig.2-3-1)。

種ごとに、各環境要因について、環境要因の大きさに沿って測定値を並び替え、それに対応する生物の個体数の累積曲線を作成する。 Fig.2-3-2A,B は、累積曲線の作成法を示したものである。要

因 X が不足している、あるいは希少なために、種個体群を制限していると考えられる場合には、個体数データを要因 X について大きくなる順に並べる。この場合は観測地点を 1 から 6 の順に並べることを意味する。こうして描いた曲線が平坦な底部を含まない場合には、要因 X の不足が種個体群を制限していないと考えられるので、環境要因の並べ方を逆にする。こうして作成した累積曲線は一般的に S 字形である。しかし、対象とする環境の中で単一要因が致死要因として働いている場合には、この致死要因については曲線は J 字形になり、他の要因については S 字形になる。致死要因の曲線は底部の範囲を除けば平坦な部分がないからである。たいていの場合、環境要因が異なれば、最初の上昇点も異なる。早く上昇を開始する要因のほうが、遅れて上昇を開始し勾配も急な要因に比べて、曲線が緩やかである。上昇の遅れは種が欠如しているか、対応する観測地点において、種の生活が強く抑制されていることに起因する。区域内の種の生息場所が主として単一の環境に制限されていると仮定すれば、上昇が最も遅く、勾配の最も急な要因が一番影響の強い制限要因である。なぜなら、この要因の致死影響として、その種が欠如する観測地点の数が最も多く説明できるからである。このような考えをもとに、各環境要因ごとに累積曲線を作成して、1 つの図に表し、最も影響の大きい環境要因を選び出した。当然のことながら、実際の致死要因が観察された要因の中に含まれていない可能性は残る。しかし、観察された環境要因の中で一番影響の強い致死要因を示唆するには、累積曲線法が有効である。

ヤマトシジミに加え、生物量の点から見て重要なマクロベントス 3 種、ヤマトスピオ、*Notomastus* sp.、ゴカイについて、累積曲線法より最も影響の大きい環境要因を選び出した。この解析には、すでに第 1 節で述べた 1982 年夏の調査データを用いた。

## 結果

ヤマトシジミが最も多かったのは水深 3m よりも浅い観測地点であった (Fig.2-2-5)。ヤマトスピオは、湖の西側で淡水が流入するところよりも、東側の中鹹汽水域に近いところで採取されることが多かった (Fig.2-1-6a)。この種が見られた最深観測地点は、ヤマトシジミの最深観測地点よりも深かった。ヤマトスピオとは逆に、*Notomasutus* sp. は湖の西端部に多く見られた (Fig.2-1-6a)。また、この種もヤマトシジミよりも深い観測地点に見られた。ゴカイがみられたのは浅い観測地点に限られ、分布が最も制限されていた (Fig.2-1-6a)。

Table 2-3-1 は底層水および堆積物の物理化学的な観測値の相関係数をまとめたものである。pH を除けば、こうした要因は互いに高い相関を示した ( $|r| > 0.49$ )。泥含率と強熱減量のあいだには、最も高い相関が見られた ( $r = 0.80$ ,  $N = 248$ )。

Table2-3-2 は種の個体数と環境要因の相関性を示したものである。多毛類 (ヤマトスピオ、*Notomastus* sp.、ゴカイ) と環境要因との相関係数はそれぞれ小さかった ( $|r| < 0.28$ )。ヤマトシジミの場合、泥含率 ( $r = -0.76$ ) と強熱減量 ( $r = -0.61$ ) に対する高い相関を示した。

Fig.2-3-3 は上記 4 種（ヤマトシジミ，ヤマトスピオ，*Notomastus* sp.，ゴカイ）の累積曲線を示したものであり，Table 2-3-3 は累積曲線から求めた最も遅い立ち上がりを示した要因と個体数の数値をまとめたものである。最も遅れて上昇を開始する右端の曲線に対応する要因は，最も疑わしい致死要因として選ばれたものである。曲線がまったく交差しないかぎり，この選択は容易であるが，曲線はしばしば交差した。その場合平均してより右寄りの曲線が最も疑わしい致死要因として推定した。

Fig.2-3-3 に示されたヤマトシジミの結果を拡大して示した Fig.2-3-4 の場合，ヤマトシジミの最も疑わしい制限要因は泥含率であった。泥含率について並べかえた個体数の累積曲線は観測地点総数の 67.2% のところで上昇を開始した。この上昇に対応する泥含率は 91.5% であった（Table.2-3-3）。強熱減量も泥含有率と同じような制限要因になるが，泥含有率とヤマトシジミ個体数との相関係数は最も低いので（Table.2-3-2），宍道湖のヤマトシジミは泥含率が 91.5% を超える場所ではその生存が制限されるという結論を下すことができよう。同様に，ヤマトスピオの生存が制限されるのは，DO 濃度が低い場合であり，*Notomastus* sp. は塩素量が多い場合，ゴカイは泥含率が多い場合であった（Fig.2-3-3，Table.2-3-3）。

## 考察

累積曲線法を用いて，懸濁物食性二枚貝ヤマトシジミの生息を最も強く規制するのは高い泥含率（Table 2-3-2 の  $r = -0.75$ ）で，強熱減量（Table 2-3-2 の  $r = -0.61$ ）ではないという結論を下した。個体数と環境要因の相関係数を直接比較しても，ヤマトシジミにとって最も疑わしい致死要因を確定することはできなかった。この 2 つの要因と個体数との相関係数はよく似ているからである。加えて，双方の相関も大きいからである（Table 2-3-1 の  $r = 0.80$ ）。

ヤマトシジミについての結論は，懸濁物食者の生息場所と底質に関する従来の研究結果（Sanders，1958；Grey，1974）とよく符合する。懸濁物食者が栄養源として懸濁物（それは表面波による水の攪拌で堆積物表層から供給される）を必要としていることを考えれば，この結論は合理的である。この現象が見られるのは水深の浅い区域に限られ，砂層の出現とも関係がある。堆積物が微細な粒子からなり，高い泥含率を示す静水的な水域は懸濁物食者の生息には好ましくない。

累積曲線分析（Table 2-3-3）から，ヤマトスピオの生息は主として酸素欠乏によって抑制される（Table 2-3-2 の  $r = 0.18$ ）が，最も強い負の相関係数を示した泥含率（Table の  $r = -0.28$ ）によっては抑制されないことがわかった。泥含率に関する累積曲線分析で得られた結論では，この属が表層堆積物摂食者である（Fauchald & Jumars，1979）こととよく一致する。つまり好气的条件が維持されるかぎり，有機物の豊富な細粒はこの種にとって望ましいと予測されるからである。

*Notomastus* sp. に関しては生態学的データがほとんどない。この種の属するイトゴカイ科のほとんどが非選択的の堆積物摂食者だということだけである（Fauchald & Jumars，1979）。これは，たとえ泥

含有率との相関係数が最も強い負の係数 (Table 2-3-2 の  $r = -0.28$ ) を示す場合でも、堆積物の泥含率がこの種の生息を直接に制限しないことを示唆する。この種は低塩分環境に限ってみられ、中鹹汽水域になると *Heteromastus* sp. に交替する (Yamamuro, 1986)。したがって、*Notomastus* sp. が高い塩分濃度 (Table 2-3-3) によってその生息が制限されるという結果は妥当である。強熱減量と最も強い相関 ( $r = -0.22$ ) を示したゴカイは、泥含率が 6% 以内の区域に濃密に生息する ( $10^3 \text{ ind. m}^{-2}$ ) ことが報告されている (Tsuchiya & Kurihara, 1979)。これはゴカイの致死要因として有力なのは高い泥含率であるという累積曲線分析の結果 (Table 2-3-3) と符合する。この種が広塩性種であるという事実 (Yamamuro, 1987) も塩素量が最も強く影響する要因とはならない今回の結果と一致する。

累積曲線の分析方法で得られた結論には、従来の研究と大きく矛盾するところは見られない。したがって、滑らかな累積曲線を作成するに足る十分なサンプルがある場合、とりわけ、酸素、硫化物、泥含率などの環境要因が相互に強い相関性を示す傾向のある閉鎖性水域では、観察データから制限環境要因を推察するのに、この方法は有効であると思われる。

**累積曲線法の問題点** 本来、自然生態系の中での環境要因は単一ではなく、複合的に生息する生物に作用するものである。したがって、いくつかの環境要因の中から一番強い環境要因が果たして自然界でいつも一番強く働いているかどうかは疑問であり、このような単一要因の抽出がどれだけの意味を持つかは今後の検討課題といえよう。

今一つの問題は対象生物の生態、特に生活史、分布、摂餌様式を良く把握していなければ、いかなる統計処理、理論的推論を行ったとしてもそれはあくまでも推論に過ぎないということである。納得できる解釈がその種の生態を通して説明される必要があるから十分なフィールドの調査から対象生物の生態をしっかりと把握すると同時に、室内飼育実験によってその生物の環境要因による耐性の知見を得て、これらの結果と累積曲線法で得られた結果とを合わせて考察することが重要であると思われる。

## 第 4 節 ヤマトシジミが宍道湖の窒素循環に果たす役割

湖沼の窒素循環においてマクロベントスが重要な役割を果たしているという指摘は従来からなされている (Lewin et al., 1979; Cloern, 1982; Gardner et al., 1983)。宍道湖では大量に生息しているヤマトシジミが、湖内の窒素循環に対して大きな役割を担っていると推定される。したがって、ヤマトシジミの窒素循環に対する役割を定量化することは、宍道湖の物質循環の把握や水質・底質浄化など環境への影響に果たす役割を明らかにするために重要である。

本節ではまず宍道湖のヤマトシジミと他のマクロベントス群集の分布と生息数を調査し、さらに実験室においてヤマトシジミによる有機態窒素の濾過速度と無機態窒素の排出速度を測定した。これらの得られたデータより宍道湖全体の中でのヤマトシジミの体内に取り込む窒素量、そして排出

する窒素量を算出した。またヤマトシジミの漁獲による窒素含有物の系外への窒素除去量についても検討した。

## 材料と方法

**調査区域** 調査地点は Fig. 2-1-1 に示した通りである。

**ヤマトシジミの現存量** Fig. 2-1-1 に示した 248 の調査地点において、1982 年 8 月に Smith-McIntyre 型採泥器を用いて 0.1m<sup>2</sup> の堆積物サンプルを採取したのち、0.5mm メッシュのふるいで、堆積物サンプルからヤマトシジミを分離した。これより水深別に 1m<sup>2</sup> あたりの平均密度を算出し、それに水深別の総面積を乗じて、水深別、かつ穴道湖全体の個体数および現存量の試算を行った。

同時に Smith-McIntyre 型採泥器の採集効率を算出するために、採泥器の開口部と同じ大きさ(22.5 × 22.5cm)の鉄枠を用意し、SCUBA 潜水により採泥器で底泥を採った場所に鉄枠をはめ込み、その場に残存したヤマトシジミを採集、計数した。この潜水調査は水深の異なる 3ヶ所で、それぞれ 10 回の繰り返し採集を行った。採集効率の計算は、採集効率(E)=採集数(A)/(採集数(A) + 残存数(R)) × 100(%)として計算した。こうして算出した採集効率の平均値から補正係数を求め、採泥器採集から得たデータを補正した。

**ヤマトシジミのろ過速度・排出速度** 1983 年 7 月 29 日、水深 1m の鳥ヶ崎沖においてヤマトシジミ個体を採集した。同日、湖中央部でバケツで湖水を採集し、40 μm メッシュのプランクトンネットですろ過した。Mohr 法で計測した湖水の塩素量は 0.5%であった。採集後 1 時間以内に、個体を洗浄し 26.5 のろ過湖水入りの金属製トレーに移した。1 時間インキュベートした後、メンブランフィルターで水をろ過してヤマトシジミ個体の糞と偽糞を集め、60 でフィルターを乾燥した後、糞と偽糞の重量を決定した。これらの窒素含量は CHN コーダー(柳本 MT-2 型)で測定した。

ヤマトシジミ個体の一部はさらにろ過率とアンモニアの排出率を測定するため用いた。採集個体を殻高に従って 3 つの大きさのグループに分け、それぞれ大・中・小とした(Table.2-4-1)。それぞれのグループを別のバケツに入れ、順応のため 5 段階の異なる温度(6.5, 15, 25, 30, 35)のろ過湖水中で最低 1 時間放置した後、各温度のろ過湖水を満たしたガラスビーカー(1000ml)へ移した。個体はビーカーの底に静かに置き、エアレーションは行わなかった。水を 2 時間のインキュベーション期間中、30 分ごとに採水し、コールターカウンター(タイプ ZB-1)を用いて 2~40 μm の間の粒子密度を測定した。それぞれの個体のろ過速度 F は次式によって計算した：

$$F = (V/t) [ \ln(C(0)/C(t)) - \ln(C_b(0)/C_b(t)) ]$$

ただし、

V : 実験に用いたろ過湖水の体積

C(t) : 時間 t における、個体を入れた容器の湖水中の懸濁物粒子濃度

C<sub>b</sub>(t) : 時間 t における、個体を入れない対照容器の湖水中の懸濁物粒子濃度

各態無機窒素（たとえば、アンモニア態、亜硝酸態、硝酸態など）の排出率は、実験開始直後と終了時の水サンプル中の各態窒素の濃度の測定から求めた。水サンプルは Strickland & Parsons (1972) の方法に従い、オートアナライザー（タイプ TMII）によって測定した。

**ヤマトシジミの窒素含有量の分析** ヤマトシジミの貝殻と軟体部の重量を別々に測定し、軟体部重量を求めた。軟体部については 60℃、24 時間で乾燥させて乾燥重量も求めた。

ヤマトシジミの軟体部と貝殻部それぞれの窒素含有量をマイクロケルダール法で定量分析した。

**湖水中の懸濁物濃度** 湖水サンプルを 1983 年 7 月 30 日、水深 1m と 3.4m の 2 地点で採水した。各地点では湖底より 1, 3, 5, 35cm および表層から、注意深く 200ml 注射器を用いて採水した。こうして採水した湖水は GF/C フィルターでろ過し、60℃で乾燥の後、秤量した。窒素と有機炭素量は、CHN コーダーで測定した。

これと同時に、採水地点の表層堆積物中の窒素、および炭素含有量を測定するために、直径 4.6cm のアクリル性チューブを用いて表層堆積物コアサンプルを採集した。

## 結果

**ヤマトシジミの現存量** 採集効率から求めた補正係数を用いて算出した水深別、また宍道湖全域の個体数密度、現存量を Table. 2-4-2 に示した。その結果、湖に生息する総個体数は約 329 億個であり、総現存量は 30,986 トンと推定された。湖全体の 3 割程度の面積の水深 4.0m 以浅で、個体数、現存量ともに、全体の 90% 以上になった。

**ヤマトシジミのろ過速度と排出速度** ヤマトシジミのろ過速度には明らかな水温の影響がみられた。ろ過速度が最大になるのは 25℃付近で、体サイズはろ過速度に影響を与えないようであった (Fig. 2-4-1)。

8.04g の乾燥軟体部重量からなる 259 個体の貝によって 1 時間当り排出される糞と偽糞の平均乾燥重量は 268.2mg であった。従って、ヤマトシジミの 1g 乾燥軟体部重量当りの排出率は  $33.4 \text{ mg g}^{-1} \text{ h}^{-1}$  である。また、糞と偽糞の窒素含量は 1%、C/N 比は約 0.7 であった。

ヤマトシジミのアンモニア排出率も明らかに温度の影響を受けて水温 25℃で最大値を示していたが、体サイズは全く影響を及ぼさないようであった (Fig.2-4-2)。亜硝酸塩と硝酸塩は検出されなかった。

**ヤマトシジミの窒素含有量の分析** ヤマトシジミの体各部重量と窒素含有量の分析結果を示したのが、Table.2-4-3 である。100g 当たりの全窒素含有量は、軟体部湿重量で 8,940mg、貝殻部湿重量で 215mg、軟体部乾燥重量で 1,600mg、貝殻部乾燥重量で 215mg であった。湿重量、乾燥重量いずれの場合でも、ヤマトシジミ個体の窒素含有量の 80% 以上が軟体部に蓄積されていることがわかった。

た。

**湖水中の懸濁物濃度** Fig.2-4-3 に示すように湖水中の懸濁物濃度は、湖底近くで急激に増大していた。水深 1m の地点で、表層水の濃度は約  $6 \text{ mg l}^{-1}$  であるのに対して、湖底から 1cm の水では約  $9 \text{ mg l}^{-1}$  の値を示した。水深 3.4m の地点では、懸濁物濃度は表層水で  $5 \text{ mg l}^{-1}$  だが、湖底から 1cm 地点の水では約  $20 \text{ mg l}^{-1}$  の値となった。

懸濁粒子の窒素含量・炭素含量ともに水深 1m 地点での値は水深 3.4m 地点での値の約 2 倍となっていた (Table. 2-4-4)。しかしながら表層堆積物での窒素・炭素含量は 3.4m 水深地点の方が水深 1m 地点よりも大きな値を示した (Table. 2-4-4)。

#### 宍道湖の窒素循環におけるヤマトシジミの役割

宍道湖における窒素循環を模式化し、その中でヤマトシジミが果たしている役割を定量化するために、以下の各項目について検討、計算した。

##### 1) ヤマトシジミの現存量 (軟体部乾重量)

本研究ではヤマトシジミの濾過・排泄を軟体部乾重量あたりの速度に換算した。また、懸濁物の濃度や窒素の含有率が水深によって異なっていたことから、以下の計算は水深 2m 以浅と、水深 2m 以深とに区分しておこなった。

ヤマトシジミ全量の 19.5% が軟体部で、さらにその 17.9% が水分以外の物質である (Table.2-4-3)。このことと先に試算した現存量 (Table.2-4-2) から、各水深別の軟体部乾重量を求めた値を Table.2-4-5 に示した。その結果、水深 2m 以浅では 424.8t、水深 2m 以深では 662.8t と計算された。

##### 2) ヤマトシジミによる有機態窒素の 1 日あたりの取り込み量

Fig. 2-4-3 に示した結果をもとに、ヤマトシジミは水深 2m 以浅の湖底では懸濁物の濃度が  $9.0 \text{ mg/l}$  の直上水を濾過し、水深 2m 以深の湖底では、懸濁物濃度が  $20.0 \text{ mg/l}$  の直上水を濾過しているとする。また Fig. 2-4-1 より、水温 27~28 における軟体部乾燥重量 1g あたりの濾過速度は、シジミのサイズと無関係に  $5 \text{ l/g hour}$  とする。

以上を仮定し、ヤマトシジミによる有機態窒素の 1 日あたり取り込み量を計算した結果を示したのが Table.2-4-6 である。この結果、宍道湖全域でのヤマトシジミによる 1 日あたり有機体窒素取り込み総量は 29.7t であり、そのうち 2m 以浅部で 13.8t、2m 以深部で 15.9t であった。

##### 3) ヤマトシジミによる有機態窒素の 1 日あたりの排出量

ヤマトシジミは水温 26.5 で 1 時間に軟体部乾重量 1g あたり 33.4mg の糞を排出した。また、この糞の窒素含有量は 1% であった。ヤマトシジミの軟体部乾重量の現存量は湖全体で 1087.6t であるから (Table.2-4-5) ,

$$33.4 \text{ mg/g hour} \times 0.01 \times 1,087.6 \times 10^6 \text{ g} \times 24 \times 10^9 = 8.7 \text{ t}$$

でヤマトシジミは糞の形で 1 日あたり 8.7t の有機態窒素を排出する。

##### 4) ヤマトシジミによる無機態窒素の 1 日あたりの排出量

Fig. 2-4-2 より、水温 27~28 における軟体部乾燥重量 1g あたりのアンモニア態窒素排出速度は、

シジミの体サイズと無関係に  $200 \times 10^6 \text{g/hour}$  とする。したがって、1日当たりの無機態窒素排出量は、

$$200 \times 10^6 \text{g/hour} \times 1,087.6 \times 10^6 \text{g} \times 24 \times 10^6 = 5.2 \text{t}$$

となり、ヤマトシジミはアンモニアの形で1日あたり5.2tの無機態窒素を排出することになる。

#### 5) 漁獲による湖外への窒素の1日あたりの持ち出し量

宍道湖では年間約15,000tのヤマトシジミが水揚げされる。軟体部の1.47%が窒素含有量、貝殻部の0.2%が窒素含有量である。したがって1年間の漁獲による回収量は

$$\text{軟体部 } 14,858 \text{kg} \times 19.5\% \times 1.47\% / 10^4 = 42.59 \text{t}$$

$$\text{貝殻部 } 14,858 \text{kg} \times 80.5\% \times 0.2\% / 10^4 = 23.92 \text{t}$$

$$1 \text{日当たりの持ち出し量は } 66.51 / 365 = 0.182 \text{ t}$$

ヤマトシジミの漁獲によって1年間に66.51t、1日に0.2tの窒素が湖外に持ち出される。

#### 6) ヤマトシジミの体内に含まれている窒素の量

宍道湖全体でのヤマトシジミ現存量は湿重量で30,985.6tであるから、

$$30,985.6 \times (1.47 \times 19.5 + 0.2 \times 80.5) / 100 = 138.7 \text{t}$$

がヤマトシジミの体内に含まれている窒素の量である。

#### 7) 宍道湖への窒素の流入負荷量

川上(1982)によれば、斐伊川からのT-N負荷量Y(kg/hour)と斐伊川の流量X( $10^4 \text{t/hour}$ )とのあいだに、 $Y = 6.22X + 22$ の関係があり、さらに斐伊川からの負荷量は、宍道湖全体への負荷量の47%を占める。7・8月の斐伊川の平均流量は $40.14 \text{m}^3$ (流量年表・観測所番号70407における1973~1983年の平均)であることから、7・8月における宍道湖への窒素の流入負荷量は1日あたり5.7tになる。

また、斐伊川から流入する窒素のうち、約50%が有機態窒素である(Ochiai & Sugai, 1981)。宍道湖へ流入する窒素全体についてもこの関係が当てはまるとすれば、宍道湖へ流入する有機態窒素の量は、1日あたり2.85tとなる。

#### 8) 宍道湖での純生産量

森本ら(1977)によれば、宍道湖での夏期における純生産量は約 $100 \text{Ct/day}$ である。仮に海洋プランクトンの平均的なC/N比である5.7を用いると、1日あたり約17.5tの窒素が生産されていることになる。

#### 9) 湖底からのアンモニア態窒素の溶出

Kawatsu et al.(1984)による宍道湖の湖底泥からの栄養塩の溶出実験では、嫌気条件では水温20では1日あたり $14.2 \text{mg/m}^2$ 、30では1日あたり $42.7 \text{mg/m}^2$ のアンモニア態窒素が溶出している。仮に水温27~28における底泥からのアンモニア態窒素の溶出速度を1日あたり $40 \text{mg/m}^2$ とすれば、宍道湖の湖底面積 $80.25 \text{km}^2$ を乗じて、1日あたり約3.2tの窒素がアンモニア態の形で湖底から溶出していることになる。



以上の分析結果から算出した数値をまとめて、宍道湖の窒素循環の模式図として示したのが Fig. 2-4-4 である。

## 考察

### 宍道湖の窒素循環におけるヤマトシジミの役割

本研究で算出した数値については今後更に精密な補足調査による修正が必要であろう。特に、宍道湖からの流出や動物・植物プランクトン、魚類、水草が窒素循環へ果たす役割の定量化が必要と思われる。しかし、ヤマトシジミの取り込む窒素の量、排泄量、同化量が非常に大きいことが明確にされた。

本研究ではヤマトシジミは1日に24.4tもの窒素を取り込み、水中の窒素の同化産物として138.7tの窒素を体内にストックする。湖水の浄化作用の観点からみると極めて重要な役割といえる。

生物的堆積作用 (Biodeposition) が生態学的に重要な点の1つは系内における物質の形態や存在場所が生物の作用によって変化することである (土屋, 1980)。この変化は周囲の環境や生物に影響を及ぼすことが予想される。ヤマトシジミによる大量の糞・擬糞の排泄量は、1日当たり7.2tと推定され、このような生物的堆積作用が周囲の環境や生物に及ぼす影響は重要である。排泄された糞の最も重要な役割はベントスの餌としての役割であろう。海洋においてベントスの糞の重要性として、他の生物の餌になることが報告されてきた (Newell, 1965; Johannes & Satomi, 1966; Tsuchiya & Kurihara, 1979)。Newell (1965)は *Hydrobia ulvae* の糞の含有窒素量は排泄後数日間で増加し、他の生物の餌になることを報告した。 *Palaemonetes pugio* は自分自身の糞を摂食するが、その糞を再摂食した場合に排泄した糞は数日間経過しないと摂食しない (Johannes & Satomi, 1966)。Tsuchiya & Kurihara (1979)は、汽水産のゴカイ *Neanthes japonica* を用いて実験を行った。排泄直後のゴカイの糞に対する同種の摂食量は、排泄後2週間海水中に放置した糞に対するそれよりも低い。糞を海水中に放置した場合、糞を基質にして多数のバクテリアの増殖が認められた。さらに糞やケイソウ、ヨシ枯葉の断片を加えると、より多くのバクテリアが増殖した。糞はそれ自体有機物含量が多く (TC 3.8%, TN 0.3%, IL 14.5%)、またバクテリア増殖の基質となり得る。ベントスの餌としてのバクテリアの重要性が多くの研究者によって強調されている (Tenore & Gopalan, 1974; Tenore, 1975; Tenore et al., 1977) ことを考え合わせると、糞はベントスの食物源として重要な役割を果たしていることが理解できる。宍道湖ではシジミの糞はゴカイ、ノトマスタスの餌になっていると思われる (中村, 未発表)。

ヤマトシジミは糞とは別に無機態窒素も1日当たり約4.3tも排出している。これは宍道湖ではほとんど植物プランクトンによって再利用されている (山室・小池, 1990)。そしてその植物プランクトンをヤマトシジミが取り入れる。このように一次生産者を直接食物にし、排出した栄養塩類は一次生産者が再利用する関係が成り立っている。

**ヤマトシジミの漁獲による窒素の回収** ヤマトシジミを漁獲することは、ヤマトシジミの体内に同化された栄養塩である窒素を湖外に取り出すことになり、富栄養化防止に大いに役立っていると思われる。宍道湖では1980年代初めには流入負荷量に対する漁獲によって回収される窒素の割合は9.5%にもなり、県の下水浄化センターで回収する窒素の数倍の量が回収されている（島根県水産試験場，1983）。一般的には湖の富栄養化防止対策のために湖内より窒素を回収するためには膨大な費用と施設を必要とするが、漁業による栄養塩物質の回収は非常に効率的かつ有効な方法である。漁業が環境保全に大きな役割を果たしていることを認識し、漁業の振興となる環境保全対策を合わせて検討していくことも今後の課題と思われる。

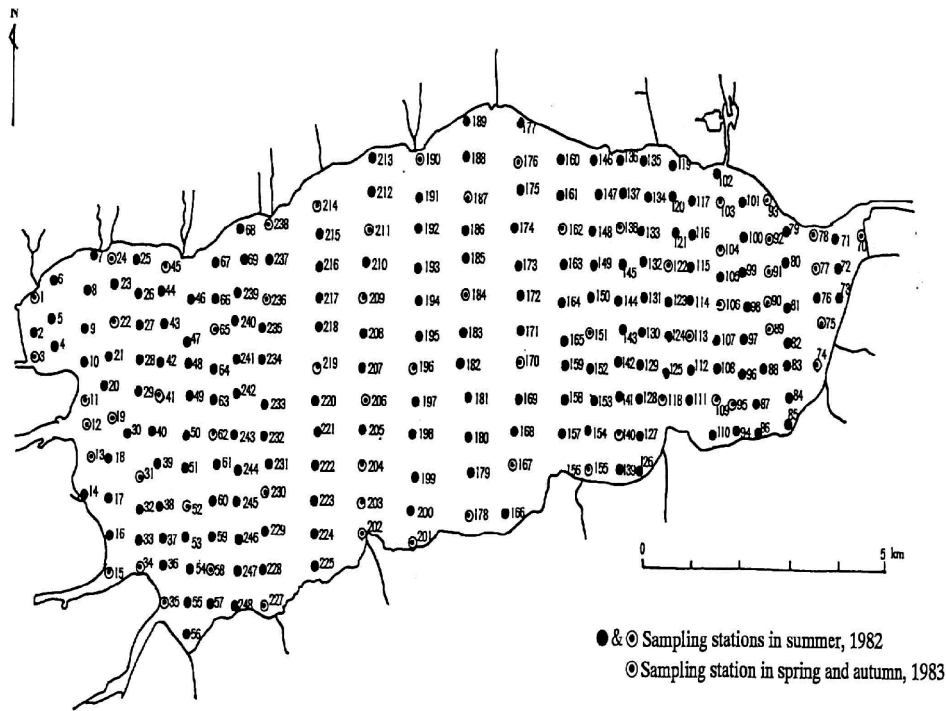


Fig. 2-1-1. Map showing the location of the sampling stations in Lake Shinji in summer, 1982. Double circles indicate the sampling stations in spring and autumn, 1983.

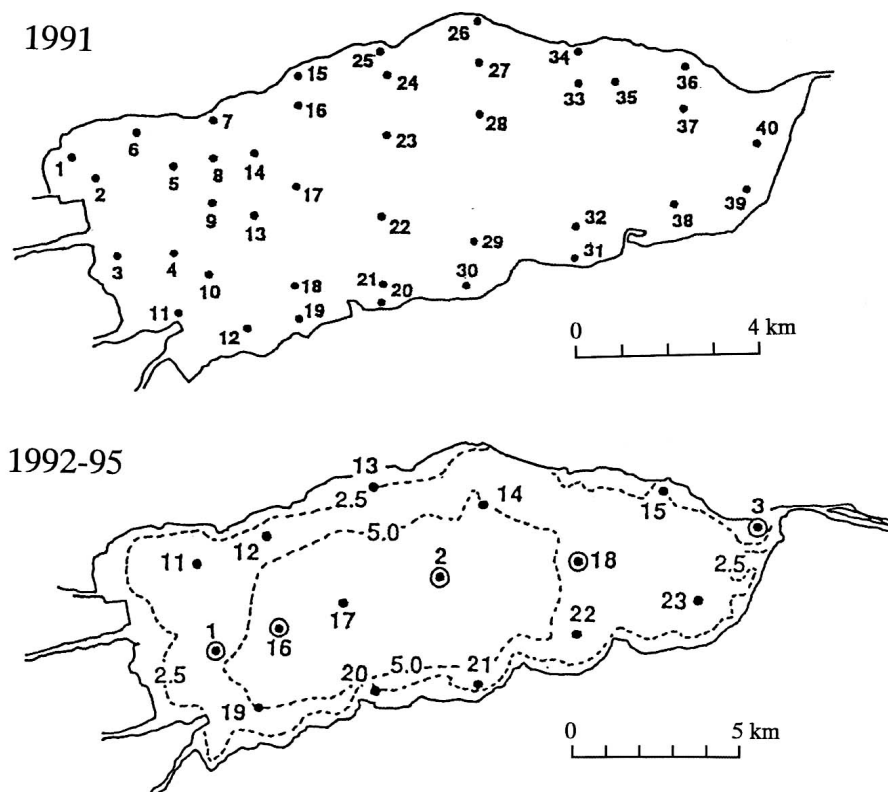


Fig. 2-1-2. Map showing the location of the sampling stations and depth contour in Lake Shinji. Numbers indicate the sampling stations. Double circles indicate the monthly sampled stations. Dashed lines indicate depth contour(m).

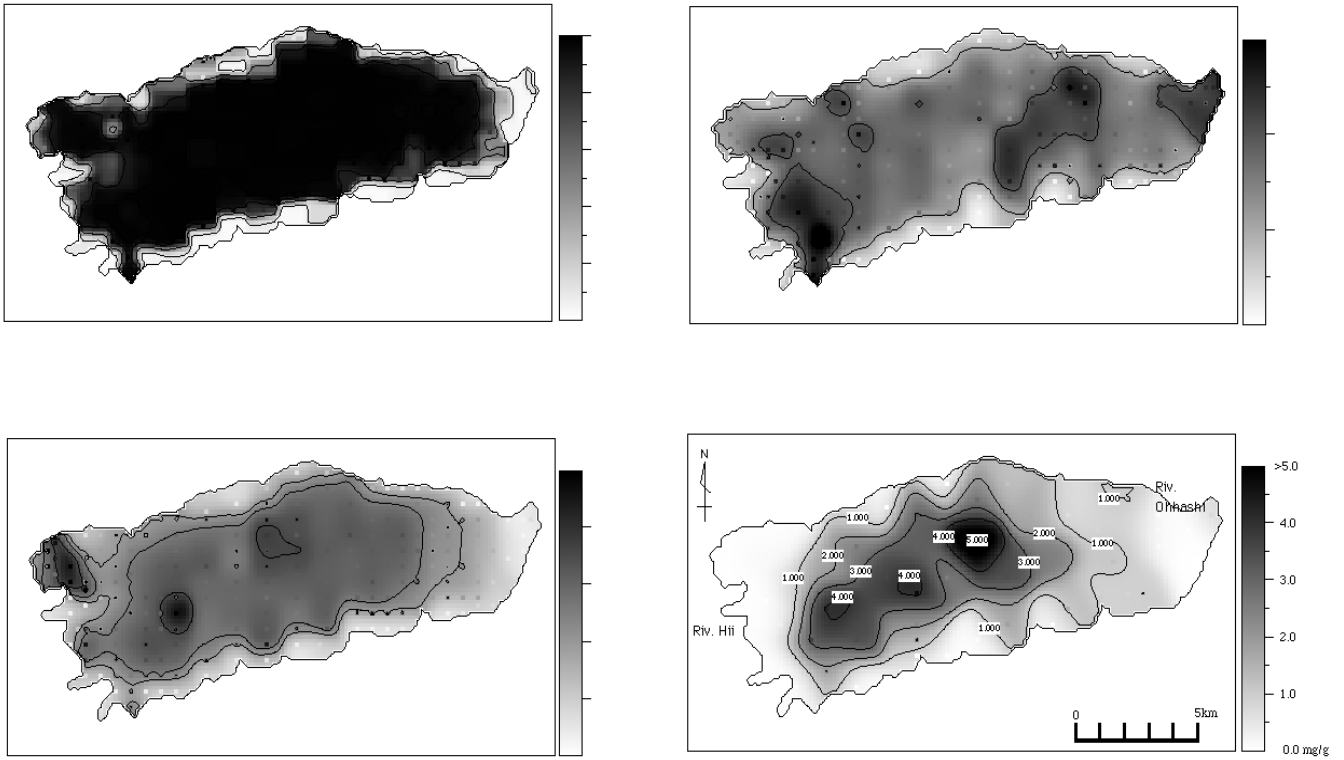


Fig. 2-1-3. Distribution of silt and clay , COD, ignition loss and sulfide of the sediment.

Table 2-1-1. Correlation coefficient of analytical items of the sediment.

Item			
Depth			
Ignition loss	0.735		
Mud content	0.846	0.804	
Oxygen saturation	0.825	0.813	0.693

Table 2-1-2. Seasonal variation of  $\lambda$ COD, IL and sulfide.

	Spring	Summer	Autumn
COD (dry weight / g)	18.27 (1.5 ~ 50.7)	31.96 (0.9 ~ 83.2)	26.33 (0.5 ~ 61.3)
IL (%)	7.60 (1.0 ~ 17.2)	11.68 (1.2 ~ 34.5)	7.60 (0.2 ~ 13.5)
Sulfide (dry weight / g)	1.19 (0.01 ~ 5.5)		0.92 (0.005 ~ 4.3)

Note : ( ) is a range showing minimum and maximum.

Table 2-1-3. Macrobenthos collected in Lake Shinji.

phylum	class	order	family	speices	
Mollusca	Bivalvia		Corbiculidae	<i>Corbicula japonica</i>	
			Mytilidae	<i>Musclista senhousia</i>	
	Gastropoda		Assimineidae	<i>Assimineea lutea japonica</i>	
			Fairbankiidae	<i>Falsicingula elegans</i>	
		Stenothyridae	<i>Stenothyra edogawaensis</i>		
Annelida	Polychaeta		Spionidae	<i>Prionospio (Minuspio) japonica</i>	
			Spionidae	<i>Pseudopolydra</i> sp.	
			Capitellidae	<i>Capitella capitata</i>	
			Capitellidae	<i>Notomastus</i> sp.	
			Nereidae	<i>Neanthes japonica</i>	
			Phyllodocidae	<i>Eteone longa</i>	
			Pilargiidae	<i>Sigambra tentaculata</i>	
			Sabellidae	<i>Chone</i> sp.	
		Oligochaeta	Tubificidae	<i>Tubifex</i> sp.	
		Hirudinea			
Arthropoda	Insecta		Chironomidae		
			Chironominae		
			Tanypodinae		
	Crustacea			Mysidae	
			Cumacea		
				Anthuridae	<i>Cyathura kikuchii</i>
				Gammaridae	<i>Ampelisca</i> sp.

Table 2-1-4. Mean population density and relative abundance of macrobenthos in Lake Shinii in 1982.

Species	Population density (ind / m <sup>2</sup> )	Relative abundance (%)
Bivalvia		
<i>Corbicula japonica</i>	322	27.27
Polychaeta		
<i>Prionospio japonica</i>	263	22.27
<i>Notomastus</i> sp.	78	6.60
<i>Chone</i> sp.	43	3.64
<i>Neanthes japonica</i>	23	1.95
<i>Pseudopolydora</i> sp.	7	0.59
<i>Capitella capitata</i>	< 1	< 0.01
<i>Lagis bocki</i>	< 1	< 0.01
Oligocheata spp.	249	21.08
Insecta		
<i>Chironomus plumosus</i>	114	9.65
<i>Chironomus</i> sp.	< 1	< 0.01
<i>Procladius sagittalis</i>	37	3.13
<i>Tanypodinae</i> spp.	6	0.51
Crustacea		
<i>Cyathura kikuchii</i>	39	3.30

Table 2-1-5. Mean population density and relative abundance of macrobenthos in Lake Shinji ,1992-1995.

Species	Population density (ind / m <sup>2</sup> )	Relative abundance (%)
<i>Corbicula japonica</i>	2083	51.36
<i>Prionospio japonica</i>	1260	31.1
<i>Notomastus</i> sp.	200	4.94
<i>Tubifex</i> sp.	118	2.91
<i>Tanypodinae</i>	97	2.41
<i>Neanthes japonica</i>	96	2.37
<i>Chironomminae</i>	81	2.01
<i>Cyathura kikuchii</i>	35	0.88
<i>Eteone longa</i>	24	0.61
<i>Falsicingula elegans</i>	17	0.44
<i>Chone</i> sp.	10	0.26
<i>Ampelisca</i> sp.	7	0.18
<i>Hirudinea</i> sp.	6	0.17
<i>Pseudopolydora kempfi</i>	5	0.14
<i>Cumacea</i> sp.	4	0.11
<i>Musclus senhousia</i>	2	0.06
<i>Assiminea lutea japonica</i>	2	0.05
<i>Mysidacea</i> sp.	< 1	< 0.02
<i>Sigambra tentaculata</i>	< 1	< 0.01
<i>Capitella capitata</i>	< 1	< 0.01
<i>Stenothyra edogawaensis</i>	< 1	< 0.01



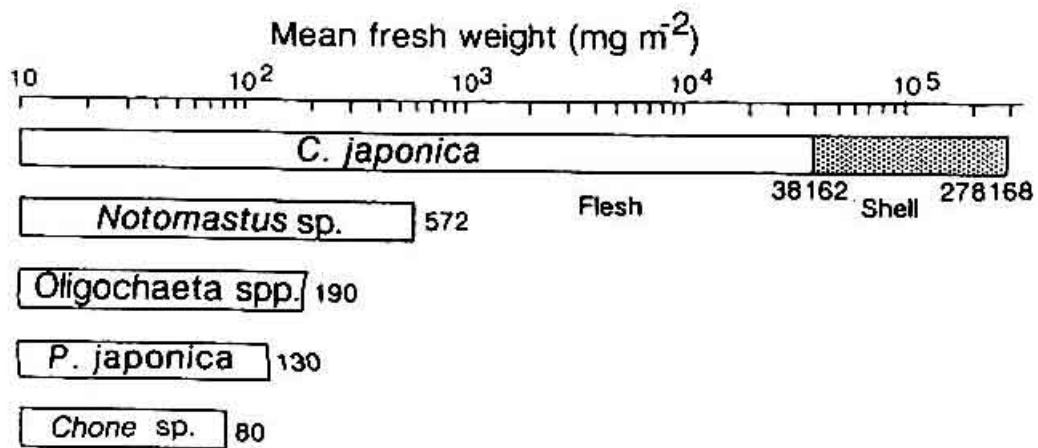


Fig. 2-1-4. Fresh weights of macrobenthos species in Lake Shinji in summer 1982. Shaded portion represents shells of *C. japonica*.

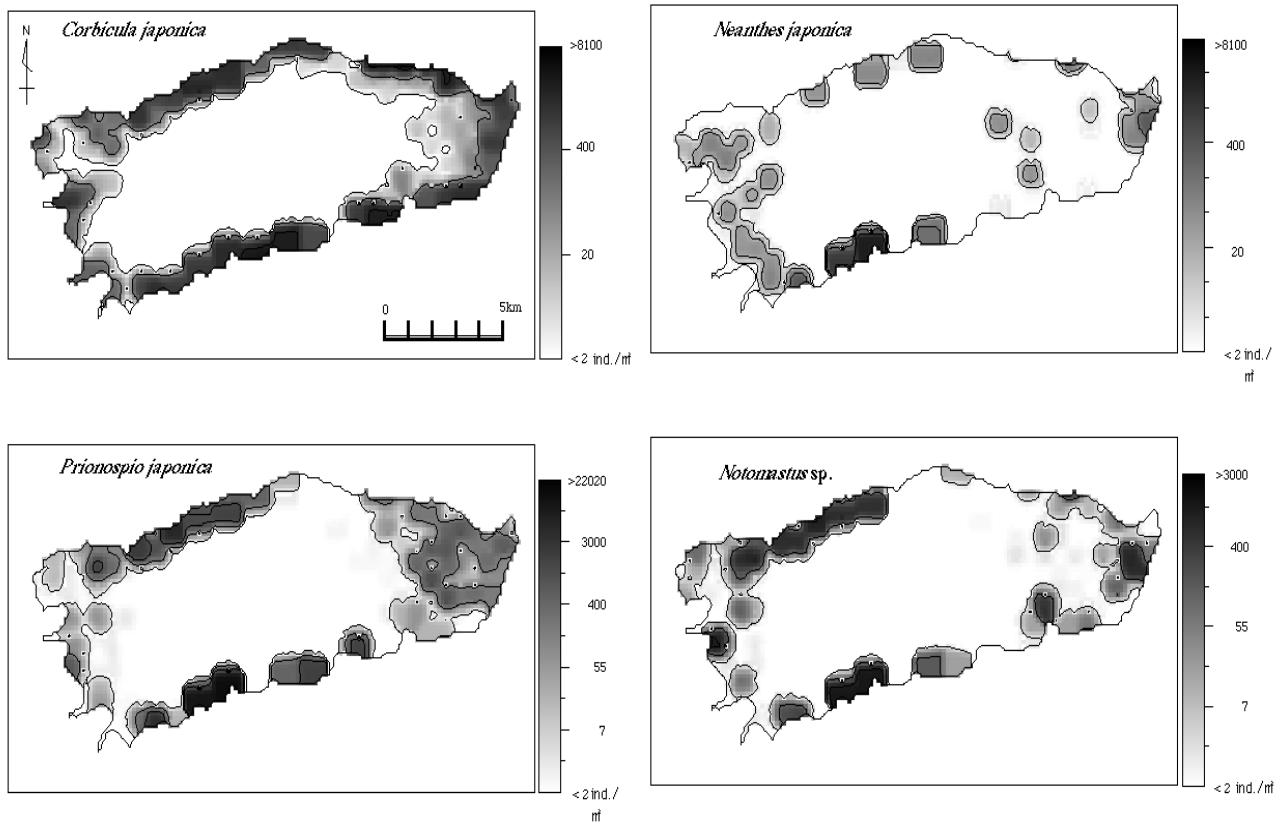


Fig. 2-1-5a. Distribution of *Corbicula japonica*, *Neanthes japonica*, *Prionospio japonica* and *Notomastus sp.*

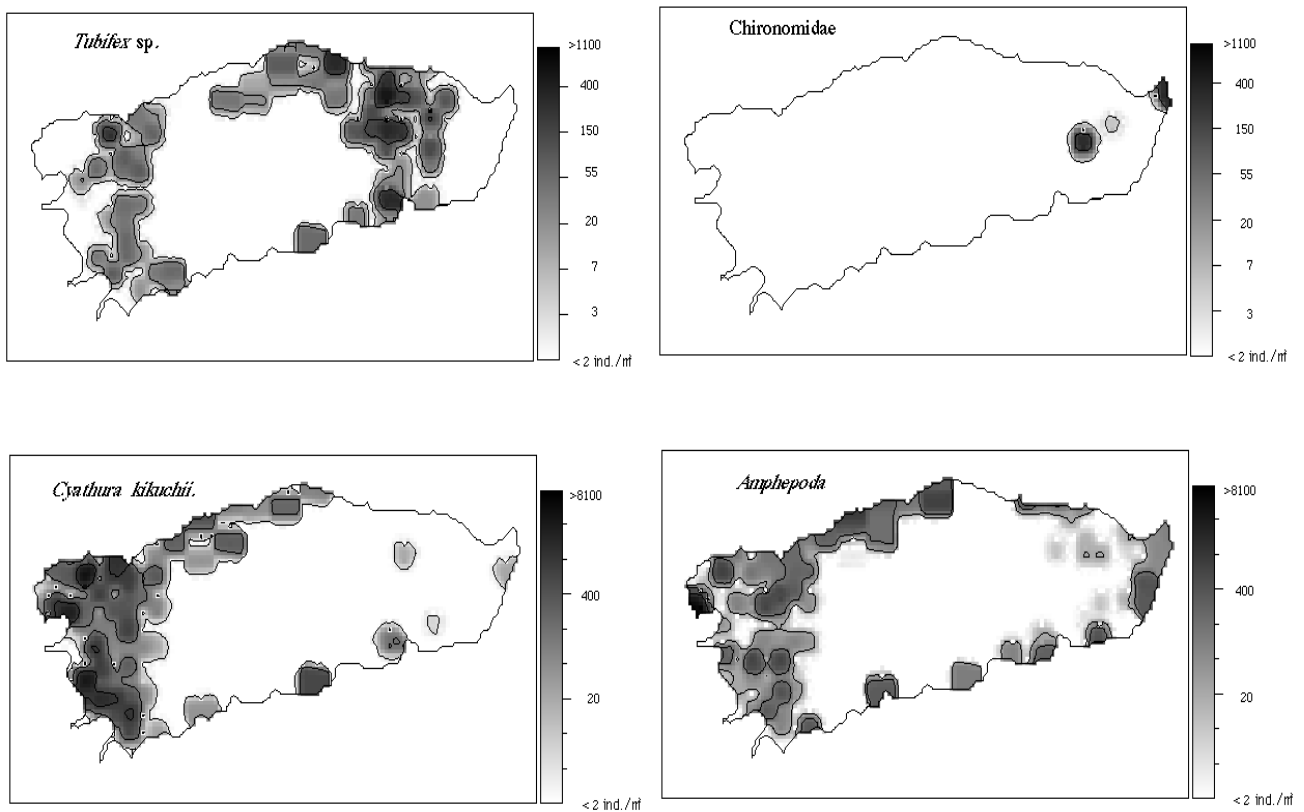


Fig. 2-1-5b. Distribution of *Tubifex sp.*, Chironomidae, *Cyathura kikuchii* and Amphipoda.

May 1992 - Feb. 1993

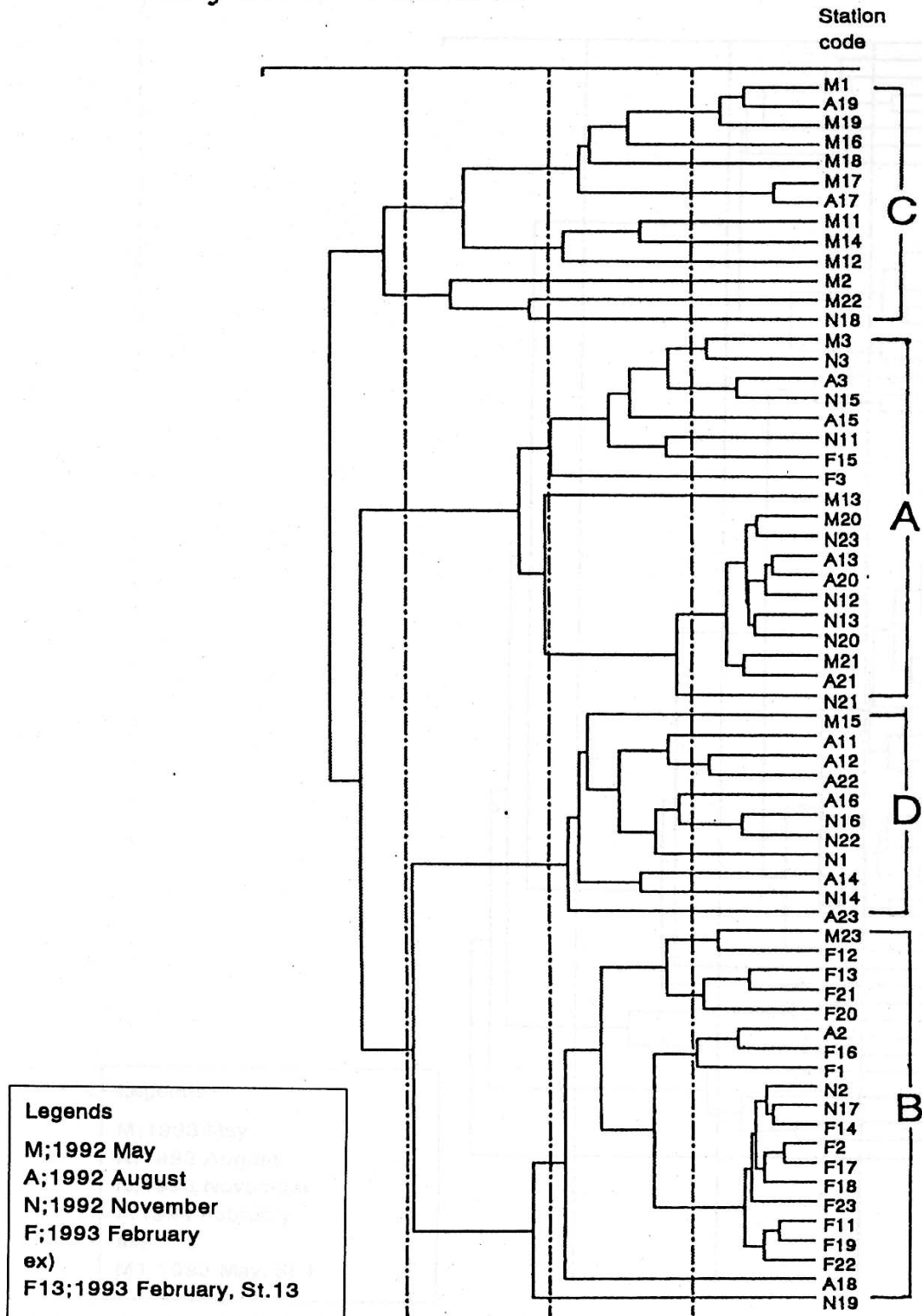


Fig. 2-1-6a. Dendrogram based on cluster analysis of the samples collected in Lake Shinji, May 1992 to February 1993.

May 1993 - Feb. 1994

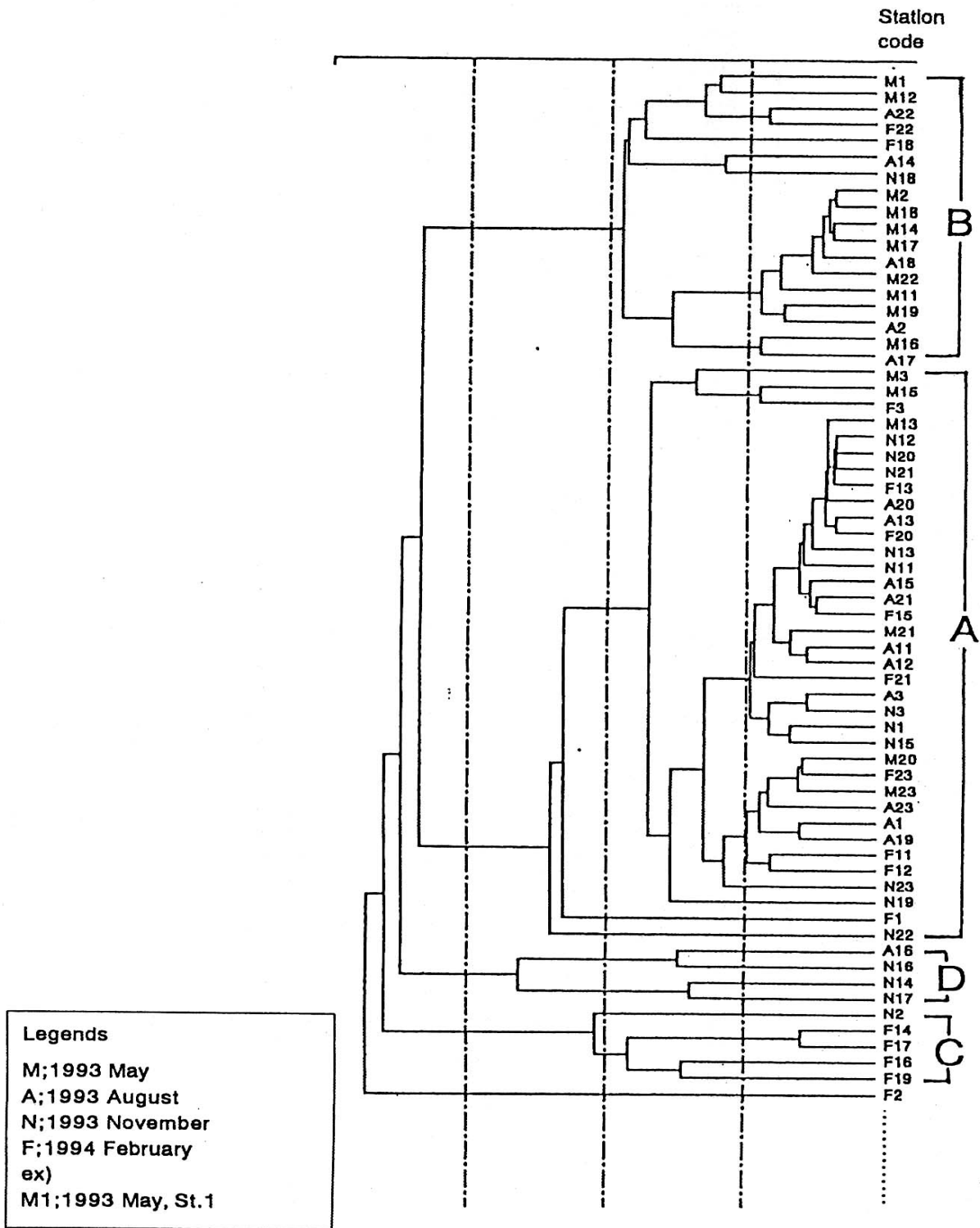


Fig. 2-1-6b. Dendrogram based on cluster analysis of the samples collected in Lake Shinji, May 1993 to February 1994.

May 1994 - Mar. 1995

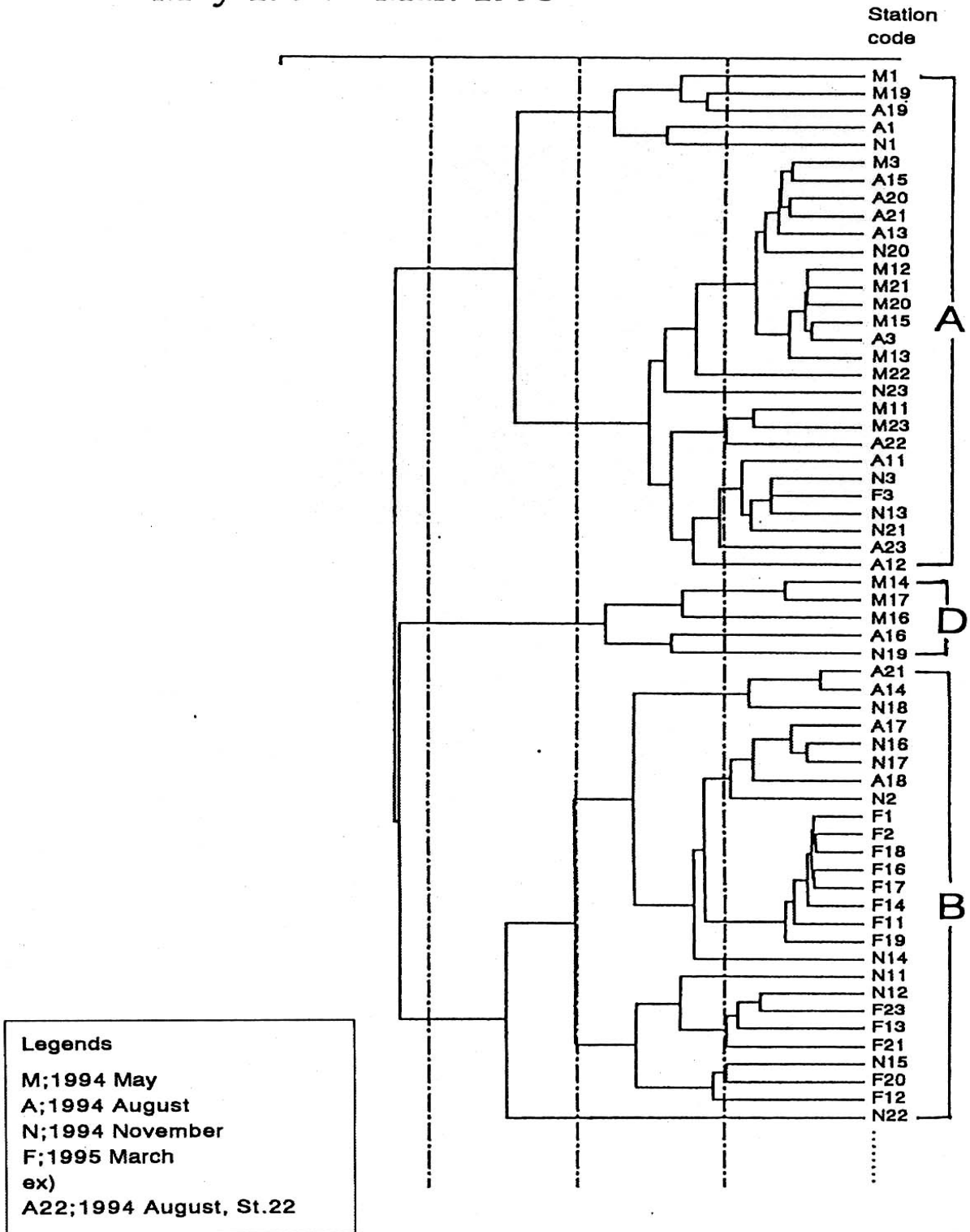


Fig. 2-1-6c. Dendrogram based on cluster analysis of the samples collected in Lake Shinji, May 1994 to March 1995.

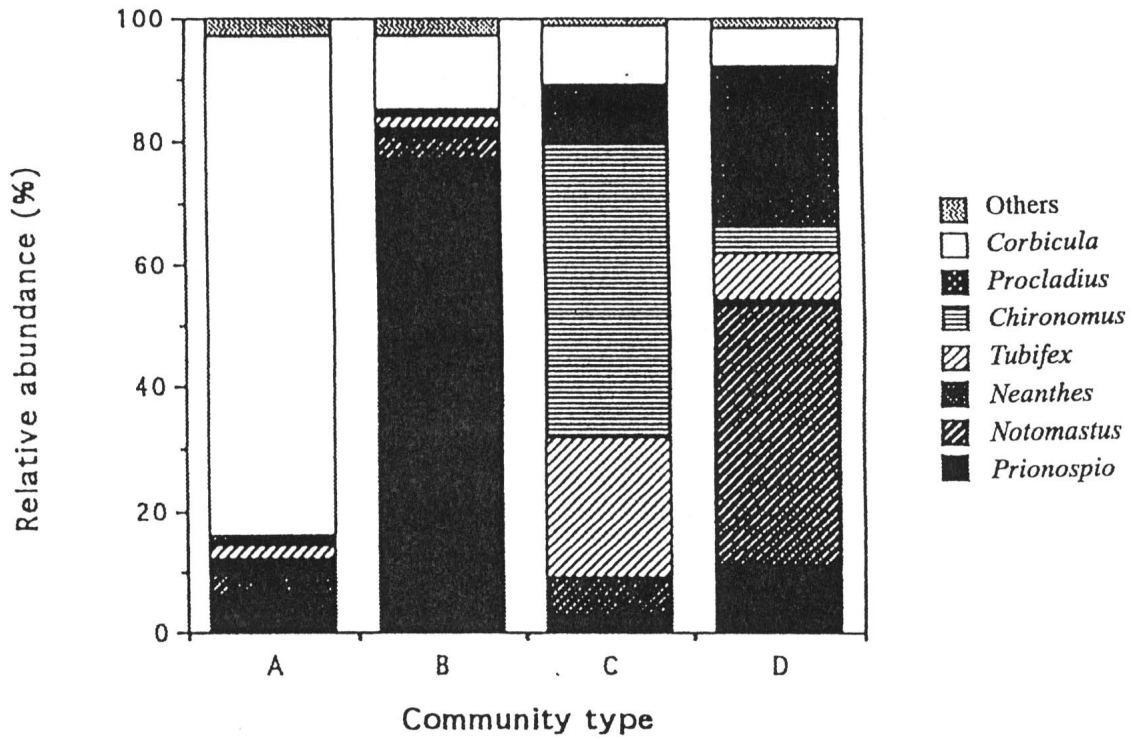


Fig. 2-1-7. Relative abundance (%) of each dominant species for each community type.

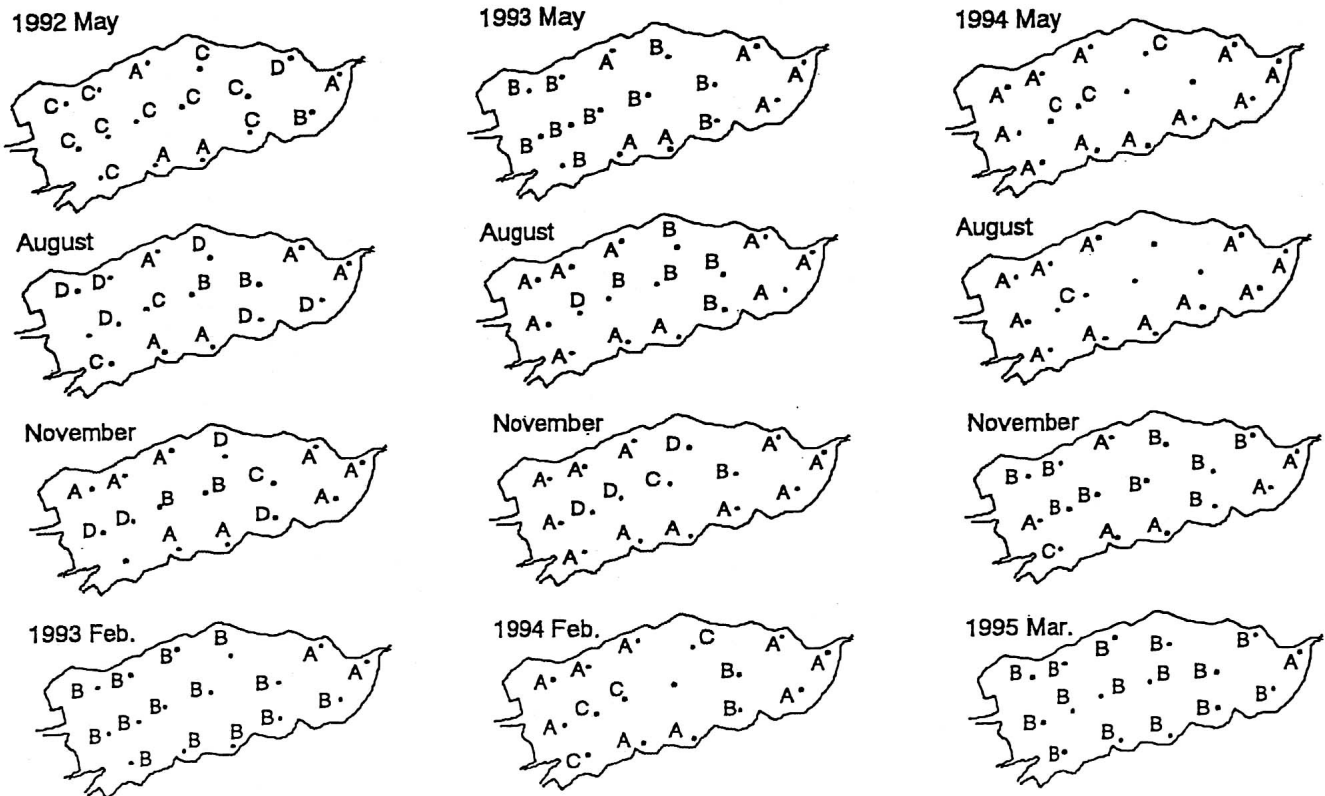


Fig. 2-1-8. Temporal variation of the community type based on cluster analysis. A-D are shown in Fig. 2-1-7.

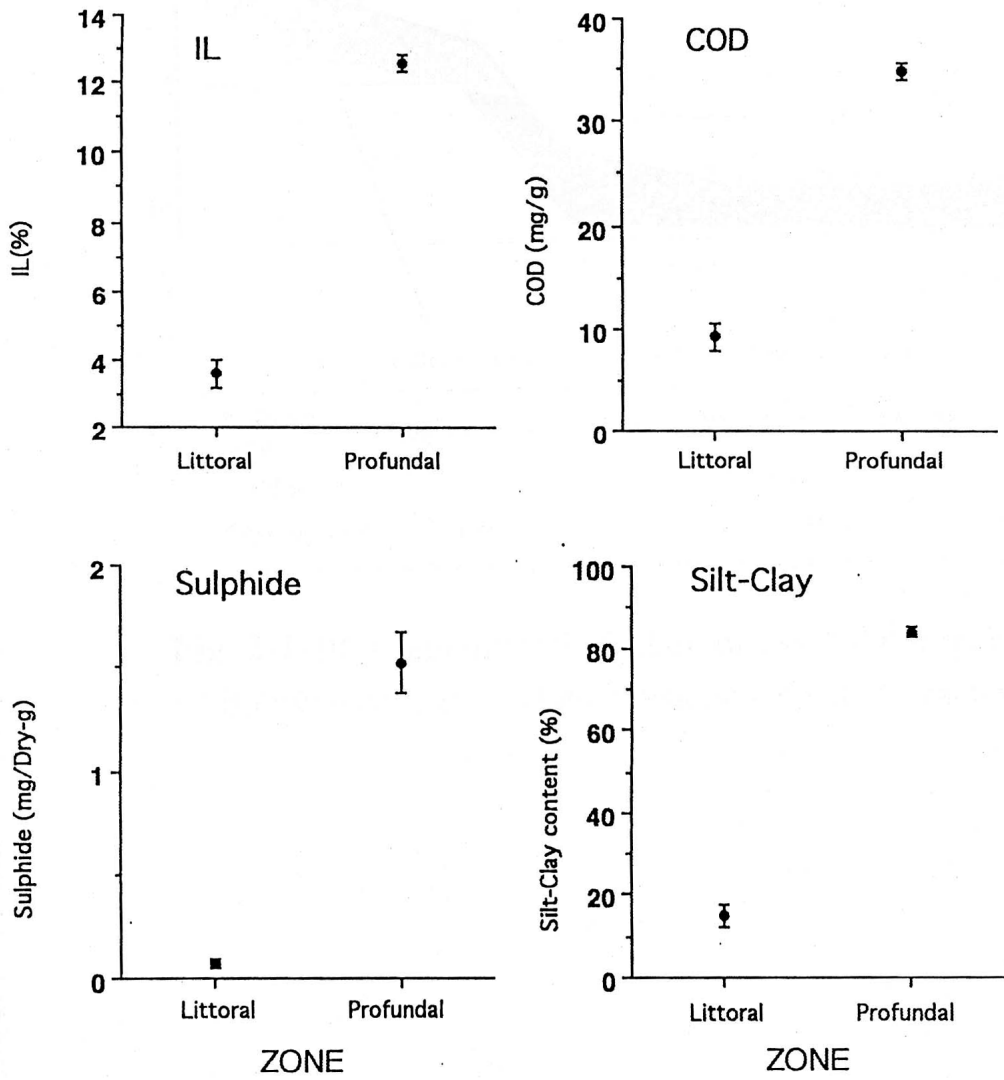


Fig. 2-1-9. Sediment characteristics of two zones: Littoral and Profundal zones.

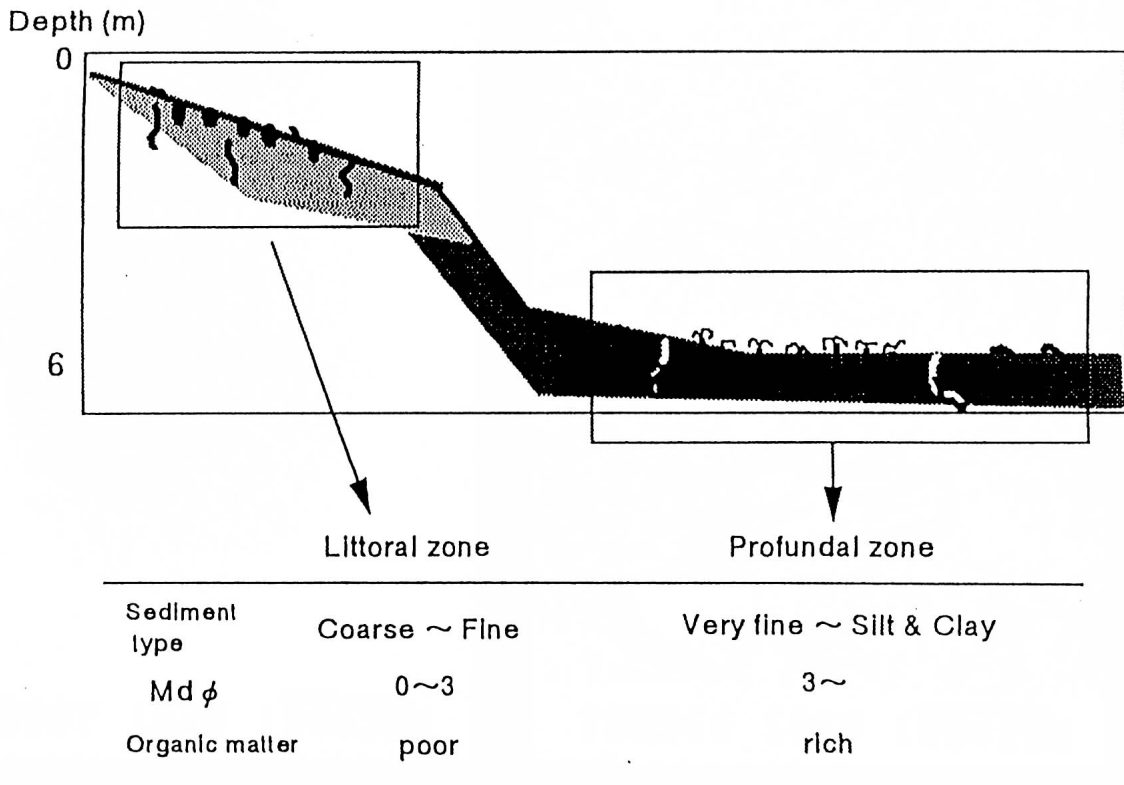


Fig. 2-1-10. Diagrammatic feature of two habitat types of bottom sediment and its physicochemical characters.



( $\times 120$ )



( $\times 1000$ )

Fig. 2-1-11. Photographs showing fecal pellet of *Notomastus* sp.

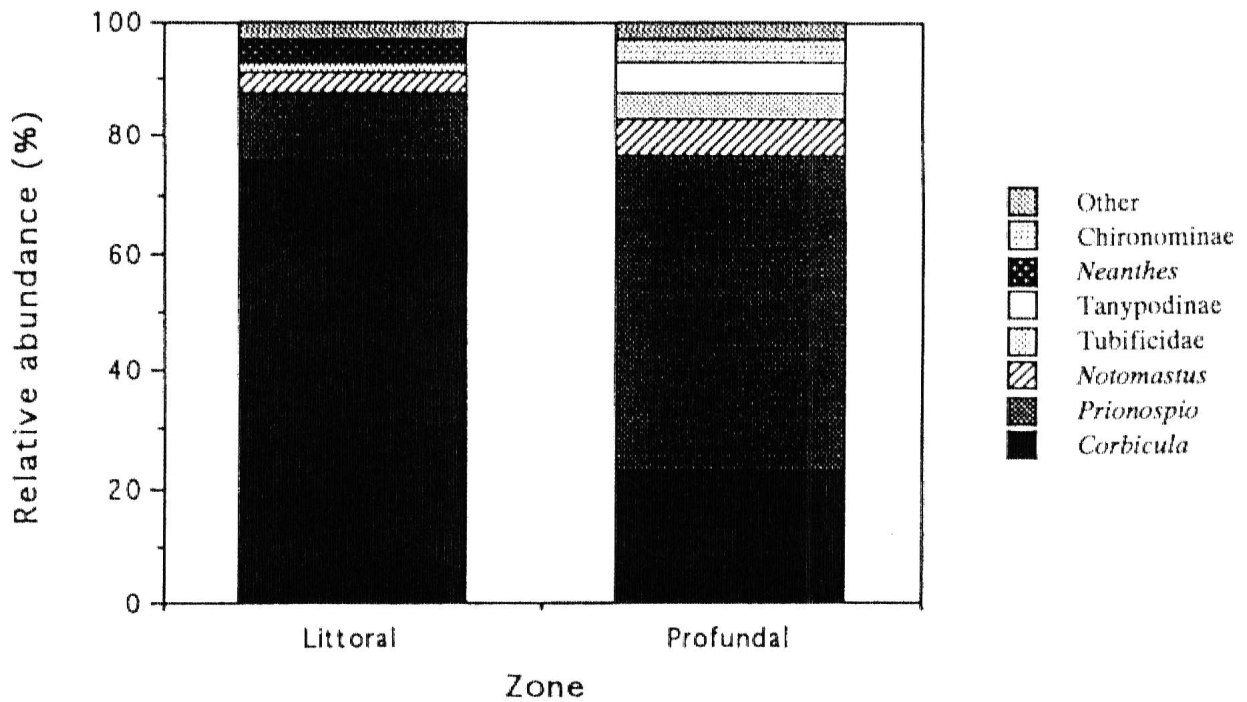


Fig. 2-1-12. Species composition of two habitat types in Lake Shinji.



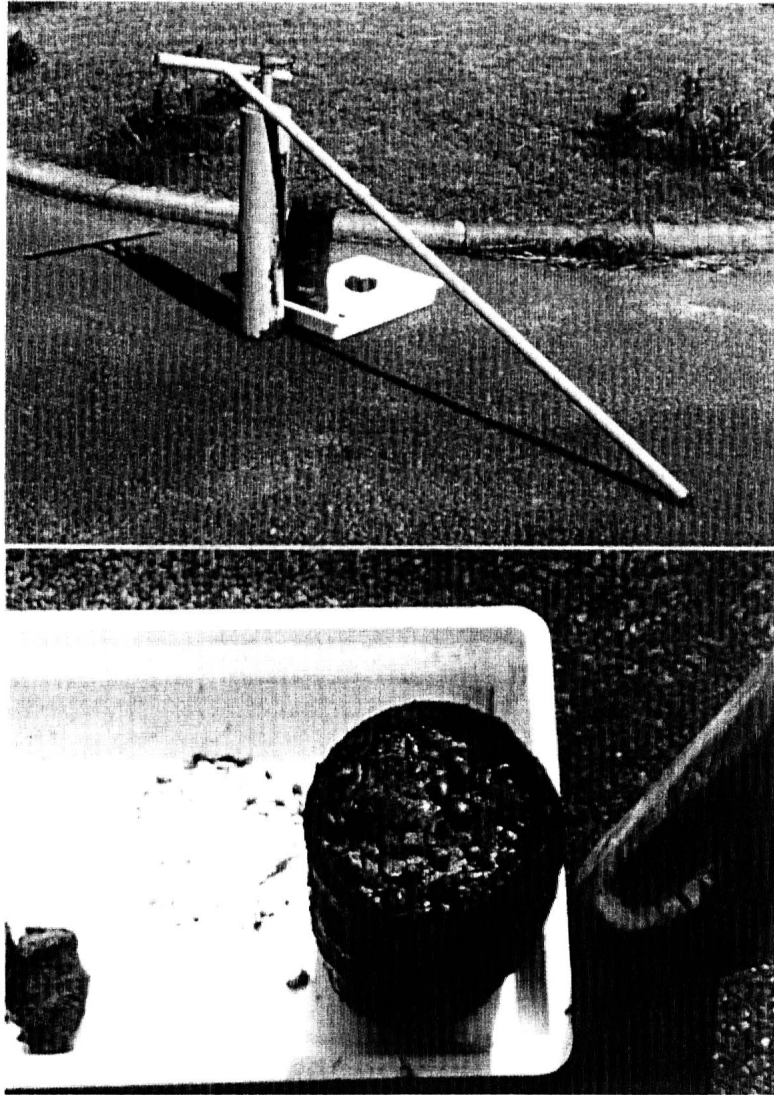


Fig. 2-2-1. Photographs showing the original core sampler (upper) and a core sample of sediment collected (bottom).

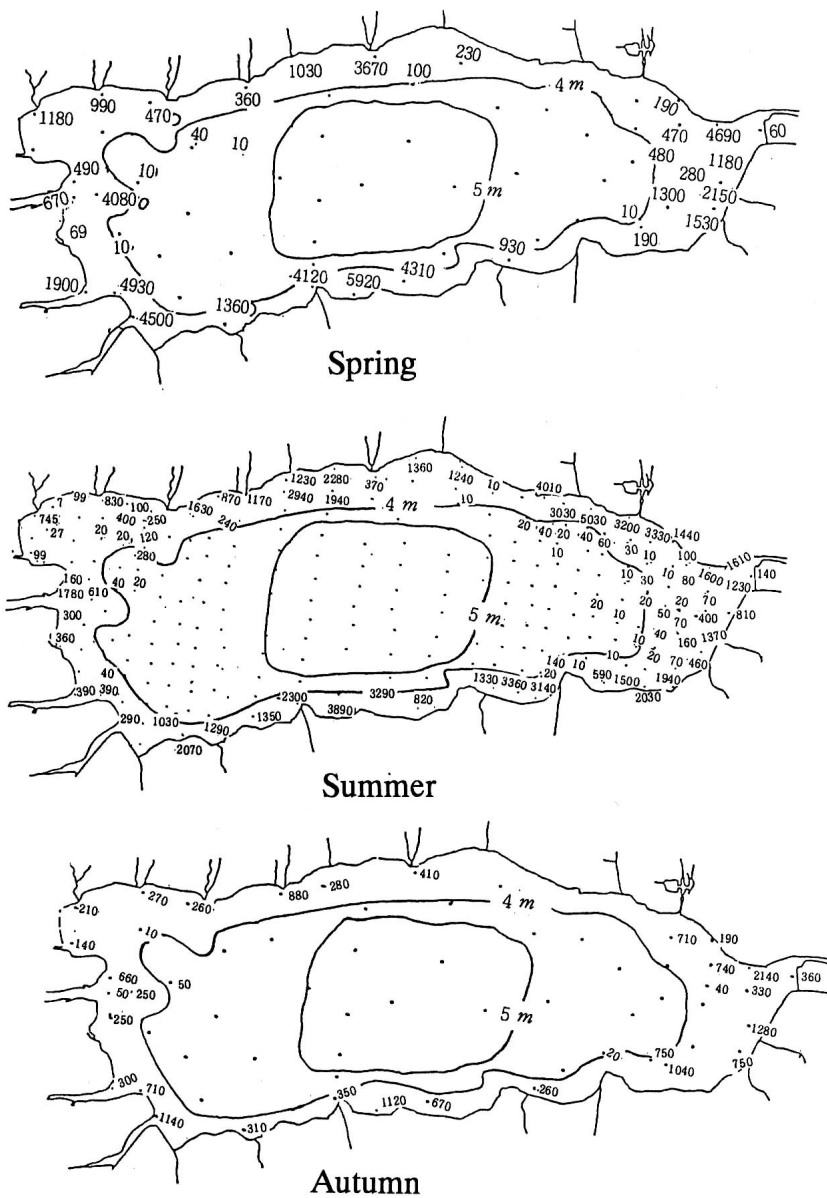


Fig. 2-2-2. Mean numbers of *C. japonica* individuals per m<sup>2</sup> observed in Lake Shinji in summer 1982, and spring and autumn 1983.

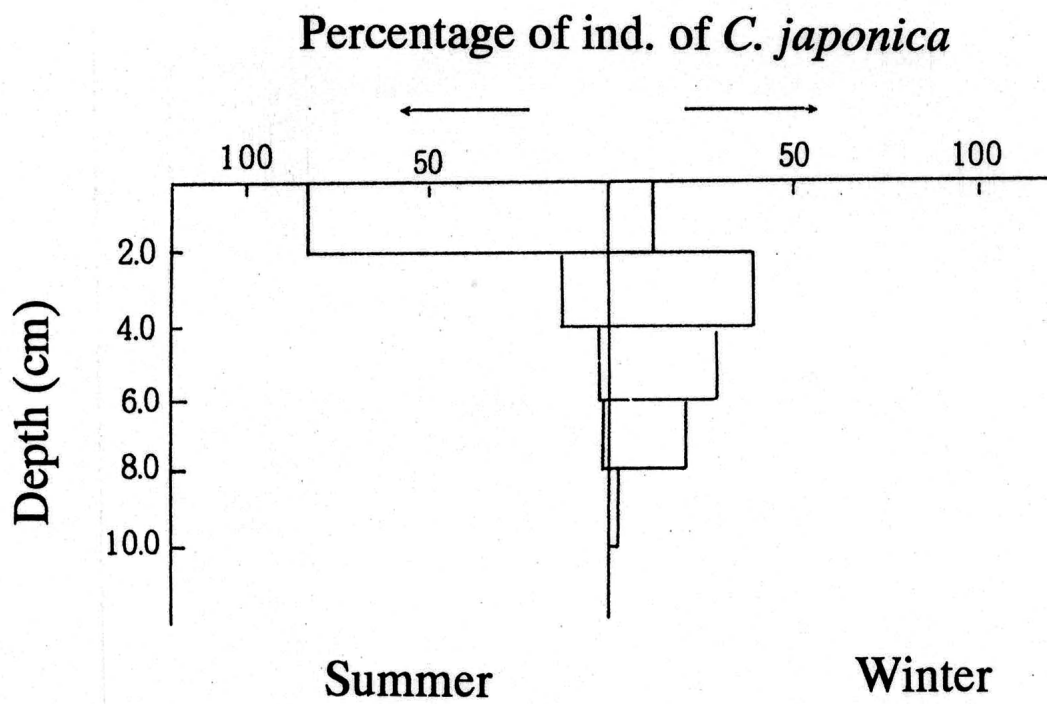


Fig. 2-2-3. Vertical distribution of *C. japonica* in the sediment in Lake Shinji.

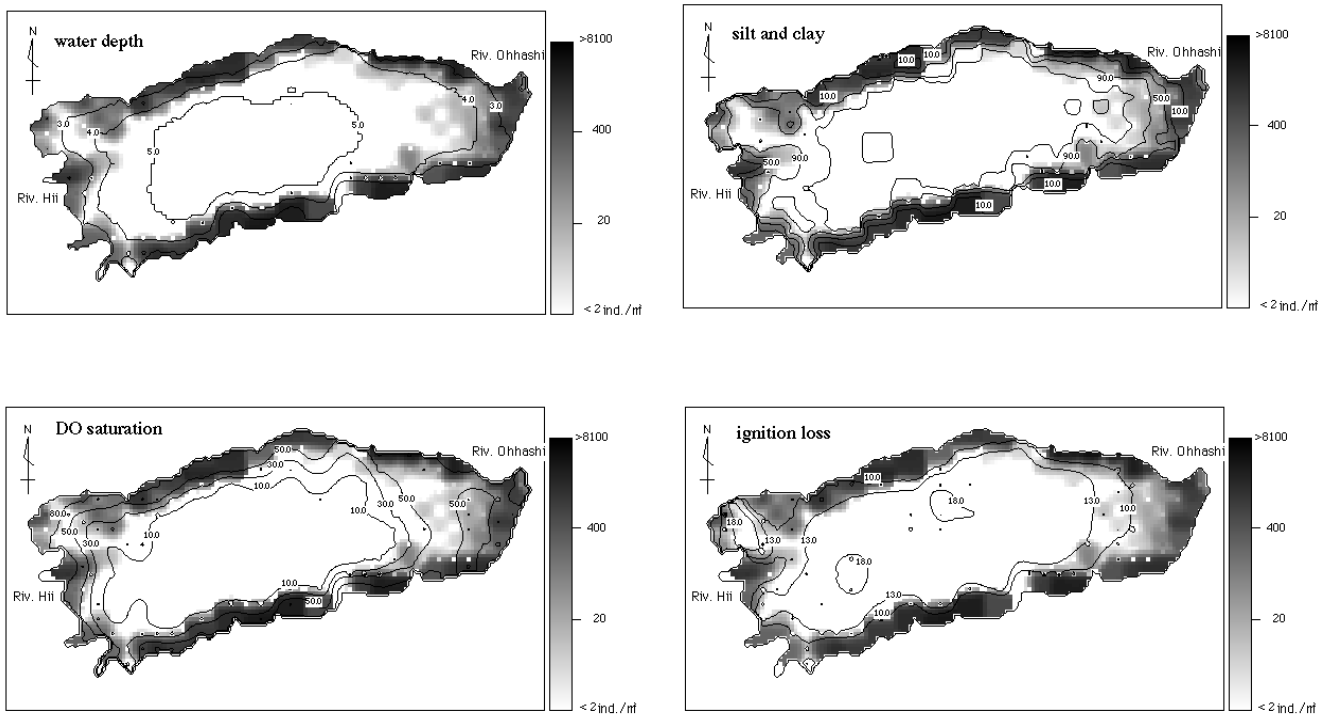


Fig. 2-2-4a. Distribution of *C. japonica* in relation to water depth, DO saturation, silt and clay, and ignition loss.

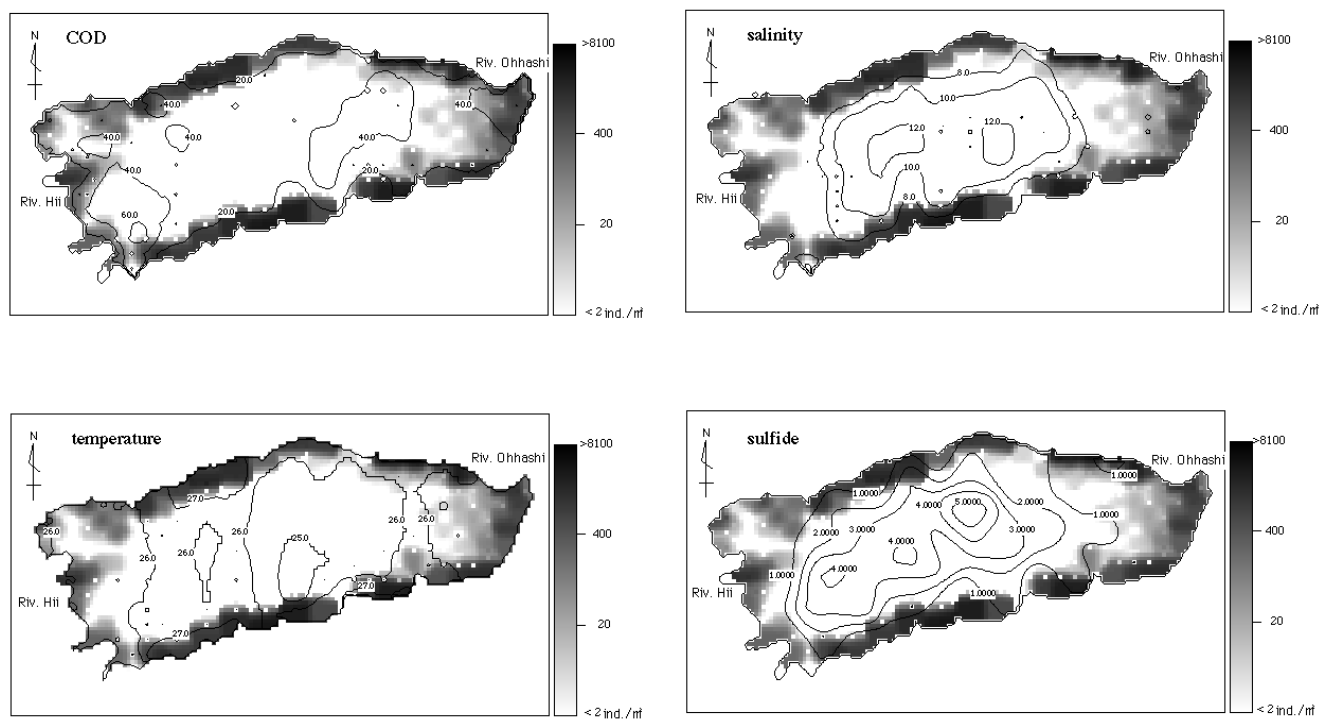
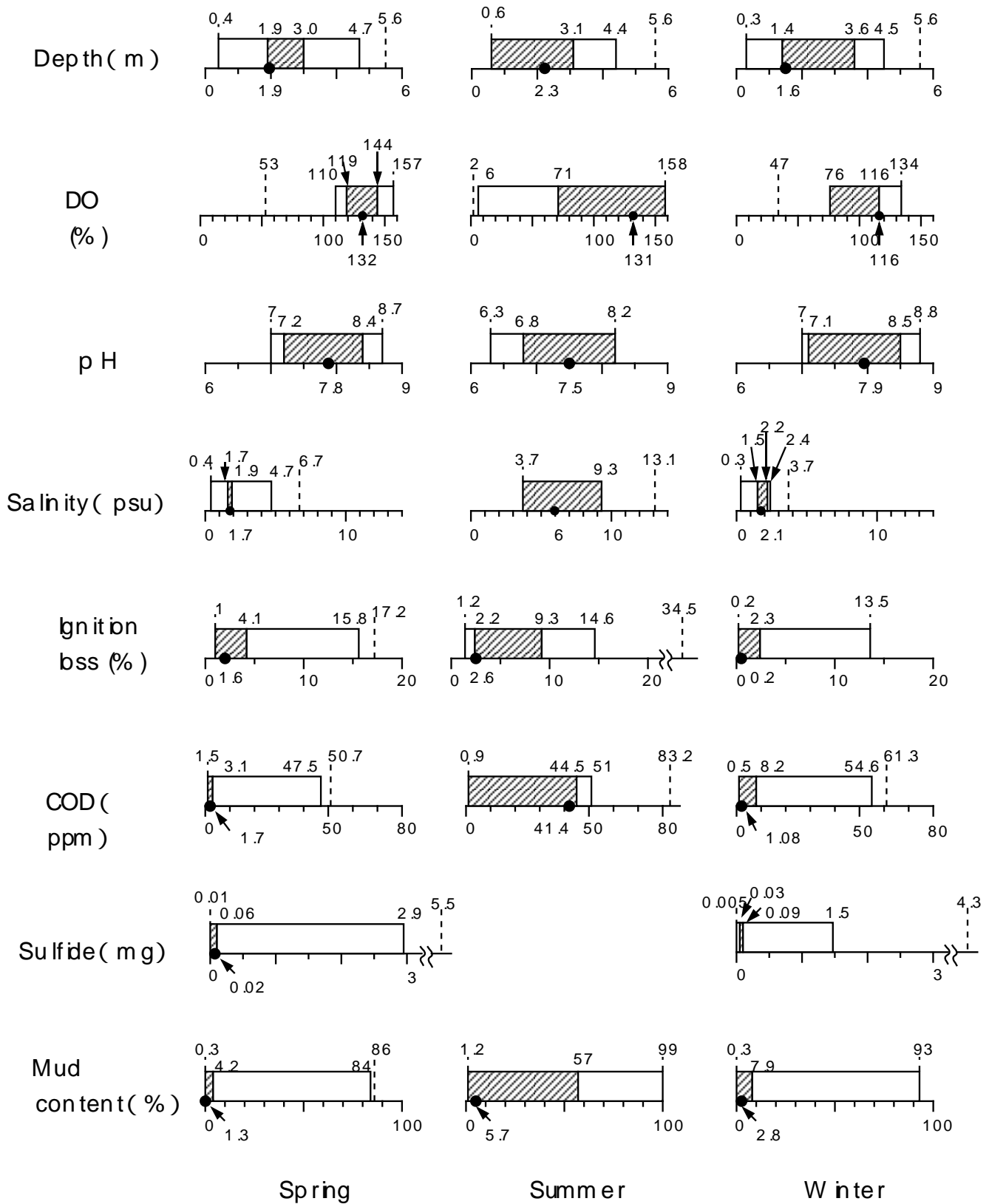


Fig. 2-2-4b. Distribution of *C. japonica* in relation to COD, water temperature, salinity, and sulfide.



**Fig. 2-2-5.** Environmental ranges in habitat of *C. japonica* in Lake Shinji.

- environmental ranges in habitat of 1000 ind. *C. japonica*
- environmental ranges in habitat of *C. japonica*
- survey range
- habitat of maximum individual

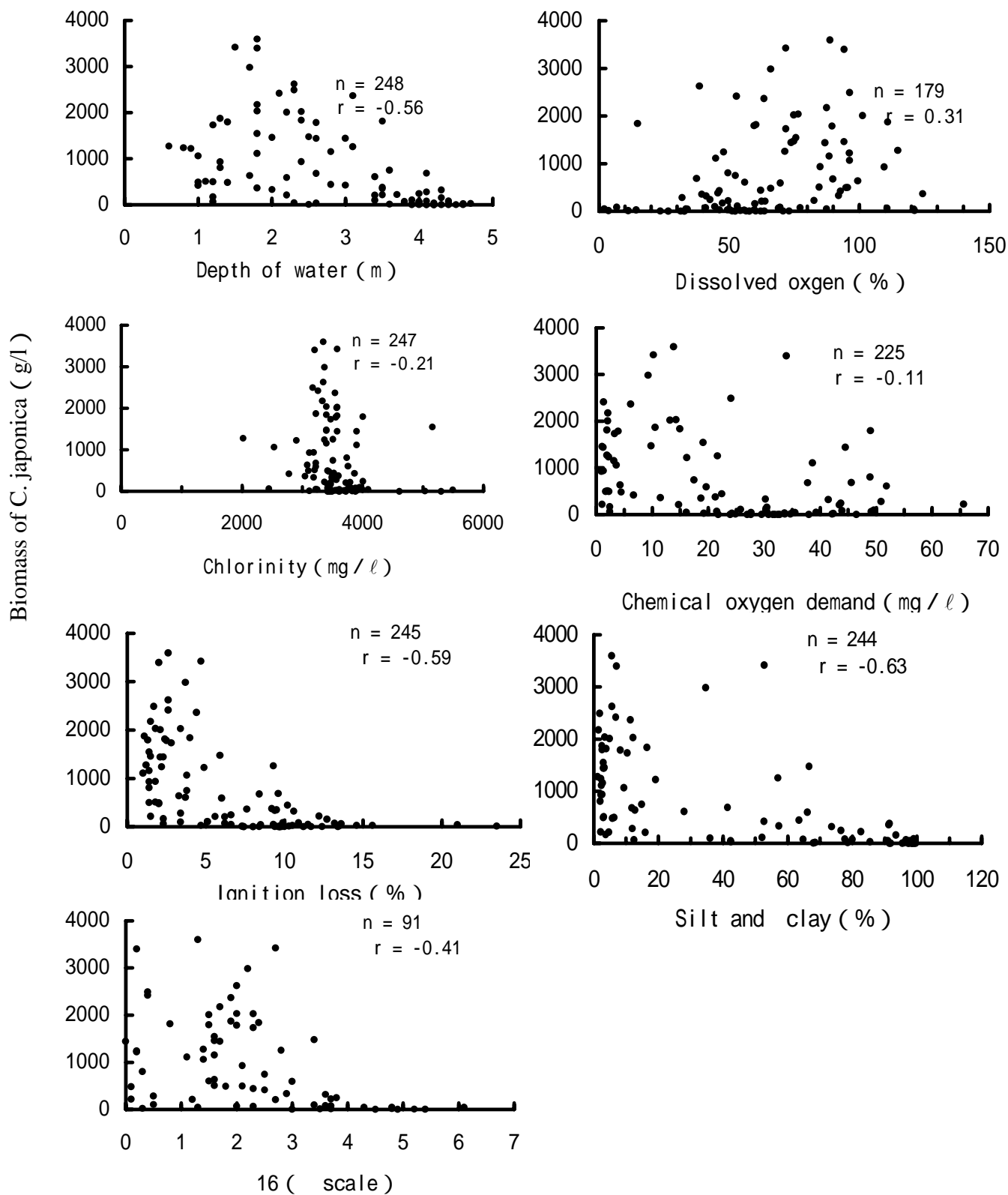


Fig. 2-2-6. Correlations of biomass of *C. japonica* against depth of water, dissolved oxygen, chlorinity, chemical oxygen demand, ignition loss, silt and clay, and 16 value.

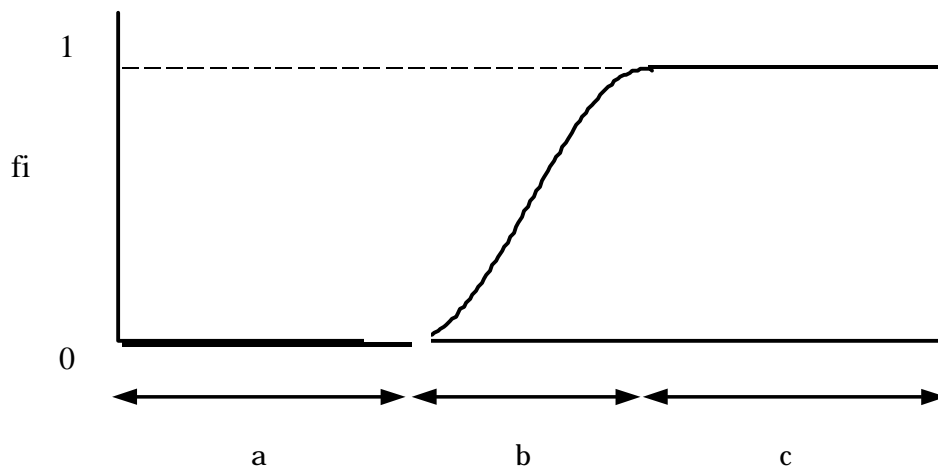


Fig. 2-3-1. Function expressing an effect of an environmental factor.  
 (a) lethal range, (b) limiting range, (c) non-limiting range.

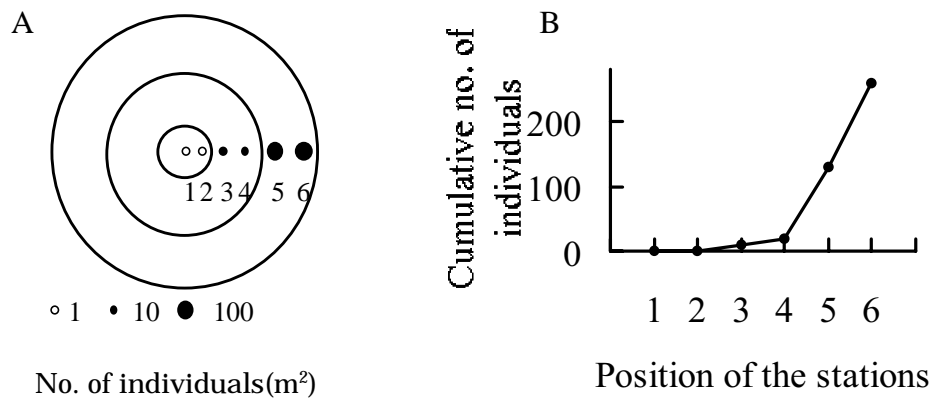


Fig. 2-3-2. Relation between the horizontal distribution of a species,  
 an environmental factor (A) and the cumulative curve graph (B).  
 Isolines express the magnitude of factor  $X(0 < X_1 < X_2)$  and  
 circles express the population of a species.

Table 2-3-1. Correlations (r) between environmental factors: Cl(chlorinity), DO(dissolved oxygen saturation), and pH of bottom water, and IL(ignition loss) and MC(mud content) of sediment. N=248

	DO	pH	IL	MC
Cl	- 0.77	0.02	0.49	0.5
DO		0.08	- 0.59	- 0.69
pH			0.07	0.1
IL				0.8

Table 2-3-2. Correlations (r) between populations of macrobenthos and environmental factors: Cl(chlorinity), DO(dissolved oxygen saturation), and pH of bottom water, and IL(ignition loss) and MC(mud content) of

	Cl	DO	pH	IL	MC
<i>Corbicula jaonica</i>	- 0.32	0.46	0.07	- 0.61	- 0.75
<i>Prionospio japonica</i>	- 0.16	0.18	0.07	- 0.24	- 0.28
<i>Notomastus</i> sp.	- 0.23	0.24	- 0.03	- 0.24	- 0.28
<i>Neanthes japonica</i>	- 0.09	0.09	- 0.05	- 0.22	- 0.19

Table 2-3-3. The most suspicious lethal factors and their apparent acting ranges. X and Y denote the cumulative number of the stations and the individuals in percentage, respectively. See Fig. 2-4-3 and text for further details.

	Suspects and acting a range	X-axis (%)	Y-axis (%)
<i>Corbicula jaonica</i>	MC > 91.50%	67.2	0.7
<i>Prionospio japonica</i>	DO < 34.00%	54.4	2.7
<i>Notomastus</i> sp.	Cl > 5.00‰	33.2	1.5
<i>Neanthes japonica</i>	MC > 96.50%	59.8	2.3



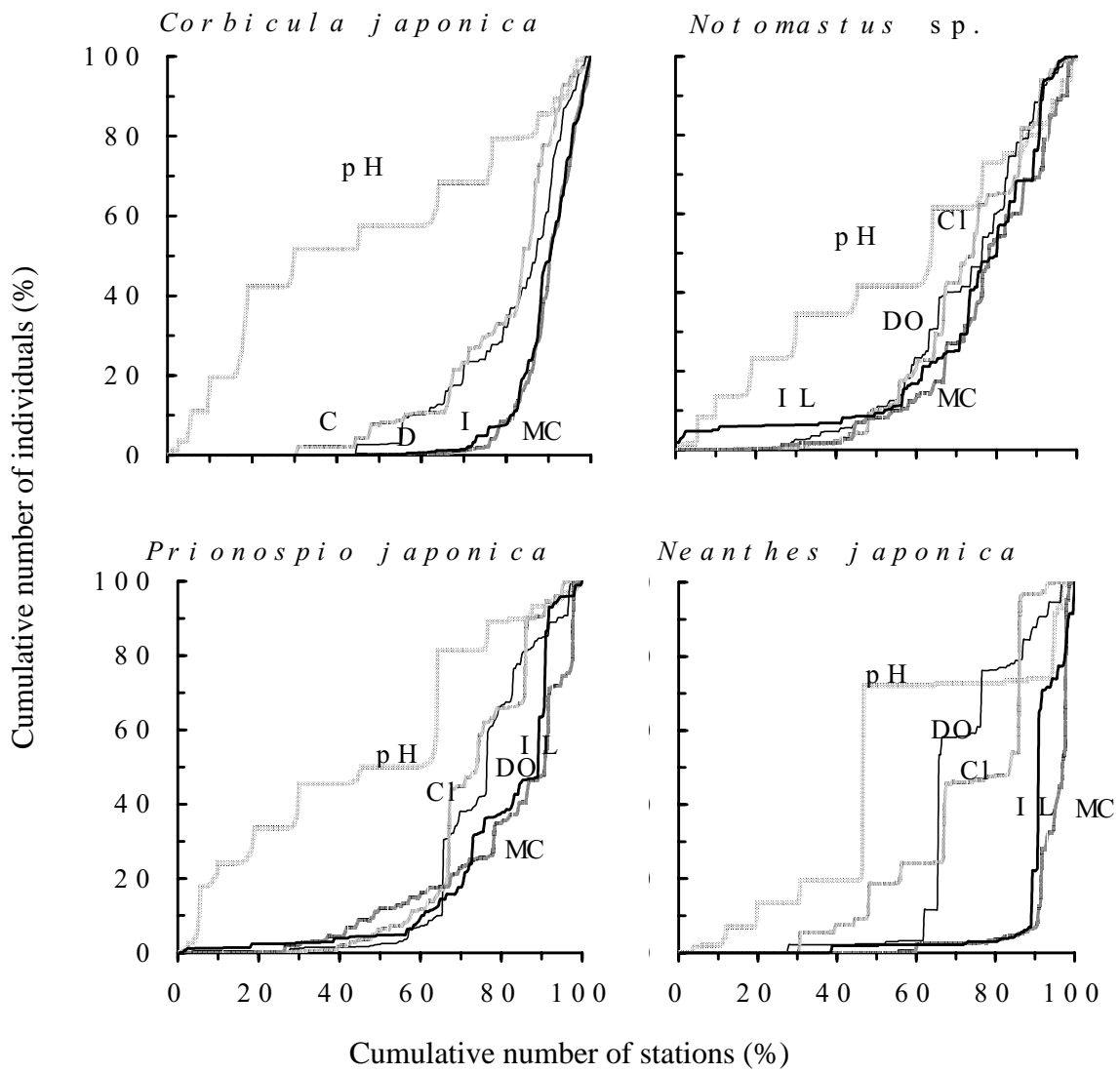
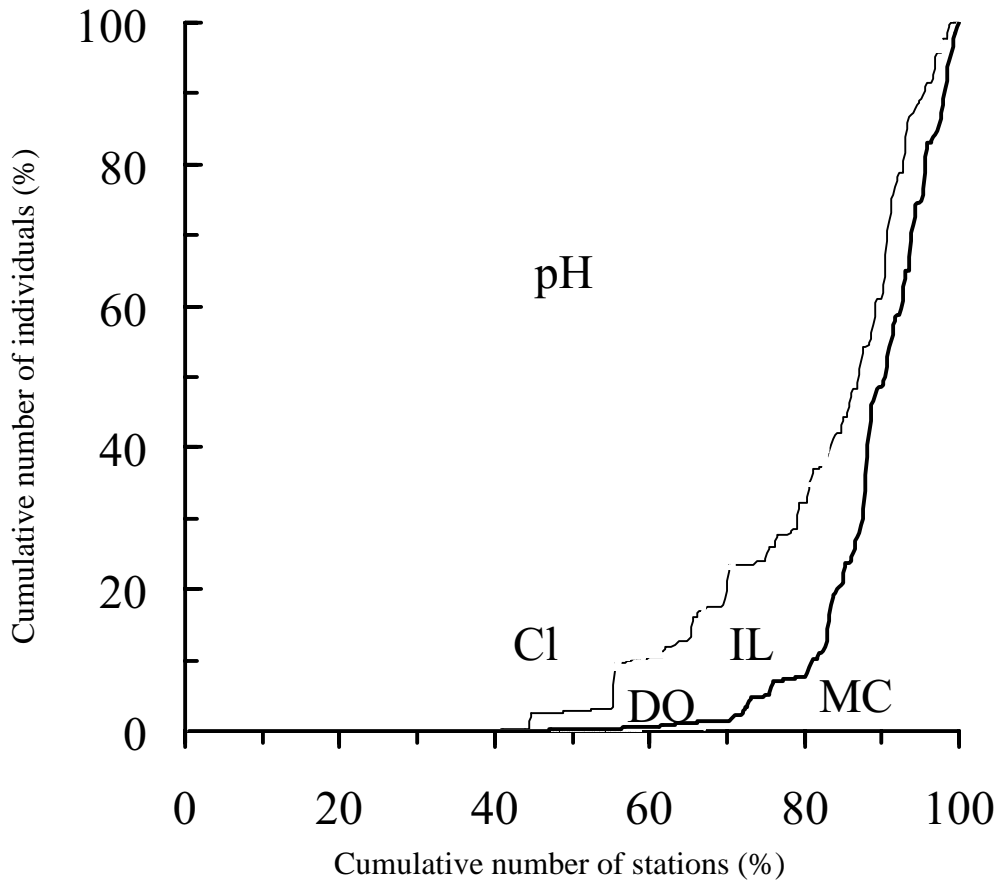


Fig. 2-3-3. Cumulative curves for possible limiting factors for *Corbicula japonica*, *Prionospio japonica*, *Notomastus sp.* and *Neanthes japonica*. pH(.....); CI(.....); DO(—); IL(—); MC(—)

*Corbicula japonica*



for *Corbicula japonica*. pH(·····); Cl(××××); DO(—); IL(—);  
MC(□□□□)

Table. 2-4-1. Shell heights of *C. japonica* used for experiments.

Clam size	Mean		SD	
	(cm)		(cm)	
Large (n=4)	2.11	0.12	2.06	0.09
Medium (n=7)	1.91	0.07	1.82	0.19
Small (n=10)	1.54	0.14	0.53	0.18

Table 2-4-2. Standing stocks of *C. japonica* at various depths in Lake Shinji in summer 1982.

(a) Number of individuals				
Depth ( m )	Area (km <sup>2</sup> )	No. of individuals (m <sup>-2</sup> )	Total no. ( × 10 <sup>5</sup> )	Standing stock ( × 10 <sup>5</sup> )
0.0 ~ 1.0	1.53	1,608.3	24,607	29,576
1.0 ~ 2.0	5.47	1,374.7	75,158	90,334
2.0 ~ 3.0	6.58	1,523.4	100,240	120,481
3.0 ~ 4.0	11.27	530.5	59,787	71,859
4.0 ~ 5.0	32.86	42	13,801	16,588
5.0 ~	22.54	0	0	0
			273,593	328,838
(b) Biomass ( fresh weight including the shell )				
Depth ( m )	Area (km <sup>2</sup> )	Biomass (gm <sup>-2</sup> )	Total biomass ( t )	Standing stock ( t )
0.0 ~ 1.0	1.53	1,598.0	2,445	2,938.6
1.0 ~ 2.0	5.47	1,393.7	7,623	9,162.9
2.0 ~ 3.0	6.58	1,082.4	7,122	8,560.3
3.0 ~ 4.0	11.27	546.1	6,154	7,397.2
4.0 ~ 5.0	32.86	74.1	2,435	2,926.6
5.0 ~	22.54	0	0	0
			25,780	30,985.6

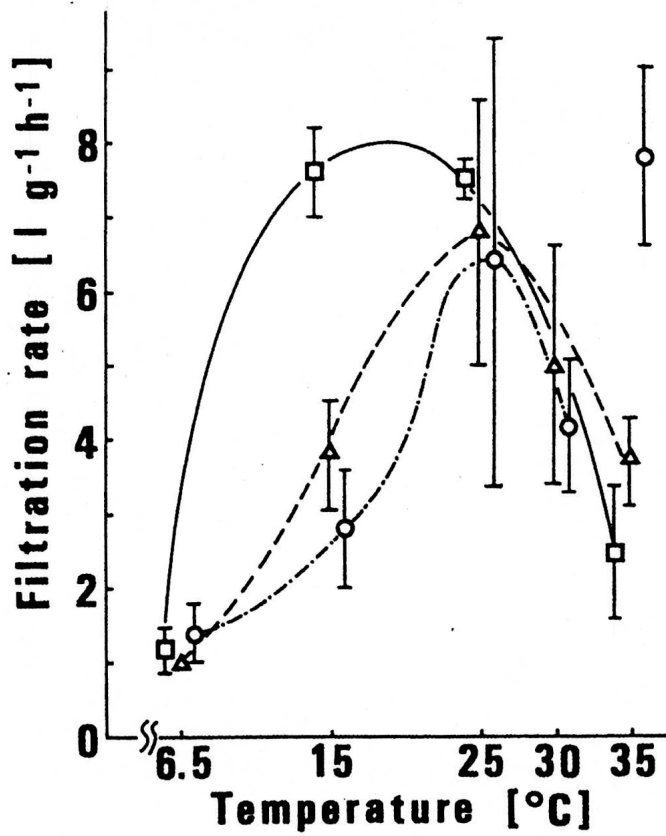


Fig. 2-4-1. Filtration per dry flesh weight(g) at various water temperatures. ( ) small clams; ( ) medium clams; ( ) large clams.

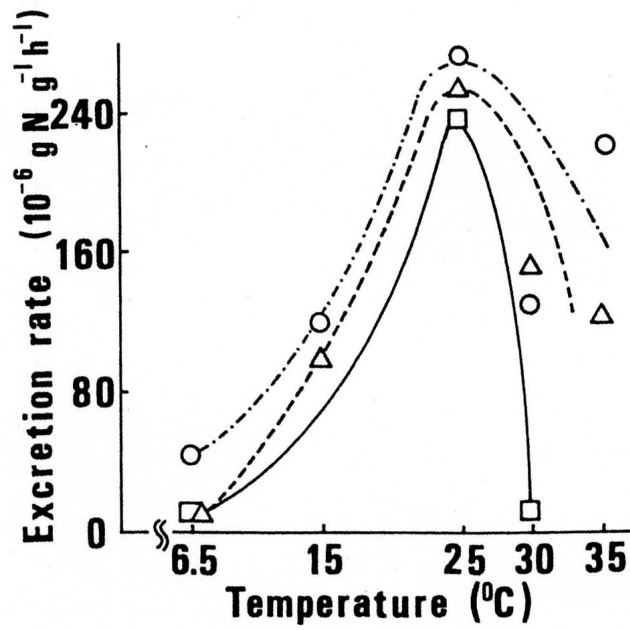


Fig. 2-4-2. Rates of ammonia excretion per dry flesh weight(g) at various water temperatures. ( )small clams; ( )medium clams; ( )large clams.

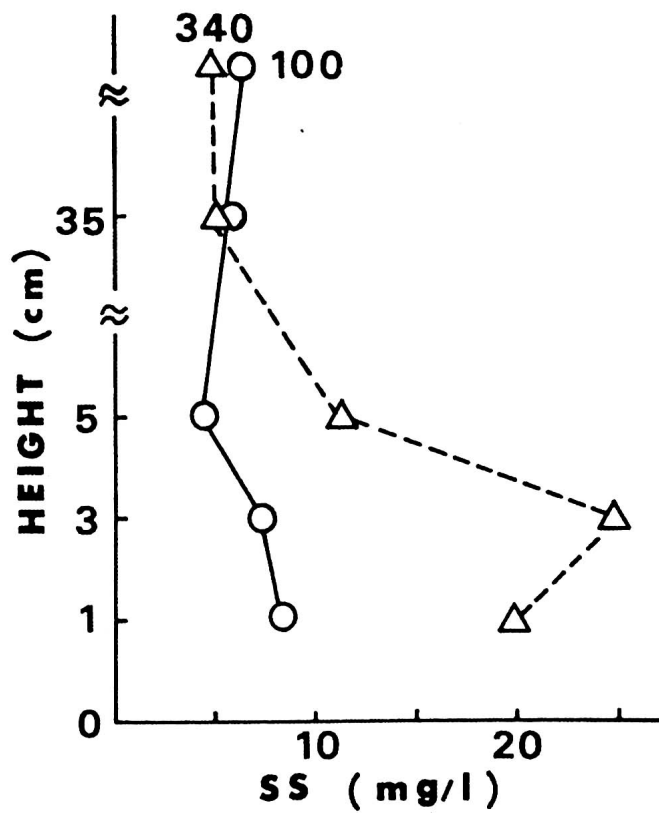


Fig. 2-4-3. Vertical profiles of concentrations of suspended solids(SS) in water at 1m ( ) and 3.4m depth station( ), respectively. Height was measured from the bottom.

Table 2-4-3. Analytical value of soft body and shell of *C. japonica*.

	Wet weight percentage(%)	Water content(%)	Dry weight percentage(%)	T-N(mg/100g)	
				Wet weight	Dry weight
Soft body	19.5	82.1	17.9	8,94	1,600
Shell	80.5	0.0	100.0	2	21
				15	5

NOTE : Data from adult *C. japonica* (n=10) collected in July. The means of their shell length and flesh whole weight are 26.2mm and 6.8g, respectively.

Table. 2-4-4. Nitrogen and carbon contents of suspended solids and surface sediments at different depth stations.

	Depth=1m			Depth=3.4m		
	N	C	N/C	N	C	N/C
	(%)	(%)		(%)	(%)	
<b>Suspended solids</b>						
3 cm from the bottom	3.6	18	5.1	1.7	11.0	6.3
1 cm from the bottom	3.1	19	6.2	1.60	11	6.6
<b>Surface sediment</b>						
1 cm from the surface	0	0.3	7.5	0.3	2.40	8.9
2 cm from the surface				0.2	1.3	8.4

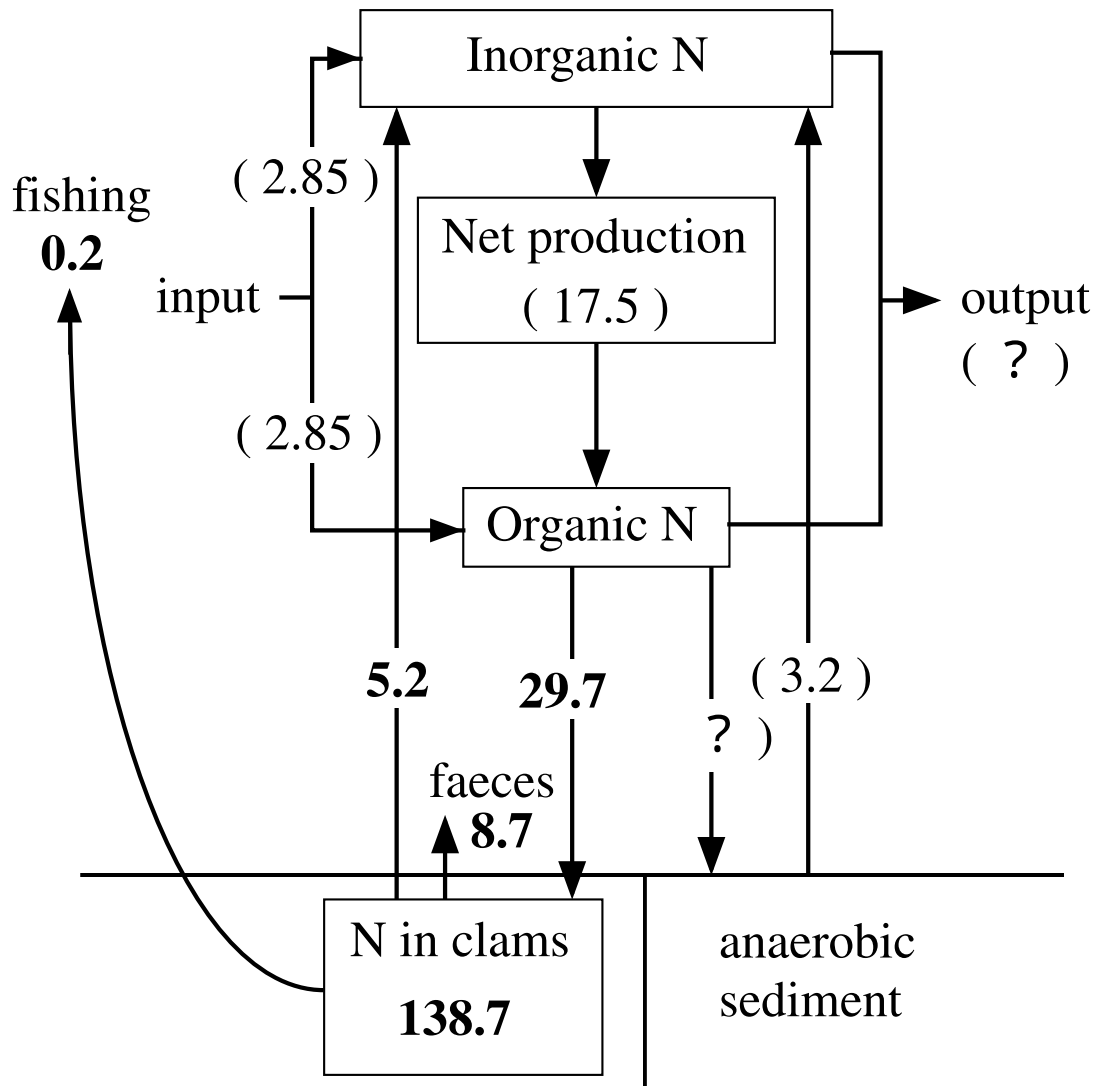
Table 2-4-5. Standing stock of *C. japonica* in Lake Shinji.

Depth of water(m)	Wet weight with shell(t)	Soft body weight(%)	Dry weight percentage(%)	Dry soft body weight(t)
2m >	12101.5 ×	0.195 ×	0.18 =	424.8t
2m <	18884.1 ×	0.195 ×	0.18 =	662.8t
			<b>Total</b>	<b>1087.6t</b>

Table 2-4-6. Intake per day of organic nitrogen by filtration of *C. japonica*.

Depth of water(m)	Suspended Solid(mg/ℓ)	Nitrogen content percentage(%)	Filtration rate (ℓ/g · hour)	Standing stock(g)	Time (hour)	$\frac{\text{mg}}{\text{t}} \downarrow$	Intake per day(t)
2m >	9 ×	0.03 ×	5 ×	$424.8 \times 10^6 \times$	24 ×	$10^9 =$	13.8t
2m <	20 ×	0.01 ×	5 ×	$662.8 \times 10^6 \times$	24 ×	$10^9 =$	15.9t
						<b>Total</b>	<b>29.7t</b>





**Fig. 2-4-4.** Estimated nitrogen(N) flow in Lake Shinji (units : t N / day)

## 第3章 環境耐性

これまで第1章では、宍道湖の環境特性を、そして、第2章ではその環境がヤマトシジミの生息に大きな影響を与えることを見てきた。汽水湖の特性は環境の変化が激しいこと、時として高水温、高塩分、DOの不足、硫化水素の発生などにその生息範囲が限定されていること、しかし、ヤマトシジミが厳しい環境の汽水湖宍道湖で水深4m以浅の湖棚部で圧倒的優占種となっていることが明確にされた。このことから、ヤマトシジミは、これらの環境要因に対して強い耐性を有していると推察される。したがって、ヤマトシジミ自身が保有する環境に対する耐性の強さを調べるのが、汽水湖においてヤマトシジミが圧倒的な優占種となっている主要な理由を明らかにすることになり、また、湖の中での生息分布や時として起こる大量へい死原因を明らかにすることにもなると思われる。

これまでヤマトシジミの環境耐性に関する研究は、他の湖において塩分耐性に関して若干行われているにすぎず、宍道湖産ヤマトシジミについては全く報告されていない。

本章では宍道湖産ヤマトシジミの主要な環境要因であり、変化が大きく、この種の生存に大きな影響のある塩分、水温、酸素、硫化水素の種々の濃度における室内飼育実験を行い、それぞれの水質環境に対する耐性の強さを調べた。ここでは、実験ごとに、50%の供試貝がへい死した時間を半数死亡時間(LT<sub>50</sub>)、100%が死亡した時間を全数死亡時間(LT<sub>100</sub>)として求め、これをもって耐性の強さを表す指標とした。水温は、特に湖底において生物の生息にとって強い規制要因になりやすい夏期を重視し、高水温(25~30℃)を中心に実験条件を設定した。さらに、ヤマトシジミの環境耐性の特性を明らかにするため同じ水系の汽水産二枚貝、アサリ、サルボウ、ホトトギスガイとの比較試験も行った。

この章の構成は次の通りである。

第1節 ヤマトシジミの塩分耐性

第2節 ヤマトシジミの水温耐性

第3節 ヤマトシジミの貧酸素耐性耐性

第4節 ヤマトシジミの硫化水素耐性

第5節 汽水産二枚貝4種の環境耐性

### 第1節 塩分耐性

ヤマトシジミは本邦の汽水湖や河口域に広く分布する有用二枚貝である。本種が生息する汽水域の重要な特徴の一つは、塩分変動が激しいことである(Remane, 1971; Gilles & Jeuniaux, 1979; 益子, 1981; 國井ら, 1993)。このような環境に生息するヤマトシジミは広い範囲の塩分濃度の変

化に耐え得ると推察される。

これまでヤマトシジミの塩分に対する耐性については、藻琴湖における至適塩素濃度（朝比奈，1941），木曾三川可口域における至適塩分濃度（田中，1984a），印旛沼や利根川での淡水移植に伴う低塩分耐性（石田ら，1971，1972；高橋・川崎，1973a,b），利根川下流域の高塩分耐性（佐藤・内田，1978a,b）などの報告がある。しかしながら，これらの報告は塩分耐性と生息水温との関係については考慮されておらず，単一水温条件で調べられたものである。また，対象塩分域も多くは淡水から 20psu までの塩分域に限られ，20psu から海水までの高塩分域についても同時に研究し，広範な塩分耐性について検討した例は少ない。加えて，稚貝の塩分耐性に関する研究は田中（1984b）を除くとほとんどみあたらない。

この節では，宍道湖産のヤマトシジミを用い，0psu（淡水）から 35psu（海水）まで段階的に塩分濃度を上昇させ，このときの環境塩分濃度と体液塩分濃度の関係について検討した。次いで，高温期（8 月）と低温期（2 月）に採集した試料について，塩分 0～32psu における塩分耐性を調べた。また，水温別の高塩分域での耐性試験を行った。さらに，成貝と稚貝の耐性についても検討を加えた。

## 材料および方法

**供試材料** 実験に供したヤマトシジミは，宍道湖の玉湯沖保護区において Smith;MacIntyre 型採泥器（0.05 m<sup>2</sup>）を用いて底質と共に採集した。20ℓのコンテナに採集地点の底質を約 50cm 敷き，湖水で満たした状態で所要時間約 1 時間をかけて貝を実験室まで持ち帰った。採集地点の底質直上の水温と塩分は YSI Model 3800 で測定した。実験に供するまで 2～3 日間，採集時の宍道湖と同じ水温および塩分の飼育水中で馴致し，底質中に潜入し，底質直上に出している水管をガラス棒で刺激すると素早く反応する貝を実験に供した。

**飼育水の調整** 淡水から 35psu までの段階的な塩分濃度の調整は，淡水水槽（容量 40ℓ）中に人工海水（日本たばこ社製）を添加することによりおこなった。その他の実験で供した飼育水は，濾過海水を水道水により，設定塩分濃度に希釈したものを使用した。水温は，各設定水温の恒温水槽に実験容器を収容することで調節した。

**飼育水の水質測定** 飼育水の水温は棒状温度計，塩分は YSI Model 3800 で測定した。

**体液の塩分測定** メスを用いて開殻し，殻腔内部からの滴下液を体液とした。体液の塩分は海水濃度計（アタゴ社製，サリニティ / Mill）で測定した。

**実験方法** すべての飼育実験は，水槽内に底質を何も敷かず，止水中，自然光下で，エアストーンにより十分通気して行った。ヤマトシジミは無給餌で 60 日間全くへい死しなかった（中村未発表）ことから，本実験の飼育期間中（14～30 日）では，絶食の影響は比較的少ないと判断し，餌条件は無給餌とした。

生死の判定は、水管と足を出して、ガラス棒で刺激を与えても反応しないもの、および開殻してしまっただけのものを死貝として、毎日一定時刻に、生死を確認した。死亡個体は腐敗、分解による水質悪化を引き起こすので、その都度できるだけ早く実験容器の中から除去した。生死の判定と死亡個体の処理は、本章の他節の実験についても同様の方法で行った。

**実験1 環境塩分濃度と体液塩分濃度との関係** 1993年1月に採集したヤマトシジミ  $21.41 \pm 0.97$  mm (平均殻長 $\pm$ 標準偏差, 以下同様に示す) を用いた。まず、塩分 5 psu の水槽 (容量 40ℓ) に 100 個体を約 2 日間馴致した後、淡水水槽に移し 12 時間飼育した。その後、5psu ずつ段階的に塩分を上昇させ、5, 10, 15, 20, 25, 30 および 35psu (海水) でそれぞれ 7 日間飼育し、経時的に生存個体数を調べた。また、淡水飼育個体については 12 時間後の、その他の塩分濃度の飼育個体については 7 日目の生存個体 (10 個体) の体液塩分濃度を測定した。飼育水温は 15℃ に設定した。

**実験2 高温期と低温期の塩分耐性** 高温期として、宍道湖の底層水温が 25℃ 以上になる 1993 年 8 月に採集した成貝  $22.31 \pm 0.88$ mm を、低温期として、底層水温が 10℃ 以下になる 1994 年 2 月の成貝  $19.88 \pm 1.00$ mm をそれぞれ用いた。塩分 0 (淡水飼育), 1.5, 5, 10, 17, 22 (汽水飼育) および 32psu (海水飼育) の淡水から海水までの 7 試験区の実験水槽 (容量 8ℓ) にそれぞれ 20 個体ずつを直接収容し、30 日間経日的に死亡個体数の変化を調べ、 $LT_{50}$  と  $LT_{100}$  を求めた。飼育水温は高温期については 25℃, 低温期は 10℃ に設定した。

**実験3 成貝と稚貝の水温別高塩分耐性** 高塩分耐性と個体サイズおよび水温の関係を明らかにするため、ヤマトシジミを殻長約 3mm 前後の稚貝と殻長約 15mm 以上の成貝に分けて、以下の実験を行った。1994 年 11 月に採集したヤマトシジミの成貝  $20.63 \pm 1.08$ mm, および稚貝  $3.28 \pm 0.54$ mm を用い、25.6, 28.8 および 32.0psu の高塩分域の 3 試験区について、それぞれ 10, 20 および 30℃ の水温別の実験水槽 (容量 8ℓ) に各 20 個体ずつを直接収容し、死亡個体数の変化を 20 日間経日的に調べ、 $LT_{50}$  と  $LT_{100}$  を求めた。

## 結果

**実験1** 飼育水温 15℃, 塩分 0~35psu の範囲で飼育期間中 (各塩分濃度で 7 日間) に、へい死するヤマトシジミは全く観察されなかった。体液の塩分濃度は、飼育した環境水の塩分濃度の増加に伴い上昇した。また、体液塩分は、0psu 飼育では 5psu, それより高い塩分濃度の飼育では飼育塩分より 2~3psu 高い値を示した (Fig. 3-1-1)。

**実験2** 実験における供試貝の生残率の変化を Fig. 3-1-2 に、生残率の経日的変化から求めた  $LT_{50}$  と  $LT_{100}$  を Table 3-1-1 に示した。

1.5~22psu (汽水飼育) では飼育期間中 (30 日間), 高温および低温の両試験区ともへい死する貝はほとんど見られなかった。0psu (淡水飼育) では高温 (25℃), 低温 (10℃) とともに汽水飼育よりへい死個体が目立ち、30 日目では 25℃ で 9 個体, 10℃ で 5 個体のへい死が認められた。32psu (海水

飼育)においては、25 で3日目以降にへい死する貝が見られ、 $LT_{50}$ および $LT_{100}$ はそれぞれ4日と7日であった(Table 3-1-1)。一方、10 では9日目よりへい死する貝が見られ(Fig. 3-1-2)、 $LT_{50}$ は14日目、 $LT_{100}$ は17日目であった。

**実験3** 成貝と稚貝の生残率の変化を Fig. 3-1-3 に、生残率の経日的変化から求めた  $LT_{50}$  と  $LT_{100}$  を Table 3-1-2 に示した。

成貝では、10 でへい死する貝は32psuの海水飼育を含め、わずかしは見られず、かなりの高塩分耐性を示すと思われた。20 では6日目以降、28.8psuより高塩分の試験区でへい死する貝が目立った。特に32psu飼育の $LT_{50}$ は9日であった。30 では2日目以降すべての試験区で著しい生残率の低下を示し、塩分25.6psuでも $LT_{50}$ は7日目であった。以上より、飼育水温の上昇に伴いへい死する貝が著しく多くなることが判明した。

他方、稚貝についても飼育水温の上昇に伴い、へい死する貝が目立った。まず、水温10では25.6psu飼育でへい死する貝は実験期間中(20日間)3個体で成貝とほとんど変わらなかった。しかし、28.8psu以上の高塩分域でへい死個体数に違いがみられた。特に、32psu飼育の $LT_{50}$ は約8日で、成貝と比べると高塩分耐性が著しく弱いことがわかる。水温20では25.6psu飼育でほとんどへい死個体はないが、28.8psu以上の高塩分では、 $LT_{50}$ が5日となり、成貝と比較すると塩分耐性が弱くなっている。水温30では4日以内に全数死亡した。このように稚貝の生存個体数はすべての試験区で成貝より少なく、塩分に対する抵抗性は成貝より弱かった。

## 考察

環境塩分濃度と体液塩分濃度の関係についてのこれまでの報告は、古くから主に海産の二枚貝について行われている(Robertson, 1964; Lockwood, 1976)。それによると多くの二枚貝は外界の塩分濃度変化に体液の塩分濃度を合わせて生きる浸透圧順応型動物であると報告している。本研究でもヤマトシジミの体液塩分は馴致したすべての環境水の塩分とほぼ等しく、しかも、0~35psuの広範な塩分濃度の変化に耐え得る広塩性浸透圧順応型種と判断された。

ヤマトシジミの塩分耐性に関して、朝比奈(1941)は北海道藻琴湖におけるヤマトシジミの分布を調べ、環境水温が約20のとき、淡水域から18psuまでの汽水域に分布していると報じている。また、田中(1984a)は、木曾川河口域における生息に適した最適塩分濃度は、環境水温27~29において、3.5~10.5psuであり、0.3psu以下および21psu以上の環境塩分は生息に不適と述べている。石田・石井(1971)は利根川産のヤマトシジミを用い、各塩分における開殻率などを調べ、飼育水温15~23では22psu以上の高塩分域より淡水の方に適応性があり、塩分24.2psu以上の塩分環境が永續する水域ではヤマトシジミは生息しないと報告している。低塩分域の耐性について、佐藤・内田(1978a,b)や江川(1981)によると、ヤマトシジミは低塩分耐性が極めて強く、淡水でも死亡個体はほとんどみられず、淡水移植の可能性を指摘している。これらの報告を総合すると、水温15~

28 では0~20psu 付近までの低塩分域で長期間生存可能であり,24psu 以上の高塩分域では14 日間以上の長期の生存は不可能であるとしている。本研究でも同様に,高温期や低温期に関係なく長期間生存可能な塩分濃度範囲は1.5~22psu であった。しかし,淡水中では,高温飼育のヤマトシジミは低温飼育のものに比べへい死個体数が多く,さらに海水中でも高温飼育の貝が短期間にへい死した。0psu の淡水や22psu 以上の高塩分域では飼育水温が上がるほど塩分耐性は弱くなることが示唆された。

ヤマトシジミ以外の広塩性の動物を用い,温度と生息塩分濃度の関係を研究したものに,ムシロガイ科の巻貝 *Nassarius obsoletus* (Kasschau,1975)と *Nassarius reticulatus* (Veveberg & Silverthorn,1979)を試料とした報告がある。これらによると飼育水温が25 のときの生息塩分範囲は20~30 psu であるが,飼育水温を5 に下げると生息塩分範囲が10~40psu まで広がることを指摘している。本研究においても,飼育水温の低下により生残個体数が増えることから,ヤマトシジミの塩分耐性は生息環境水温に影響されることが判明した。

稚貝の高塩分耐性について報告した例は見当たらないが,田中(1984b)はヤマトシジミ稚仔期の低塩分耐性について考察している。これによると後期発生期,初期稚貝期,後期稚貝期と発生段階がすすむにつれて,より淡水域で生息可能になると述べている。また,Lockwood (1976)は一般的な広塩性の無脊椎動物は成長段階初期の方が生息限界の塩分範囲が狭く,塩分変動に対して耐性が小さいと報じている。本研究の高塩分域においても成長段階における耐性は異なり,稚貝は成貝に比べ,塩分耐性が弱いものと判断された。

ヤマトシジミの主生息地である宍道湖は塩分変動が激しく(島根県,1980-1995),生息するマクロベントスはわずか14 種で,その中でヤマトシジミの生物量(貝殻部を除いた湿重量)は全体の97%と圧倒的に優占している(Nakamura *et al.*,1988)。したがって,本種の塩分耐性の研究は,汽水の生物と汽水環境との関係を知るために,またこの種の漁業資源の維持・向上を計るための基礎知見としても重要である。これまで干拓事業などで淡水化した八郎潟や霞ヶ浦などはいずれも資源量の激減をみている(中村,1993)。

今後は,ヤマトシジミの資源管理を考える上で,発生に必要な低塩分限界の3.1psu(朝比奈,1941)とともに,本種の塩分耐性,特に初期生活史(産卵,受精時期)の段階での最適塩分濃度と水温との関係についてさらに詳細な検討が必要であろう。

## 第2節 水温耐性

本種が生息する汽水域は,一般に水深が浅く,干潟が形成しやすいなどの特徴があり(益子,1981; 國井ら,1993; 中村ら,1993),しばしば急激な水温変化に曝される。このような環境に生息するヤマトシジミは広い範囲の水温に耐性を示すものと推察される。

これまでヤマトシジミの生理に及ぼす水温の影響については,発生(朝比奈,1941),発生後期

の成長(田中, 1984b), 濾過速度とアンモニア排出速度(Nakamura *et al.*, 1988), 酸素消費量(位田・浜田, 1978)などの報告がある。しかし, 水温耐性に関する報告はなく, ヤマトシジミと同属の *Corbicula fluminea* の研究例(Mattice & Dye, 1976; McMahon, 1979, 1983; McMahon & Williams, 1986)があるにすぎない。また, ヤマトシジミの致死水温に関しては全く知られていない。

本節では, 宍道湖産のヤマトシジミを用い, 0 から 40 まで段階的に水温を昇降させ, 24 時間後の生残個体数を観察し, 生残におよぼす水温の影響について検討した。次いで, 水温の異なる 6 試験区について長期間(30 日間)の高水温耐性試験を行った。馴致水温の違いによる水温耐性についても検討を加えた。

## 材料および方法

**供試材料** 実験に供したヤマトシジミの採集地点, 採集方法, 実験室への運搬方法は, 本章第 1 節と同様である。採集地点の底質直上の水温と塩分は YSI Model 3800 で測定した。実験に供する前に, 冬期に採集したヤマトシジミについては室温 18 , 夏期の採集では室温 25 の実験室内で 5 日間, エアストーンで十分通気しながら水温馴致を行った。供試員の選別は, 本章第 1 節と同様の方法で行った。

**飼育水の調整** 実験に用いた試水は, ミリポアの孔径 20  $\mu\text{m}$  のフィルターで濾過した海水と残留塩素を曝気により取り除いた水道水を混合し, 塩分濃度は採集地点の底層水の濃度約 5psu に調整した。水温の調整には, 電子サーモスタットに 150W のヒーターおよび冷却装置を用いた。

**飼育水の水質測定** 実験期間中, 設定した水温および塩分濃度を確認するために, 水温は棒状温度計, 塩分はセントラル科学 DIGITAL SALT UC-77 を用いて毎日定時に測定した。

**実験方法** 飼育実験は, 水槽内に底質を何も敷かず, 無給餌条件下で, エアストーンにより十分通気しながら行った。

**実験 1 短期間(24 時間以内)の水温耐性** 飼育実験には, 1994 年 12 月に採集したヤマトシジミの成貝, 殻

長  $23.26 \pm 1.03\text{mm}$ , および稚貝, 殻長  $3.49 \pm 0.49\text{mm}$  を用いた。採集時の宍道湖の底質直上水の水温は 11.5 , 塩分濃度は 8.6psu であった。まず, 水温上昇試験では, 採集し 5 日間水温馴致した後選別したヤマトシジミを, 水温 18 の実験水槽(容量 35 $\ell$ )に稚貝 20 個体, 成貝 50 個体を入れ, 1 日間馴致させた。その後, 飼育水温が 40 に達するまで毎日 9 時にサーモスタットを調節し, 水温を 2 ずつ上昇させた。水温を 2 上昇するのに約 10 分間要した。水温 40 では 48 時間後の生残数も確認した。水温降下試験に関しては, 水温 13 の水槽で上記と同様に 1 日間馴致後, 飼育水温が 0 になるまで冷却装置を用いて毎日 9 時に 5~10 分間で水温を 2 ずつ下降させた。さらに, 水温 0 では 3 日間飼育し, 死亡個体数を調べた。低温では運動性に乏しく, 特に水温 0 での生死の判定は困難であったので, 3 日間 0 で飼育した後, 水温を室温(13 )までヒーターを用いてできる

だけ緩やかに戻し、生死の判定を行った。

**実験2 長期間(10日以上)の高水温耐性** 飼育実験には、1995年8月に採集したヤマトシジミ(21.63 ± 1.56mm)を用いた。採集時の底質直上水の水温は28.4℃、塩分濃度は8.9psuであった。採集したヤマトシジミを予備飼育水槽から選別し、飼育水温30℃の水槽(56ℓ)に1日間馴致し、選別した供試貝を、28、30、32、34、36および38℃の6試験区の実験水槽(7ℓ)にそれぞれ20個体ずつ、水温馴致することなく収容し、30日間、経日的に死亡個体数を調べ、LT<sub>50</sub>とLT<sub>100</sub>を求めた。

**実験3 馴致水温の違いによる水温耐性** 飼育実験には、1995年1月に採集したヤマトシジミ(21.14 ± 1.55mm)を用いた。採集時の底質直上水の水温は5.8℃、塩分濃度は2.2psuであった。馴致水温および昇温幅の違いによる水温耐性について調べるために、まず、飼育水槽からヤマトシジミを取り出し、10、20および25℃の水槽(35ℓ)に移し、1日間馴致させた。各温度で馴致させた後、30℃の実験水槽(35ℓ)にそれぞれ50個体ずつを移し、20日間、経日的に死亡個体数を調べ、LT<sub>50</sub>とLT<sub>100</sub>を求めた。

## 結果

**実験1** 18℃から40℃までの昇温試験では成貝と稚貝の間に差は認められなかった。18℃から35℃の範囲で24時間以内はほぼ生残率が100%であった。しかし、36℃に達すると生残率は91%、38℃で87%、40℃では72%と急激に低下し、40℃48時間後では生残個体は確認されなかった(Fig.3-2-1)。また、飼育水温が13℃から0℃までの降温試験ではへい死個体は認められず、すべて生存していた(Fig.3-2-2)。成貝と稚貝の生残率の変化は試験したすべての温度帯でほとんど差は認められず、成貝と稚貝の水温耐性は変わらないと考えられる。

このように段階的に水温を昇降させた場合、24時間以内の短期間、100%生存可能な生息限界温度は0℃から35℃であり、50%生存可能な生息限界温度は広がり0℃から40℃の範囲であると思われた。

**実験2** 実験における供試貝の生残率の変化をFig. 3-2-3に、生残率の経日的変化から求めたLT<sub>50</sub>とLT<sub>100</sub>をTable 3-2-1に示した。

飼育水温28~32℃でへい死するヤマトシジミ(成貝)は30日間にわたりまったくみられなかった。34℃では15日目にへい死個体がわずかに見られ、30日目には80%以上の生残率であった。36℃では7日目からへい死個体が徐々に認められ、LT<sub>50</sub>は12日目、LT<sub>100</sub>は16日であった。また、38℃では早期にへい死個体が観察され、LT<sub>50</sub>およびLT<sub>100</sub>はそれぞれ2日と4日であった。これらより30日間の長期の高水温耐性において、100%生存可能な上限水温は32℃であると推測した。

**実験3** 実験における供試貝の生残率の変化をFig. 3-2-4に、生残率の経日的変化から求めたLT<sub>50</sub>とLT<sub>100</sub>をTable 3-2-2に示した。

10℃で馴致させたヤマトシジミ(成貝)を30℃の水槽に移した場合、2日目よりへい死個体が観



察され、以後直線的に生残率が低下した。20 に馴致させた貝についても同様の傾向を示し、LT<sub>50</sub> は8日目であった。一方、昇温変化が5 と変動幅が小さい25 に馴致させた試料は、10日目で生残率はほぼ96%であった。

## 考察

本研究のヤマトシジミでは0 の水温中で3日間以上生存可能であった。これまで、生残に及ぼす低水温耐性試験についての研究は、淡水産の *C.fluminea* (Mattice & Dye, 1976; McMahon, 1979, 1983; McMahon & Williams, 1986) を用いた報告があるのみである。これによると水温15 で馴致した *C.fluminea* では水温2 で200時間の生存は不可能であると報じている。

短期間(24時間以内)のヤマトシジミの高水温耐性は本実験では38 以上の高水温にも耐えられることが判った。同じような試験はアサリ(池末・松本, 1956; 木下, 1985), ハマグリ(道津・木下, 1985), アコヤガイ(渡辺, 1988)でも行われており、それぞれのLT<sub>50</sub> はアサリが36.4 (実験前の水温20.1, 以下同様に示す), ハマグリが41.4 (19.6), アコヤガイが35.3 (20.1) であった。また、渡辺(1988)は温度範囲25~46, 24時間での、アコヤガイの稚貝・幼貝・成貝の各発育段階の高水温耐性には、顕著な差はなかったと報じている。ヤマトシジミにおいても稚貝と成貝の比較では差は認められず、アコヤガイと同様発育段階によって水温耐性は変わらないものと考えられた。

一方、長期間の高水温耐性に関しても *C.fluminea* を用いた研究(Mattice & Dye, 1976; McMahon, 1979, 1983; McMahon & Williams, 1986)がある。それらによると、水温30 で馴致した *C.fluminea* では、水温34 で2週間以上の生存が可能であると報告している。また、ホッキガイに関する同様の研究(田中, 1980)では、水温20 で馴致したホッキガイは水温30 で1週間、29 では3週間以内にすべて死んでいる。さらに、ムラサキイガイにおいては21 から29 の日周変化のもとでは生存可能であるが、29 の定温では長期の生存は不可能としている(Widdows, 1976)。宍道湖産ヤマトシジミは32 においても30日間の実験でほとんどへい死する個体がなく、高水温中でも長期間生存できると推測された。

渡辺(1988)はアコヤガイを用いて、昇温幅と生残の関係を調べ、昇温幅が大きいほど生残率が低下すると述べている。また、Mattice & Dye(1976)やMcMahon(1979)は *C.fluminea* を試料とし、馴致温度と致死上限・下限温度の関係について研究し、高温環境に馴致させると致死上限温度が上昇し、低温環境に慣らすと致死下限温度が低くなると報じている。本研究においても馴致温度が低く、昇温幅が大きいほど生残率が低下することが判った。

以上より、高水温域への急激な水温変化はヤマトシジミの生残に重大な影響をおよぼすことが判明した。さらに、高水温環境に馴致させると生息限界温度が上昇する可能性が示唆された。宍道湖の水温変動(島根県, 1980-1995)は年間を通じ4 から30 の範囲にあり、ヤマトシジミの生存に

適した環境にある。したがって、宍道湖では水温によりヤマトシジミがへい死することはほとんどないと思われる。しかし、水温は DO や塩分の環境要因と複合的に作用すると考えられるので、これら水温以外の要因の耐性を検討する際には、水温条件を考慮する必要がある。

### 第3節 貧酸素耐性

我が国のほとんどの汽水湖は、現在富栄養化が進行しており、夏期に水温の上昇に伴い成層が形成される。湖水が停滞する底層では、バクテリアによる堆積有機物の分解による酸素の消費量が、補給量を上回るため、貧酸素水塊が形成される（國井ら，1993）。アサリやハマグリ等の漁場における貧酸素水塊の被害についての調査は、知見が多く蓄積されている（柿野，1982；荻田，1985；菅原ら，1967a，1967b，1968；菅原・佐藤 1967）。こうした漁場における貧酸素水塊の影響，特に生息密度や生残過程を検討するためには，その種の持つ低酸素濃度に対する生理的耐性を明らかにすることが必要である。しかし，ヤマトシジミの貧酸素に対する生理的耐性についての報告はわずかに位田・浜田（1978）があるにすぎない。

この節では宍道湖産ヤマトシジミの生残に及ぼす貧酸素の影響について室内実験を行い，この種の貧酸素耐性を検討した。

#### 材料および方法

**供試材料** 実験に供したヤマトシジミの供試員の選別までは，本章第1節と同じである。

**飼育水の調整** 実験に用いた試水の塩分濃度の調整は，本章第2節と同様の方法で行った。無酸素区は，飼育水に N<sub>2</sub> ガスを溶存酸素（DO）が DO メーターで検出されなくなる（0.05 mg/l 以下）まで充分吹き込んで作った。DO 濃度の調整は，玉井（1993）の混合ガスボンベ法で行った。それぞれ N<sub>2</sub> ガスに対して O<sub>2</sub> ガスの割合を 1.4%，2.7%，4.1%，5.4%，8.1% の比率で混合したガスボンベを用いて，それぞれ DO 濃度を 0.5mg/l，1.0mg/l，1.5mg/l，2.0mg/l，3.0mg/l に調整した。対照区の DO 濃度の調整はエアポンプによる空気の吹き込みによって行い，常時，飽和状態を維持した。水温は，各設定水温の恒温水槽に実験容器を収容して調節した。

**飼育水の水質測定** 飼育水の水質として水温，DO 濃度，pH 濃度，塩分，アンモニア態窒素を測定した。水温は棒状温度計，DO 濃度は YSI DO メーター Model 57，pH は堀場コンパクト pH メーター ツイン B-112，塩分はセントラル科学 DIGITAL SALT UC-77，アンモニア態窒素は BRAN+LUEBBE オートアナライザー 型をそれぞれ使用して行った。水温，塩分，DO 濃度，pH は毎日，アンモニア態窒素は実験開始時と終了時に測定した。

**実験方法** 実験は，DO 濃度を調整した試水（塩分濃度 5psu，DO 濃度は各設定濃度）を 0.9 l の実験容器に入れ，それぞれの実験容器にヤマトシジミを 20 個体ずつ収容し，底質を敷かず，無給餌条件

下で行った。

貧酸素耐性を比較するために、実験から得られた死亡個体数の変化から  $LT_{50}$  および  $LT_{100}$  を求めた。

**実験1 成貝と稚貝の水温別無酸素耐性** 無酸素耐性と個体サイズおよび水温との関係を明らかにするために、稚貝・成貝ともに異なる温度条件のもと、無酸素に対する耐性を調べた。実験は、1994年11月に採集したヤマトシジミの成貝  $16.4 \pm 1.50\text{mm}$  および稚貝  $3.1 \pm 0.31\text{mm}$  を用いて、1994年12月3日～20日(17日間)に行った。無酸素状態の試験区とDO濃度を飽和にした対照区を設け、水温10、20、30の温度条件を設定した。

**実験2 DO濃度の減少と貧酸素耐性** ヤマトシジミの呼吸によるDO濃度の減少と、DO濃度の減少に伴うヤマトシジミの貧酸素耐性について水温別に明らかにするため、密封した実験容器にヤマトシジミを封入し、DO濃度の減少とヤマトシジミの死亡個体数を調べた。実験は、1995年7月に採集したヤマトシジミ ( $19.7 \pm 1.94\text{mm}$ ) を用いて、1995年7月14日～9月15日(60日間)に行った。水温20、30の2つの温度条件を設定した。それぞれの温度条件で、DO濃度を飽和に調整した試水を入れた0.9ℓの実験容器の中に20個のヤマトシジミを収容し、その容器中のDO濃度の減少をDOメーターにより連続的に測定すると共に、ヤマトシジミの死亡個体数の変化を調べた。また、それぞれの温度条件において、DO濃度を継続的なエアレーションにより飽和状態に維持した対照区を設定した。

**実験3 貧酸素濃度別の耐性** 高水温時(28)における最小必要酸素量を明らかにするため、低酸素濃度における耐性を調べた。飼育実験は、1996年4月に採集したヤマトシジミ( $20.7 \pm 1.37\text{mm}$ )を用いて、1996年4月23日～5月23日(30日間)に行い、へい死個体数の変化を調べた。試験区は、水温28で、無酸素(0.05mg/ℓ以下)から0.5、1.0、1.5、2.0、3.0mg/ℓ、そして対照区としてDO飽和の計7段階のDO濃度の試験区を設定した。

## 結果

実験中の水質測定結果をTable 3-3-1に示した。pHは、実験区と対照区でほとんど差が無く、おおむねpH8～9の間にあった。DO濃度については無酸素試験区は検出限界の0.05mg/ℓ以下に、そして対照区は飽和度95%以上に保たれていた。各試験区のDO濃度は、設定濃度の1割程度の誤差に収まっていた。アンモニア態窒素は、ほとんどの実験区で実験開始時に0.1～0.5mg/ℓであり、実験終了時に0.03～2.18 mg/ℓであった。実験3のDO1.5mg/ℓ設定区で、アンモニア態窒素は2.18mg/ℓと実験区では最高の値であったがそのときヤマトシジミは1個体もへい死していなかった。

**実験1** 対照区のへい死は10、20、30のいずれの水温でも観察されなかった。水温10、20では、17日間の実験中で、ヤマトシジミは、成貝が水温条件20で、13日目に1個体へい死したのみで、稚貝のへい死は認められなかった(Fig. 3-3-1)。それに対して、30の飼育実験では、へ

い死が認められなかったのは、稚貝においては3日目まで、成貝では4日目までであり、 $LT_{50}$ と $LT_{100}$ は稚貝でそれぞれ5日目と15日目、成貝ではそれぞれ8日目と10日目であった( Table 3-3-2)。無酸素耐性は成貝と稚貝で大きな差は認められず、高水温時より低水温時で高かった。

**実験2** ヤマトシジミを入れた実験区のDO濃度は実験開始直後に急激に減少した。水温20℃ではDO濃度が約1.0mg/ℓ以下で減少傾向は緩やかになった( Fig. 3-3-2a)。DO濃度の減少の速さは30℃の方が20℃に比べ速く、20℃ではDO濃度が1.12mg/ℓになった後、5.8日間も酸素消費量が全くなかった。無酸素(DO濃度:0.05mg/ℓ以下)になったのは20℃では13日目、30℃では2日目であった。DO濃度が徐々に減少していく過程ではへい死する個体は観察されず、無酸素状態の後、へい死する個体が認められた( Fig. 3-3-2b)。初めて死貝が認められたのは20℃で52日後、30℃で5日後であった。 $LT_{50}$ と $LT_{100}$ は、20℃ではそれぞれ53日目と54日目、そして30℃ではそれぞれ8日目と10日目であった。いずれの水温でも対照区では、実験期間中にへい死個体は観察されなかった。

**実験3** 水温28℃で、30日間の飼育実験中、DO濃度1.5mg/ℓ、2mg/ℓ、3mg/ℓ、飽和(対照区)の各試験区ではへい死したヤマトシジミは一個体もなかった。無酸素では $LT_{50}$ は11日目、 $LT_{100}$ は13日目、0.5mg/ℓでは $LT_{50}$ は14日目、 $LT_{100}$ は17日目、1.0mg/ℓでは $LT_{50}$ は16日目、 $LT_{100}$ は20日目であった( Fig. 3-3-3, Table 3-3-3)。DO濃度が1.5mg/ℓ以上あれば、ヤマトシジミの生存にはほとんど影響がなかった。

## 考察

温度の違いによって貧酸素耐性の強さが異なり、高水温時に耐性が弱くなることが明らかにされた( Fig. 3-3-1)。この傾向は、成貝・稚貝間で大きな差異はなく、高水温時に貧酸素耐性が弱くなる要因として、ヤマトシジミの酸素消費量が大きくなって酸素要求量が増大するためと思われる。本章第1節で述べたように、ヤマトシジミの塩分耐性においても、水温による耐性の違いは非常に大きく、高水温時の耐性が弱くなるのが認められている(中村ら, 1996)。宍道湖においては、湖底水温が25℃以上になるのは、夏期の約3カ月間のみである。したがって、これ以外の季節では、ヤマトシジミの貧酸素耐性の強さからみて、環境水の酸素不足によってへい死することはほとんどないものと思われる。

魚類の窒息時のDO濃度は、*Salmo falio* (Gardner & King, 1922)では、DO濃度2.4mg/ℓ(25℃)、*Carassius auratus* (Toryu, 1927)では0.42mg/ℓ(22℃)、*Pagrosomus major* (梶山, 1933)では0.93mg/ℓ(26℃)という。ヤマトシジミは20℃では無酸素になってから40日間も生存していた( Fig. 3-3-2)ことから、魚類に比べると非常に高い貧酸素耐性を有することが分かる。Hochachka (1984)は、二枚貝が非常に高い貧酸素耐性を有しており、それは、二枚貝が優れた嫌気代謝機構を持っているためであると説明している。同じ二枚貝の中でも汽水に生息し、貧酸素に強く汚濁指標生物と

されているシズクガイ *Theora fragilis* の貧酸素耐性は、無酸素の場合、水温 15.4 で 3 日間、水温 25.1 で 2 日間で全個体（それぞれ 10 個体）がへい死している（玉井，1993）。これに対し、ヤマトシジミ（成貝）は、無酸素、水温 30 の条件でも、全個体（20 個体）がへい死したのは 10 日目、そして、半数（10 個体）がへい死したのは 8 日目であり、水温 20 では、実験期間（17 日間）中に 1 個体へい死しただけであった（Table 3-3-2, Fig. 3-3-1）。また、ヤマトシジミと同水系の中海・宍道湖に生息する、アサリ、サルボウ、ホトトギスガイよりも（後述）、そして、同じシジミ属のセタシジミ、マシジミよりも貧酸素耐性が高いという結果が室内飼育実験より得られている（中村未発表）。これらのことから貧酸素耐性が強いと言われている二枚貝の中でも、ヤマトシジミは特に耐性の強い種であると思われる。

実験 3 の結果（Fig. 3-3-3）から、ヤマトシジミが生存するための DO 濃度の最小レベルは、水温 28 で 10 日間以内であれば 0.5 ~ 1.0mg/ℓと思われるが、30 日以上であると 1.0 ~ 1.5mg/ℓの間にあると推定された。この様に今回の室内実験よりヤマトシジミが高い貧酸素耐性を有していることが明らかになり、これが酸素の欠乏しやすい富栄養汽水湖の湖底環境において、この種が圧倒的な優占種となっている大きな要因の 1 つであると思われる。したがって、夏期に湖底の貧酸素水塊の発生に対するヤマトシジミの漁場の維持、回復には、1.5mg/ℓ以上の DO 濃度になることを目標にした対策が必要である。高い DO 濃度を保つ対策を施行するのは困難でも、1.5mg/ℓ程度の水質改善等を考えることは可能と思われる。

宍道湖においてヤマトシジミは、DO 濃度で 0.6mg/ℓ以上の場所に分布しており、その中でも、1 m<sup>2</sup>当たり 1000 個体以上生息しているのは、DO 濃度で 4mg/ℓ以上の場所である（中村ら，1984）。さらに、ヤマトシジミの生息制限要因として底質の粒度組成などと共に DO 濃度が重要である（Yamamuro *et al.*，1990）ということからヤマトシジミの生息、分布に DO 濃度が重要な環境要因であることが明らかである。

宍道湖においては汚濁負荷量の増大などで、富栄養化が進み、夏期の湖底では貧酸素化が生じて、その貧酸素水塊が拡大している（國井ら，1993）。したがって、シジミ資源の維持、増大には貧酸素水塊の対策が非常に重要である。

#### 第 4 節 硫化水素耐性

富栄養化した汽水湖では夏期の高水温時、湖底に堆積した有機物の分解による底層水の貧酸素化が起こり（Santos，1980）、それに伴って生物に対して毒性の強い硫化水素の発生がみられる（Jørgensen，1980；Stachowitsch，1984）。底土に埋在して生息するヤマトシジミは底層水の塩分、貧酸素と共に硫化水素の影響を強く受けることになる。硫化水素耐性については、汽水湖、内湾のマクロベントスについての報告はあるが（柿野，1982；Shumway *et al.*，1983；荻田，1985；Bagarinao & Vetter，1989；Bestwick *et al.*，1989；玉井，1994；；Vismann，1990；Oeschger & Vetter，1992 姜ら，1995a，

b) , 本種の硫化水素耐性に関する報告は見られない。

本節では、宍道湖産のヤマトシジミを用いて、室内飼育実験を行い、本種の硫化水素耐性を明らかにした。

## 材料および方法

**供試材料** 実験に供したヤマトシジミの選別過程までの操作は本章第 1 節に述べた通りである。

**飼育水の調整** 実験に用いた試水の塩分濃度および水温の調整は、第 3 章第 2 節と同様の方法で行った。

硫化水素濃度は、直径 8.0cm、高さ 16.5cm の密封可能なアクリル製の円形管の実験容器に、塩分濃度を調整した飼育水を 0.7 ℓ 入れ、N<sub>2</sub> ガスを吹き込んで無酸素状態にした後、無酸素濾過海水に硫化ナトリウム 9 水合物 (Na<sub>2</sub>S · 9H<sub>2</sub>O) を溶かした硫化水素原液 (1,000mg/ℓ) を、硫化水素の設定目標濃度となるように、それぞれの実験容器に添加した。

**飼育水の水質測定** 飼育水の水質測定は以下の方法で行った。水温は棒状温度計、塩分はセントラル科学 DIGITAL SALT UC-77、DO 濃度は YSI DO メーター Model 57、pH は堀場コンパクト pH メーター ツイン B-112、アンモニア態窒素は BRAN+LUEBBE オートアナライザー 型をそれぞれ用いて測定した。また、硫化水素の測定は試水を 5mℓ ガス発生管に採取し、18N 硫酸を 2ml 添加し、発生した硫化水素をガステック ヘドロテック-S 検知管 No.201L および No.201H を用いて測定した。水温、塩分、DO 濃度、pH は毎日、アンモニア態窒素は実験開始時と実験終了時に測定した。硫化水素は、玉井 (1994) および柿野 (1982) によれば、実験中の時間経過とともに減少が著しいと報告されているので、1 日 2 回測定し、硫化水素濃度を一定に保つため、硫化水素原液 (1,000mg/ℓ) を添加し、設定濃度に再調整した。

**実験方法** 飼育実験は、底質を何も敷かず、自然光下、無給餌条件下で行った。飼育水を調整した各実験容器に、選別したヤマトシジミを 20 個体ずつ入れ、死亡個体数の変化を調べた。貧酸素耐性を比較するために、実験から得られた死亡個体数の変化から LT<sub>50</sub> および LT<sub>100</sub> を求めた。

**実験 1 成貝と稚貝の水温別硫化水素耐性** 硫化水素耐性と個体サイズおよび水温との関係を明らかにするために、異なる温度条件のもとで硫化水素に対する耐性を調べた。飼育実験は、1994 年 12 月に採集したヤマトシジミの成貝 (16.3 ± 1.30mm) および稚貝 (3.10 ± 0.40mm) を用いて、1994 年 12 月 5 日 ~ 19 日 (14 日間) に行った。試験区は水温 18、28 の 2 つの温度条件でそれぞれ硫化水素濃度が、5mg/ℓ、10mg/ℓ、および濃度 0mg/ℓ の対照区の計 3 つの濃度段階の試験区を設定した。

**実験 2 異なる水温での硫化水素耐性** ヤマトシジミの水温の高低による硫化水素耐性の違いを明らかにするために、水温 18 と 28 の条件において硫化水素の濃度別に 40 日間の飼育実験を行った。飼育実験は、1995 年 11 月に採集したヤマトシジミ (21.1 ± 1.53mm) を用いて、水温 28 は 1995 年 11 月 22 日 ~ 12 月 6 日 (40 日間) に、水温 18 は 11 月 28 日 ~ 1996 年 1 月 6 日 (40 日間) に行っ

た。試験区は水温 18 と 28 のそれぞれにおいて、硫化水素濃度 0 (対照区), 3, 5, 7, 10, 20, 30, 50mg/ℓ の 8 段階の濃度を設定した。

**実験 3 硫化水素の致死濃度** ヤマトシジミの生存に影響を与える硫化水素の最小濃度を明らかにするため、硫化水素の低濃度を中心に、硫化水素耐性試験を行った。飼育実験は、1995 年 12 月に採集したヤマトシジミ (20.7 ± 1.19mm) を用いて、1995 年 12 月 20 日 ~ 1996 年 1 月 29 日 (40 日間) に行った。水温 28 において、硫化水素濃度 0, 0.5, 1.0, 3.0mg/ℓ の 4 段階濃度の試験区を設定した。

## 結果

硫化水素耐性実験中の水温、塩分は設定した 18 と 28 のいずれの実験区でもほぼ 5psu に保たれていた。実験 2 における、硫化水素、pH、アンモニア態窒素の水質測定結果を Table 3-4-1 に示した。pH は硫化水素濃度が高くなるほど高くなる傾向が見られた。アンモニア態窒素は、ヤマトシジミがへい死すると急激に増加した。特に供試貝が全数へい死した 28 , 50mg/ℓ の実験区では、実験終了時のアンモニア態窒素が 3.41mg/ℓ になった。

**実験 1** 実験における供試貝の生残率の変化を Fig. 3-4-1 に、生残率の経日的変化から求めた LT<sub>50</sub> と LT<sub>100</sub> を Table 3-4-2 に示した。

水温 18 の耐性実験では、硫化水素濃度 10mg/ℓ で、14 日間に稚貝は全くへい死せず、成貝が 2 個体へい死したのみで、成貝、稚貝ともにこの間 LT<sub>50</sub> には達しなかった。しかし、28 では 10mg/ℓ で、稚貝と成貝の LT<sub>50</sub> はそれぞれ 8 日目と 7 日目であり、LT<sub>100</sub> は稚貝、成貝ともに 9 日目であった。本実験の結果では、稚貝と成貝の耐性に大きな違いはないが、温度の違いによる耐性の差は大きかった。

**実験 2** 実験におけるヤマトシジミの生残率の変化を Fig. 3-4-2 に、生残率の変化から求めた LT<sub>50</sub> と LT<sub>100</sub> を Table 3-4-3 に示した。

実験 1 より長期間 (40 日間)、しかも濃度の幅を広げて 50mg/ℓ まで 8 段階の濃度を設定した。水温 18 , 28 とともに硫化水素濃度が高い区ほど生存期間が短くなっている。また、実験 1 の 14 日間の実験では水温 18 , 硫化水素濃度 10mg/ℓ でへい死貝が見られず、LT<sub>50</sub>、LT<sub>100</sub> に達しなかったが、実験 2 の 40 日間の実験では同じ 10mg/ℓ の LT<sub>50</sub> は 36 日目、LT<sub>100</sub> は 40 日目であった。18 では 3mg/ℓ 以下であれば、40 日間に生存に影響はなかった。40 日後の 5mg/ℓ で 1 個体、7mg/ℓ で 3 個体がへい死したのみである。10mg/ℓ では、LT<sub>50</sub> と LT<sub>100</sub> はそれぞれ 37 日目と 40 日目、20mg/ℓ で 24 日目と 29 日目、30mg/ℓ で 23 日目と 28 日目、そして 50mg/ℓ で 23 日目と 28 日目であった。28 では、18 の時に比べ、すべての設定濃度 (3, 5, 7, 10, 20, 30, 50mg/ℓ) で生存期間が短くなり、3mg/ℓ でさえ、LT<sub>50</sub> は 11 日目、LT<sub>100</sub> は 13 日目であった。10mg/ℓ 以上になると 10 日目までに全数のヤマトシジミがへい死した。これらの結果から、高温における硫化水素の影響が非常に大きいこ

とが伺える。

**実験3** 実験におけるヤマトシジミの生残率の変化を Fig. 3-4-3 に、生残率の経日的変化から求めた  $LT_{50}$  と  $LT_{100}$  を Table 3-4-3. に示した。0.5mg/ℓでは、実験期間の40日間で対照である無添加区(0mg/ℓ)と同様1個体のへい死もなかった。1.0mg/ℓでは8日目に最初のへい死が見られ、 $LT_{50}$  は21日目、 $LT_{100}$  は27日目であった。したがって、1ヶ月以上の長期間では、水温28℃において、ヤマトシジミの硫化水素に対する耐性の限界は、0.5～1.0mg/ℓの濃度の間にあると考えられる。

### 考察

硫化水素はヤマトシジミの生息にとって有毒である。生物に対する硫化水素の毒性は、好気呼吸において硫化水素が酸素分子の変わりにチトクロムCオキシダーゼのヘム部分に結合し、呼吸機能を抑制することによって発現するとされている(Evans, 1967; Smith *et al.*, 1977; Torrains & Clemens, 1982)。また、硫化水素の毒性に対する体内の適応として、二枚貝では好気呼吸から嫌気呼吸へ変換すると推察されている(Llanso, 1991)。生体内の生理現象(呼吸)は水温の影響を強く受け、そのため硫化水素の毒性の強度も水温により異なるものと考えられる。したがって、本研究では水温について考慮しながら、ヤマトシジミの硫化水素3, 5, 7, 10, 20, 30, 50mg/ℓの8段階濃度の毒性に対する耐性を室内実験により確かめた。その結果、硫化水素耐性は水温によって大きな影響を受けることが明らかになった。

これまで異なる水温における硫化水素耐性実験は、わずかに玉井(1994)がシズクガイについて15.1℃と24.2℃で行い、高温の方が硫化水素耐性が弱いことを報告している。ヤマトシジミの塩分耐性が同じように高温のとき弱くなることはすでに述べた。また、貧酸素耐性は硫化水素耐性と非常に良く似た水温の影響を受けることも分かった(中村ら, 1997a)。Bryant *et al.* (1984)は重金属(クロム, ニッケル, 亜鉛)の河口域底生無脊椎動物3種に与える毒性も水温が高くなると増加することを報告している。

水生生物に対する硫化水素の毒性は、種によって異なる。ヤマトシジミの硫化水素耐性の特性を知るため本実験結果とすでに報告されている、硫化水素の発生しやすい環境に生息し、比較的耐性の強いと思われる他のマクロベントスの硫化水素耐性とを比較した(Table 3-4-4)。これらの実験では、概ねDO濃度約0.5mg/ℓ、水温10～20℃の条件下で硫化水素濃度200μM(6.6mg/ℓ)前後における各種の $LT_{50}$ を調べている。種により耐性に相違はあるものの $LT_{50}$ はだいたい3日～24日の範囲内である。一方、ヤマトシジミは水温18℃、硫化水素濃度231μM(7mg/ℓ)では40日以上であった。また、330μM(10mg/ℓ)では $LT_{50}$ が37日であった。硫化水素耐性はDO濃度、水温などの条件によって異なるので、その耐性を比較するときは、注意が肝要であるが、以上の結果から明らかにヤマトシジミはこれまで報告されたどの種より硫化水素に対する耐性が強い。この耐性の強さが、夏期に貧酸素化に伴って硫化水素が発生する富栄養化した汽水湖の湖底にヤマトシジミが優占



的に生存できる理由の一つと思われる。

次にヤマトシジミが優占種となっている宍道湖での硫化水素の発生とヤマトシジミの生息分布について若干の検討を行う。海や汽水湖では、堆積物中の硫酸還元細菌が水中の硫酸イオンを使って有機物を分解し、エネルギーを得る過程で硫化水素が発生する。水中の硫酸イオンはそのほとんどが海水由来のものである。この様に湖底の硫化水素は、有機物が豊富にあること、硫酸イオンがあること、高水温であること、そして貧酸素であることなどの条件がそろったときに発生する。これまで宍道湖の湖底水の硫化水素の詳細な報告は見当たらないが、底泥の硫化物については中村ら(1984)の報告がある。それによると 2.92mg/乾泥 g より多いところではヤマトシジミの生息は確認されていない。1 m<sup>2</sup>あたり 1,000 個体以上生息しているのは、0~0.09mg/乾泥 g のところである。また、このときの調査では底質硫化物は底質のシルト・粘土の含有量、強熱減量、および底質直上水の COD、DO 濃度、塩分との相関もかなり強いことが報告されている (Yamamuro *et al.*, 1990)。硫化物の少ないところは、水深 3m 以浅の砂礫質で底質中の有機物が少なく、底質直上水の DO 濃度の多い場所である。このような場所にヤマトシジミが多く分布し、良好なヤマトシジミ漁場が形成されている。宍道湖のヤマトシジミ資源の維持のためには、夏期、宍道湖の湖底に 0.5mg/ℓ以上の硫化水素が発生しないように努めることが重要と考えられる。

#### 第 5 節 汽水産二枚貝 4 種の環境耐性

河川や海洋では環境要因が比較的均一であるのに対して、汽水湖では、空間的にも時間的にも著しく変化するのが大きな特徴である (川那部, 1991)。生息環境が変化することは、特に移動性に乏しいベントスにとっては強いストレスになり、その生存に大きな影響を与える (國井ら, 1993)。したがって、汽水環境に生息するベントスの分布や密度の減少を明らかにするためには、変化の大きい物理・化学的な環境要因に対するベントスの生理的耐性を知ることが大切である。

我が国の代表的汽水湖である宍道湖には、ヤマトシジミ、中海には、アサリ *Ruditapes philippinarum*、サルボウ *Anadara subcrenata* の他に、ホトトギスガイ *Musculista senhousia* の二枚貝が多数生息している (Yamamuro *et al.*, 1990; 園田ら, 1991; 沢村ら, 1991)。この 4 種の環境要因に対する生理的耐性については、これまで、ヤマトシジミの塩分 (石田・石井, 1971; 高橋・川崎, 1973a, b; 佐藤・内田, 1978 a, b; 田中, 1984a; 中村ら, 1996a)、水温 (中村ら, 1996b)、貧酸素 (中村ら, 1997a)、硫化水素 (中村ら, 1997b) およびアサリの水温 (池末・松本, 1956)、貧酸素 (荻田, 1985) に関する報告がある。一方、耐性試験の結果は実験条件によって大きく左右されるため、実験条件の異なる結果から種間の耐性を比較することは困難である。

本節では、上記 4 種について、環境要因のうち生存にとって重要な水温、塩分、DO、硫化水素に対する生理的耐性を、同一条件下の室内実験から求めた。この結果から 4 種間の耐性を比較し、それぞれの種の分布との関係を検討し、ヤマトシジミの環境耐性の特徴を明らかにする。

**供試材料** 実験に供したヤマトシジミは、宍道湖玉湯沖保護区において小型 Smith-MacIntyre 型採泥器で採集し、アサリ、サルボウ、ホトトギスガイは中海、境水道において潜水による手掘りで採集した (Fig. 3-5-1)。実験に供する前に、ヤマトシジミは塩分濃度 5psu、アサリ、サルボウ、ホトトギスガイは 25psu に調整した水槽内に採集場所の底質と共に入れて 2~3 日間馴致した。実験室内で 3~5 日間、エアストーンで十分通気しながら、徐々に水槽の水温を 25 に調整した。

**飼育水の調整** 塩分濃度は、濾過海水 (孔径 20 $\mu$ m フィルム使用) を残留塩素を曝気により取り除いた水道水で希釈調整した。水温耐性以外の実験の水温は、すべて恒温水槽を使用して 25 に設定した。

**飼育水の水質測定** 飼育水の水質の測定は、水温は棒状水温計で、DO 濃度は YSI DO メーター Model 57 で、塩分はセントラル科学 DIGITAL SALT UC-77 で、硫化水素はガステック ヘドロテック S No.201L・201H でそれぞれ測定した。

**実験方法** 実験は、実験水槽の中にはなにも敷かず、止水中、自然光下、無給餌条件で行った。

4 種の環境耐性実験の結果を比較するために、実験で得られた死亡個体数の変化から  $LT_{50}$  と  $LT_{100}$  を求めた。

**水温耐性実験** 1995 年 8 月に採集したヤマトシジミ ( $21.6 \pm 1.56$ mm)、1996 年 5 月に採集したアサリ ( $27.4 \pm 2.09$ mm)、サルボウ ( $34.4 \pm 2.30$ mm)、ホトトギスガイ ( $9.0 \pm 0.64$ mm) を、馴致後実験に供した。水温は、ヒーターとサーモスタットにより、30、32 および 34 の異なる水温条件に調整した。それぞれの水温条件の円形水槽 (8 $\ell$ ) に各種を 20 個体ずつ収容し、30 日間、供試貝の死亡個体数の推移を見た。塩分濃度はヤマトシジミは 5psu、その他の 3 種は 25psu に設定し、実験中はエアストーンで微量通気を行った。

**塩分耐性実験** 1994 年 8 月に採集したヤマトシジミ ( $22.2 \pm 1.06$ mm)、アサリ ( $16.3 \pm 3.00$ mm)、サルボウ ( $41.5 \pm 3.31$ mm) およびホトトギスガイ ( $17.1 \pm 2.18$ mm) を、馴致後実験に供した。残留塩素を抜いた水道水と濾過海水を調合し、塩分濃度 0 (淡水)、1.5、2.5、5、10、15、20、32 (海水) psu の異なる条件を設定した。それぞれの塩分濃度の円形水槽 (8 $\ell$ ) に各種を 20 個体ずつ収容し、14 日間、供試貝の死亡個体数の推移を見た。実験水温は 25 に設定し、実験中はエアストーンで微量通気を行った。

**貧酸素耐性実験** 1994 年 12 月に採集したヤマトシジミ ( $16.3 \pm 1.57$ mm)、アサリ ( $28.3 \pm 2.53$ mm)、サルボウ ( $13.6 \pm 1.55$ mm)、ホトトギスガイ ( $15.0 \pm 1.27$ mm) を、馴致後実験に供した。DO 濃度の調整は、 $N_2$  ガスを実験容器 (0.9 $\ell$ ) に吹き込むことによって無酸素 (0.05mg/ $\ell$ 以下) 状態を作り出し、エアレーションで DO を飽和状態にした対照区も設定した。無酸素状態と DO 飽和状態のそれぞれの実験容器に、各種を 20 個体ずつ収容し、14 日間、供試貝の死亡個体数の推移を見た。実験水温は 25、塩分濃度はヤマトシジミは 5psu、その他の 3 種は 25psu に設定した。

**硫化水素耐性実験** 1995 年 8 月に採集したヤマトシジミ  $19.3 \pm 0.78$ mm、アサリ  $32.9 \pm 1.06$ mm、サルボウ  $30.8 \pm 1.25$ mm、ホトトギスガイ  $13.3 \pm 0.81$ mm を、馴致後実験に供した。硫化水素濃度の調

整は、まず、 $N_2$  ガスを吹き込み DO を  $1\text{mg}/\ell$  以下にした貧酸素水を実験容器 ( $0.7\ell$ ) に入れ、その後、硫化水素ナトリウム ( $\text{Na}_2\text{S} \cdot 9\text{H}_2\text{O}$ ) を溶かして作った硫化水素原液 (約  $1,000\text{ppm}$ ) を添加し、硫化水素濃度  $0, 10, 20, 30\text{mg}/\ell$  にそれぞれ調整した。それぞれの硫化水素濃度の実験水槽に、各種を 20 個体ずつ収容し、14 日間、供試員の死亡個体数の推移を見た。実験中に硫化水素の減少が大きかったので 1 日に 2 回 (午前 8 時と午後 4 時)、濃度の測定を行い、減少分だけ硫化水素原液を添加して、設定濃度に校正した。実験水温は  $25^\circ\text{C}$ 、塩分濃度はヤマトシジミは  $5\text{psu}$ 、その他の 3 種は  $25\text{psu}$  に設定した。

## 結果

**水温耐性** 実験における供試員の生残率の変化を Fig.3-5-2 に 生残率の経日的変化から求めた  $LT_{50}$  と  $LT_{100}$  を Table 3-5-1 にそれぞれ示した。

ヤマトシジミは、 $30^\circ\text{C}$  と  $32^\circ\text{C}$  では、へい死する個体が全くなかった。 $34^\circ\text{C}$  では、15 日目にへい死する個体が見られたが、30 日間では、 $LT_{50}$  に達しなかった。

アサリは、 $30^\circ\text{C}$  では、へい死する個体が全くなかったが、ヤマトシジミと異なり、これより高い水温になると明らかな影響が見られ、 $32^\circ\text{C}$  では 6 日目、 $34^\circ\text{C}$  では 1 日目にへい死する個体が見られ始めた。 $LT_{50}$  は、 $32^\circ\text{C}$  で 8 日目、 $34^\circ\text{C}$  で 2 日目であり、 $LT_{100}$  は、 $32^\circ\text{C}$  で 18 日目、 $34^\circ\text{C}$  で 3 日目であった。

サルボウは、ヤマトシジミほどではないが、アサリよりは耐性が強く、アサリが実験期間中 ( $30$  日間) に全数へい死した  $32^\circ\text{C}$  でも、実験終了時に 11 個体が生残していた。ただし、 $34^\circ\text{C}$  になると、大きな影響を受け、 $LT_{50}$  と  $LT_{100}$  は、それぞれ 4 日目と 5 日目であった。

ホトトギスガイは、他の 3 種と同じく  $30^\circ\text{C}$  ではへい死する個体はなかったのに対し、 $32^\circ\text{C}$ 、 $34^\circ\text{C}$  では影響を受けた。しかし、 $LT_{50}$  と  $LT_{100}$  は、 $32^\circ\text{C}$  で、それぞれ 23 日目と 28 日目、 $34^\circ\text{C}$  でそれぞれ 21 日目と 25 日目であり、 $32^\circ\text{C}$  と  $34^\circ\text{C}$  の耐性の間に大きな違いは見られなかった。

温度に対する耐性の強さは、 $34^\circ\text{C}$  ではヤマトシジミ > ホトトギスガイ > サルボウ > アサリの順序で、 $32^\circ\text{C}$  で見ると、ヤマトシジミ > サルボウ > ホトトギスガイ > アサリとなった。

**塩分耐性** 実験における供試員の生残率の変化を Fig.3-5-3 に 生残率の経日的変化から求めた  $LT_{50}$  と  $LT_{100}$  を Table 3-5-2 にそれぞれ示した。

ヤマトシジミは  $0 \sim 20\text{psu}$  の間の塩分濃度では実験期間中 ( $14$  日間) にほとんどへい死個体は見られなかった。 $32\text{psu}$  では 4 日目よりへい死個体が見られ、 $LT_{50}$  は 6 日目、 $LT_{100}$  は 7 日目であった。淡水から、かなり高い塩分濃度まで充分生存可能であり、ほぼ海水に近い高塩分濃度になって影響を受けるようになる。

アサリは  $10 \sim 32\text{psu}$  の間の塩分濃度ではほとんどへい死する個体は見られなかった。 $5\text{psu}$  では明らかな影響が現れ、 $LT_{50}$  は 9 日目であったが、実験期間中 ( $14$  日間) に  $LT_{100}$  まで達しなかった。さ

らに低い塩分濃度では、2.5psu で  $LT_{50}$  が 7 日目、 $LT_{100}$  が 12 日目であり、淡水で  $LT_{50}$  が 7 日目、 $LT_{100}$  が 9 日目であった。塩分濃度が低くなるほど生存期間が短くなる傾向を示した。

サルボウはアサリと同じく、10~32psu の間の塩分濃度ではほとんどへい死する個体はなく、一方淡水側で耐性が弱かった。5psu では  $LT_{50}$  は 8 日目であったが、実験期間中（14 日間）に  $LT_{100}$  まで達しなかった。2.5psu では  $LT_{50}$  は 6 日目、 $LT_{100}$  は 9 日目であり、淡水では  $LT_{50}$  は 5 日目、 $LT_{100}$  は 9 日目であった。サルボウとアサリの塩分に対する耐性には大差はないが、サルボウよりアサリの方が若干淡水側で耐性があるようである。

ホトトギスガイの塩分濃度に対する耐性は、前記のアサリ、サルボウと同様の傾向を示した。5psu では  $LT_{50}$  は 6 日目であったが、実験期間中（14 日間）に  $LT_{100}$  まで達しなかった。2.5psu では  $LT_{50}$  は 3 日目、 $LT_{100}$  は 5 日目であり、淡水では 2.5psu とほぼ同じ結果を示した。淡水に対する耐性は 4 種では最も弱かった。

以上の結果から、ヤマトシジミの生息可能な塩分濃度の範囲は 0~20psu で、サルボウ、アサリ、ホトトギスガイでは、10~32psu であると推察される。そして、淡水に対する耐性の強さは、ヤマトシジミ>アサリ>サルボウ>ホトトギスガイの順序であり、海水に対する耐性はアサリ>サルボウ>ホトトギスガイ>ヤマトシジミの順であった。

**貧酸素耐性** 実験における供試貝の生残率の変化を Fig.3-5-4 に、生残率の経日的変化から求めた  $LT_{50}$  と  $LT_{100}$  を Table 3-5-3 にそれぞれ示した。

ヤマトシジミは、9 日目に、へい死する個体が見られ始め、 $LT_{50}$  と  $LT_{100}$  は、それぞれ 13 日目と 14 日目であった。

アサリは、1 日目にへい死する個体が見られ始め、 $LT_{50}$  と  $LT_{100}$  は、それぞれ 2 日目と 4 日目であった。

サルボウは、ヤマトシジミよりは若干耐性が弱い、4 種の中では耐性が強い方で、 $LT_{50}$  と  $LT_{100}$  は、それぞれ 10 日目と 11 日目であった。

ホトトギスガイは、アサリ同様非常に耐性が弱く、へい死し始めたのはアサリより少しおくれて 2 日目であったが、その 2 日目ですでに  $LT_{50}$  に達しており、 $LT_{100}$  は、アサリより 1 日早く 3 日目であった。

4 種の  $LT_{50}$ 、 $LT_{100}$  を比較してみると、貧酸素に対する耐性の強さはヤマトシジミ>サルボウ>アサリ>ホトトギスガイの順序であった。

**硫化水素耐性** 実験における供試貝の生残率の変化を Fig.3-5-5 に、生残率の経日的変化から求めた  $LT_{50}$  と  $LT_{100}$  を Table 3-5-4 にそれぞれ示した。

硫化水素無添加の条件では、4 種共に 14 日間でへい死する個体はなかった。

ヤマトシジミは、硫化水素濃度 10mg/l では、5 日目に最初のへい死個体が見られたが、実験期間中（14 日間）に  $LT_{50}$  まで達しなかった。20mg/l および 30mg/l では、 $LT_{50}$  はそれぞれ 14 日目と 13 日目であったが、実験終了時に 20mg/l で 10 個体、30mg/l で 9 個体と、ほぼ半数が生残してお

り、以下に示す3種と比較して、ヤマトシジミの硫化水素に対する耐性の強さを示していた。

アサリの硫化水素に対する耐性はヤマトシジミに比べると非常に弱く、本実験における最小の硫化水素濃度である10mg/ℓですでに硫化水素の影響は大きく、LT<sub>50</sub>は2日目、LT<sub>100</sub>は4日目であった。20mg/ℓと30mg/ℓにおいても10mg/ℓの場合と大差はなかった。

サルボウは、5日目までは全ての濃度においてへい死する個体はなかったが、その後へい死する個体が見られ始めると硫化水素濃度が高い場合ほど急激に生残個体数が減少し、全ての濃度で実験期間中に全数がへい死した。LT<sub>50</sub>とLT<sub>100</sub>は、10mg/ℓでそれぞれ12日目と13日目、20mg/ℓで9日目と10日目、そして、30mg/ℓで7日目と8日目であった。

ホトトギスガイは、他の3種に比べて硫化水素に対する耐性はもっとも弱かった。LT<sub>50</sub>とLT<sub>100</sub>は、10mg/ℓでそれぞれ3日目と4日目、20mg/ℓで2日目と3日目、そして、30mg/ℓでは共に2日目であった。

この4種の硫化水素に対する耐性の強さは、ヤマトシジミ>サルボウ>アサリ ホトトギスガイの順であった。

## 考察

**実験条件** 水温耐性を除く他の実験では、全て水温を25℃に設定した。また、塩分耐性を除く他の実験では、ヤマトシジミは5psu、他の二枚貝3種は25psuの塩分条件で統一した。水温25℃は宍道湖と中海の年間変動の範囲内であり、水温耐性実験の結果からも、実験水温によって他の耐性実験の結果が種ごとに大きく左右されることはないと思われる。また、塩分耐性を除く実験で、ヤマトシジミと他の3種の塩分条件は異なるが、ヤマトシジミの5psuと他の3種の25psuの塩分濃度はこれらが生息する宍道湖と中海の底層水の平均値に近い値である。最適の塩分条件かどうかは不明であるが、塩分耐性実験の結果からも、実験に用いた塩分濃度によってヤマトシジミと他の3種の耐性がそれぞれ大きく異なることはないと推察した。

**水温耐性** 宍道湖に生息しているヤマトシジミは、実験水温32℃でへい死した貝は一個体もなかった。一方、宍道湖の湖底の水温は最近10年では31.3℃が最高である。この数値はヤマトシジミの30日間の致死水温以下であるので、湖底の水温によってへい死することはないと思われる。また、中海に生息するアサリ、サルボウ、ホトトギスガイは実験水温30℃、30日間ではへい死個体は全く無かった。中海の湖底の水温は最近10年では最高水温は27.8℃であり、宍道湖のヤマトシジミ同様水温によってこれら3種が、生息する中海でへい死することはないと思われる。

宍道湖に生息しているヤマトシジミが中海産の3種に比べて高温耐性が高いのは、過去10年間の最高水温が中海より宍道湖の方が3.5℃高いことから首肯されよう。

**塩分耐性** 汽水域では特定の塩分に適応できる生物しか生息できないため、生物の種類数は少なく、淡水種や海産種が進入しにくい5psu附近の汽水域では、特に種類数が少なくなる(Remane, 1971)。

ヤマトシジミは淡水側ではほとんどへい死する個体はなく、高塩分側（20psu 以上）に致死限界があるのに対して、中海産のアサリ、サルボウ、ホトトギスガイの 3 種は高塩分側（海水）ではへい死個体はなく、淡水側（5psu 以下）で生息不可能であった。最近 10 ヶ年では、宍道湖湖底直上の塩分濃度は 0.93 ~ 24.2psu の範囲で、平均 6.17psu であり、中海の湖底は 10.7 ~ 33.5psu、平均 27.6psu の塩分濃度である。したがって、宍道湖の様に年間ほとんど 5psu 附近の湖底はアサリ、サルボウ、ホトトギスにとって生存限界の範囲外にある。一方、中海の場合は、平均 27.6psu 附近であるため 3 種の二枚貝が生息し得るのに対して、ヤマトシジミは生息不可能である。

**貧酸素耐性** DO は水生生物にとって呼吸に欠くことのできない重要な環境要因であり、その欠乏は生物の生存を困難にする（板沢，1977）。二枚貝は DO が欠乏すると呼吸を停止し、嫌気代謝を行う体内適応で生命維持をはかるが（Hochachka，1984）、その適応可能な時間にも限りがある。適応できる時間がその生物の無酸素環境に対する耐性の限界といえる。水温 25℃ におけるこれら 4 種の無酸素の  $LT_{50}$  は 2 ~ 13 日間であった。したがって、宍道湖、中海では夏期に恒常的長期的に DO が無酸素状態に近くまで減少する中心部の湖底には、これら二枚貝は生息しない。しかし、貧酸素水塊の影響を長期に受けにくい沿岸部（3-4m 以浅）では生息が確認されている（Yamamuro *et al.*，1990；園田ら，1991；沢村ら，1991）。宍道湖におけるヤマトシジミは、夏期 DO 飽和量が 4 % 以下の 4m 以深の水域では全く生息していなかった（Yamamuro *et al.*，1990；園田ら，1991）のに対して、1 m<sup>2</sup> 当たり 1,000 個以上生息しているのは DO 飽和度が約 50% 以上の 2m 以浅の場所であった（中村ら，1984）。中海では夏期の貧酸素水塊は湖底のほぼ全体を占めるため、これまでのベントス調査における Smith-MacIntyre 型採泥器ではアサリ、サルボウは採集されておらず（沢村ら，1991）、貧酸素水塊が形成されない沿岸の、水深 1 ~ 2m の狭い砂礫質の場所にのみ生息している（中村，未発表）。

**硫化水素耐性** 硫化水素耐性の実験は、硫化水素の分解による減少を緩和するため DO 濃度を 1mg/ℓ 以下に保って行ったが、硫化水素無添加の条件において、ヤマトシジミ、アサリ、サルボウおよびホトトギスガイのいずれも、実験期間中（14 日間）にへい死した個体はなかった。このことから、硫化水素耐性の実験結果は、1mg/ℓ 以下という実験水の低い DO 濃度の影響はほとんど無く、硫化水素のみの影響によるものと考えられる。

湖底の還元層では底層水が無酸素になると嫌気性の硫酸還元菌の活性で生物に有毒な硫化水素が発生する。生物に対する硫化水素の毒性は、好気呼吸において、硫化水素が酸素分子の代わりにチトクロム C オキシダーゼのヘム部分に結合し、その機能を抑制することによって発現する。この硫化水素に対する体内の適応は、二枚貝では好気呼吸から嫌気呼吸への変換機構によるものと思われる。したがって、硫化水素耐性の強さを見ると、貧酸素耐性と全く同じ傾向を示し、耐性の強さは、ヤマトシジミ > サルボウ > アサリ > ホトトギスガイの順であった。

宍道湖・中海の環境要因の中では、水温と塩分濃度によって宍道湖にヤマトシジミ、中海に他の 3 種の二枚貝が生息し得ることが分かった。さらに、貧酸素および硫化水素が主要な水産資源生物である宍道湖のヤマトシジミ、中海のアサリ、サルボウの生息を規制する環境要因とな

ることが示唆された。現在の宍道湖と中海の塩分濃度は、それぞれヤマトシジミと、アサリおよびサルボウの生息に相当であると思われる。しかし、これら有用二枚貝にとって両水域で貧酸素と、これによる硫化水素の発生が、生息分布範囲や密度の減少の大きな要因となっていると考えられるので、貧酸素対策を講じて、貧酸素水塊を縮小させ、漁場を拡大することが漁業生産拡大のためには重要であると思われる。そのための目安となる数値を明らかにし

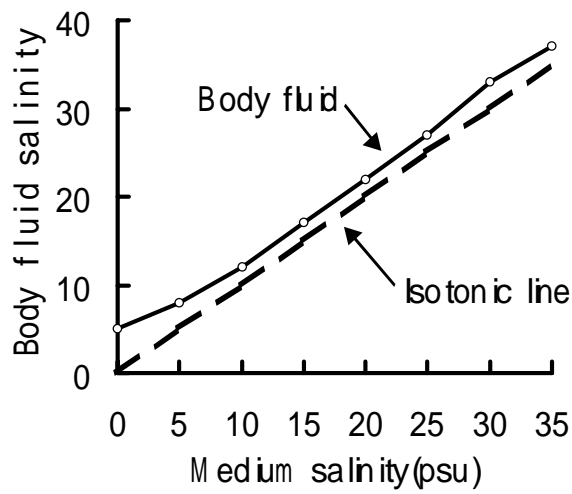


Fig. 3-1-1. Change in salinity of body fluid of the brackish water bivalve *C. japonica* acclimated to different salinities.

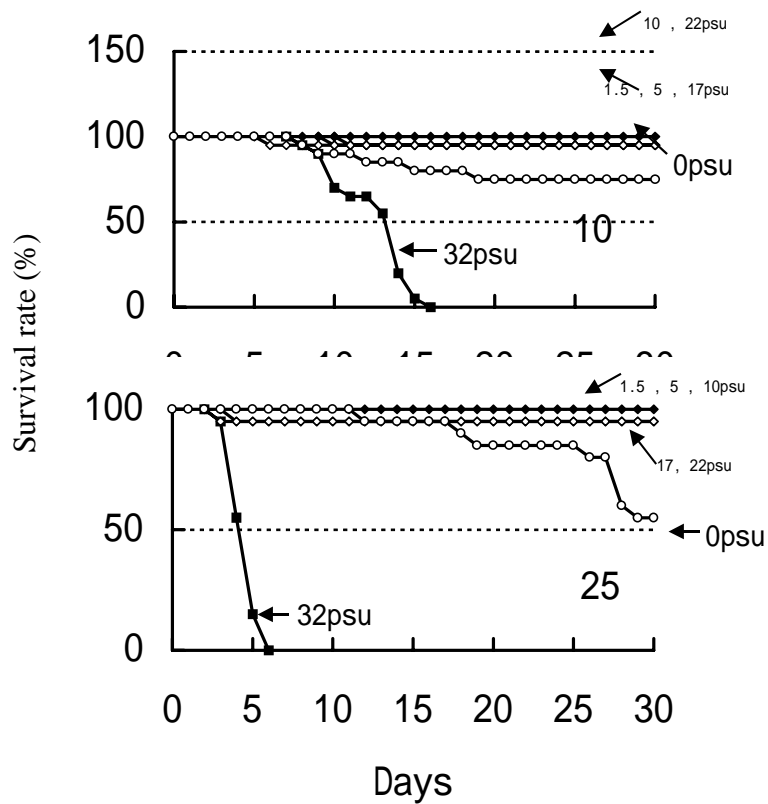


Fig. 3-1-2. Effects of salinity on the survival rate of *C. japonica* at 10 and 25 . n=20.



Table 3-1-1. Salinity tolerance of *C. japonica* to at different water temperatures(TW).

WT ( )	Salinity (psu)	Lethal time (days)	
		LT <sub>50</sub>	LT <sub>100</sub>
10	0	> 30	> 30
	2	> 30	> 30
	5	> 30	> 30
	10	> 30	> 30
	17	> 30	> 30
	22	> 30	> 30
	32	14	16
25	0	> 30	> 30
	2	> 30	> 30
	5	> 30	> 30
	10	> 30	> 30
	17	> 30	> 30
	22	> 30	> 30
	32	5	6

Table 3-1-2. Tolerance of adult and juvenile *C. japonica* to high salinities at different water temperature(WT).

WT ( )	Salinity (psu)	Lethal time (days)			
		LT <sub>50</sub>		LT <sub>100</sub>	
		juvenile	adult	juvenile	adult
10	25.6	> 20	> 20	> 20	> 20
	28.8	> 20	> 20	> 20	> 20
	32.0	9	> 20	> 20	> 20
20	25.6	> 20	> 20	> 20	> 20
	28.8	6	> 20	> 20	> 20
	32.0	6	10	7	11
30	25.6	2	8	4	20
	28.8	2	4	3	10
	32.0	2	3	4	4

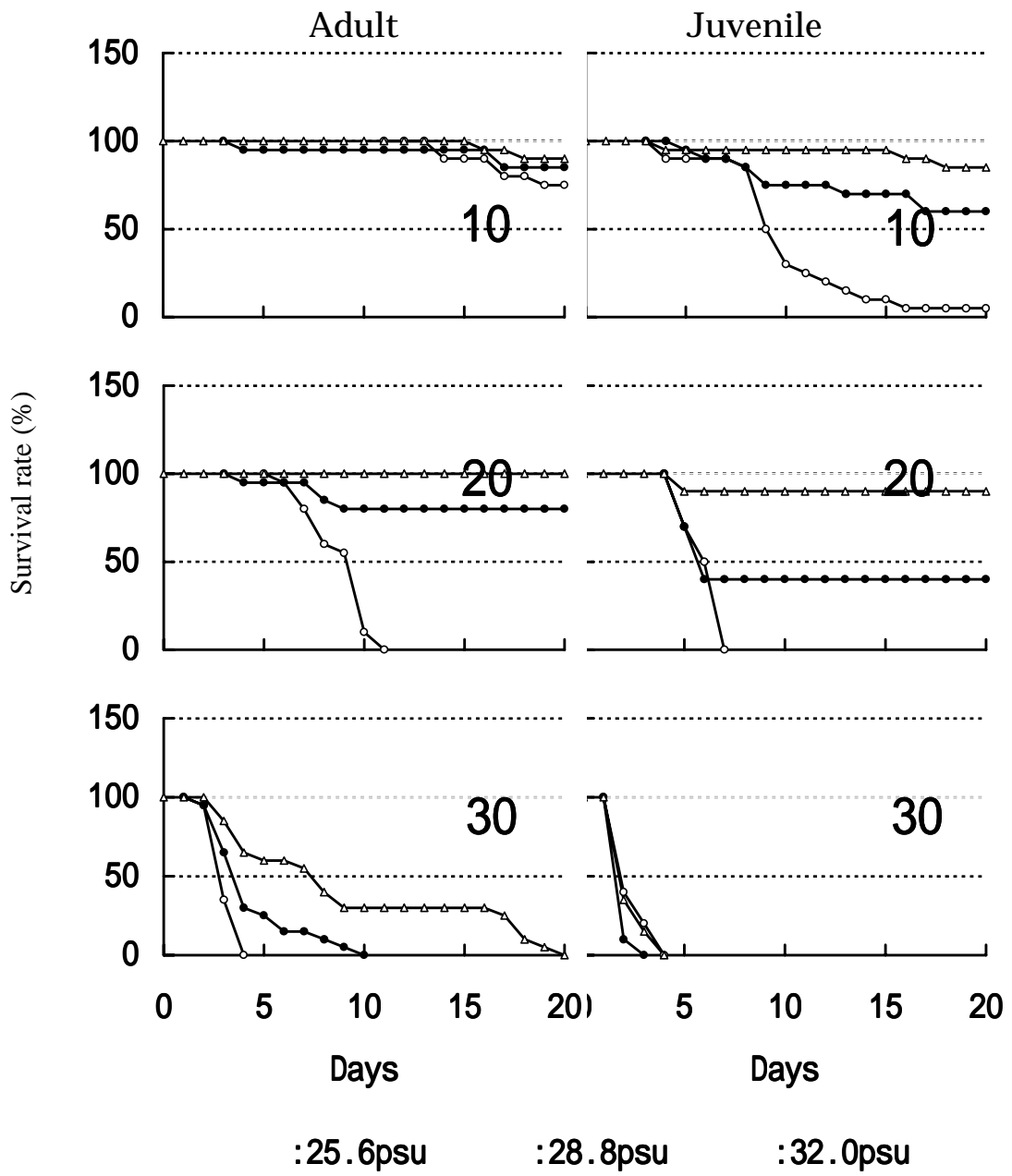


Fig. 3-1-3. Effects of high salinities on the survival rate of adult and juvenile *C. japonica* at 10, 20 and 30 psu. n=20.

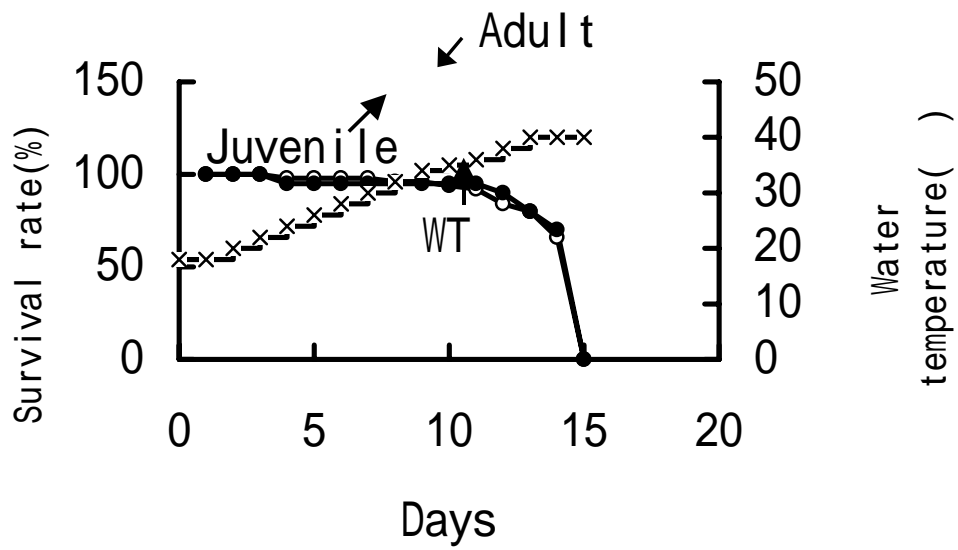


Fig. 3-2-1. Survival of adult and juvenile *C. japonica* exposed to water temperatures(WT) ranging 18 - 40 .

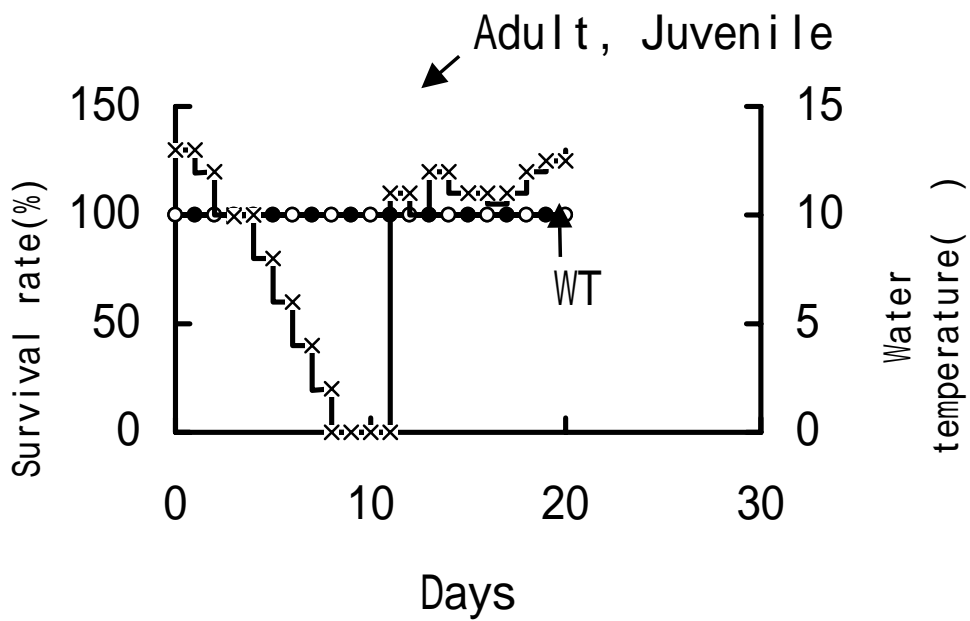


Fig. 3-2-2. Survival of adult and juvenile *C. japonica* exposed to water temperatures(WT) ranging 13 - 0 . Adult : n=50; Juvenile : n=20.

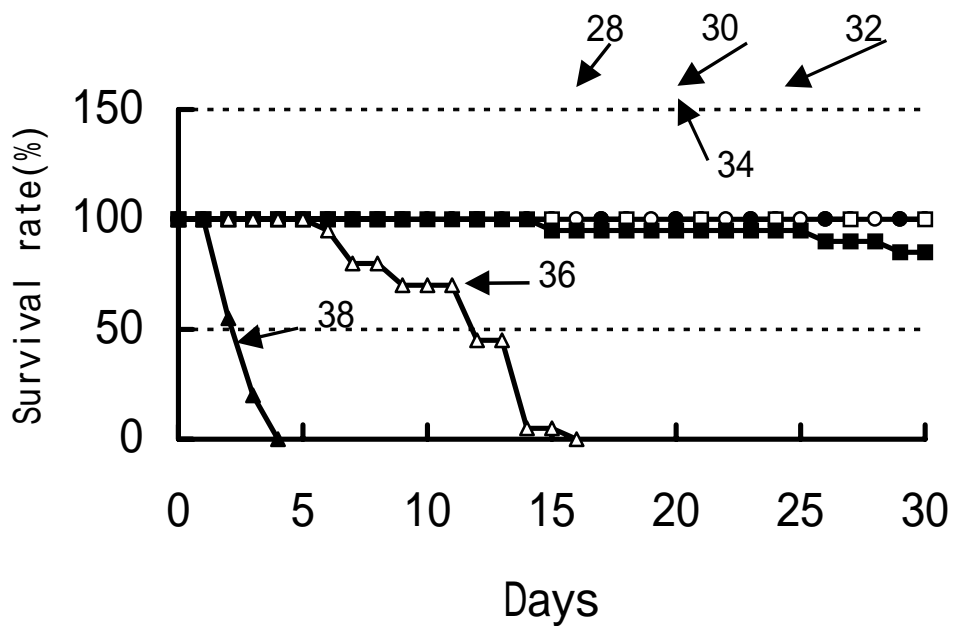


Fig. 3-2-3. Effects of high temperatures on the survival rate of *C. japonica*. n=20.

Table 3-2-1. Tolerance of *C. japonica* to high water temperature(WT).

WT ( )	Lethal time (days)	
	LT <sub>50</sub>	LT <sub>100</sub>
28	> 30	> 30
30	> 30	> 30
32	> 30	> 30
34	> 30	> 30
36	12	16
38	3	4

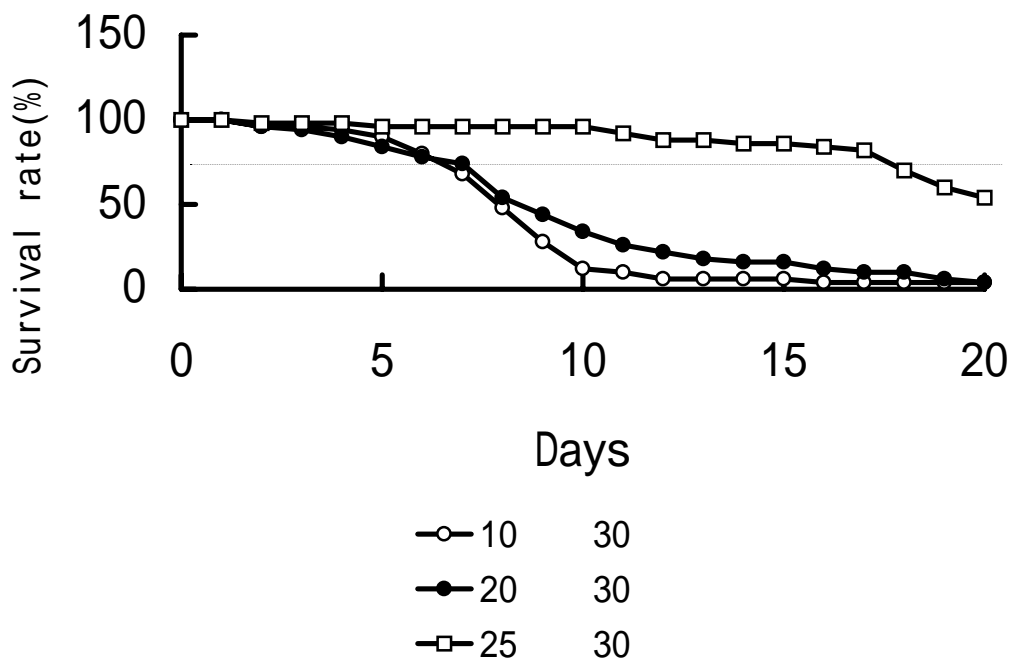


Fig. 3-2-4. Survival rate of *C. japonica* acclimated to different temperatures at 30 . n=50.

Table 3-2-2. Tolerance of *C. japonica* acclimated to different temperature(WT).

WT		Lethal time (days)	
( )		LT <sub>50</sub>	LT <sub>100</sub>
10	30	8	> 30
20	30	9	> 30
25	30	> 30	> 30

Table 3-3-1. Experimental water conditions.

		Experiment 1					
		Target water temperature( )					
		10		20		30	
		Anoxia	DO saturated	Anoxia	DO saturated	Anoxia	DO saturated
Water temp.( )	Initial	9.0	9.0	17.8	17.8	31.1	31.1
	Final	9.5	9.5	18.0	18.0	29.9	29.9
	Mean $\pm$ SD	8.9 $\pm$ 1.59	8.9 $\pm$ 1.16	17.7 $\pm$ 0.22	17.7 $\pm$ 0.22	29.9 $\pm$ 0.67	29.9 $\pm$ 0.67
PH	Initial	9.08	7.91	8.81	7.91	8.75	8.11
	Final	8.96	8.01	9.21	8.10	8.23	8.20
	Mean $\pm$ SD	8.96 $\pm$ 0.16	7.94 $\pm$ 0.18	9.10 $\pm$ 0.12	7.91 $\pm$ 0.15	8.47 $\pm$ 0.25	8.26 $\pm$ 0.10
DO(mg/ $\ell$ )	Initial	< 0.05	10.10	< 0.05	8.83	< 0.05	7.03
	Final	< 0.05	9.89	< 0.05	8.79	< 0.05	6.89
	Mean $\pm$ SD	< 0.05	10.20 $\pm$ 0.48	< 0.05	8.85 $\pm$ 0.34	< 0.05	7.06 $\pm$ 0.27
NH <sub>4</sub> -N(mg/ $\ell$ )	Initial	0.16	1.16	0.16	0.16	0.16	0.16
	Final	0.03	1.84	0.03	1.41	0.34	7.12

		Experiment 2			
		Target water temperature( )			
		20		30	
		DO consum.	DO saturated	DO consum.	DO saturated
Water temp.( )	Initial	20.2	20.2	30.6	30.4
	Final	21.1	21.1	30.3	29.5
PH	Initial	7.92	7.94	7.94	7.81
	Final	6.56	7.91	6.66	8.02
DO(mg/ $\ell$ )	Initial	8.15	8.12	6.8	7.4
	Final	< 0.05	8.22	< 0.05	8.02
NH <sub>4</sub> -N(mg/ $\ell$ )	Initial	0.58	0.58	0.58	0.58
	Final	2.02	1.77	2.06	0.13

		Experiment 3						
		Target concentration of DO(mg/ $\ell$ )						
		DO saturated	0	0.5	1	1.5	2	3
Water temp.( )	Initial	28.4	28.3	28.3	28.1	28.3	28.4	28.4
	Final	27.7	27.8	27.9	27.0	27.8	27.9	27.8
	Mean $\pm$ SD	28.0 $\pm$ 0.26	28.0 $\pm$ 0.39	28.1 $\pm$ 0.16	28.0 $\pm$ 0.34	28.0 $\pm$ 0.34	28.1 $\pm$ 0.26	27.9 $\pm$ 0.29
PH	Initial	7.64	7.93	7.91	7.97	8.29	7.72	7.98
	Final	7.93	8.05	8.02	8.02	8.34	8.23	8.19
	Mean $\pm$ SD	7.78 $\pm$ 0.26	8.59 $\pm$ 0.22	7.87 $\pm$ 0.09	8.09 $\pm$ 0.15	8.39 $\pm$ 0.14	8.06 $\pm$ 0.15	7.83 $\pm$ 0.15
DO(mg/ $\ell$ )	Initial	7.70	< 0.05	0.46	1.20	1.31	1.92	3.10
	Final	7.09	< 0.05	0.40	1.11	1.63	2.06	3.18
	Mean $\pm$ SD	6.99 $\pm$ 0.29	< 0.05	0.44 $\pm$ 0.02	1.04 $\pm$ 0.14	1.50 $\pm$ 0.10	1.98 $\pm$ 0.15	3.47 $\pm$ 0.34
NH <sub>4</sub> -N(mg/ $\ell$ )	Initial	0.48	0.48	0.48	0.48	0.48	0.48	0.48
	Final	0.36	1.21	0.53	0.98	2.18	1.50	2.02

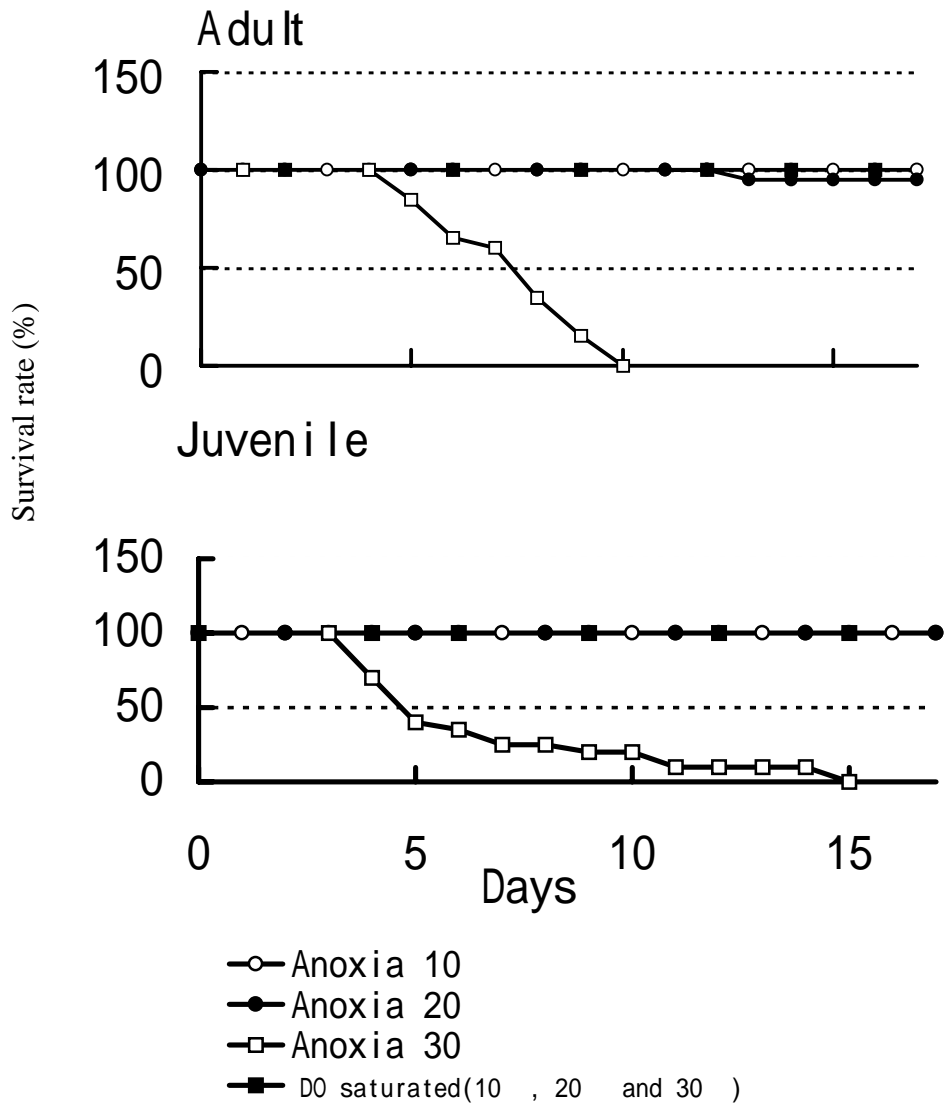


Fig. 3-3-1. Influence of dissolved oxygen concentrations on the survival of adult and juvenile *C. japonica* at 10, 20 and 30 days. Dissolved oxygen concentration of anoxia was maintained under 0.05mg/l. n=20.

Table 3-3-2. Tolerance of adult and juvenile *C. japonica* to low dissolved oxygen concentrations at different water temperatures(WT).

Experiment 1

W.T. ( )	Lethal time (days)			
	LT50		LT100	
	juvenile	adult	juvenile	adult
10	> 17	> 17	> 17	> 17
20	> 17	> 17	> 17	> 17
30	5	8	15	10

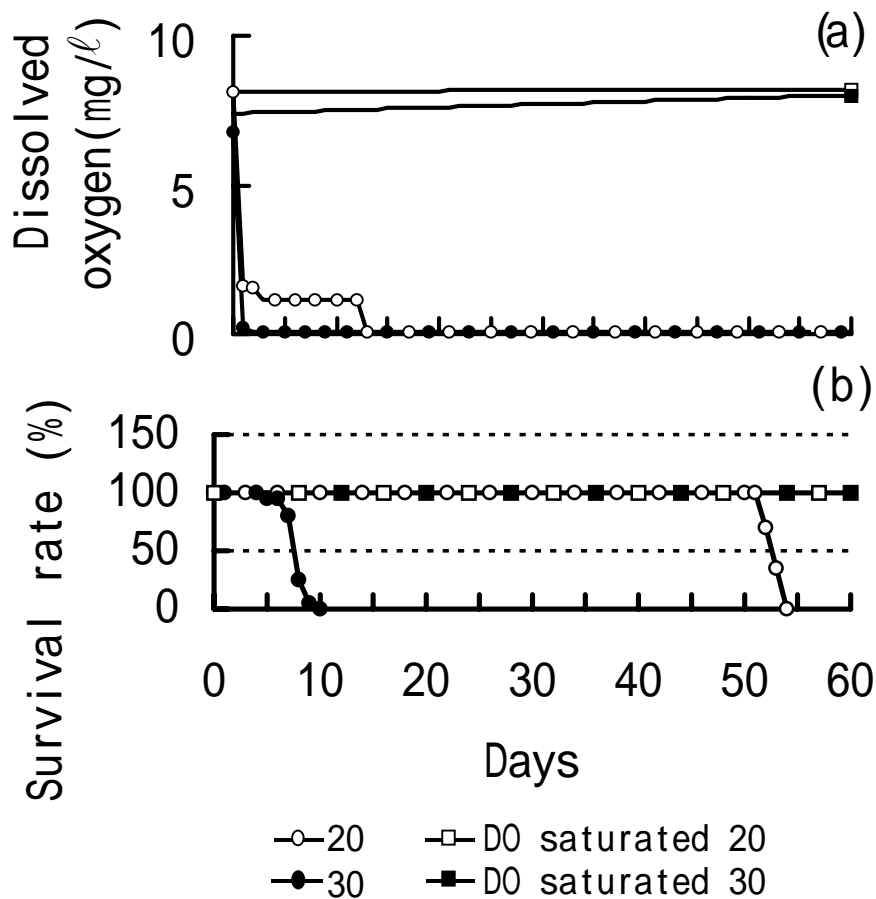


Fig. 3-3-2. The change of oxygen levels (a) and survival rate of *C. japonica* at 20 and 30 (b) with time in closed bottles. n=20.



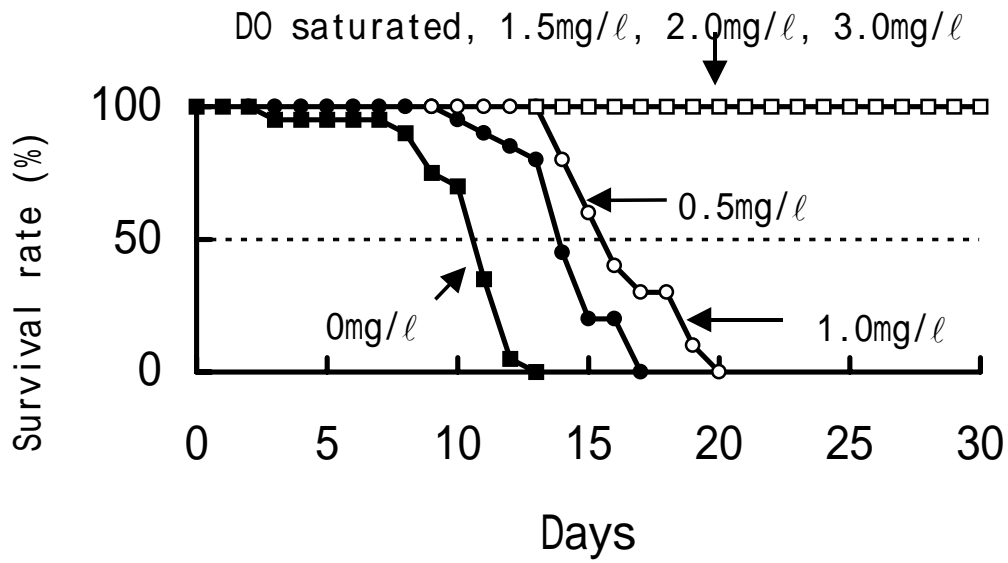


Fig. 3-3-3. Influence of dissolved oxygen concentration on the survival of *C. japonica*. n=20.

Table 3-3-3. Tolerance of *C. japonica* to different low dissolved oxygen concentrations(DO) .

Experiment 3

Mean DO (mg/l)	Lethal time (days)	
	LT <sub>50</sub>	LT <sub>100</sub>
control	> 30	> 30
0	11	13
0.5	14	17
1.0	16	20
1.5	> 30	> 30
2.0	> 30	> 30
3.0	> 30	> 30

Table 3-4-1. Experimental conditions and the test concentrations of hydrogen sulfide.

		Target concentration of H <sub>2</sub> S(mg/ℓ)							
		0	3	5	7	10	20	30	50
18									
H <sub>2</sub> S(mg/ℓ)		0.00	1.6 ± 1.46	2.7 ± 2.40	4.0 ± 3.27	6.0 ± 4.56	14.7 ± 6.33	25.6 ± 6.72	44.8 ± 6.75
PH	Initial	8.03	8.67	9.80	9.29	9.46	9.85	10.15	10.34
	Final	8.24	8.26	7.94	8.57	9.31	10.04	10.34	10.44
NH <sub>4</sub> -N (mg/ℓ)	Initial	0.15	0.15	0.15	0.15	0.15	0.15	0.15	0.15
	Final	0.04	1.31	0.88	0.28	0.15	0.09	0.39	0.83
28									
H <sub>2</sub> S(mg/ℓ)		0.00	1.6 ± 1.46	2.7 ± 2.40	4.3 ± 3.21	6.0 ± 4.43	15.0 ± 6.21	23.0 ± 8.15	40.8 ± 10.91
PH	Initial	8.09	8.43	8.73	8.88	9.06	9.56	9.93	10.06
	Final	7.31	7.21	7.28	7.28	7.68	9.21	9.48	9.56
NH <sub>4</sub> -N (mg/ℓ)	Initial	0.15	0.15	0.15	0.15	0.15	0.15	0.15	0.15
	Final	0.23	0.3	2.57	0.91	0.06	0.93	0.11	3.41

\* H<sub>2</sub>S indicates mean ± SD.

\* Dissolved oxygen concentration was maintained under 0.05mg/ℓ for the experiments.

\* Salinity (5 psu) and temperatures (18 and 28 ) were stable for the experiments , respectively.

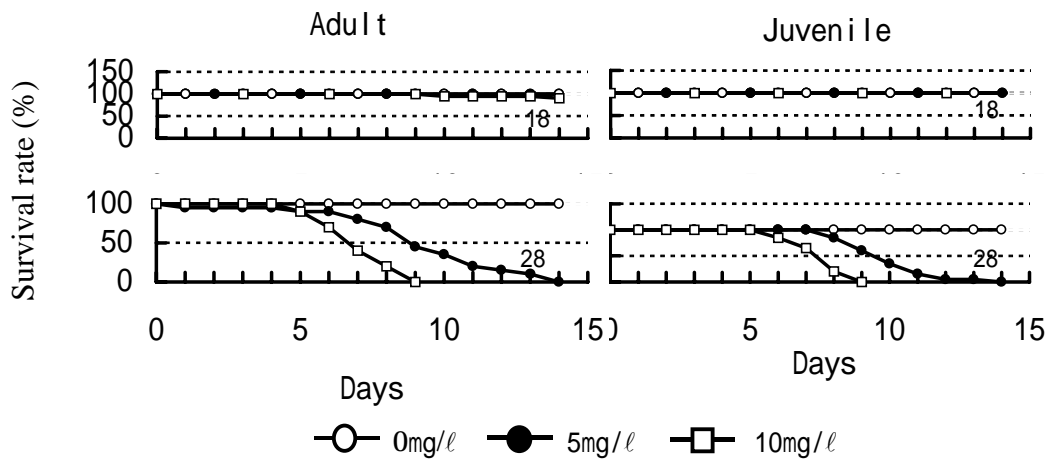


Fig. 3-4-1. Survival rates of adult and juvenile *C. japonica* exposed to different concentrations of hydrogen sulfide at 18 and 28 °C. n=20.

Table 3-4-2. Tolerance of adult and juvenile *C. japonica* to hydrogen sulfide.

### Experiment 1

Temperature (°C)	Mean H <sub>2</sub> S (mg/ℓ)	Lethal time(days)			
		LT50		LT100	
		juvenile	adult	juvenile	adult
18	0	> 14	> 14	> 14	> 14
	5	> 14	> 14	> 14	> 14
	10	> 14	> 14	> 14	> 14
28	0	> 14	> 14	> 14	> 14
	5	10	9	10	14
	10	8	7	9	9

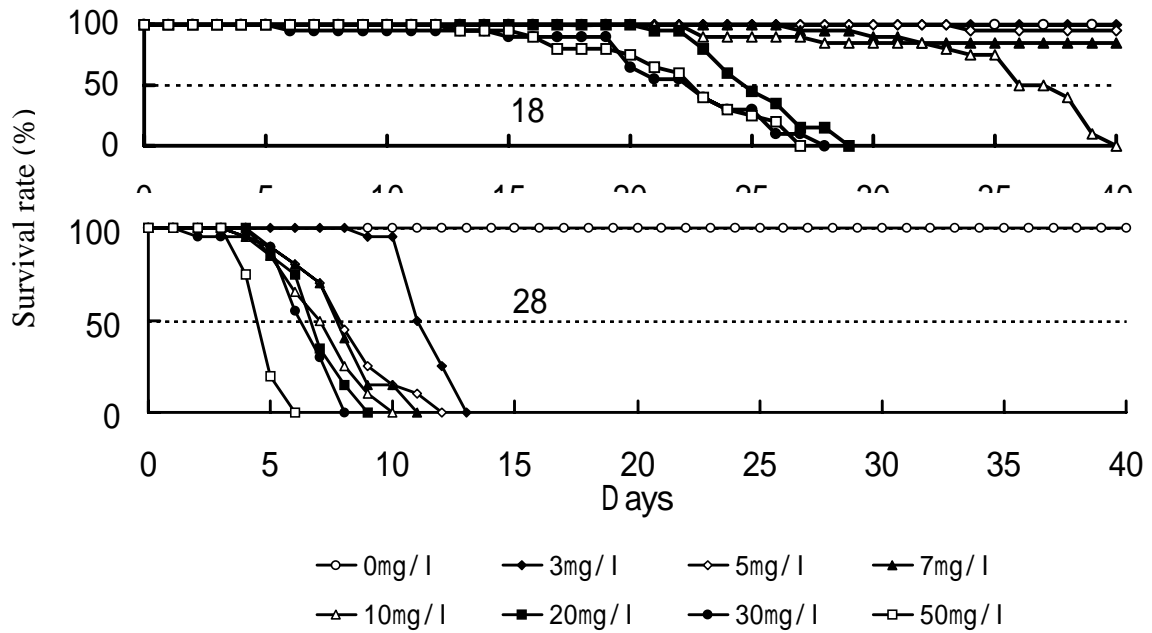


Fig. 3-4-2. Survival rate of *C. japonica* exposed to different concentrations of hydrogen sulfide at 18 and 28 . n=20.

Table 3-4-3. Tolerance of *C. japonica* to hydrogen sulfide in Experiments 2 and 3.

Temperature ( )	Mean H <sub>2</sub> S (mg/ℓ)	Lethal time(days)	
		LT <sub>50</sub>	LT <sub>100</sub>
18	0	> 40	> 40
	3	> 40	> 40
	5	> 40	> 40
	7	> 40	> 40
	10	37	40
	20	25	29
	30	23	28
	50	23	27
28	0	> 40	> 40
	0.5*	> 30*	> 30*
	1.0*	21*	27*
	3	11	13
	5	8	12
	7	8	11
	20	7	9

\* Data are indicated from only Experiment

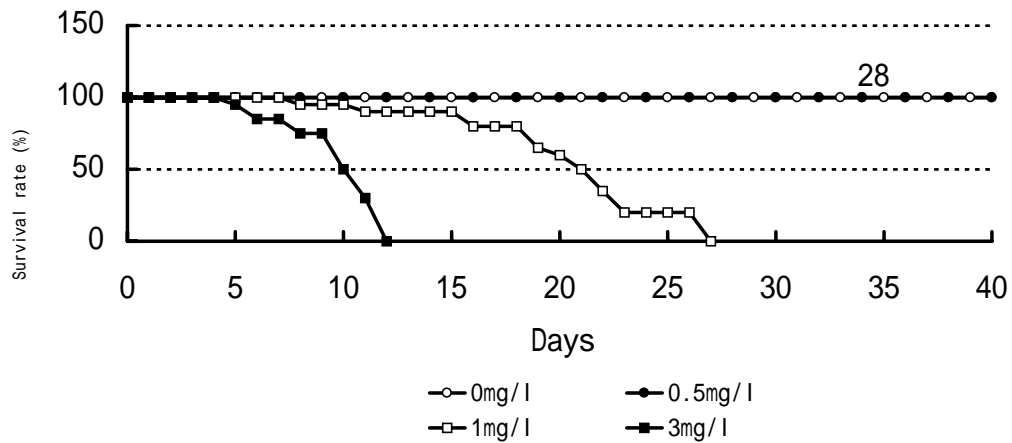
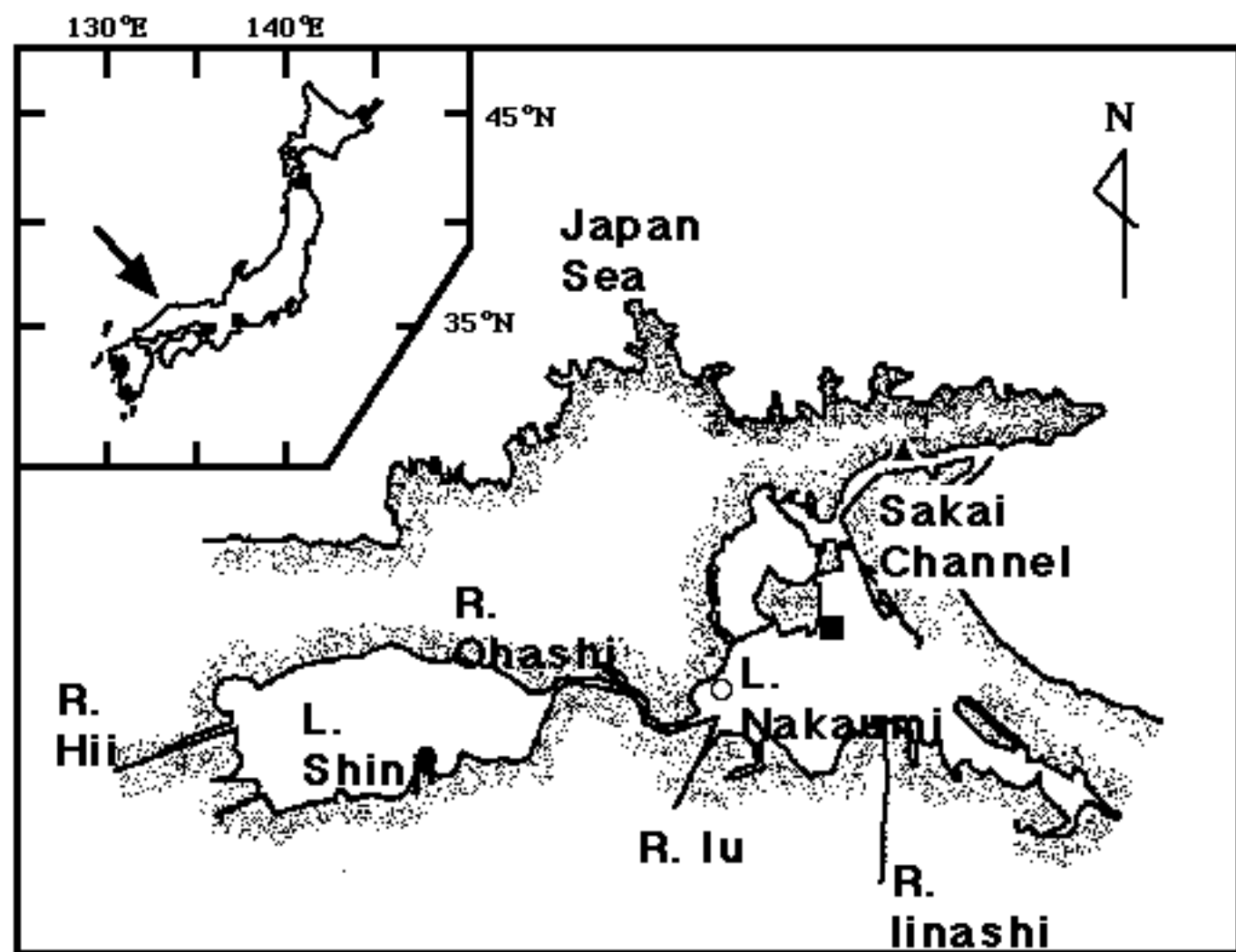


Fig. 3-4-3. Survival rate of *C. japonica* exposed to low hydrogen sulfide concentration at 28 °C. n=20.

Table 3-4-4. Median tolerance time for aquatic invertebrates to hydrogen sulfide.

Test animal	LT <sub>50</sub> (day)	H <sub>2</sub> S (mg/ℓ)	Temp.( °C)	DO (mg/ℓ)	Author
<i>Mulinia lateralis</i>	6	6.9	20.0	< 0.5	SHUMWAY et al.(1983)
<i>Cirriformia</i> sp.	5	6.3	12.0	< 0.5	BESTWICK et al. (1989)
<i>Nereis diversicolor</i>	24	6.2	-	1.0	VISMANN (1990)
<i>Neanthes virens</i>	8	5.7	-	1.0	VISMANN (1990)
<i>Halicryptus spinulosus</i>	> 10	6.3	9.5	0.5	OESCHGER & VETTER(1992)
<i>Theora fragilis</i>	1.7	5.0	15.1	1.0	玉井(1994)
<i>Macrobrachium nipponense</i>	< 4	1.6	19.9	6.4	姜ら(1995)
<i>Corbicula japonica</i>	> 50	7.0	18.0	0.5	Present study
<i>Corbicula japonica</i>	37	10.0	18.0	0.5	Present study



**Fig. 3-5-1.** Location of sampling sites in Lake Shinji, Lake Nakaumi and Sakai Channel.

- : *C. japonica* ; ▲ : *Ruditapes philippinarum* ; ■ : *Anadara subcrenata* ;
- : *Musculista senhousia* .

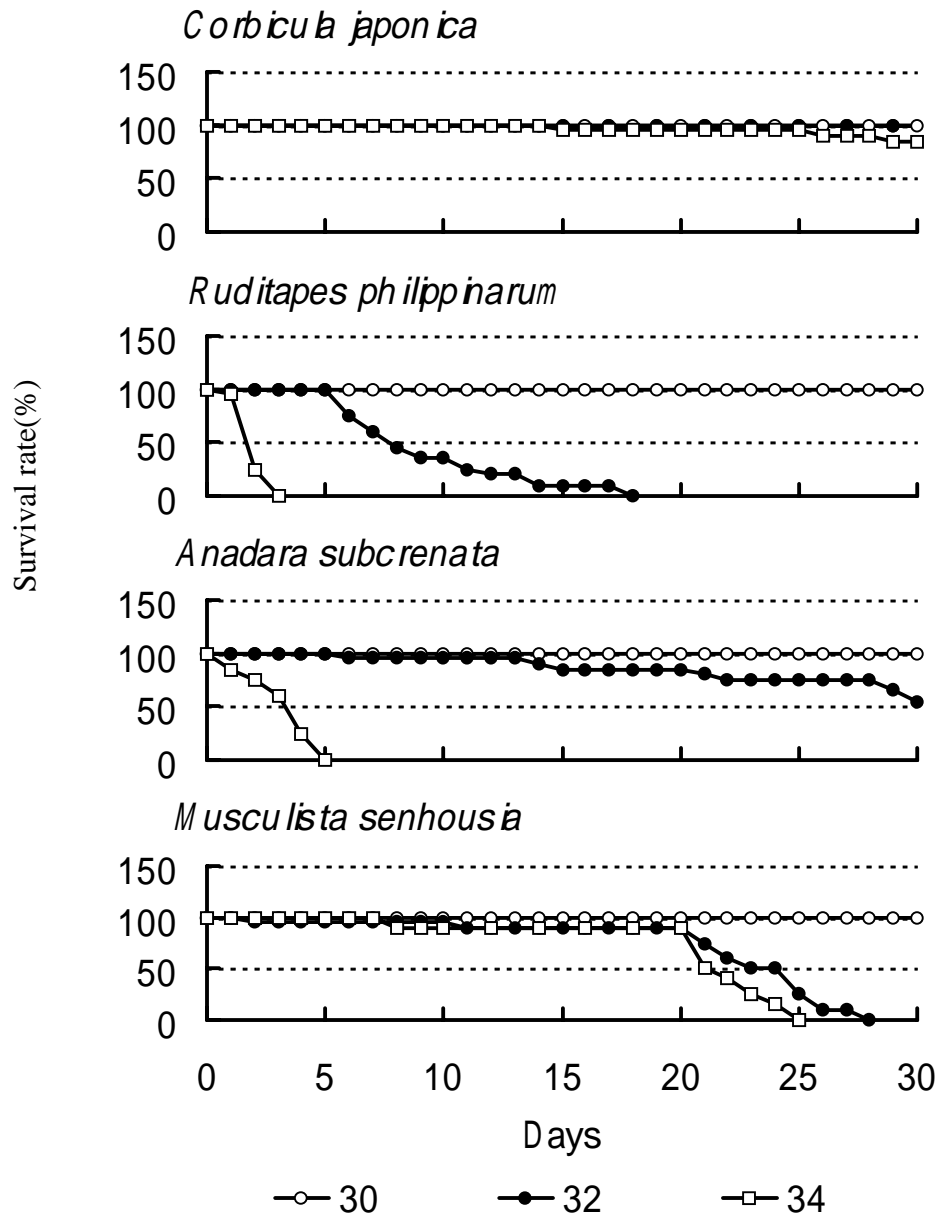


Fig. 3-5-2. Effects of high temperature on the survival rate of four brackish water bivalves. n=20.

Table 3-5-1. Tolerance of four brackish water bivalves to high water temperatures(WT).

Species name	WT ( )	Lethal time(days)	
		LT <sub>50</sub>	LT <sub>100</sub>
<i>Corbicula japonica</i>	30	> 30	> 30
	32	> 30	> 30
	34	> 30	> 30
<i>Ruditapes philippinarum</i>	30	> 30	> 30
	32	8	18
	34	2	3
<i>Anadara subcrenata</i>	30	> 30	> 30
	32	> 30	> 30
	34	4	5
<i>Musculista senhousia</i>	30	> 30	> 30
	32	23	28
	34	21	25



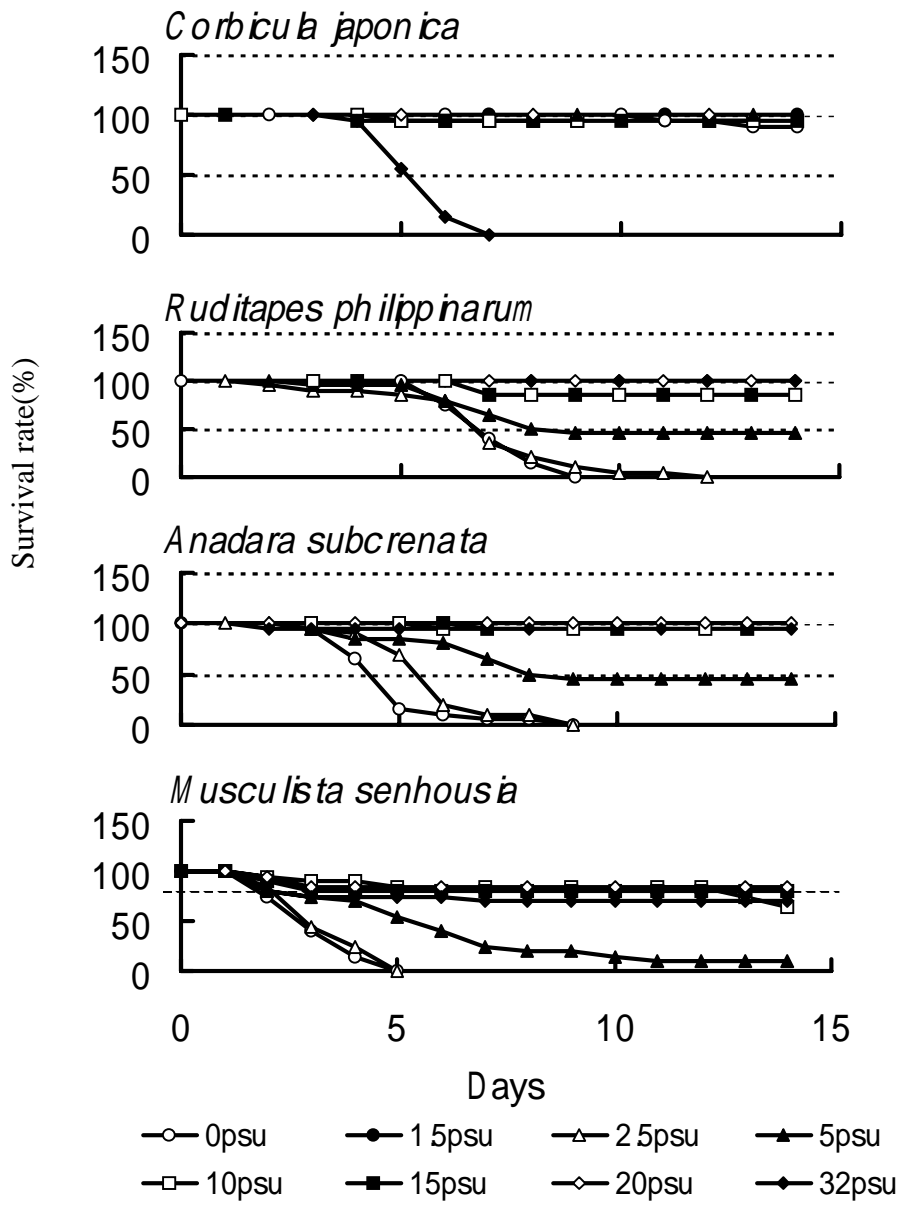


Fig. 3-5-3. Effects of salinity on survival rate of four brackish water bivalves. n=20.

Table 3-5-2. Tolerance of four brackish water bivalves to salinities.

Species name	Salinity (psu)	Lethal time(days)	
		LT <sub>50</sub>	LT <sub>100</sub>
<i>Corbicula japonica</i>	0	> 14	> 14
	1.5	> 14	> 14
	2.5	-	-
	5.0	> 14	> 14
	10	> 14	> 14
	15	> 14	> 14
	20	> 14	> 14
	32	6	7
<i>Ruditapes philippinarum</i>	0	7	9
	1.5	-	-
	2.5	7	12
	5.0	9	> 14
	10	> 14	> 14
	15	> 14	> 14
	20	> 14	> 14
	32	> 14	> 14
<i>Anadara subcrenata</i>	0	5	9
	1.5	-	-
	2.5	6	9
	5.0	8	> 14
	10	> 14	> 14
	15	> 14	> 14
	20	> 14	> 14
	32	> 14	> 14
<i>Musculista senhousia</i>	0	3	5
	1.5	-	-
	2.5	3	5
	5.0	6	> 14
	10	> 14	> 14
	15	> 14	> 14
	20	> 14	> 14
	32	> 14	> 14

Table 3-5-3. Tolerance of four brackish water bivalves to anoxia.

Species name	Dissolved oxygen	Lethal time(days)	
		LT <sub>50</sub>	LT <sub>100</sub>
<i>Corbicula japonica</i>	Control	> 14	> 14
	Anoxia	13	14
<i>Ruditapes philippinarum</i>	Control	> 14	> 14
	Anoxia	2	4
<i>Anadara subcrenata</i>	Control	> 14	> 14
	Anoxia	10	11
<i>Musculista senhousia</i>	Control	> 14	> 14
	Anoxia	2	3

Table 3-5-3. Tolerance of four brackish water bivalves to anoxia.

Species name	Dissolved oxygen	Lethal time(days)	
		LT <sub>50</sub>	LT <sub>100</sub>
<i>Corbicula japonica</i>	Control	> 14	> 14
	Anoxia	13	14
<i>Ruditapes philippinarum</i>	Control	> 14	> 14
	Anoxia	2	4
<i>Anadara subcrenata</i>	Control	> 14	> 14
	Anoxia	10	11
<i>Musculista senhousia</i>	Control	> 14	> 14
	Anoxia	2	3

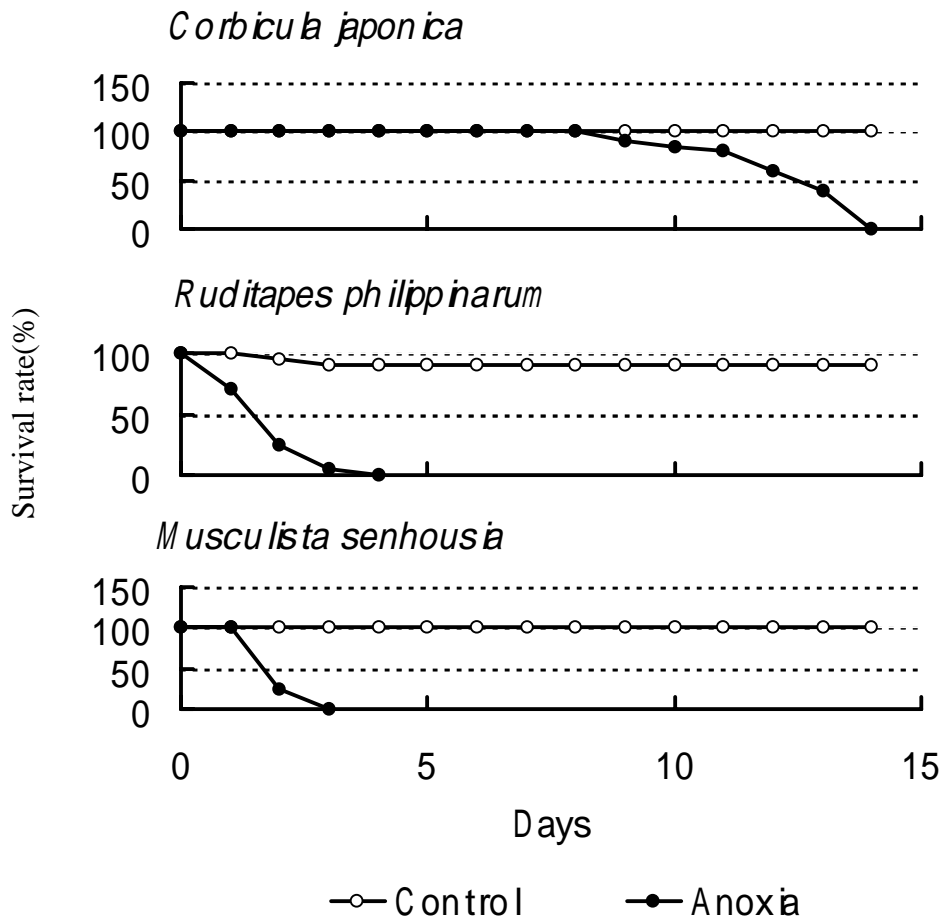


Fig. 3-5-4. Effects of anoxia on survival rate of four brackish water bivalves. Dissolved oxygen concentration of anoxia was maintained under 0.05mg/l. n=20.

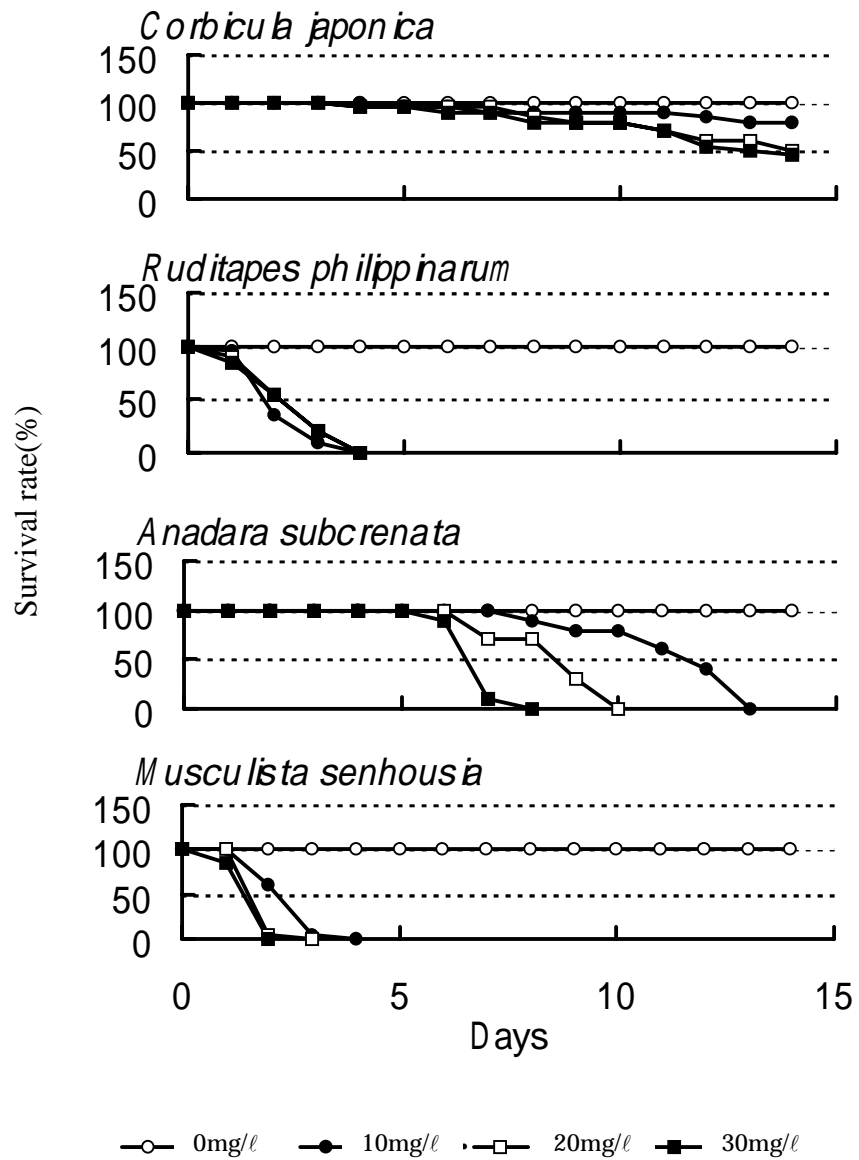


Fig. 3-5-5. Survival rate of four brackish water bivalves exposed to different concentrations of hydrogen sulfide. n=20.

Table 3-5-4. Tolerance of four brackish water bivalves to hydrogen sulfide concentrations.

Species name	Mean H <sub>2</sub> S (mg/ℓ)	Lethal time(days)	
		LT <sub>50</sub>	LT <sub>100</sub>
<i>Corbicula japonica</i>	0	> 14	> 14
	10	> 14	> 14
	20	14	> 14
	30	13	> 14
<i>Ruditapes philippinarum</i>	0	> 14	> 14
	10	2	4
	20	3	4
	30	2	4
<i>Anadara subcrenata</i>	0	> 14	> 14
	10	12	13
	20	9	10
	30	7	8
<i>Musculista senhousia</i>	0	> 14	> 14
	10	3	4
	20	2	3
	30	2	2

## 第4章 塩分変動に対する適応

水産無脊椎動物は水圏環境下において、温度、酸素、塩分などの種々の環境要因の変化に適応して生命を維持している。これら環境要因の変化に対して内部環境の恒常性を維持するため、生物はさまざまな代謝調節機構を発展させた。このような環境適応に関する生理生態学的研究は欧米を中心に行われ、多くの成果が挙げられている (Robertson, 1964; Lockwood, 1976; Gilles, 1979; Somero & Bowlus, 1983)。環境水の塩分変動に対する適応もその一つであるが、これらの研究で興味を惹くのは、遊離アミノ酸などの低分子有機化合物が細胞内の浸透圧調節に重要な役割を担うということである。

水産動物、とりわけ海産無脊椎動物は高濃度に遊離アミノ酸を含有しており、これら遊離アミノ酸が環境水の塩分変動に対し、細胞内浸透圧調節因子、いわゆるオズモライト (osmolytes) として働くことが判明している (鴻巣・品川, 1988)。しかし、これらの研究は多くの場合、海産動物に限られ、汽水域に生息する無脊椎動物に関しては、十分な研究が行われていない。また、宍道湖をはじめ、汽水域は淡水域や海洋に比べ、塩分濃度がしばしば急激に変化するきびしい環境である。このような環境に生息するヤマトシジミは、第3章第1節において体液浸透圧が環境水の浸透圧とほぼ等浸透で、しかも広い範囲の塩分変動に耐性を示す広塩性の浸透順応型であることが判明した。浸透順応型の動物ではなによりも細胞内の浸透圧調節が重要である。

そこで本章では、細胞内浸透圧調節因子とされる有機物中、特に重要な物質である遊離アミノ酸を中心に、環境水の塩分変化に対応して、これら物質が生体内でどのように働き、浸透圧を維持しているかについて検討した。まず、第1節では塩分濃度以外の環境要因を一定にした実験室内の水槽において飼育実験を行い、塩分変化に対する遊離アミノ酸の動態を明らかにした。第2節では第1節の実験結果を実証するため、実際のフィードである宍道湖において、ヤマトシジミの生体成分と湖水の塩分変動を周年調べることにより、ヤマトシジミの生体成分とフィールド (宍道湖) の塩分変動との相関を明らかにすることを目的とした。

### 第1節 水槽実験での体内成分の変化

本節では、実験室において水槽飼育水の塩分濃度変化に伴うヤマトシジミの遊離アミノ酸含量の変動を調べ、浸透圧調節におけるそれら成分の役割を明らかにしようとするものである。

## 1-1. 異なる塩分濃度で24時間馴致したときの生体成分の変動

宍道湖は年間平均塩分約 5psu であり, Redeke (1933) の汽水の分類において, 貧鹹性汽水と - 中鹹性汽水の中間に分類される日本を代表する汽水湖である。そこに生息しているヤマトシジミがどのように細胞内の浸透圧を調節して生命を維持しているのかを明らかにするために, まず 0psu の淡水, 5psu (宍道湖平均湖水塩分) および 10psu の汽水中に 24 時間飼育したとき, 遊離アミノ酸がどのように変動するのかを調べ, 加えてアミノ酸変動の雌雄特性についても検討した。

### 材料および方法

**試料および馴致方法** 1992 年 7 月に採集したヤマトシジミの成貝  $25.79 \pm 2.09$  mm を用いた。塩分 0 (淡水飼育), 5 および 10psu (汽水飼育) の 3 試験区の水槽 (10 ℓ) にそれぞれ 30 個体ずつを直接収容し, 24 時間馴致した。なお, 本節の飼育実験において水温は  $20 \pm 1$  , エアーポンプによる空気曝気は行わなかった。

馴致後, 水管の刺激に対し反応のよい貝を約 20 個体選別し, 直ちに開殻, 軟体部を取り出した。次いで, 軟体部表面の水分を除くためキムワイブ上に移し, 生殖腺の色により雌雄に分別した。軟体部は雌雄別々に細切して均一に混合し, 各種分析用試料とした。

**分析方法** 本章では各節ごとに水分, エキス窒素, 遊離アミノ酸の測定結果を取りまとめて述べるが, エキス調製法, 水分, エキス窒素, 遊離アミノ酸, ベタイン類の分析方法はすべてに共通なので, 本節 1-1 で一括して述べ, 本節 1-2 以降では省略する。

**1. エキスの調製** 分析用試料約 5g を精秤し, エタノール濃度がほぼ 80% (V/V) になるように特級エタノール 16ml を加え, さらに 80%エタノールを 30ml 添加し, トリオブレンダー (トリオサイエンス株式会社製, 型式 TR-BL) で約 2 分間ホモジナイズした。次いでホモジネートを遠心分離 (3000rpm, 10 分間) し, 沈殿をさらに 80%エタノール 50ml で同様に抽出し, 合計 2 回の抽出液を 500ml 容ナス型フラスコに合一後, 減圧下でエタノールを留去した。得られた濃縮液を同量のエチルエーテルで 2~3 回脱脂し, 水槽を減圧濃縮後蒸留水で 50ml に定容し, 80%エタノールエキスとした。得られた 80%エタノールエキスをエキス窒素, 遊離アミノ酸およびベタイン類の分析に供した。

**2. 水分** 分析用試料の水分は, 常圧加熱乾燥法により測定した。

**3. エキス窒素** セミマイクロケルダール法により測定した。

**4. 遊離アミノ酸** ATTO MLC-703 型アミノ酸自動分析計を用い, 生体液の分析条件 (Table 4-1-1 および 4-1-2) に従って行った。

**5. ベタイン類** ベタイン類 (グリシンベタイン, -アラニンベタイン, -ブチロベタイン, ホマリ



ンおよびトリゴネリン)の分析は、前処理として、80%エタノールエキスを Dowex 1x8(OH-) + Amberlite IRC-50(H+)の混合カラム(1×7cm)を用いて蒸留水で溶出し、溶出液を高速液体クロマトグラフィーにインジェクトした。分析条件はTable 4-1-3にまとめた。

**6. 体液塩分濃度** 解剖用のメスを用いて開殻し、殻腔内部からの滴下液を体液とした。体液の塩分は海水濃度計(アタゴ社製, サリニティ/Mill)で測定した。

**分析結果の表示** 遊離アミノ酸およびペタイン類の分析結果は、各試料の浸透圧への寄与率が容易に推定できるように水分 1kg 当たりのミリモル (mmol/kg water)で示し、本文中では単に mmol と省略した。また、従来の研究 (Gilles, 1979; 鴻巣・品川 1988) などから、遊離アミノ酸のうちでは、グルタミン酸、プロリン、グリシン、アラニンおよび  $\beta$ -アラニンの 5 成分(以後、この 5 成分を MAA と呼ぶ)が主要な細胞内浸透圧調節因子といわれているので、それらの合計量 (MAA-Total) と、その他の遊離アミノ酸(以後 OAA と呼ぶ)の合計量(OAA-Total)、および遊離アミノ酸総量 (FAA-Total あるいは T-FAA)を表示した。

エキス窒素は軟体部 100g 中の窒素量 (mg)で表した。

## 結果

水分、エキス窒素および遊離アミノ酸の分析結果を Table 4-1-4 にまとめた。なお、主要な遊離アミノ酸、およびその他のアミノ酸合計量を別に Fig. 4-1-1 に示した。

水分含量 (Table 4-1-4) は、雌雄いずれも淡水飼育時に高く、オスで 84.1%、メスで 84.0%の値であった。5 および 10psu の汽水飼育では、塩分濃度の上昇に伴い水分含量は減少した。ことに、メスでは 0~10psu の塩分変動で 7.3%の水分の減少が観察された。

エキス窒素量 (Table 4-1-4) は雌雄とも淡水に馴致した試料が最も低く、塩分濃度の上昇に伴い、エキス窒素量は顕著に上昇した。変動量は極めて大きく、淡水飼育時(オス:63.4mg,メス:41.4mg)に対し、10psu の汽水飼育時ではオスで約 2.1 倍 (134.1mg)、メスで約 3.1 倍 (130.0mg) の増加を観察し、生体内の窒素成分が環境水の塩分濃度に影響されることが示唆された。また、エキス窒素量に占める遊離アミノ酸中の窒素(以後本文中ではアミノ態窒素と略す)の割合は低塩分域で飼育されたヤマトシジミほど低く、その傾向はオスで顕著であった。なお、アミノ態窒素の割合は淡水、5psu および 10psu の汽水飼育において、それぞれオスで 34.1% (21.62mg)、65.0% (57.20mg)、69.3% (92.93mg)、メスで 53.3% (22.08mg)、65.0% (53.56mg)、54.3% (71.30mg) であった。

遊離アミノ酸総量 (Table 4-1-4, Fig. 4-1-1) は雌雄とも飼育水の塩分濃度の上昇に伴い顕著に増加した。すなわち、オスでは 10psu に馴致させたとき 79.71mmol を示し、淡水飼育時の総量 (15.26mmol) に比べ約 5.2 倍に増加した。メスにおいても 10psu の総量 (64.58mmol) は淡水時のそれ (15.59mmol) の約 4.1 倍に達した。

MAA (Table 4-1-4, Fig.4-1-1) では、0~10psu 間において、変動量の大きい成分は雌雄ともアラニン、プロリン、グリシン、グルタミン酸および  $\beta$ -アラニンであり、これら 5 成分で 0~10psu 間の遊離アミノ酸量の変動幅（以後、塩分変動による遊離アミノ酸の変動幅を総変動量と呼ぶこととする）（オス：64.4mmol，メス：49.0mmol）のそれぞれ 83.2%（53.6mmol）と 88.0%（43.1mmol）に達した。特にアラニンの変動は顕著で、総変動量の 41.1（オス：26.5mmol）と 46.8%（メス：23.0mmol）を占めた。次いでプロリンの変動量が大きく、14.9（オス：9.6mmol）と 19.3%（メス：9.5mmol）であった。グリシンは雌雄で変動量が異なり、オスで 8.47mmol（13.1%）とプロリンに次ぐ大きな変動を認めた。一方、メスでは 2.48mmol（5.1%）とオスの約 1/3 の変動にとどまった。グルタミン酸および  $\beta$ -アラニンは雌雄ほぼ同じ変化量であった。

OAA (Table 4-1-4) ではタウリン、バリンおよびオルニチンでやや大きく変動したが、ひとつの成分で総変動量の 3% を越える成分はなかった。

ベタイン類はトリゴネリンのみ検出された。0, 5 および 10psu 飼育時の値はオスでそれぞれ 0.54, 0.52, 0.91mmol，メスで 0.47, 0.56, 1.24mmol であった。塩分濃度が高いほどトリゴネリンも高含量を示すが、遊離アミノ酸の総変動量に比べ極めて少なかった。これ以後、ベタイン類の分析は行わないこととした。

## 考察

汽水産二枚貝の遊離アミノ酸に関する研究は極めて少なく、ヤマトシジミの軟体部中の遊離アミノ酸については、二、三の報告をみるにすぎない。その中で高橋ら（1965）は市販の試料を自動アミノ酸分析計を用いて定量している。それによると遊離アミノ酸総量は 185mg/100g（約 20mmol）と非常に少なく、最も多く検出されたアラニンでも 84mg（9.3mmol）と少なく、次いでグルタミン酸とプロリンが多少検出されたと述べている。本研究の結果と比べると淡水飼育時の遊離アミノ酸総量（約 15mmol）に近く、高橋らの試料は水道水に浸けられた状態で市販されていたものと推測した。また、アラニン、グルタミン酸およびプロリンが多い点では一致しているが、10psu 汽水飼育の遊離アミノ酸ではグリシンも多く検出され、生息環境水の塩分濃度の差により浸透圧調節に関与する成分が異なる可能性が示唆された。一方、Matsushima *et al.*（1984）は約 10psu の汽水中で飼育したヤマトシジミを用い、鰓、外套膜、足筋中の D, L-アラニンを分析し、それら組織中に 25mmol 前後検出され、しかも D, L 比ではやや L 体のアラニンが多いと報告している。さらに浸透圧調節との関連で、淡水で飼育したヤマトシジミを 10psu の汽水に移した時の D, L-アラニンを分析し、両成分ともに増加し、L-アラニン以外に D-アラニンも浸透圧調節に大きな役割を果たすと述べている。しかし、アラニン以外のアミノ酸は分析されてなく、他成分の浸透圧調節に関しては報告されてない。本研究では D-アラニンの詳細な分析は行わなかったが、Aswad（1984）の分析方法に従い一部の試料で予備的に測定したところ、D, L-アラニンの面積比がクロマトグラム上ほぼ 1:1 であ

り、ほぼ等量の D, L-アラニンが存在するものと思われた。

ヤマトシジミ以外では、海産の広塩性斧足類の細胞内浸透圧調節に関する研究が多く行われている。その中で Pierce&Greenberg(1972)や Gilles(1972)はイガイ科の *Mitilus edulis* と *Modiolus demissus* について、通常の海水から低張海水に移行した時の閉殻筋中の、主として遊離アミノ酸の変動を調べ、タウリン、グリシン、アラニンが減少し、*M. edulis* では遊離アミノ酸以外にグリシンベタインの減少も大きかったと報告している。また、Baginski&Pierce(1978)や Deaton *et al.*(1985)は *M. edulis* の高張海水における閉殻筋の遊離アミノ酸の変動を調べ、イガイ科の貝はアラニンとグリシンの増加により浸透圧を維持していると述べている。また、鴻巣・品川(1988)は狭塩性二枚貝であるタイラギのオズモライトを調べ、タウリン、グリシン、アラニン、 $\gamma$ -アラニンを浸透圧調節に寄与する成分としている。本研究の結果と比較すると、アラニン、グリシン、 $\gamma$ -アラニンが環境水の塩分濃度に応じて変動する成分である点については一致するが、海産の二枚貝で多く検出されるタウリンやグリシンベタインなどは汽水産のヤマトシジミでは検出されないか、あるいは痕跡的に認められる程度で、上記 2 成分はヤマトシジミの浸透圧調節には関与しないと推定した。このように塩分濃度の異なる生息環境と遊離アミノ酸やベタイン類との関連を調べ、成分の生息環境特性を研究した例としては、タウリン(Allen&Garrett,1971;Stephen *et al.*,1983)、グリシンベタイン(Schoffeniels&Gilles,1972;Somero&Bowlus,1983)およびホマリン(Gasteiger *et al.*,1955;Beer,1967)についての報告があり、これら成分は淡水産種ではほとんど検出されず、海産無脊椎動物の浸透圧調節に関与する可能性が指摘されている。本研究において、ホマリンは検出されず、前述のグリシンベタインおよびタウリンも同様検出されなかった。この事実は海産種が利用するオズモライトをヤマトシジミは利用しない、すなわち、体内成分的にもヤマトシジミは汽水産種の二枚貝であると思われた。なお、ベタインではトリゴネリンのみが検出されたが、含量および変動量とも小さく、ヤマトシジミではベタイン類の浸透圧調節への寄与はないものと判断した。

本研究とこれらの報告を合わせて考えると、0~10psu までの塩分変動に対して、ヤマトシジミは雌雄とも D, L-アラニンが主に細胞内浸透圧調節に関与し、次いでプロリン、グリシン、グルタミン酸、 $\gamma$ -アラニンが寄与するものと思われた。またグリシンにおいて、オスで浸透圧への寄与率が高く、メスで低い傾向を示したが、グリシンの浸透圧に対する雌雄差については、今後さらに検討する必要がある。

## 1-2 . 淡水に馴致したときの生体成分の経時変化 ( 低浸透圧調節における遊離アミノ酸の応答 )

本章 1-1 の淡水飼育において、汽水飼育 ( 5 , 10psu ) に比べ、24 時間以内に遊離アミノ酸が激減

することが判明した。しかし、淡水飼育開始から 24 時間以内のどの時点で生体成分が減少したのかは依然不明である。そこで本研究では淡水飼育直後からヤマトシジミの体液塩分濃度および生体成分を経時的に分析し、飼育水の塩分減少（飼育水の浸透圧減少）が体液塩分濃度および生体成分量の動態にどのように影響するのかを解明するため、以下のような実験を試みた。

## 材料および方法

**試料および馴致方法** 1992年8月に採集したヤマトシジミの成貝 $23.4 \pm 0.94\text{mm}$ を用いた。塩分3psuの汽水水槽（10ℓ）を5セット用意した。試料は直ちに各水槽中にそれぞれ約30個体ずつを収容し、約12時間順応させた。その後、5つの淡水水槽（10ℓ）に約30個体ずつを移し、0, 0.5, 1, 2, 3, 6, 24時間経過後、試料（各20個体ずつ）を水槽から取り出し、本章1-1と同様に処理した。

## 結果

体液塩分濃度、水分、エキス窒素および遊離アミノ酸の分析結果を Table 4-1-5（オス）および Table 4-1-6（メス）にまとめた。なお、体液の塩分濃度と水分含量の経時変化、ならびに主要な遊離アミノ酸、アミノ酸総量の変動をそれぞれ Fig. 4-1-2 と Fig. 4-1-3 に示した。

体液塩分濃度（Tables 4-1-5, 4-1-6 および Fig. 4-1-2）は馴致後6時間目まで著しく減少し、6時間目以降ほぼ一定の値で推移した。水分含量の変動（Fig. 4-1-2）は雌雄いずれにおいても淡水に馴致直後から2時間目まで急激な上昇がみられ、2時間目以降やや緩やかな増加傾向を示し、馴致後6時間で最高値を観察した。すなわち、オスで84.4から86.1%と1.7%、メスで84.7から86.7%と2%上昇した。その後、徐々に減少傾向を示し、24時間目ではオスで1%、メスで0.6%水分の低下を観察した。

エキス窒素量（Tables 4-1-5 および 4-1-6）は雌雄とも経時的に減少した。オスでは馴致直後110.5mg存在した窒素は馴致後6時間で、94mgと14.9%減少し、馴致後24時間では74.6mgと32.5%減少した。メスにおいても淡水飼育直後101.3mgの窒素は馴致6時間で92.1mgと9.1%減少し、飼育後24時間では、60.3mgと40.5%の大幅な減少を認めた。また、エキス窒素量に占めるアミノ態窒素（以後、本論文では遊離アミノ酸中の窒素をアミノ態窒素とよぶこととする）の割合も徐々に減少し、オスでは馴致開始前で42.5%（46.96mg）を占めたアミノ態窒素が24時間の淡水馴致で24.8%（18.48mg）まで激減した。メスにおいても馴致直後45.2%（45.74mg）が24時間経過後に25.3%（15.29mg）まで減少し注目された。

遊離アミノ酸総量（Tables 4-1-5, 4-1-6 および Fig. 4-1-3）は雌雄とも馴致時間の経過に伴い減少した。オスの減少率は馴致直後（34.45mmol）から2時間で23.6%（26.32mmol）、6時間で36.2%（21.97mmol）、24時間では64.8%（12.14mmol）減少した。メス（馴致直後33.84mmol）にお

いても、6時間で39.2% (20.56mmol)、24時間で69.7% (10.24mmol) 減少した。

MAA (Fig. 4-1-3) では、淡水馴致2時間までにアラニンやグリシンの急激な減少が認められ、その後24時間までは緩やかに減少した。24時間経過後において減少量の最も大きい成分は雌雄ともアラニンで、1成分で総変動量(オス:22.31mmol,メス:23.6mmol)のそれぞれ42.7%(9.52mmol)、55.2%(13.02mmol)に達し、特にメスの変動率が大きいのが目立った。次いで、グリシンの変動が大きく、総減少量に対する雌雄それぞれの減少率は26.3%(5.87mmol)と10.6%(2.49mmol)を占めた。また、グリシンの変動はアラニンと異なりオスの変動率の大きいのが注目された。次いでグルタミン酸の変動が大きく、しかも雌雄間にあまり相違はみられず、それぞれ7.9%(1.76mmol)と9.2%(2.17mmol)減少した。これら主要3成分で雌雄それぞれ総減少量の約80%(18.0mmol)と75%(18.81mmol)を占めた。プロリンおよびγ-アラニンは雌雄とも絶対量が少なく、減少量に対する貢献度は低かった。

## 考察

ヤマトシジミをはじめとする二枚貝は、環境水の塩分濃度の変化に対し、細胞内の遊離アミノ酸プールをコントロールして細胞内浸透圧を調節している。そして、これらの組成は生息環境の塩分濃度や種によって異なり、また分布は特定の少数の成分に偏っている場合が多いことが知られている(Robertson, 1964; Lockwood, 1976; Gilles, 1979; Somero&Bowlus, 1983; 鴻巣・品川, 1988)。これらを総合すると、浸透圧調節や細胞容積調節に關与する主な成分は組織中に高濃度に含まれる限られた数の成分であることが多い。

本研究においても前項で、組織中に高濃度に検出されたアラニン、プロリン、グルタミン酸、グリシンおよびγ-アラニンがオズモライトとして浸透圧調節に寄与していることを示し、加えて雌雄の違いにより成分間で浸透圧調節への寄与度が違うことも明らかにした。しかし、前項の実験は飼育水の塩分濃度を変えてから24時間後の時点の成分変化にすぎず、経時的な動態は捉えていない。そこで、まず本項では通常の生息環境より塩分濃度が低い環境、すなわち淡水飼育(低浸透圧環境)における体液塩分、水分含量、遊離アミノ酸などの変動について実験を行った。これによると、体液塩分濃度は馴致3時間目に顕著な減少を認め、6時間以降24時間までほぼ一定の値で推移した。また、水分含量は雌雄とも6時間まで増加したが、6時間以降24時間までに減少した。遊離アミノ酸の変化では、対照試料(飼育開始直前の試料)中に多く検出されたアラニン、グリシン、グルタミン酸が大きく減少し、飼育開始2時間で対照試料の20%以上の減少が認められ、6時間で約40%、24時間で70%弱と初期の減少速度が早く、浸透圧変化に即座に反応することがわかった。

汽水や淡水に生息する二枚貝の浸透圧調節や細胞容積調節に關する報告は、海産の二枚貝に比べ非常に少ない。しかもヤマトシジミと同科に屬する二枚貝について報告した例は極めて乏しい。Gainey (1978a, b) は、淡水から20psuに生息する *Polymesoda caroliniana* および淡水に生息する

*Corbicula manilensis* を用い、低浸透圧調節における体液浸透圧の変化、細胞容積調節、そして遊離アミノ酸の変化を経時的に調べている。これによると体液浸透圧が一定のレベルまで低下するのに要する時間（淡水順応時間）は、汽水産の *P. caroliniana*（約 20 時間）の方が淡水産の *C. manilensis*（約 9 時間）より長かった。これに対し、ヤマトシジミの体液の塩分濃度の変化は、6 時間でほぼ一定の値に達することから、淡水に生息している *C. manilensis* の体液浸透圧変化と類似した。これより、汽水に生息するヤマトシジミは淡水に即座に順応できると思われる。

また、低浸透圧に対応した volume 調節は、*P. caroliniana*、*C. manilensis* とともに淡水馴致後 6 時間でもとの volume に戻ることが確認されている。本研究においても水分含量の変化からヤマトシジミは 24 時間までにある程度の水分調節を行い、細胞容積をコントロールする可能性が示唆された。

さらに低浸透圧における浸透圧調節において、*P. caroliniana*、*C. manilensis* とともに、最も重要な成分はアラニン、次いでグルタミン酸であり、他の成分では、*P. caroliniana* でグリシン、セリン、タウリン、*C. manilensis* でグリシン、セリン、プロリンが浸透圧調節に寄与していたと述べられている（Gainey, 1978a, b）。本研究においても、遊離アミノ酸で最も重要な成分はアラニンで、次いでグルタミン酸とグリシンが浸透圧調節に関与する点では一致しているが、セリンやタウリンが浸透圧調節に寄与する点でヤマトシジミのオズモライト組成とは違いがみられた。また、ヤマトシジミでは、グリシンの浸透圧調節に対する寄与度はメスよりオスで高いことが本実験から示唆された。

本研究において注目されたのは、エキス窒素に占めるアミノ態窒素の割合が低浸透圧調節の進行とともに低下することである。また、アミノ態窒素以外の窒素量では淡水馴致後 2~3 時間で減少し、その後やや増加傾向を示した。アミノ態窒素以外の含窒素成分としてはペプチド、核酸関連物質などがある。そのうち、遊離アミノ酸と最も関連する物質としてペプチドが挙げられる。ヤマトシジミが低浸透圧に曝された時、細胞内の浸透圧を調節するためには、まず細胞内のアラニンなど遊離アミノ酸を細胞外に放出して浸透圧を維持し、次に、放出されたアミノ酸を再利用するため外界に放出せず浸透圧維持と無関係な高分子のペプチドに合成し、変動しやすい環境に備えていると考えられる。これに関しては今後さらに研究の必要があろう。なお、Bedford (1971) は細胞内浸透圧の調節に利用される遊離アミノ酸と水溶性のタンパク質の関係を調べ、アミノ酸レベルが低下すると水溶性タンパク質含量がやや増加すると述べている。

本研究では 3psu から淡水への馴致であり、プロリンや  $\gamma$ -アラニンなどの遊離アミノ酸は初期値が極めて低い状態であった。仮に、10psu からの淡水移行であれば上記 2 成分も相当量減少したものと考えられ、より高塩分からの低浸透圧調節を今後検討する必要がある。

### 1-3. 淡水から汽水（5 および 10<sub>psu</sub>）に馴致したときの生体成分の経時変化（高浸透圧調節における遊離アミノ酸の応答）

本章 1-1 において、ヤマトシジミの生体成分含量は生息する環境水の塩分濃度に大きく影響され、環境塩分濃度が高いほど遊離アミノ酸含量は増加することが判明した。また、1-2 において、3<sub>psu</sub> の汽水から淡水に移行したヤマトシジミの生体成分を分析したところ、淡水飼育後 6 時間で遊離アミノ酸などの生体成分が飼育直後の約 2/3 まで減少し、24 時間後では約 1/3 まで激減することが判明した。ここでは、淡水飼育により減少したヤマトシジミの体液塩分および生体成分の動態を精査するため、淡水飼育後汽水環境（5 および 10<sub>psu</sub>）に戻し、経時的に生体成分の分析を行った。

#### 材料と方法

**試料および馴致方法** 1993 年 1 月に採集したヤマトシジミ成貝  $22.81 \pm 0.78\text{mm}$  を用いた。試料は直ちに淡水水槽（40 ℓ）中に收容し、約 12 時間順応させた。その後、5 および 10<sub>psu</sub> の異なる塩分濃度の汽水水槽（40 ℓ）に移し、0、2、4、6、10、24 時間経過後、試料（各 20 個体）を水槽から取り出し、本章 1-1 と同様に処理した。なお、本実験における飼育水温は  $15 \pm 1$  であった。

#### 結果

5 および 10<sub>psu</sub> 汽水飼育におけるヤマトシジミの水分、エキス窒素、遊離アミノ酸および体液塩分濃度の分析結果をそれぞれ Table 4-1-7 および Table 4-1-8 にまとめた。また、5 および 10<sub>psu</sub> 飼育時の成分変動を比較するため、体液塩分濃度と水分含量は Fig. 4-1-4 に、エキス窒素、主要アミノ酸総量およびその他のアミノ酸総量の変動については Fig. 4-1-5 に、主要な遊離アミノ酸の変動については Fig. 4-1-6 に示した。

淡水から 5<sub>psu</sub> の汽水に馴致させた時の各成分変動 (Table 4-1-7) をみると、体液の塩分濃度 (Fig. 4-1-4) は馴致後 2 時間で 5 から 7<sub>psu</sub> まで上昇し、その後ほぼ一定の値で 24 時間まで推移した。水分の変動 (Fig. 4-1-4) では馴致後 2 時間で明確な減少がみられ、4 時間目以降は 80% 前後とほぼ一定の値であった。

エキス窒素量 (Fig. 4-1-5) は経時的に増加し、馴致直後 52.09mg 検出された窒素量は馴致後 4 時間で 66.01mmol まで上昇し、24 時間経過では 95.73mg と馴致直後の値と比較し、1.8 倍の増加を認めた。また、エキス窒素量に占めるアミノ態窒素の割合は調べた試料すべて 50% 前後でほとんど変動しなかった。

遊離アミノ酸総量 (Table 4-1-7, Fig. 4-1-5)は馴致時間の経過に伴い緩やかに増加した。増加量は馴致直後 (19.39mmol) から4時間で1.31倍 (25.47mmol) , 10時間で1.6倍 (31.67mmol) , 24時間で2.1倍 (41.43mmol) であった。

MAA (Table 4-1-7, Fig. 4-1-6) では, アラニン, グルタミン酸, プロリン, グリシンの4成分が5psu 汽水中に移行後から24時間まで緩やかに増加した。増加量の最も大きい成分はアラニンで, 総変動量 (22.04mmol) の27.6% (6.09mmol) を示した。次いでグルタミン酸が13.9% (3.07mmol) 増加したが, プロリンやグリシンの増加量はさほど大きくなかった。また,  $\gamma$ -アラニンは24時間時点で増加は認められなかった。OAA ではグルタミンがグルタミン酸に次ぐ増加量を示し注目された。

淡水から10psu のやや塩分濃度が高い汽水中に馴致させた時の各成分変動 (Table 4-1-8) では, 体液の塩分濃度は馴致後2時間で5から10psu まで急激に上昇し, その後24時間まで緩やかな上昇を示した (Fig. 4-1-4)。水分の変動は83.04% (馴致直後の対照試料) の水分が10psu 汽水に移行後2時間で78.51%まで急激に低下し, 10時間目に約80%まで上昇したが再び低下し, 24時間ではほぼ78%であった (Fig. 4-1-4)。

エキス窒素量 (Fig. 4-1-5) は馴致直後52.09mg 認めた窒素量は馴致後6時間で95.82mg まで急激に上昇した。その後緩やかに増加し, 24時間経過では135.66mg と対照試料の窒素量に比べ, 2.6倍の増加を認めた。エキス窒素量に占めるアミノ態窒素の比率は馴致後6時間までは50%前後でほとんど変動しなかった。しかし, 10時間と24時間ではアミノ態窒素の割合がそれぞれ45.5%と38.8%まで減少した。

遊離アミノ酸総量 (Table 4-1-8, Fig. 4-1-5) は馴致後4時間まで急激に増加し, 以後24時間まで緩やかに上昇した。増加量は馴致直後 (19.39mmol) から4時間で2.1倍 (40.53mmol) , 24時間では2.7倍の52.69mmol まで増加した。

MAA (Table 4-1-8, Fig. 4-1-6) の変動では, アラニン, グルタミン酸およびプロリンの3成分は10psu 汽水に順応後4時間まで急激に増加した。4時間以降, アラニンとプロリンは24時間まで緩やかに増加した。しかし, グルタミン酸は10時間以降増加はほとんど認められなかった。グリシンは24時間まで徐々に増加した。しかし,  $\gamma$ -アラニンは24時間経過時点では対照試料の含量 (0.32mmol) より低かった。それら成分中, 24時間時点で最大増加量を示した成分はアラニンで, 総変動量 (33.3mmol) の46.6% (15.52mmol) を占めた。次いでグルタミン酸, グリシン, プロリンの順で増加量が多く, これら4成分で総変動量の約70%に達した。OAA では5psu 汽水馴致実験と同様グルタミンの増加が目立ったが, 上記4成分ほどの増加は認められなかった。

## 考察

前項1-2では低浸透圧調節における成分変動について調べた。そこで, 本項では淡水馴致させた



ヤマトシジミを 5 および 10psu の汽水環境（高浸透圧環境）に移し，経時的な体液塩分，水分，遊離アミノ酸などの変動について実験した。その結果，体液塩分濃度は馴致後 2 時間でかなりの上昇を認め，以後 24 時間まで徐々に上昇した。水分含量も 2 時間～4 時間までに急激に減少したが 6 時間以降ほぼ一定の値であった。遊離アミノ酸の変化では，5psu と 10psu 飼育で変化の様相が異なった。5psu では水分含量の変化と異なり成分の急激な変化は認められず，24 時間まで緩やかに上昇した。一方，10psu では水分含量や体液の塩分同様の急激な変動を示す成分と緩やかに変動する成分が認められた。すなわち，アラニン，グルタミン酸，プロリンが，まず環境水の浸透圧の変化に即座に应答して上昇し，高浸透圧環境が持続されると，アラニン，プロリンが徐々に増加する。グルタミン酸はある程度の含量以上には増加しなかった。これはグルタミン酸が他の物質，たとえばプロリンなどの前駆体として働く可能性（Campbell & Bishop, 1970）を示唆するものである。グリシンは浸透圧の急激な変化に対して，前 3 者と異なり 緩やかに増加し続けた。アラニンは，増加量は多くないものの 12 時間まで変動し，アラニンなどと同様の変動を示した。しかし，24 時間経過時には減少しており，浸透圧変化に対し即時的に应答する成分と思われる。

このように高浸透圧調節において，浸透圧の変動幅の違いにより浸透圧調節物質の挙動が異なる可能性が示唆された。

汽水や淡水に生息する二枚貝を用いた高浸透圧調節に関する研究には，Gainey（1978a, b）の報告がある。彼は 20psu までの汽水に棲息する *Polymesoda caroliniana* および淡水に棲息する *Corbicula manilensis* を用い，淡水飼育から高浸透圧環境移行における，細胞容積調節，体液浸透圧および遊離アミノ酸の変化を経時的に捉えている。これによると，体液浸透圧の変化速度は汽水産 *P. caroliniana* の方が淡水産の *C. manilensis* より高塩分に対応する時間が短く，前者は約 8 時間を要したのに対し，後者では約 12 時間でほぼ一定のレベルに達したと報じている。本研究においても，ヤマトシジミは体液の浸透圧を外界とほぼ等浸透にするのに要する時間はほぼ 4 時間で速やかに対応しており，淡水馴致（前項 1-2）時よりも対応が速く，ヤマトシジミの至適環境水が汽水域にあることを証明している。

また，Gainey（1978a）は，汽水産 *P. caroliniana* の高浸透圧における細胞容積調節は低浸透圧時よりも長時間を要し，約 36 時間かかるが，淡水産の *C. manilensis* では高浸透圧の環境では細胞容積調節はできなかつたと報告している。ヤマトシジミは水分含量の変化からある程度の水分調節を行い，細胞の容積を調節すると推定される。

さらに，高浸透圧における浸透圧調節において，*P. caroliniana*，*C. manilensis* とともにアラニンが最も重要な成分であり，他の成分では，*P. caroliniana* でグルタミン酸とグリシン，*C. manilensis* でグルタミン酸が浸透圧調節に寄与していたと述べている。本研究においても，遊離アミノ酸で最も重要な成分はアラニンで，他にグルタミン酸，グリシンが浸透圧調節に寄与する点では一致しているが，ヤマトシジミではプロリンも関与する点で違いがみられた。

本節 1-2 同様，注目されたことは，エキス窒素に占める遊離アミノ酸の窒素以外の含窒素成分の

割合が、高浸透圧調節の進行とともに顕著に増加することである。Bedford(1971)は巻貝(*Siphonaria zelandica*)を用いて高浸透圧調節時の遊離アミノ酸とタンパク質の関係を調べ、遊離アミノ酸の上昇とともにタンパク質含量の低下を認めている。本研究においては遊離アミノ酸以外のエキス窒素成分の増加はタンパク質からの分解によるペプチド成分の増加とも考えられ、今後検討する必要がある。

ヤマトシジミの高浸透圧に対する遊離アミノ酸の応答は、塩分濃度の変動幅により異なることがわかった。すなわち、変動が大きい時はアラニン、グルタミン酸およびプロリンが速やかに対応し、グリシンは遅れて増加することがわかった。また、浸透圧調節に最も寄与する成分はL-アラニンおよびD-アラニンで、次いでグルタミン酸、プロリンおよびグリシンが多少関与していると思われる。

なお、ヤマトシジミが棲息している通常の塩分域(10psu までの汽水環境)では、細胞内の浸透圧を環境水の浸透圧と等浸透にするために、約24時間あるいはそれ以上の時間を要すると考えられる。しかし、本研究は24時間までの実験であり、24時間以降の遊離アミノ酸などの変動については今後の研究課題である。

## 1-4. 高塩分域で長期間馴致したときの

### 生体成分変動

これまでの研究により、ヤマトシジミの生息環境水より低張な環境水、すなわち淡水に馴致させた場合、飼育2時間で生体成分の減少が観察され、24時間後には馴致前に比べ約70%もの遊離アミノ酸が減少した。また、淡水に順応させたヤマトシジミを汽水に再順応させた場合、生体成分の変動は淡水馴致に比べやや緩やかだが、飼育4時間で顕著な生体成分の上昇が認められ、馴致塩分濃度により異なるが、24時間後では馴致直後より相当量の遊離アミノ酸の上昇を認めた。これらより、ヤマトシジミが生息している通常の塩分域においては、細胞内の浸透圧を環境水の浸透圧と等浸透にするために約24時間を要すると推測された。しかし、10psuよりも高張な環境水における細胞内浸透圧調節については検討されていないのが現状である。そこで、15psu以上の高塩分域に7日間馴致させたときの生体成分の変動を調べた。

### 材料および方法

**試料および馴致方法** 本節1-3と同様の試料および水槽を用いた。試料を5psuの汽水水槽(40ℓ)中に収容し、約48時間順応させた。その後まず、塩分濃度15psuの水槽に移し7日間順応させ、次に塩分濃度20psuの水槽に移しまた7日間順応させた。同様の手順でより高い塩分濃度の25、30お

よび 35psu に順次移し、それぞれの濃度の水槽で 7 日間ずつ順応させた。各濃度で 7 日間の順応後、それぞれの水槽から試料を取り出し、本章 1-1 と同様に処理した。

## 結果

体液塩分濃度、水分、エキス窒素、遊離アミノ酸の分析結果を Table 4-1-9 にまとめた。なお、水分、エキス窒素量の変動については Fig. 4-1-7 に、主要な遊離アミノ酸およびその他のアミノ酸総量の変動については Fig. 4-1-8 に示した。

体液塩分濃度 (Table 4-1-9) は 7 日間にわたる長期馴致により、どの水槽においても、その水槽の塩分濃度より、2 から 3psu 高い体液塩分濃度を示した。また、水分含量は塩分濃度の上昇に伴い緩やかに減少した。

エキス窒素量 (Table 4-1-9, Fig. 4-1-7) は 5psu で馴致したときの試料 (対照試料) 中に 90.9mg 存在し、塩分濃度の上昇に伴い、顕著な増加を示した。すなわち、塩分 15psu では対照試料の 1.9 倍 (170.8mg)、20psu で 2.4 倍 (214.7mg)、25psu で 2.6 倍 (234.8mg)、30psu で 2.8 倍 (256.6mg)、35psu では 3.1 倍 (283.8mg) とほぼ直線的に上昇した。エキス窒素量に占めるアミノ態窒素の割合は 5psu の対照試料で 50%であったが、15psu 以上の塩分濃度で順応したほとんどの試料は 80%を越え、30psu および 35psu のほぼ海水に等しい環境で順応した試料は約 90%の比率を占めた。

遊離アミノ酸総量 (Table 4-1-9) は馴致水槽の塩分濃度の上昇に伴い、顕著に増加した。増加量は対照試料 (30.03mmol) と比べ極めて大きく、それぞれ、15psu で 4 倍 (119.32mmol)、20psu で 4.9 倍 (146.74mmol)、25psu で 5.7 倍 (172.19mmol)、30psu で 6.9 倍 (206.70mmol)、35psu では 7.5 倍 (225.5mmol) であった。

MAA (Table 4-1-9, Fig. 4-1-8) の変動は、5psu から 15psu への移行により主要 5 成分の顕著な増加が認められた。増加量の最も大きい成分はアラニンで、総増加量 (89.29mmol) の 79.2% (70.68mmol) に達した。次いでグリシン 6.1% (5.43mmol)、グルタミン酸 5.3% (4.7mmol)、プロリン 4.3% (3.85mmol)、 $\gamma$ -アラニン 1.5% (1.33mmol) それぞれ増加し、主要 5 成分で総増加量の 96.3% (85.99mmol) を占めた。15psu から 20psu への移行では、グルタミン酸含量の増加は認められなかった。一方、他の 4 成分は増加し、中でもアラニンの増加が大きかった。20psu から 25psu および 25psu 以上の塩分濃度における馴致では、グルタミン酸以外に  $\gamma$ -アラニンもほぼ一定の値で推移した。他方、アラニン、プロリン、グリシンの 3 成分は 35psu への移行まで増加し続けた。

OAA (Table 4-1-9) の増加はほとんどなく、むしろ減少傾向を示す成分が多かった。

## 考察

前項 1-3 において、5 および 10psu の高浸透圧環境における経時的な成分変動について調べた。ここでは 15psu ~ 35psu (通常海水の塩分濃度) までの成分変動を調べた。

水分含量の変動では、環境水の塩分濃度が 5psu から 35psu と大幅に増加したにもかかわらず組織中の水分は約 4% の変動しか示さず、細胞内の水分を調節していると思われる。二枚貝の水分調節に関しては、汽水産の *Polymesoda caroliniana* は高浸透圧下で細胞の容積をコントロールできると報告されており (Gainey 1978a)、本研究においても同様の傾向が伺える。

遊離アミノ酸の変動では、35psu まで連続的な上昇を示す成分はアラニン、プロリンおよびグリシンであった。しかも、この 3 成分は環境水の浸透圧の上昇に伴い、アミノ酸総量に占める割合が大きくなった。そのうち、アラニンが最も大きく、5psu (対照試料) で 31.1%、15psu で 67.1%、20psu で 70.8%、25psu で 74.0%、30psu で 75.9%、35psu で 76.3% を占め、ヤマトシジミの細胞内浸透圧調節にはアラニンが不可欠で、しかも高浸透圧環境ほど重要な役割を演ずることがわかる。次にプロリンとグリシンもアラニンと同様の挙動を示したが、貢献度はアラニンの 1/10 以下であることも判明した。グルタミン酸は 20psu 以降減少したが、プロリンなど他のアミノ酸の前駆体としての役割があり重要な成分と判断される。外界の塩分濃度変化が遊離アミノ酸の代謝におよぼす影響については、これまで甲殻類や軟体類の一部で行われ、その代謝が部分的に明らかになりつつある (Gilles 1975, 1979)。それによると細胞内浸透圧に主要な役割を演ずるアラニン、グリシン、プロリン、グルタミン酸は、解糖または TCA 回路の中間生成物へのアミノ基の付加により合成され、ピルビン酸からアラニン、3-ホスホセリンからグリシン、 $\alpha$ -ケトグルタル酸からグルタミン酸やプロリンが生成される。すなわち、甲殻類や軟体類の水産生物を高張海水に移行したとき、はじめにおこる細胞内の無機イオンレベルの増加がグルタミン酸脱水素酵素を活性化させ、グルタミン酸濃度を高め、次いでグルタミン酸濃度の増加はプロリン濃度を高め、同時にアミノ基供与体としてアラニンとグリシンの生成を促進するという。グルタミン酸は代謝回転が速く、他の成分の前駆体として働くほか、グリシンやアラニンより分子量が大きいこともグルタミン酸蓄積へ偏らない要因と考えられる。

ヤマトシジミのような汽水産の二枚貝を海水まで馴致させ、細胞内の遊離アミノ酸を測定した例はない。また、アラニンのような一成分が遊離アミノ酸総量の 70% を越える組成を示す二枚貝もこれまで認められていない。アラニン含量が多い二枚貝としてはウバガイ (高木ら、1970) やハマグリ (高橋・浜口、1963) などがあるが、アラニン含量は遊離アミノ酸量の多くても 30% 含まれる程度という。

汽水産種以外の二枚貝における高浸透圧時の細胞内浸透圧調節に関して、Bagibski & Pierce (1977)、Deaton *et al.* (1985) および Fuke *et al.* (1993) は *Mytilus edulis* を用いて遊離アミノ酸の変動を調べ、アラニンとグリシンおよびタウリンにより浸透圧を維持していると報告している。本研究でもアラニンとグリシン含量の上昇を認めたが、タウリンは海産種の浸透圧調節因子で、ヤマトシジミにははじめからさほど検出されない点で海産種との違いがみられた。

本節 1-2 および 1-3 と同じように注目されたことは、エキス窒素に占めるアミノ態窒素の割合が

高浸透圧環境に伴い上昇する点である。このことは解糖系による遊離アミノ酸合成以外にペプチドなどの分解によりアミノ酸の細胞内蓄積が進行しているものと考えられる。

以上より、汽水産種のヤマトシジミの極めて高い浸透圧環境における細胞内浸透圧調節因子は主にアラニンで、さらにプロリンとグリシンが多少寄与していると結論できる。

## 第2節 フィールドでの適応

### (湖水塩分とヤマトシジミ生体成分の季節変動)

本章第1節において、室内実験、いわゆる人為的塩分環境操作におけるヤマトシジミ生体成分の変動について述べた。その結果、環境水の浸透圧の変化に伴い、生体内の遊離アミノ酸が大きく変動し、細胞内の浸透圧を調節していることが判明した。しかし、フィールド、すなわち宍道湖に生息するヤマトシジミの生体成分が湖水塩分濃度の変動にどのように対応するかについてはいまだ検討されていない。また、一般に動物の生体成分は、季節（鴻巣，1971）あるいは部位（鴻巣，1992）により異なることが多く、ことに水産動物は陸上動物に比べて生殖周期（須山，1992）による変化が大きいことが知られている。加えて、土用シジミと称されるようにヤマトシジミの食味が季節により変化する可能性があることから、呈味に関連の深いエキス成分、特に遊離アミノ酸が季節により変動すると予想される。そこで本節では、宍道湖の湖水塩分濃度とヤマトシジミの生体成分の季節変動をほぼ2年間にわたり実施し、生体成分の変動とその要因について検討した。

#### 材料および方法

**試料** 1993年1月から1994年11月の23カ月にわたり宍道湖の玉湯禁漁区域で採集したヤマトシジミを用いた。試料は殻長約20mm前後のものを使用し測定は行わなかった。

**分析方法** 1.湖水塩分濃度：第3章第1節の方法と同様に行った。2.体液ナトリウム濃度：体液のナトリウム濃度は堀場製作所製（Model C-122）ナトリウムイオンメーターにより測定した。

#### 結果

1993年1月から1994年11までにおけるヤマトシジミ軟体部中の水分、エキス窒素、遊離アミノ酸、湖水塩分濃度、体液塩分濃度および体液ナトリウム濃度の分析結果をそれぞれTable 4-2-1にまとめた。また、湖水塩分濃度と各成分の関係を明確にするため、湖水塩分と水分、体液塩分濃度、体液ナトリウム濃度、アミノ酸総量およびエキス窒素の変動についてはFig. 4-2-1、湖水塩分と主

要な遊離アミノ酸の変動については Figs. 4-2-2 および 4-2-3 に示した。なお、湖水塩分濃度と各成分の相関関係を Figs. 4-2-4 および 4-2-5 に示した。

ヤマトシジミの水分含量は平均値  $79.8\% \pm 1.4$  で  $77.60\%$  から  $82.61\%$  の範囲で変動し、季節による明確な特徴はなかった。湖水塩分濃度との関係 (Fig. 4-2-1) では 1993 年 7 月以降の湖水塩分の低下とともに水分含量の上昇を観察したが、1994 年以降の湖水塩分濃度の上昇に伴い、水分含量も増加し、両者間に明確な相関は認められなかった。なお、湖水塩分と水分含量の一次相関を算出したところ、 $y=0.0501x+79.6$ 、 $r=0.122$  となり、両者の間にはほとんど相関がないことがわかった。

体液の塩分濃度は  $5.3\text{psu} \sim 24.6\text{psu}$  の広い範囲で変動しており、水分含量同様、季節による特徴的な変化は認められなかった。しかし、湖水塩分濃度との関係では、1994 年の 10、11 月以外の調査したすべての月で類似した変動パターン (Fig. 4-2-1) を示した。また、一次相関 (Fig. 4-2-4) では  $y=0.9428x+8.275$ 、 $r=0.766$  となり、2 成分間には危険率 1% 以下で有意の強い相関があることがわかった。

体液ナトリウム濃度 (Figs. 4-2-1, 4-2-4) も体液塩分濃度と同様の変動パターンを示した。湖水塩分と体液ナトリウム濃度間の相関関係は ( $y=1807.8x+3984.6$ 、 $r=0.903$ ) 危険率 1% 以下で有意に、極めて強い相関があると判定された。

エキス窒素量 (Fig. 4-2-1) は  $67\text{mg} \sim 176\text{mg}$  とかなりの幅で変動した。また、エキス窒素の季節変動には明瞭な特徴は認められなかった。湖水塩分濃度と共通した曲線を描き、一次相関も  $y=6.904x+74.74$ 、 $r=0.783$  の関係式が得られ、危険率 1% 以下で有意に 2 成分間には強い相関があると判定された。さらに、エキス窒素量の変動曲線は体液塩分の曲線と類似しており、相関係数を求めたところ  $r=0.879$ 、危険率 1% 以下で有意であった。このことよりエキス窒素の変動は、湖水塩分量より体液塩分濃度との間により深い関わりがあることがわかった。

遊離アミノ酸総量 (Fig. 4-2-1) は  $23.72\text{mmol} \sim 100.25\text{mmol}$  の範囲で 4 倍以上変動した。しかし、明確な季節変動は認められなかった。湖水塩分濃度との相関は  $y=5.092x+17.903$ 、 $r=0.868$ 、危険率 1% 以下でエキス窒素と湖水塩分との関係より強い相関を示した。加えて、遊離アミノ酸総量も体液塩分濃度とより強い相関 ( $r=0.911$ ) があり注目された。

MAA5 成分 (Figs. 4-2-2, 4-2-5) の変動には季節による明確な特徴は認められなかった。各成分と湖水塩分とで一次相関をもとめたところ、危険率 1% 以下でそれぞれ Fig.4-2-5 に示す通りとなった。湖水塩分との相関はアラニンが最も強く、次いでグルタミン酸、グリシン、 $\alpha$ -アラニン、プロリンの順で湖水塩分と強い相関があると判定された。MAA の変動量は グルタミン酸  $2.18\text{mmol} \sim 6.57\text{mmol}$ 、プロリン  $0.45\text{mmol} \sim 3.81\text{mmol}$ 、グリシン  $0.62\text{mmol} \sim 8.94\text{mmol}$ 、アラニン  $5.7\text{mmol} \sim 42.42\text{mmol}$ 、 $\alpha$ -アラニン  $0.39\text{mmol} \sim 4.58\text{mmol}$  の範囲で変動し、5 成分合計の遊離アミノ酸総量に占める割合も  $43.7\% \sim 71.7\%$  と高い比率を示した。そのうち、変動量の最も大きい成分はアラニンで、遊離アミノ酸総量の  $24.1\% \sim 47.2\%$  に達した。以上より浸透圧調節のためにアラニンが深く関与する可能性が示唆された。

## 考察

これまでの結果により、ヤマトシジミは環境水の塩分濃度変化に対応して遊離アミノ酸が変動し、特にアラニンの変動により浸透圧を維持していることが判明した。しかし、実際のフィールドに棲息するヤマトシジミの生体成分が湖水塩分の影響を受けるか否かについてはこれまで不明であった。そこでほぼ2年間にわたり湖水塩分濃度とヤマトシジミ生体成分を分析した。

それによると、調べた生体成分には一定の季節変動は認められず、水分含量を除く、ほとんどの成分変動は湖水の塩分と強い相関があることが判明した。

これまで二枚貝の各種成分の季節変動に関しては、高木・清水(1963)がアサリ、マガキ、マシジミおよびムラサキガイの一般成分(水・炭水化物・タンパク質・脂質)およびエキス窒素などを、特に味との関連で調べている。これによるとマガキはエキス窒素量、アミノ態窒素量、遊離アミノ酸含量に明確な季節変動があったが、アサリ、マシジミ、ムラサキガイには明瞭な季節的变化は認められていない。マガキの遊離アミノ酸の季節変動については、Sakaguchi & Murata(1989)が詳細に検討し、グルタミン酸、アラニン、グリシン、プロリンなどの呈味性のあるアミノ酸含量が冬から早春に最大値を示し、夏季に最小になることを報じている。佐伯・熊谷(1989a, b)はヤマトシジミの一般成分ではいずれの成分も季節変動を認めているが、塩分変化との関係については検討されていない。本研究では水分含量や各種成分に明確な季節変動はなく塩分との相関が強かった。

遊離アミノ酸などの成分は生殖周期により大きく変化することが知られている(須山, 1992)。しかし、本研究の成分変化は生殖周期(丸, 1981)とも明確な相関は認められなかった。たとえば、産卵・放精が終了する9, 10月は成分含量が低いと予想される。確かに1993年の9, 10月はほとんどの成分で低い値を示したが、1994年では同時期ほとんどの成分で高い値を示し逆の結果が得られた。

汽水域に生息するヤマトシジミの場合、その体内成分の変化は、環境水塩分濃度と密接な関わりを持っており、そして環境水塩分濃度の季節変化は、年によって大きく異なることがある。したがって、ヤマトシジミのように汽水域に生息する二枚貝では、生活史特性と同時に環境塩分の変動も把握しながら生体内成分の季節変動を論議することが大切である。

以上より、本研究で調べたヤマトシジミの生体成分は明確な季節変動は認められず、湖水塩分濃度の変動に対応して変化することが判明した。また、ヤマトシジミは塩分変動の激しい汽水湖において、細胞内の遊離アミノ酸、中でもアラニンをダイナミックに作用させ、細胞内の浸透圧を調節することが推定された。

Table 4-1-1. Analytical conditions of free amino acid.

Ion exchange	DIAION CKIOS (Lithium Form)
Column size	4.0 $\phi$ x 250 mm
Flow rate	Buffer, 0.4 ml / min Nihydrin, 0.3 ml / min
Column temp.	37
Analytical time	240 min

Table 4-1-2. Buffer compositions of analysis of free amino acid.

	1st	2nd	3rd	4th	5th	6th
pH	2.93	3.4	3.87	7.84	10	-
Lithium hydroxide (g)	-	-	-	13.3	21	12.6
Lithium citrate (g)	9.6	9.6	9.6	17.8	28.2	-
Lithium chloride (g)	3	8.4	8.4	-	-	-
Citric acid (g)	37.7	17	10.5	17.9	25.6	-
Boric acid (g)	-	-	-	30	12.4	-
Ethanol (ml)	32	-	-	20	-	-
Polyoxyethylenelauryl-						
Ether (25g / 100 ml) (ml)	2	2	2	2	2	2
Thiodiglycol (g)	2	2	2	2	2	-
n-Caorylic acid (g)	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1
Final volume (g)	1	1	1	1	1	1

Table 4-1-3. Analytical conditions of betaine.

Column	Zorbax SCX-300 (4.6 $\phi$ x 250mm)
Mobile phase	5% acetonitrile in 50mM KH <sub>2</sub> PO <sub>4</sub> ( pH 2.25 )
Flow rate	0.6 ml/min
Column temp.	ambient temp.
Wave-length	210 nm



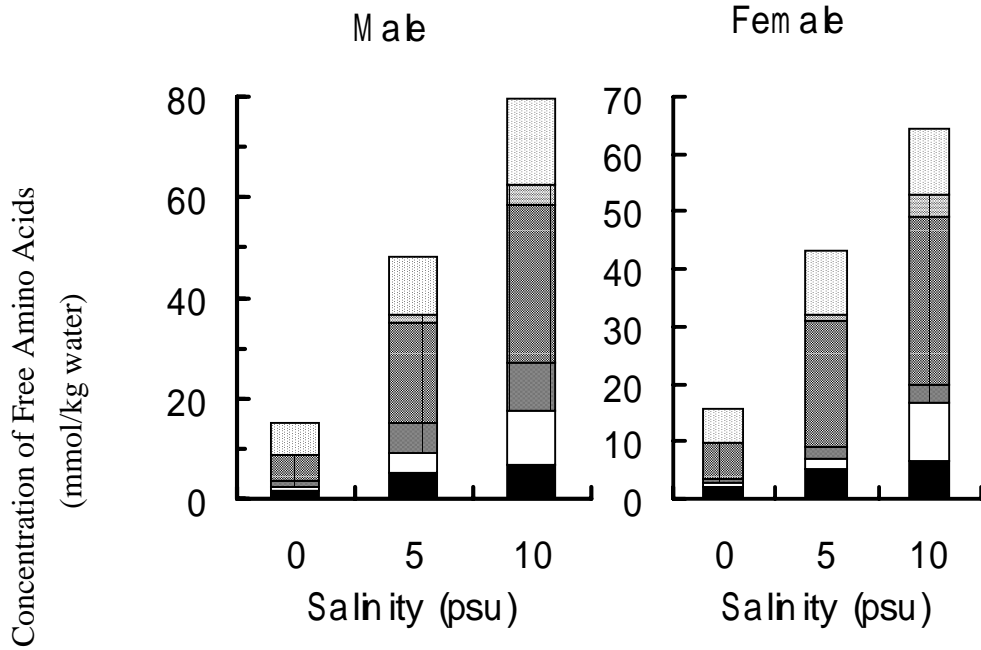


Fig. 4-1-1. Changes in Glu, Pro, Gly, -Ala, Ala and other free amino acids in *C. japonica* exposed to different salinities for 24h.

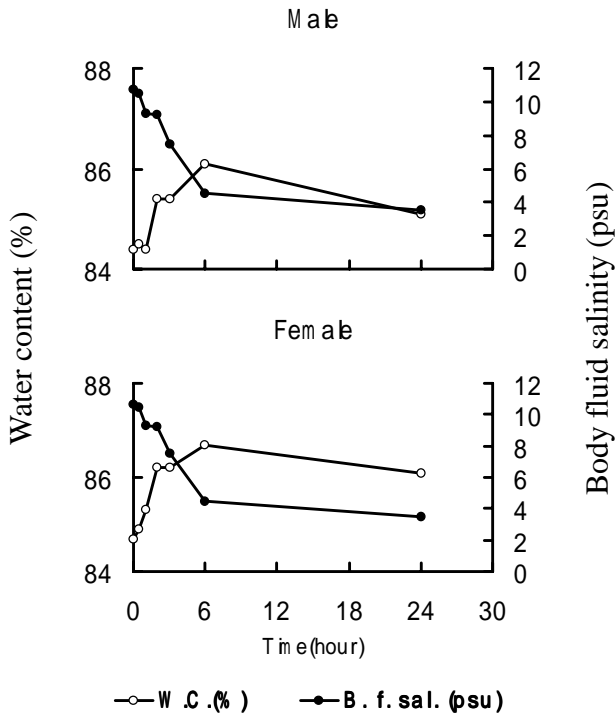


Fig. 4-1-2. Changes in water content and body fluid salinity of *C. japonica* during fresh water acclimation.

Table 4-1-4. Changes in concentrations of free amino acids(FAA) in the brackish water bivalve *C. japonica* exposed to different salinities for 24h.

Salinity (psu)	Male			Femal		
	0	5	10	0	5	10
Water content (%)	84.10	77.30	80.10	84.00	79.40	76.70
Extractive nitrogen (mg/100g)	63.40	87.70	134.1	41.40	82.40	130.0
			0			0
Glutamic acid	1.42	5.19	6.92	1.95	5.09	6.59
Proline	1.11	4.03	10.69	0.77	1.85	10.23
Glycine	0.87	5.72	9.34	0.68	2.23	3.16
Alanine	5.20	20.18	31.72	6.29	21.74	29.24
-Alanine	0.32	1.34	3.85	0.15	1.14	3.75
MAA-Total	8.92	36.46	62.53	9.84	32.06	52.96
Phospho serine	0.08	0.08	0.11	0.06	0.10	0.11
Taurine	0.85	0.76	2.31	0.46	0.58	1.03
Aspartic acid	0.28	0.62	1.03	0.21	0.62	0.57
Threonine	0.35	0.93	1.19	0.43	1.05	0.97
Serine	0.25	0.78	1.03	0.32	0.56	0.45
Glutamine	0.41	0.50	0.16	0.54	0.59	0.24
-Aminoadipic acid	0.10	0.19	0.43	0.08	0.13	0.32
-Aminobutyric acid	0.12	0.33	0.65	0.12	0.42	0.28
Valine	0.46	1.15	1.60	0.58	0.87	1.17
Cystine	0.00	0.01	0.02	0.00	0.01	0.01
Methionine	0.07	0.25	0.44	0.12	0.22	0.15
Cystathionine	0.01	0.07	0.10	0.02	0.03	0.02
Isoleucine	0.39	0.75	0.88	0.34	0.63	0.73
Leucine	0.45	1.01	1.38	0.38	0.86	1.00
Tyrosine	0.17	0.38	0.61	0.20	0.40	0.35
Phenylalanine	0.13	0.28	0.48	0.16	0.28	0.27
-Aminoisobutyric acid	0.09	0.11	0.16	0.06	0.10	0.14
-Aminobutyric acid	0.05	0.04	0.06	0.05	0.05	0.08
Ammonia	0.42	0.38	0.37	0.14	0.30	0.46
Ornithine	0.54	1.12	1.56	0.32	1.16	1.33
Tryptophan	0.08	0.17	0.23	0.06	0.12	0.20
Lysine	0.25	0.68	0.82	0.39	0.80	0.56
-Methylhistidine	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Histidine	0.13	0.39	0.47	0.13	0.28	0.35
-Methylhistidine	0.01	0.02	0.01	0.01	0.01	0.02
Arginine	0.63	0.88	1.08	0.58	0.95	0.83
OAA-Total	6.33	11.88	17.18	5.76	11.14	11.62
FAA-Total	15.26	48.34	79.71	15.59	43.20	64.58

Table 4-1-5. Changes in concentrations of free amino acids(FAA) in males of brackish water bivalve *C. japonica* during freshwater acclimation.

Time (hour)	0	0.5	1	2	3	6	24
Water content (%)	84.40	84.50	84.40	85.40	85.40	86.10	85.10
Extractive nitrogen (mg/100g)	110.50	112.60	113.90	91.60	99.40	94.00	74.60
Body fluid salinity (psu)	10.7	10.5	9.3	9.2	7.5	4.5	3.5
Glutamic acid	3.45	3.23	3.90	2.93	3.27	2.46	1.69
Proline	0.68	0.95	0.83	0.64	0.60	0.47	0.23
Glycine	7.51	8.21	8.16	5.36	4.40	3.25	1.64
Alanine	12.87	14.61	13.99	10.86	11.34	7.70	3.35
-Alanine	0.48	0.31	0.28	0.20	0.17	0.30	0.07
MAA-Total	24.99	27.30	27.16	19.99	19.78	14.18	6.99
Phospho serine	0.13	0.06	0.09	0.08	0.09	0.08	0.06
Taurine	1.62	1.46	1.48	0.64	2.21	1.51	1.02
Aspartic acid	0.48	0.31	0.39	0.40	0.36	0.38	0.26
Threonine	0.50	0.51	0.65	0.34	0.54	0.37	0.22
Serine	0.67	0.27	0.32	0.35	0.25	0.25	0.19
Glutamine	0.62	0.53	0.61	0.50	0.54	0.41	0.20
-Aminoadipic acid	0.05	0.10	0.07	0.10	0.04	0.05	0.03
-Aminobutyric acid	0.11	0.21	0.20	0.17	0.15	0.14	0.10
Valine	0.62	0.55	0.52	0.44	0.58	0.53	0.34
Cystine	0.01	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.01
Methionine	0.16	0.22	0.16	0.15	0.16	0.15	0.12
Cystathionine	0.03	0.03	0.02	0.02	0.01	0.01	0.01
Isoleucine	0.38	0.34	0.35	0.29	0.33	0.32	0.23
Leucine	0.49	0.50	0.44	0.37	0.42	0.41	0.27
Tyrosine	0.24	0.26	0.26	0.21	0.21	0.18	0.12
Phenylalanine	0.13	0.19	0.19	0.15	0.16	0.13	0.10
-Aminoisobutyric acid	0.23	0.22	0.20	0.12	0.17	0.16	0.11
-Aminobutyric acid	0.03	0.05	0.05	0.02	0.03	0.02	0.01
Ammonia	0.42	0.49	0.56	0.21	0.48	0.34	0.21
Ornithine	1.00	0.58	0.65	0.39	0.62	1.07	0.35
Tryptophan	0.05	0.06	0.05	0.04	0.04	0.05	0.02
Lysine	0.37	0.44	0.43	0.37	0.38	0.33	0.29
-Methylhistidine	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Histidine	0.19	0.22	0.20	0.12	0.14	0.12	0.12
-Methylhistidine	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01
Arginine	0.94	0.92	0.81	0.83	0.83	0.79	0.75
OAA-Total	9.46	8.53	8.69	6.33	8.75	7.79	5.16
FAA-Total	34.45	35.83	35.85	26.32	28.53	21.97	12.14

Table 4-1-6. Changes in concentrations of free amino acids(FAA) in females of brackish water bivalve *C. japonica* during freshwater acclimation.

Time (hour)	0	0.5	1	2	3	6	24
Water content (%)	84.70	84.90	85.30	86.20	86.20	86.70	86.10
Extractive nitrogen (mg/100g)	101.30	106.10	102.20	68.50	90.00	92.10	60.30
Body fluid salinity (psu)	10.7	10.5	9.3	9.2	7.5	4.5	3.5
Glutamic acid	3.87	3.15	3.05	2.65	2.90	3.07	1.70
Proline	0.85	0.88	0.89	0.61	0.62	0.49	0.20
Glycine	3.00	2.87	2.97	1.73	1.70	1.38	0.51
Alanine	16.47	15.22	13.95	10.30	10.23	8.58	3.45
-Alanine	0.52	0.48	0.33	0.31	0.29	0.18	0.04
MAA-Total	24.71	22.59	21.18	15.61	15.75	13.71	5.90
Phospho serine	0.10	0.10	0.08	0.69	0.08	0.06	0.08
Taurine	1.66	1.24	0.58	0.81	1.55	1.37	0.72
Aspartic acid	0.46	0.29	0.23	0.31	0.29	0.34	0.24
Threonine	0.60	0.55	0.53	0.41	0.45	0.46	0.24
Serine	0.55	0.18	0.13	0.23	0.13	0.25	0.14
Glutamine	0.51	0.43	0.42	0.37	0.42	0.43	0.21
-Aminoadipic acid	0.08	0.04	0.04	0.03	0.03	0.01	0.02
-Aminobutyric acid	0.17	0.19	0.14	0.11	0.18	0.15	0.09
Valine	0.45	0.49	0.46	0.41	0.53	0.36	0.24
Cystine	0.00	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
Methionine	0.13	0.17	0.15	0.14	0.13	0.12	0.13
Cystathionine	0.02	0.03	0.01	0.01	0.01	0.01	0.02
Isoleucine	0.30	0.32	0.29	0.27	0.28	0.25	0.23
Leucine	0.38	0.48	0.43	0.34	0.38	0.33	0.29
Tyrosine	0.16	0.23	0.21	0.16	0.17	0.15	0.10
Phenylalanine	0.11	0.18	0.17	0.15	0.16	0.11	0.11
-Aminoisobutyric acid	0.19	0.23	0.16	0.12	0.16	0.11	0.06
-Aminobutyric acid	0.03	0.05	0.03	0.02	0.02	0.01	0.01
Ammonia	0.35	0.48	0.69	0.20	0.48	0.27	0.20
Ornithine	1.65	0.74	0.69	0.26	1.07	1.08	0.26
Tryptophan	0.05	0.06	0.05	0.03	0.03	0.03	0.03
Lysine	0.42	0.48	0.39	0.33	0.40	0.32	0.33
-Methylhistidine	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Histidine	0.16	0.16	0.13	0.10	0.11	0.10	0.10
-Methylhistidine	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01
Arginine	0.56	0.54	0.61	0.48	0.55	0.50	0.47
OAA-Total	9.13	7.68	6.63	6.01	7.64	6.85	4.34
FAA-Total	33.84	30.27	27.81	21.61	23.38	20.56	10.24

Unit is mmol/kg water.

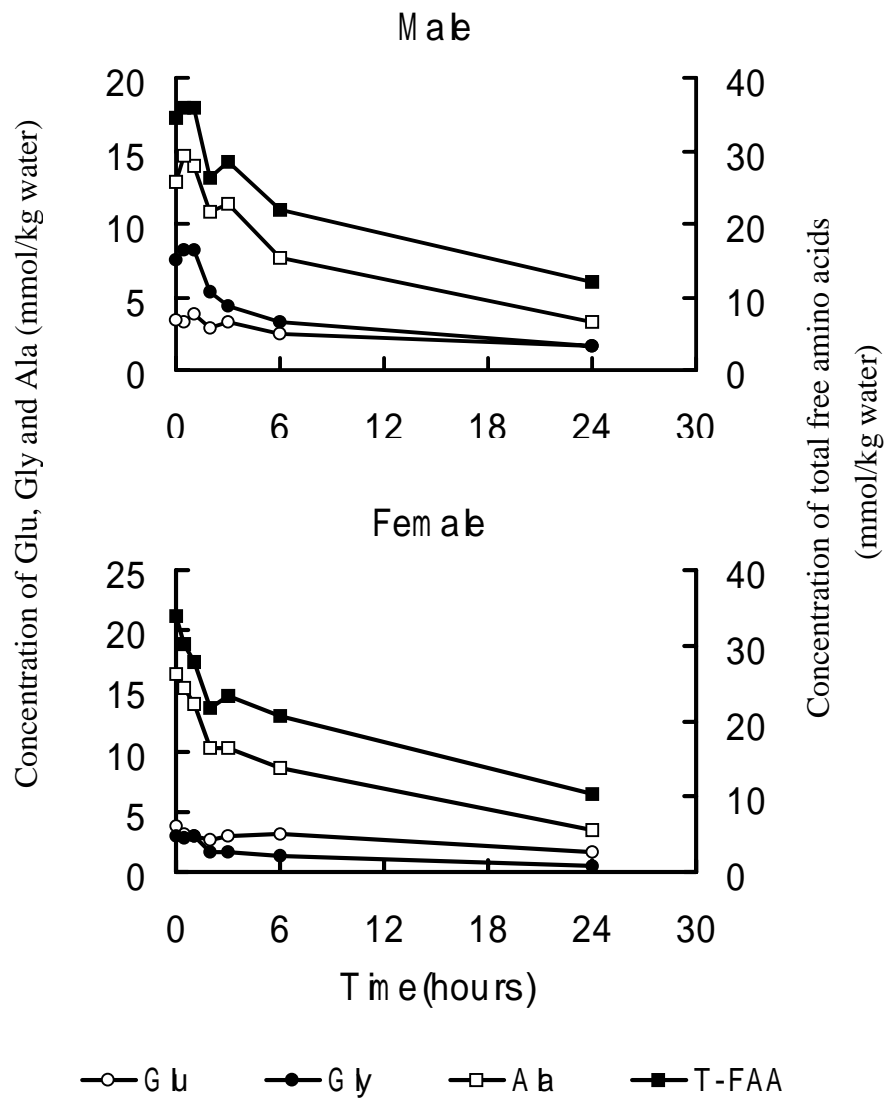


Fig. 4-1-3. Changes in Glu, Gly, Ala and total free amino acids(T-FAA) in *C. japonica* during fresh water acclimation.

Table 4-1-7. Changes in concentrations of free amino acids(FAA) in brackish water bivalve *C. japonica* exposed from fresh water to 5psu salinity.

Time (hour)		0	2	4	6	10	24
Water content (%)		83.04	81.49	79.61	79.88	80.04	79.75
Extractive (mg/100g)	nitrogen	52.09	57.15	66.01	62.76	64.56	95.73
Body fluid salinity (psu)		5.0	7.0	7.0	7.0	7.0	8.0
Glutamic acid		2.14	2.45	2.95	3.23	3.82	5.21
Proline		0.51	0.64	0.87	0.88	0.76	1.10
Glycine		0.59	0.39	0.65	0.62	0.98	1.90
Alanine		2.96	3.09	4.10	4.38	6.18	9.05
-Alanine		0.32	0.58	0.61	0.70	0.88	0.27
MAA-Total		6.53	7.15	9.19	9.82	12.63	17.53
Phospho serine		0.07	0.07	0.11	0.06	0.07	0.09
Taurine		1.13	1.00	1.19	0.94	1.16	1.25
Aspartic acid		0.42	0.44	0.40	0.37	0.44	0.64
Threonine		0.33	0.41	0.45	0.43	0.48	0.62
Serine		0.42	0.47	0.38	0.51	0.57	0.30
Glutamine		2.37	2.57	2.78	3.10	4.10	4.28
-Amino adipic acid		0.17	0.27	0.21	0.25	0.24	0.12
-Aminobutyric acid		0.13	0.14	0.15	0.11	0.11	0.12
Valine		0.30	0.36	0.42	0.35	0.36	0.70
Cystine		0.00	0.01	0.01	0.01	0.01	0.04
Methionine		0.08	0.11	0.13	0.12	0.11	0.10
Cystathionine		0.01	0.01	0.01	0.02	0.02	0.01
Isoleucine		0.18	0.22	0.27	0.22	0.21	0.26
Leucine		0.21	0.25	0.33	0.28	0.28	0.44
Tyrosine		0.06	0.09	0.10	0.10	0.10	0.12
Phenylalanine		0.05	0.08	0.10	0.10	0.10	0.15
-Aminoisobutyric acid		0.05	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06
-Aminobutyric acid		0.00	0.01	0.01	0.05	0.05	0.04
Ammonia		0.57	0.43	0.59	0.37	0.44	2.07
Ornithine		0.44	0.36	0.66	0.44	0.50	0.27
Tryptophan		0.05	0.05	0.07	0.07	0.06	0.05
Lysine		0.21	0.19	0.29	0.21	0.22	0.19
-Methylhistidine		0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01
Histidine		0.17	0.19	0.23	0.19	0.20	0.18
-Methylhistidine		0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01
Arginine		0.89	0.97	1.05	0.94	1.02	0.76
OAA-Total		8.33	8.77	10.01	9.29	10.92	12.85
FAA-Total		19.39	21.13	25.47	25.98	31.67	41.43

Unit is mmol/kg water.

Table 4-1-8. Changes in concentrations of free amino acids(FAA) in brackish water bivalve *C. japonica* exposed from fresh water to 10psu salinity.

Time (hour)	0	2	4	6	10	24
Water content (%)	83.04	78.51	78.39	78.15	81.65	77.86
Extractive nitrogen (mg/100g)	52.09	73.33	83.28	95.82	97.38	135.66
Body fluid salinity (psu)	5.0	10.0	11.0	11.5	11.5	13.0
Glutamic acid	2.14	4.15	4.92	4.62	5.34	5.42
Proline	0.51	1.08	1.63	1.71	1.82	2.19
Glycine	0.59	0.73	1.16	1.45	1.42	3.04
Alanine	2.96	8.03	10.98	12.71	14.30	18.48
-Alanine	0.32	0.97	1.50	1.54	1.32	0.13
MAA-Total	6.53	14.97	20.19	22.03	24.19	29.26
Phospho serine	0.07	0.06	0.06	0.06	0.06	0.08
Taurine	1.13	1.25	1.47	0.81	0.86	0.81
Aspartic acid	0.42	0.39	0.39	0.39	0.34	0.48
Threonine	0.33	0.48	0.62	0.54	0.69	0.73
Serine	0.42	0.73	0.78	0.68	0.83	0.51
Glutamine	2.37	3.26	3.08	3.51	3.76	3.77
-Aminoadipic acid	0.17	0.17	0.15	0.18	0.19	0.10
-Aminobutyric acid	0.13	0.12	0.10	0.12	0.13	0.10
Valine	0.30	0.35	0.34	0.30	0.32	0.50
Cystine	0.00	0.01	0.01	0.01	0.01	0.02
Methionine	0.08	0.12	0.13	0.12	0.14	0.09
Cystathionine	0.01	0.01	0.02	0.02	0.02	0.02
Isoleucine	0.18	0.19	0.17	0.19	0.19	0.20
Leucine	0.21	0.19	0.23	0.21	0.25	0.35
Tyrosine	0.06	0.08	0.11	0.10	0.09	0.13
Phenylalanine	0.05	0.08	0.11	0.11	0.10	0.74
-Aminoisobutyric acid	0.05	0.11	0.11	0.11	0.11	0.02
-Aminobutyric acid	0.00	0.02	0.02	0.01	0.01	0.16
Ammonia	0.57	0.30	0.23	0.15	0.29	2.12
Ornithine	0.44	0.78	0.97	0.85	0.98	0.25
Tryptophan	0.05	0.03	0.05	0.04	0.05	0.03
Lysine	0.21	0.10	0.16	0.15	0.13	0.16
-Methylhistidine	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01
Histidine	0.17	0.13	0.12	0.12	0.13	0.10
-Methylhistidine	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01
Arginine	0.89	0.53	0.48	0.51	0.53	0.42
OAA-Total	8.33	9.53	9.91	9.30	10.21	11.91
FAA-Total	19.39	33.31	40.53	41.13	45.73	52.69

Unit is mmol/kg water.

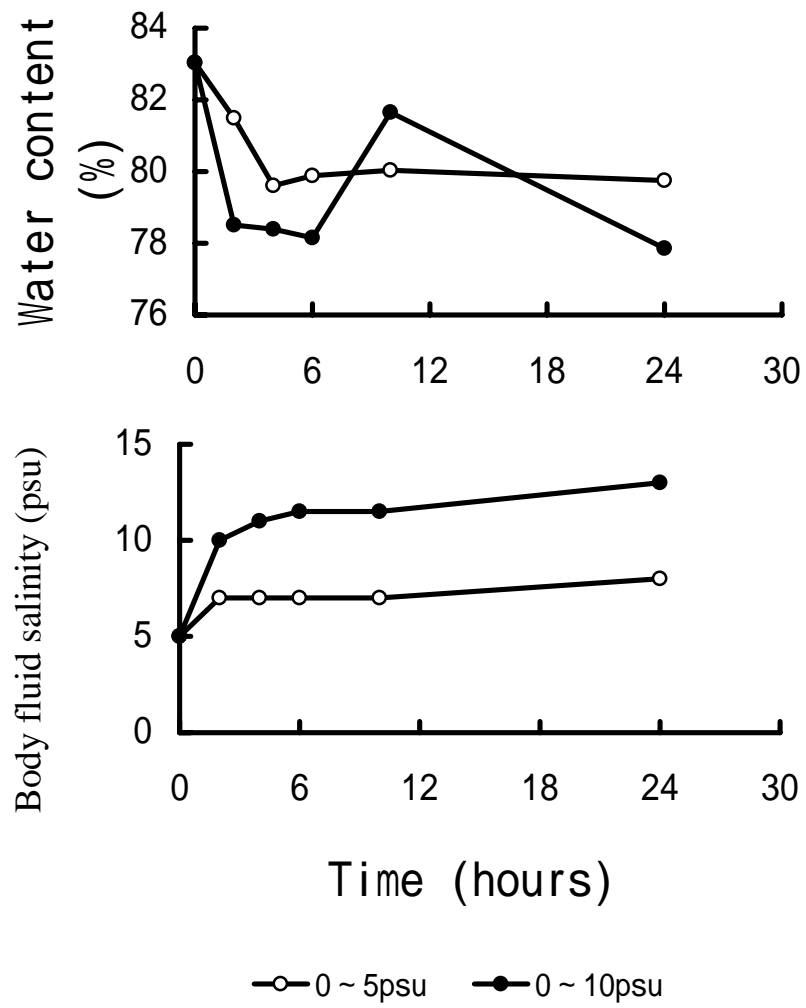


Fig. 4-1-4. Changes in water content and body fluid salinity of *C. japonica* exposed from fresh water to 5 or 10psu salinity.



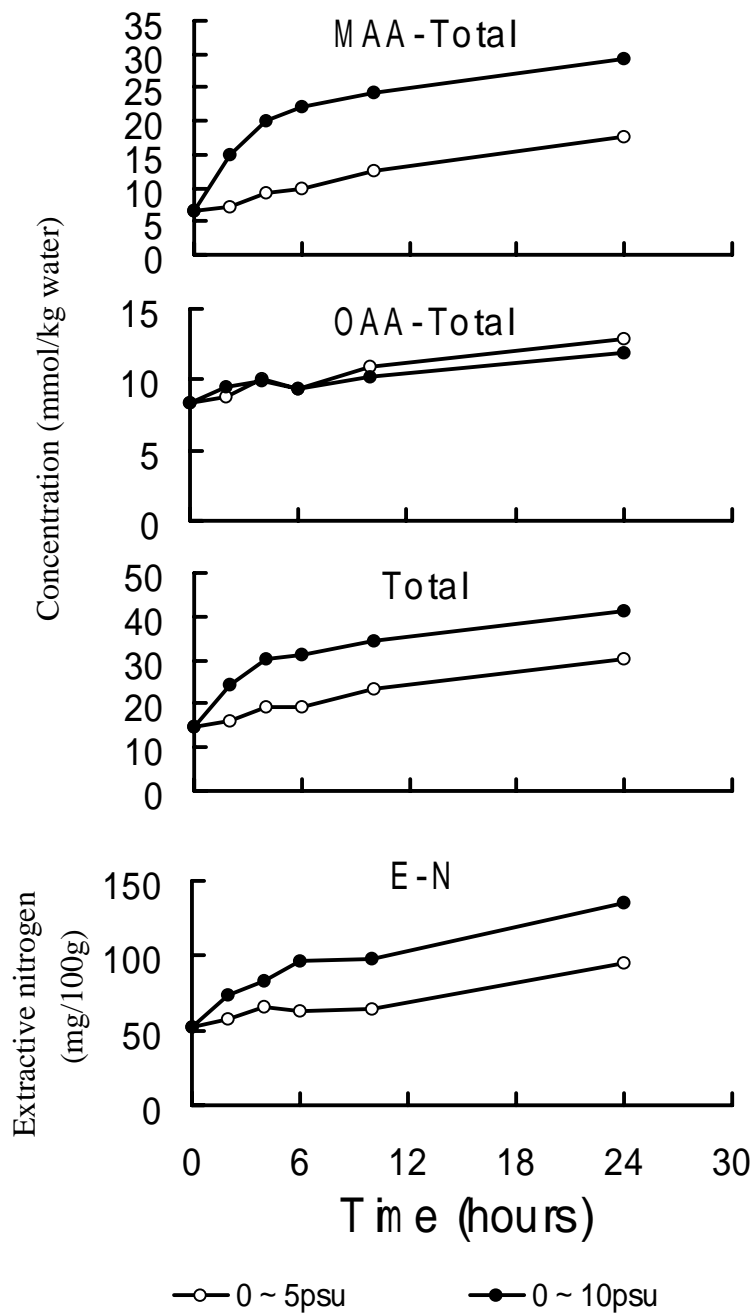


Fig. 4-1-5. Changes in free amino acids(FAA and OAA) and extractive nitrogen(E-N) of *C. japonica* exposed from fresh water to 5 or 10psu salinity.

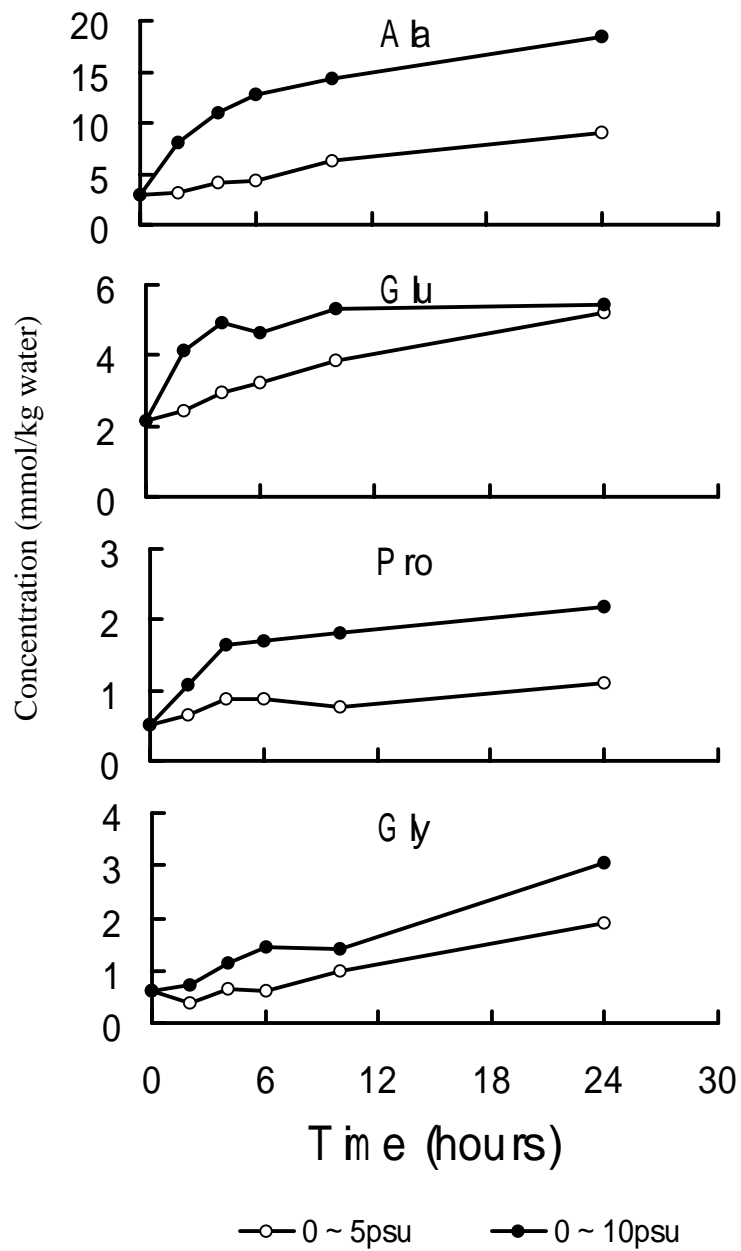


Fig. 4-1-6. Changes in Glu, Pro, Gly and Ala in *C. japonica* exposed from fresh water to 5 or 10psu salinity.

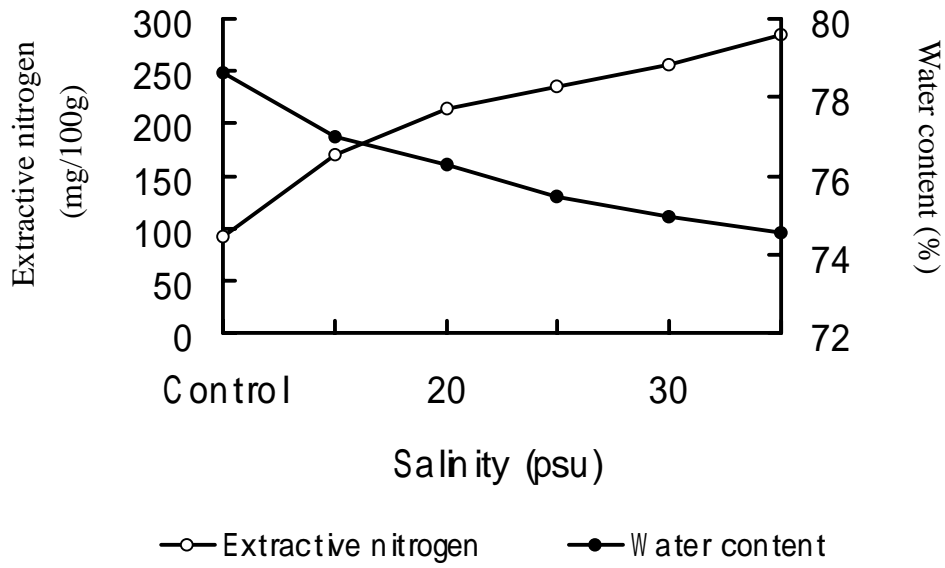


Fig. 4-1-7. Changes in water content and extractive nitrogen of *C. japonica* exposed to different high salinities for a week.

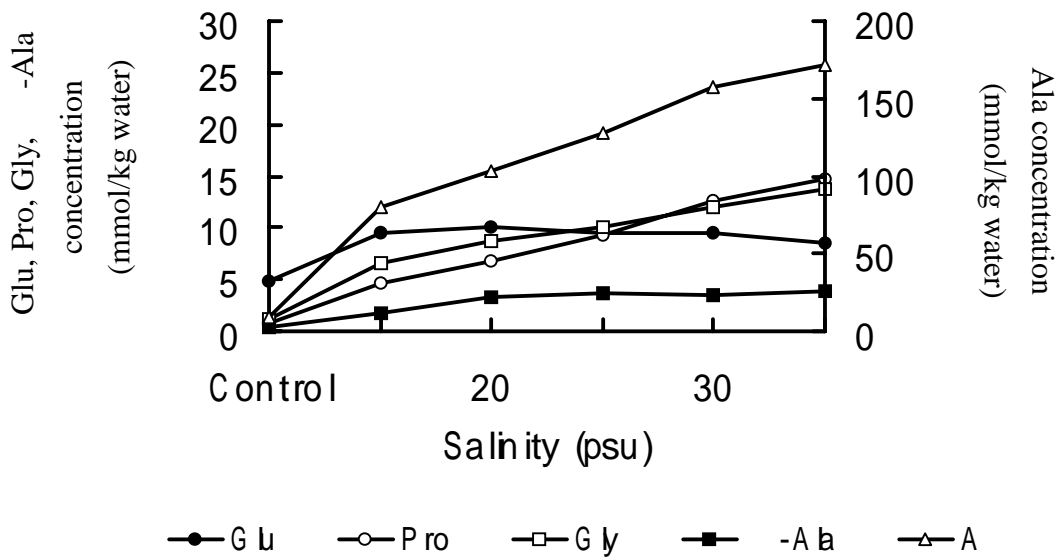


Fig. 4-1-8. Changes in Glu, Pro, Gly, -Ala and Ala of *C. japonica* exposed to different high salinities for a week.

Table 4-1-9. Changes in concentrations of free amino acids(FAA) in the brackish-water bivalve *C. japonica* exposed to different high salinities for a week.

Salinity(psu)	0	15	20	25	30	35
Water content (%)	78.62	76.98	76.26	75.48	74.97	74.56
Extractive nitrogen (mg/100g)	90.9	170.8	214.7	234.8	256.6	283.8
Body fluid salinity (psu)	8	17	22	27	33	37
Glutamic acid	4.77	9.47	10.01	9.47	9.51	8.58
Proline	0.81	4.66	6.76	9.20	12.65	14.62
Glycine	1.07	6.50	8.80	10.07	11.99	13.70
Alanine	9.35	80.03	103.84	127.37	156.88	172.08
-Alanine	0.33	1.66	3.36	3.72	3.44	3.82
MAA-Total	16.33	102.32	132.77	159.82	194.47	212.81
Phospho serine	0.12	0.08	0.11	0.09	0.12	0.10
Taurine	1.88	1.63	1.46	1.59	1.01	1.54
Aspartic acid	0.53	1.19	1.73	1.39	1.46	1.31
Threonine	0.42	1.71	1.23	1.02	1.14	0.92
Serine	0.40	1.22	1.24	1.11	1.29	1.19
Glutamine	6.26	6.01	3.40	2.76	2.69	3.21
-Aminoadipic acid	0.07	0.10	0.13	0.16	0.18	0.19
-Aminobutyric acid	0.05	0.21	0.27	0.26	0.30	0.27
Valine	0.33	0.68	0.50	0.44	0.49	0.47
Cystine	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.02
Methionine	0.09	0.15	0.10	0.12	0.16	0.20
Cystathionine	0.01	0.02	0.02	0.03	0.03	0.04
Isoleucine	0.16	0.28	0.26	0.25	0.31	0.29
Leucine	0.23	0.39	0.28	0.26	0.33	0.31
Tyrosine	0.10	0.20	0.22	0.24	0.29	0.25
Phenylalanine	0.08	0.17	0.14	0.16	0.23	0.19
-Aminoisobutyric acid	0.06	0.11	0.11	0.13	0.12	0.12
-Aminobutyric acid	0.05	0.01	0.03	0.03	0.03	0.03
Ammonia	0.37	0.84	0.85	0.78	0.39	0.39
Ornithine	1.26	0.42	0.37	0.22	0.17	0.17
Tryptophan	0.05	0.09	0.06	0.06	0.08	0.09
Lysine	0.19	0.29	0.26	0.25	0.28	0.28
-Methylhistidine	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01
Histidine	0.16	0.19	0.19	0.22	0.28	0.27
-Methylhistidine	0.01	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01
Arginine	0.80	0.96	0.99	0.77	0.83	0.82
OAA-Total	13.70	17.00	13.97	12.37	12.23	12.69
FAA-Total	30.03	119.32	146.74	172.19	206.70	225.50

Unit is mmol/kg water.

Table 4-2-1. Seasonal variations in free amino acids(FAA) in the brackish water bivalve *C. japonica*.

Date	93'1	93'2	93'3	93'4	93'5	93'6	93'7	93'8	93'9	93'10	93'11	93'12	94'1	94'2	94'3	94'4	94'5	94'6	94'7	94'8	94'9	94'10	94'11
Water content (%)	78.71	77.70	78.10	79.20	78.41	78.50	79.63	81.19	80.02	80.59	79.63	80.59	81.28	80.65	80.97	79.16	78.96	79.22	80.74	82.46	82.61	79.82	77.60
Extractive nitrogen (mg/100g)	124.5 <sub>3</sub>	84.20	92.04	109.0 <sub>0</sub>	98.33	118.0 <sub>9</sub>	73.48	108.0 <sub>0</sub>	97.20	85.99	85.14	74.00	71.00	102.0 <sub>0</sub>	67.00	94.00	80.00	105.0 <sub>0</sub>	103.0 <sub>0</sub>	133.0 <sub>0</sub>	146.0 <sub>0</sub>	176.0 <sub>0</sub>	172.0 <sub>0</sub>
Lake salinity (psu)	5.6	3.6	4.6	2.5	4.3	8.1	3.6	1.5	0.6	0.4	1.1	2.2	1.9	4.0	1.2	0.8	2.5	4.6	5.9	8.4	13.6	9.0	8.5
Body fluid salinity (psu)	11.5	9.8	11	8.1	12.1	15.4	10.2	9	11.8	10.6	10.1	10.4	8.6	11.6	5.7	12.3	10.6	12.4	13.7	16.9	17	19.8	24.6
Body fluid Na (ppm)	-	-	-	8300	9370	15900	9170	5120	5580	3610	7560	9150	7300	7600	1300	7500	13000	12000	16500	26000	24500	12000	23100
Glutamic acid	5.19	5.02	5.65	-	5.21	5.51	3.59	2.55	2.18	3.36	3.24	3.22	2.83	3.15	3.38	3.25	4.13	5.53	6.31	6.14	6.26	6.57	6.40
Proline	1.34	1.08	1.45	-	0.64	1.35	0.88	1.22	1.25	0.88	0.68	0.47	0.53	1.52	0.45	1.19	0.72	1.12	1.35	1.61	1.74	3.15	3.81
Glycine	5.80	2.01	2.64	-	1.85	7.11	1.64	2.25	2.05	2.63	1.09	0.71	0.67	1.22	0.62	1.24	1.30	4.25	6.94	8.85	6.01	8.01	8.94
Alanine	21.15	9.62	15.32	-	13.18	25.29	8.26	8.09	8.19	11.35	11.46	9.83	7.40	14.76	5.70	9.85	10.53	21.82	24.95	38.01	35.83	42.42	30.98
-Alanine	1.28	1.23	1.18	-	0.97	2.16	1.28	2.00	1.66	0.79	1.10	0.70	0.65	1.16	0.39	1.42	1.02	1.96	2.54	3.09	3.51	4.58	3.08
MAA-Total	34.76	18.96	26.24	-	21.86	41.42	15.65	16.10	15.32	19.01	17.57	14.94	12.08	21.81	10.54	16.96	17.70	34.67	42.10	57.71	53.34	64.73	53.20
Phospho serine	0.11	0.15	0.17	-	0.10	0.09	0.09	0.08	0.06	0.06	0.17	0.09	0.09	0.09	0.09	0.10	0.09	0.15	0.11	0.10	0.13	0.18	0.13
Taurine	0.68	0.60	1.07	-	1.09	1.07	0.51	0.47	0.08	0.19	0.47	0.24	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Aspartic acid	0.70	0.70	0.77	-	0.74	0.58	0.43	0.27	0.44	0.48	0.39	0.57	0.45	0.61	0.35	0.40	0.39	0.57	0.87	1.06	1.24	1.10	0.94
Threonine	0.84	0.82	1.15	-	0.73	1.03	0.51	0.55	0.41	1.01	0.65	0.39	0.29	0.65	0.28	0.65	0.62	0.76	0.64	0.65	0.73	1.40	1.45
Serine	0.46	0.36	0.41	-	0.53	0.62	0.22	0.09	0.15	0.34	0.22	0.13	0.14	0.19	0.11	0.25	0.27	0.18	0.64	0.67	0.91	1.10	2.43
Glutamine	2.46	2.05	2.15	-	1.06	0.72	0.44	0.56	0.44	1.34	0.97	0.75	0.63	1.04	0.95	0.74	0.84	0.69	0.56	0.73	1.25	2.58	3.13
-Amino adipic acid	0.36	0.34	0.37	-	0.09	0.09	0.06	0.02	0.02	0.08	0.09	0.05	0.07	0.17	0.11	0.07	0.03	0.05	0.08	0.19	0.19	0.47	0.62
-Amino butyric acid	0.30	0.21	0.24	-	0.07	0.12	0.01	0.04	0.04	0.02	0.07	0.01	0.01	0.06	0.04	0.10	0.06	0.04	0.05	0.31	0.34	0.43	0.49
Valine	1.59	1.42	1.52	-	0.64	0.90	0.75	0.84	0.66	0.73	0.78	0.47	0.39	0.83	0.40	0.84	0.63	0.85	0.78	0.61	0.76	1.48	2.37
Cystine	0.01	0.02	0.02	-	0.01	0.01	0.01	0.03	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.02	0.01	0.01	0.00	0.01	0.01
Methionine	0.21	0.29	0.35	-	0.19	0.25	0.22	0.23	0.19	0.17	0.23	0.06	0.09	0.24	0.09	0.36	0.17	0.04	0.23	0.21	0.42	0.89	0.98
Cystathionine	0.03	0.03	0.05	-	0.02	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.02	0.02	0.02	0.02	0.01	0.01	0.01	0.02	0.03	0.03	0.05
Isoleucine	0.82	0.67	0.95	-	0.34	0.52	0.42	0.45	0.41	0.44	0.48	0.29	0.26	0.67	0.30	0.62	0.37	0.45	0.42	0.40	0.48	0.87	1.58
Leucine	1.27	1.02	1.50	-	0.53	0.76	0.65	0.75	0.64	0.67	0.71	0.45	0.41	0.94	0.46	0.96	0.55	0.52	0.61	0.57	0.70	1.39	2.60
Tyrosine	0.15	0.18	0.31	-	0.27	0.60	0.35	0.37	0.26	0.25	0.34	0.18	0.18	0.38	0.17	0.45	0.26	0.24	0.31	0.36	0.39	0.73	0.61
Phenylalanine	0.22	0.23	0.43	-	0.22	0.38	0.30	0.34	0.24	0.25	0.28	0.14	0.16	0.35	0.16	0.43	0.21	0.12	0.29	0.25	0.32	0.66	1.01
-Amino isobutyric acid	0.11	0.19	0.20	-	0.09	0.07	0.07	0.06	0.04	0.06	0.06	0.06	0.08	0.18	0.14	0.16	0.09	0.15	0.24	0.06	0.22	0.39	0.27
-Amino butyric acid	0.02	0.05	0.07	-	0.01	0.04	0.07	0.05	0.04	0.02	0.07	0.08	0.06	0.06	0.06	0.11	0.02	0.05	0.01	0.01	0.05	0.07	0.16
Ammonia	0.67	0.91	1.81	-	1.05	1.87	1.18	3.70	1.76	1.39	1.26	0.95	0.65	0.80	0.80	0.89	1.04	4.75	0.44	0.71	0.85	2.73	1.44
Ornithine	1.54	1.55	0.91	-	0.47	1.20	1.03	1.42	1.18	0.88	1.11	0.74	0.61	0.92	0.39	1.80	0.94	0.26	0.93	0.70	0.99	1.60	1.83
Tryptophan	0.15	0.17	0.23	-	0.11	0.17	0.09	0.14	0.08	0.09	0.10	0.06	0.07	0.12	0.05	0.11	0.07	0.07	0.10	0.08	0.12	0.37	0.54
Lysine	0.43	0.40	0.42	-	0.32	0.57	0.38	0.45	0.50	0.36	0.49	0.23	0.23	0.53	0.26	0.69	0.42	0.14	0.64	0.55	0.62	0.93	1.51
-Methylhistidine	0.00	0.02	0.02	-	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.01	0.02	0.03
Histidine	0.39	0.43	0.55	-	0.27	0.32	0.20	0.23	0.19	0.15	0.23	0.14	0.10	0.33	0.12	0.34	0.21	0.14	0.23	0.19	0.22	0.50	0.71
-Methylhistidine	0.01	0.02	0.02	-	0.01	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.00	0.01	0.01	0.03	0.03
Arginine	0.92	0.98	1.21	-	0.83	1.04	0.96	0.95	1.05	0.67	0.89	0.56	0.61	1.01	0.72	1.46	0.26	0.43	1.41	1.29	1.26	1.60	1.73
OAA-Total	14.46	13.81	16.92	-	9.81	13.06	8.97	12.11	8.90	9.70	10.08	6.65	5.63	10.20	6.07	11.56	7.57	10.69	9.62	9.72	12.25	21.55	26.66
FAA-Total	60.24	43.43	55.15	-	42.74	66.17	32.24	33.62	28.86	35.84	34.53	28.42	23.72	38.71	23.77	35.43	34.05	57.09	65.13	80.47	78.89	100.2	93.44

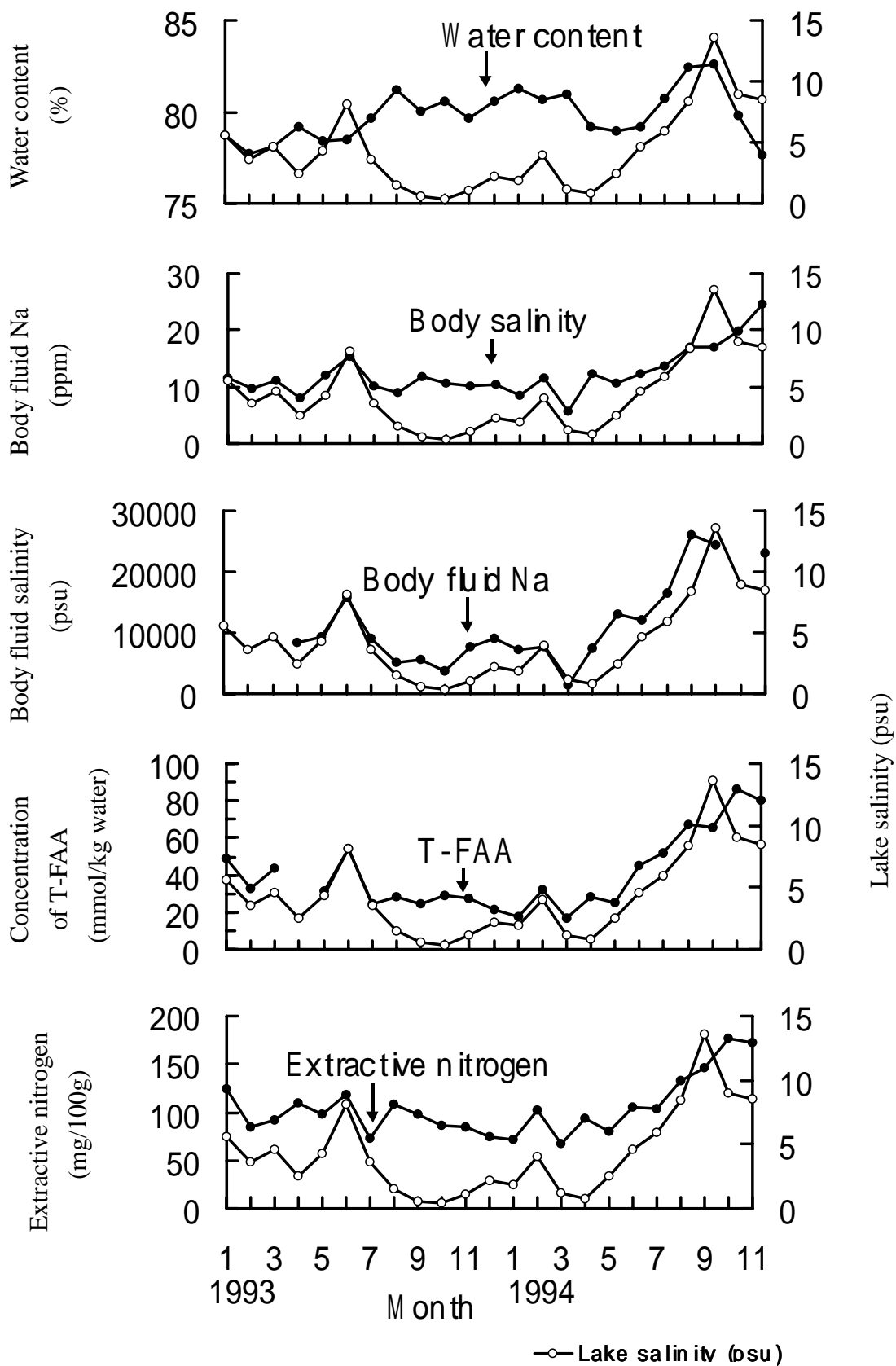


Fig. 4-2-1. Seasonal variations in water content, body fluid salinity, body fluid Na, concentration of total amino acid(T-FAA), and extractive nitrogen of *C. japonica*.

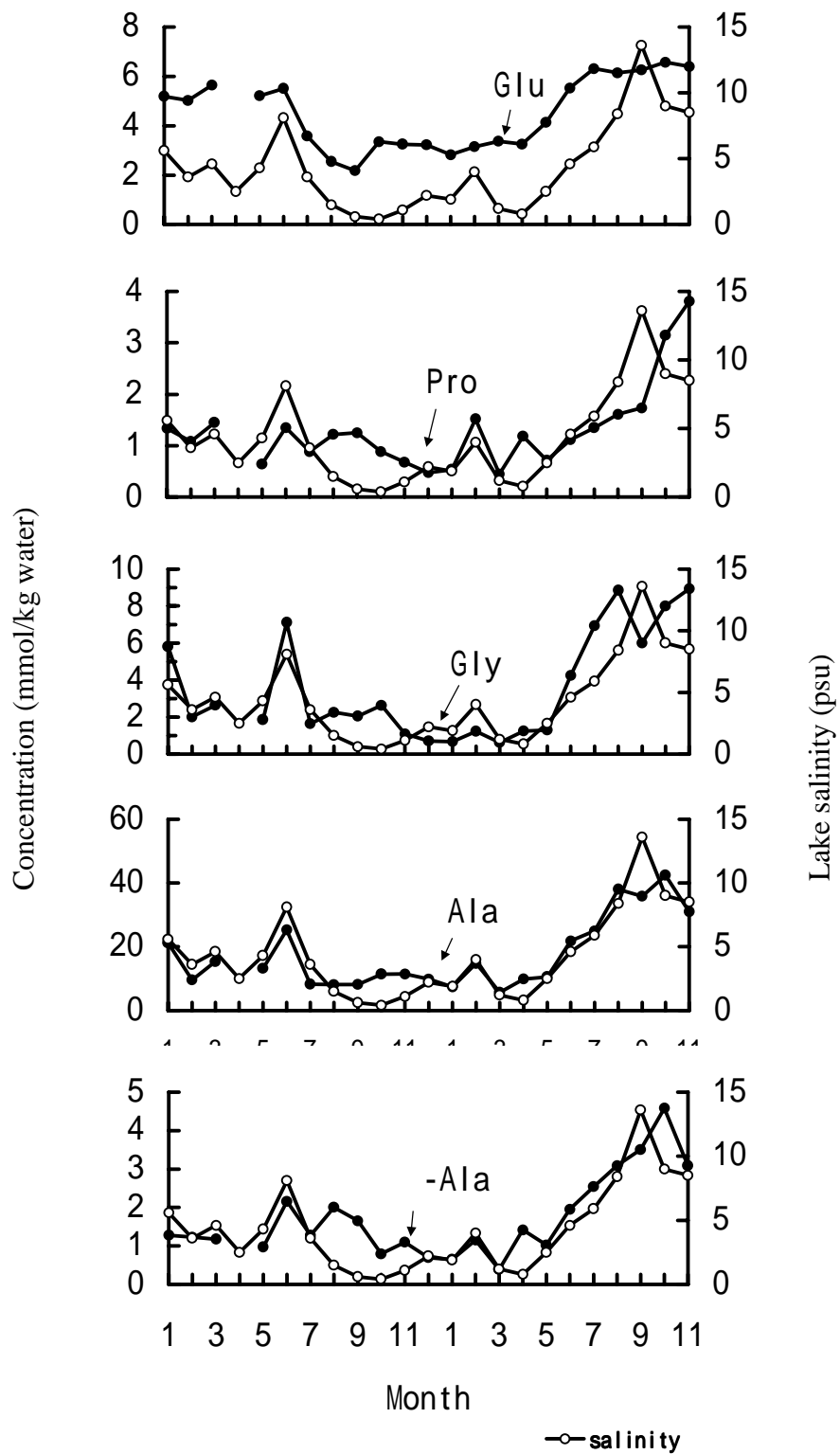


Fig. 4-2-2. Seasonal variations of Glu, Pro, Gly, -Ala and Ala in *C. japonica*.

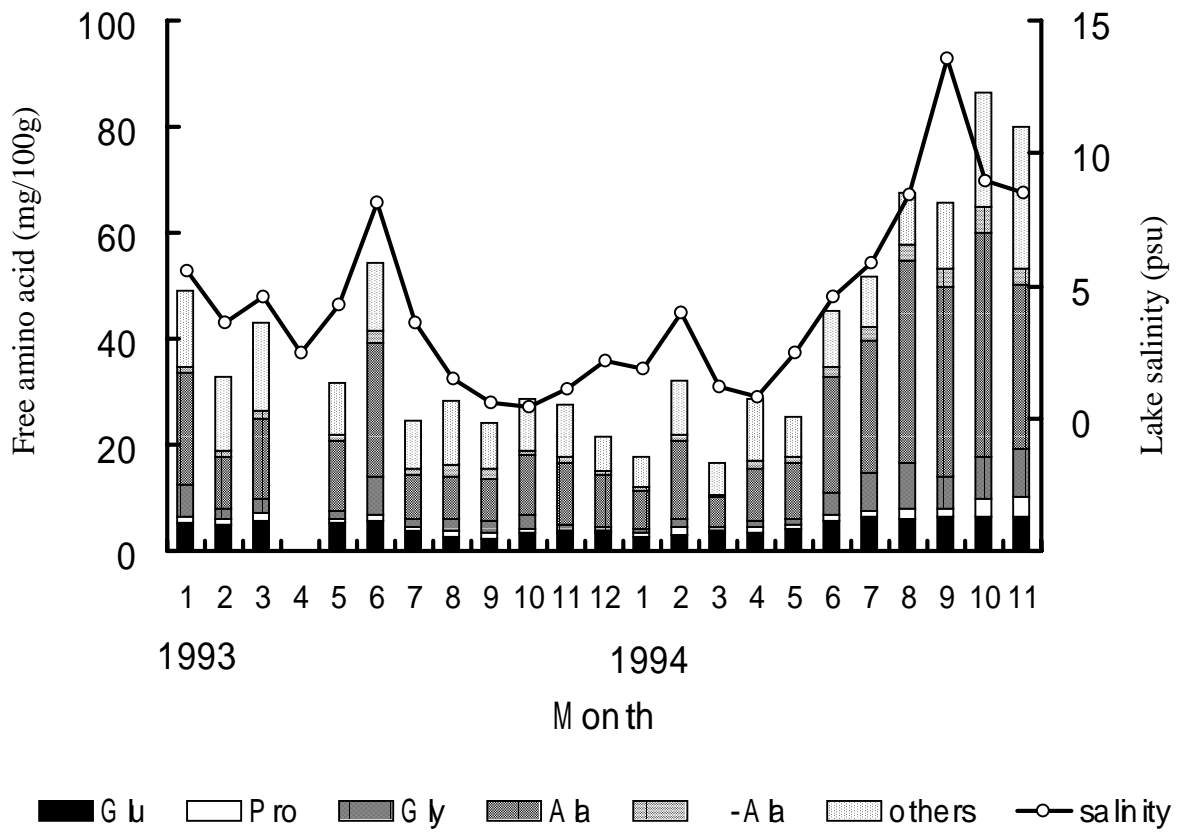


Fig. 4-2-3. Seasonal variations of Glu, Pro, Gly, -Ala, Ala and other free amino acids of *C. japonica*.



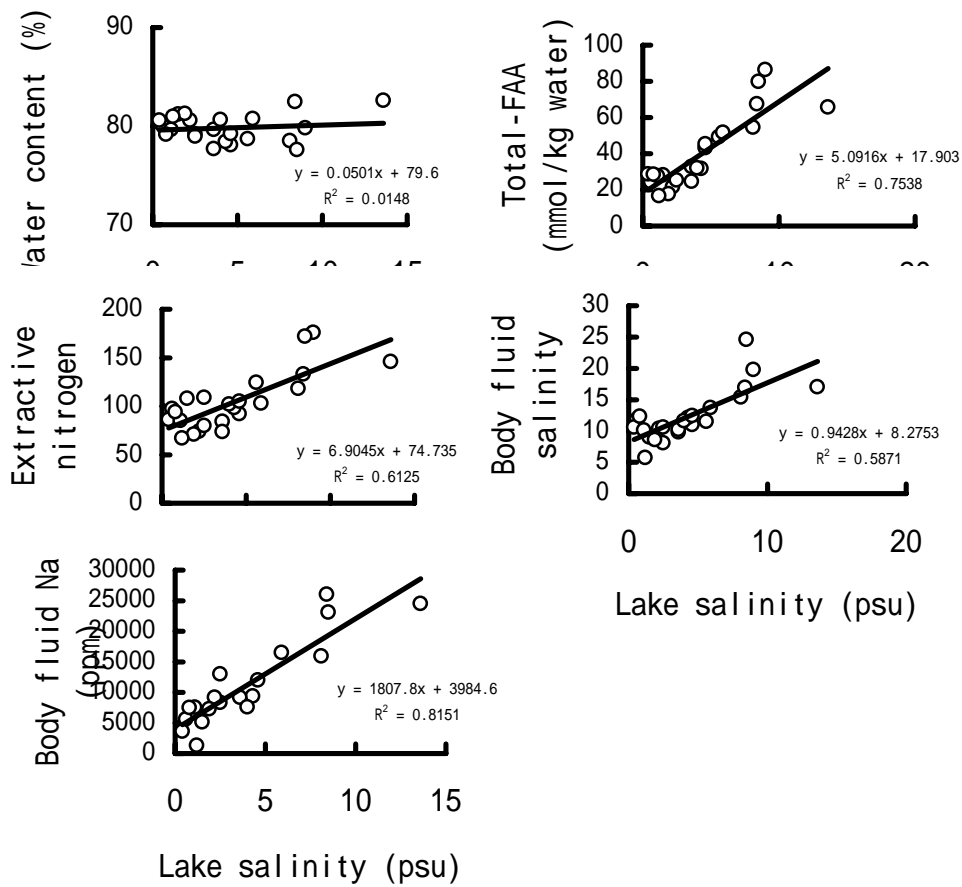


Fig. 4-2-4. Regression lines showing correlation between lake salinity water content, body fluid salinity, body fluid Na, extractive nitrogen and total free amino acids

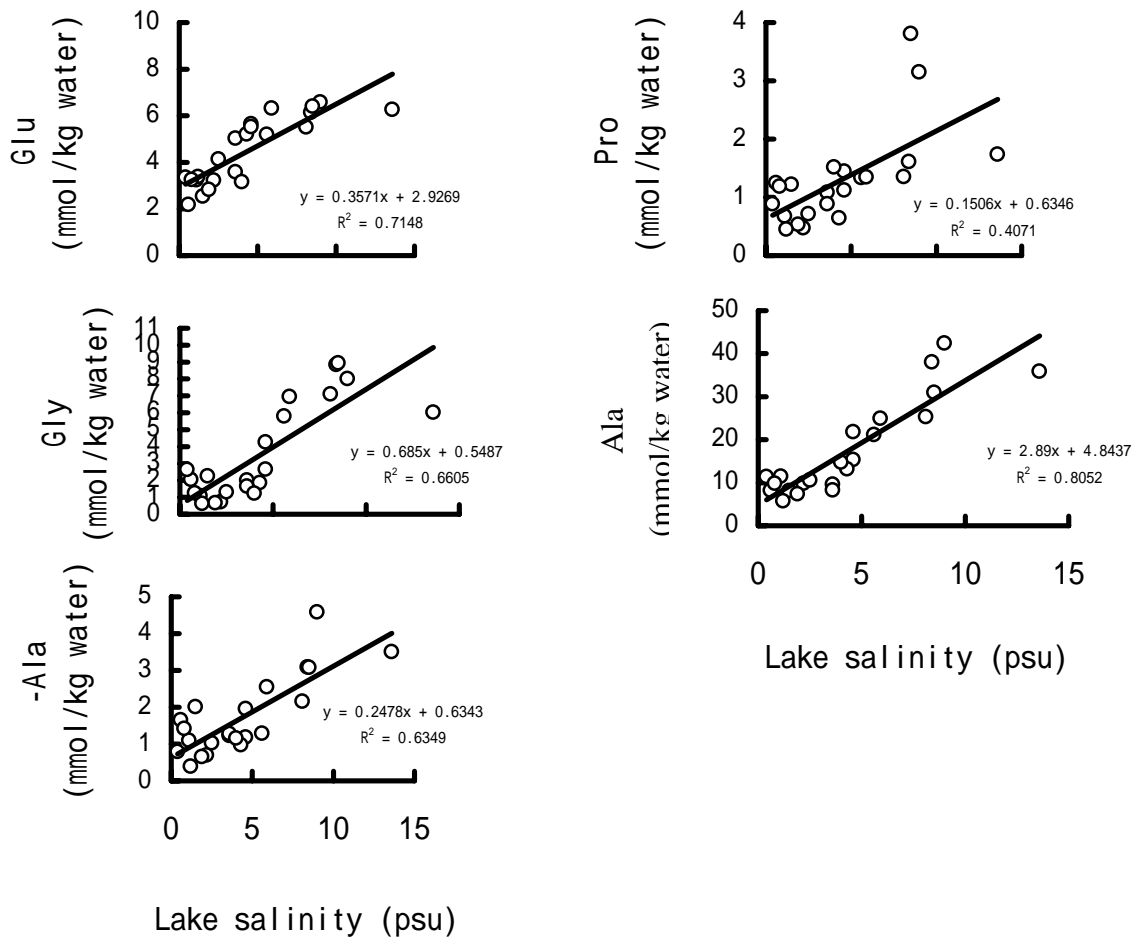


Fig. 4-2-5. Regression lines showing correlation between lake salinity and Glu, Pro, Gly, -Ala or Ala.

## 第5章 酸素不足に対する適応

無脊椎動物には、潮間帯に生息する貝類のように長期の酸素不足に耐え得るものや、寄生虫のように定常的に酸素欠乏の状態にあるものがあり、これらの生物は乳酸生成の少ない特殊な無気代謝によってエネルギーを獲得している (Hochachka, 1984; Hochachka & Somero, 1984)。

しかし、湖沼などに発生する貧酸素水塊にしばしば曝される二枚貝や環形動物については、無気代謝に関する研究はほとんどなく、ヤマトシジミに関する報告としては、わずかに溶存酸素と酸素消費量の関係や、酸素欠乏に伴う乳酸の蓄積を調べた断片的なものがあるにすぎない (佐伯・熊谷, 1989a, b)。

第3章第3節においてヤマトシジミの酸素不足時の耐性について検討した結果、ヤマトシジミは汽水産二枚貝のうちで最も高い貧酸素耐性を持つことが示された。

ここではヤマトシジミの酸素不足に対する生体内の適応が、どのようなメカニズムにより行われているのかを解明することを目的として実験を行った。このような代謝メカニズムの解明には、生体成分の代謝酵素の研究のほか、代謝産物の量的な変動を明らかにする必要がある。そこで本章では代謝上重要と考えられるグリコーゲン、遊離アミノ酸、有機酸、アデニンヌクレオチドおよびオピン類を詳細に分析した。

まず、第1節では無酸素状態の体内成分の挙動を観察した。第2節では溶存酸素が飽和状態の水槽で飼育を開始し、以後ヤマトシジミの呼吸により溶存酸素濃度が減少していく過程の中で、生体成分がどのように変動していくのかを明らかにした。

## 第1節 無酸素適応

本節では、飼育水槽の温度を 20 および 30 に設定し、無酸素状態におけるヤマトシジミ生体成分の変動を調べ、酸素欠乏に耐える代謝メカニズムを明らかにする。

### 材料および方法

**試料および飼育方法** 実験に供したヤマトシジミは 1995 年 7~9 月に第 3 章第 1 節と同様の地点及び方法で採集し、同様の方法で実験室に持ち帰った。飼育方法は第 3 章第 3 節実験 1 と同様の方法で行った。

### 分析方法

**1. エキス調製方法** トリクロロ酢酸 (TCA) 抽出法を採用した。すなわち、50m ℓ容の遠沈管中に細切し均一にした貝の軟体部試料約 5g に 10%TCA5m ℓ、および 5% TCA30m ℓを加え、ウルトラタラックスを用いてホモジナイズした。そのホモジネートを 3000rpm10 分間遠心分離して上清をえた。残渣はさらに 5%TCA30m ℓを加えて同様の操作を行い、上清を合一し 100m ℓに定容し、これを 5% TCA エキスとした。

**2. グリコーゲン量** フェノール硫酸法により測定した。

50m ℓ容の遠沈管に試料 2~3g、および 30%KCl 10m ℓをいれ、沸騰水浴中で 2 時間加熱した。冷却後 95%エタノール 20m ℓを加え攪拌し冷蔵庫中で一晩放置した。

3000rpm10 分間遠心分離して上清と沈殿物に分け、沈殿に 3m ℓの蒸留水を加えた後、加温しながら溶解し、飽和 KCl 1 滴および 95%エタノール 4.5m ℓを入れ、一晩冷蔵保存した。

上清を除き、沈殿中のエタノールを湯浴中で留去した後、沈殿を蒸留水で溶かし 50m ℓに定容した。

の溶液を 100 倍に希釈後、その 1m ℓを試験管にとり、ここへ 5%フェノール溶液 1m ℓを加えてよく混合した。次いで、濃硫酸 5m ℓを液面に直接加え、できるかぎり激しく発熱させてよく混合した後、室温に 30 分放置してから 490nm における吸光度を測定した。

濃度既知のグリコーゲン標準液についても同様の操作を行い、検量線を作成した。

**3. 有機酸の定量** 島津高速液体クロマトグラフ有機酸分析システムを用いて、有機酸を測定した。分析条件を Table 5-1-1 に示した。有機酸の種類はリンゴ酸、コハク酸、フマル酸、乳酸、ギ酸、酢酸、ピログルタミン酸およびプロピオン酸の 8 種類について定量した。

**4. ヌクレオチドの定量** 高速液体クロマトグラフィを用いて、ヌクレオチドを分析した。分析条件を Table 5-1-2 に示した。ヌクレオチドの種類は ATP, ADP, AMP, IMP の 4 種である。

### 5. オピン類の定量

**5-1. オクトピンの定量** エキス中のオクトピンをベンゾイン誘導体にし、Table 5-1-3 の分析条件

で定量した。

**5-2. 酸性オピンの定量** エキス中の酸性オピン類を以下のように、イオン交換樹脂により前処理した。まず、TCA を除去したエキスを Dowex 1x8 (酢酸型) のガラスカラムに吸着させ、蒸留水で洗浄した。次いで、4N の酢酸にて酸性オピン類を回収し、ロータリーエバポレーターで濃縮後、一定量に定容した。この前処理液の一部をフェニルチオカルバミル誘導体にし、Table 5-1-4 の分析条件で定量した。なお、酸性オピンの種類はアラノピン、ストロンピン、タウロピンおよび -アラノピンの4種である。

**分析結果の表示** 全窒素量およびエキス窒素量は表中では湿重量 100g あたりの mg 数、および乾物 1g あたりの mg 数で表現し、図では乾物 1g あたりの mg 数の変動を示した。遊離アミノ酸、有機酸およびアデニンヌクレオチドは表と図とも乾物 1g あたりの  $\mu\text{mol}$  数で表し、グリコーゲンおよびオクトピン量に関しては湿重量 100g あたりの g 数および mg 数で表した。

## 結果

**水分含量:** 20 無酸素適応に伴うヤマトシジミの水分含量の変動 (Table 5-1-5 および Fig. 5-1-1) では、飼育開始直後 82.2%の値は飼育 3 時間目まで一定であった。6 時間目以降 24 時間目までに 84.0%に上昇した。以後 7 日目に減少しているが飼育終了日の 25 日目まで緩やかな上昇が認められた。30 における水分の変動 (Table 5-1-6 および Fig. 5-1-2) は、飼育開始直後 81.1%の水分が 1 時間目から 9 時間目までに 83.5%に上昇し、以後 24 時間目までやや減少した。2 日目以後緩やかに上昇し、10 日目には 85.6%の最高値に達した。20 および 30 における水分変動を比較すると、高水温ほど水分の上昇が速いことがわかる。しかし、20、30 飼育とも水分の変動パターンは類似しており、無酸素代謝が進行すると水分が上昇することが判明した。

**全窒素量:** 20 および 30 での無酸素飼育におけるヤマトシジミの全窒素量の変動をそれぞれ Table 5-1-5, Fig. 5-1-1 および Table 5-1-6, Fig. 5-1-2 に示した。全窒素量の変動パターン (Figs. 5-1-1, 5-1-2) は 20、30 飼育とも類似しており、無酸素状態が続くとやや上昇する傾向が認められた。これは水分含量の上昇に伴う固形分の減少による見かけ上の増加とも考えられる。

**エキス窒素量:** エキス窒素量の変動において、20 では (Table 5-1-5 および Fig. 5-1-1) 飼育開始直後 11.7mg/g (以後 mg と省略する) 認められた窒素量は、7 日目までに緩やかに 16.3mg まで上昇したが、11 日目に 13.9mg まで減少し、以後飼育終了 25 日目までほぼ一定の値で推移した。30 では (Table 5-1-6 および Fig. 5-1-2) エキス窒素量は 20 に比べ急激に増加した。すなわち、飼育開始直後 10.6mg が約 12 時間で 14.3mg まで上昇した。以後、多少増減を観察したがほぼ一定の値で推移した。

**遊離アミノ酸:** 20 における遊離アミノ酸の変動 (Table 5-1-5, Fig. 5-1-3a,b) において、まず遊離アミノ酸総量 (Fig. 5-1-3a) は、飼育開始から 24 時間目まで 155  $\mu\text{mol}$  前後のほぼ一定の値を

示した。48 時間目以降、徐々に増加し 25 日目に 223.9  $\mu\text{mol}$  と最高値を記録した。

30 (Table 5-1-6, Fig. 5-1-4a,b) における総量変動 (Fig. 5-1-4a) は水分やエキス窒素と同様に顕著で、無酸素飼育 1 時間目に 143  $\mu\text{mol}$  から 185  $\mu\text{mol}$  へと 43  $\mu\text{mol}$  の急激な変動を認めた。以後 6 日目まで 195  $\mu\text{mol}$  前後の値で推移し、10 日目に約 230  $\mu\text{mol}$  まで上昇した。無酸素飼育に伴う遊離アミノ酸総量の増加速度は高水温ほど速いことが判明した。

20 における個々の遊離アミノ酸の変動 (Table 5-1-5, Fig. 5-1-3a,b) では、アラニン (Fig. 5-1-3a) が最も増加量が大きく、アラニン 1 成分で遊離アミノ酸変動の大部分を占めた。変動パターンは総量変動とほぼ一致しており、飼育開始から 24 時間目までは 50  $\mu\text{mol}$  前後でほぼ一定の値で推移し、48 時間目に 70.3  $\mu\text{mol}$  まで急激に上昇した。これ以後、緩やかに増加し、14 日目に最高値 (97.94  $\mu\text{mol}$ ) を記録し、以後やや減少傾向を示した。無酸素飼育中で 2 倍以上上昇した高含量成分は、プロリン、バリン、ロイシンの 3 成分で、次いで、 $\gamma$ -アラニン、イソロイシン、リシン、アルギニンなどが上昇した。中でも、プロリン (Fig. 5-1-3a) の上昇は顕著で、飼育開始時 2.64  $\mu\text{mol}$  が飼育終了時には 12.56  $\mu\text{mol}$  と約 4.8 倍の増加を示した。飼育期間中あまり変動しなかった成分としては、アスパラギン酸、グリシン、グルタミンなどが挙げられる。一方、グルタミン酸 (Fig. 5-1-3a) は飼育開始時 22.95  $\mu\text{mol}$  と総量の 15% を占める重要な成分である。しかし、無酸素飼育中、含量は徐々に下降し飼育終了時の 25 日目には 13.95  $\mu\text{mol}$  と約 40% 減少した。

30 における個々の遊離アミノ酸の変動 (Table 5-1-6, Fig. 5-1-4a,b) では、20 飼育と同様アラニン (Fig. 5-1-4a) の変動が大きく、遊離アミノ酸変動の大半を占めた。変動のパターンは 20 飼育に比べ急激に変動した。すなわち、飼育開始時に 48  $\mu\text{mol}$  検出されたアラニンが 1 時間後には 73.3  $\mu\text{mol}$  と約 1.5 倍の上昇を認めた。これ以降、ほぼ一定の値で推移し、飼育終了付近の 10 日目 (最高値 86.0  $\mu\text{mol}$ ) に多少増加した。次いで、グリシン (Fig. 5-1-4a) がアラニンと同様、飼育初期段階で 7.8  $\mu\text{mol}$  から 16.1  $\mu\text{mol}$  と約 2.3 倍の急激な上昇を示した。しかし、2 時間目以降顕著な変動は示さなかった。その他、プロリン、バリン、イソロイシン、ロイシン、リシン、アルギニン (Fig. 5-1-4a,b) が無酸素飼育中にかなり増加し、20 飼育と同様の傾向を示した。特に、プロリン (Fig. 5-1-4a) は変動が大きく、飼育開始時 3.6  $\mu\text{mol}$  が飼育終了時には 15.6  $\mu\text{mol}$  と約 4.3 倍の上昇を示した。また、飼育終了付近 (10 日目) で急激な増加を示し注目された。アスパラギン酸や  $\gamma$ -アラニンは飼育期間中あまり変動しなかった。他方、グルタミン酸 (Fig. 5-1-4a) は 20 同様、その含量は徐々に下降し飼育終了時には初期値 (24.7  $\mu\text{mol}$ ) に比べ約 40% の減少を示した。

無酸素適応時の生体成分変動と比較するため、20 および 30 の酸素が十分な環境下で飼育したときの生体成分の変動を Table 5-1-7 に示した。まず、20 では遊離アミノ酸は飼育 21 日経過時でも初期値とほとんど変わらなかった。30 においても飼育 8 日目の遊離アミノ酸はグリシンがやや上昇し、 $\gamma$ -アラニンがやや減少した以外はほとんど初期値と変わらなかった。

**有機酸:** 20 における有機酸の変動 (Table 5-1-8 および Fig. 5-1-5) において、まず有機酸総量は飼育開始 3 時間目から上昇傾向が観察され、以後 21 日目に最高値 (146.6  $\mu\text{mol}$ ) に達するまで上

昇し続け、初期値に比べ約 6.8 倍の増加を認めた。アミノ酸の変動に比べより早い時期に上昇することがわかった。個々の成分ではコハク酸の変動が大きく、コハク酸 1 成分で有機酸変動のほとんどを占めた。変動パターンは飼育開始 3 時間目から上昇が認められ、1 日目で約 2.5 倍 (25.4  $\mu\text{mol}$ )、2 日目で約 5 倍 (43.3  $\mu\text{mol}$ )、7 日目で約 7 倍 (71.3  $\mu\text{mol}$ )、14 日目には最高値の 103.7  $\mu\text{mol}$  を記録し、飼育開始時 (10.9  $\mu\text{mol}$ ) に比べ、約 10 倍増加した。しかし、14 日目で降減少に転じ、飼育終了の 25 日目には 59.5  $\mu\text{mol}$  まで減少した。次いで、プロピオン酸の変動が大きく、特徴的な変動を示した。すなわち、飼育開始時から 2 日目まで全く検出されず、4 日目に約 3  $\mu\text{mol}$  検出された。以後、11 日目に 17.9  $\mu\text{mol}$  と急激に上昇し、飼育を終了した 25 日目には 34.1  $\mu\text{mol}$  と最高値を示した。酢酸の変動も上記 2 成分に次いで大きかった。変動パターンはプロピオン酸に類似しており、初期値 (3.4  $\mu\text{mol}$ ) に比べ、最高値を記録した 25 日目には 16.2  $\mu\text{mol}$  と約 4.8 倍の増加を認めた。乳酸の変動は 4 日目までやや減少傾向を示したが、以後飼育終了まで上昇傾向を認めた。その他、リンゴ酸、ギ酸、フマル酸およびピログルタミン酸には顕著な変動は認められなかった。

20 好気条件下における有機酸の変動 (Table 5-1-9) では、飼育開始時に比べ、21 日目ではプロピオン酸は全く検出されず、プロピオン酸は主に嫌気状態で代謝される有機酸であると思われた。また、コハク酸と酢酸が 21 日目で初期値に比べ約 2 倍の、それぞれ 14.4  $\mu\text{mol}$  と 7.4  $\mu\text{mol}$  の値を示したが、無酸素条件下の 21 日目の値 (97.3  $\mu\text{mol}$  と 12.5  $\mu\text{mol}$ ) と比べ含量が著しく少なく、両成分は主として嫌気代謝に関与する成分と思われた。なお、リンゴ酸、乳酸、ギ酸およびフマル酸はほとんど変動しなかった。

30 における有機酸の変動 (Table 5-1-10 および Fig. 5-1-6) において、有機酸総量は飼育 1 時間目よりわずかな上昇が観察され、以後 10 日目まで上昇し、初期値に比べ約 6.2 倍 (143.8  $\mu\text{mol}$ ) の増加を認めた。30 飼育は 20 飼育に比べ、無酸素に対して早期に変動した。しかし、有機酸の変動は遊離アミノ酸の変動に比べ応答が遅かった。個々の成分では 20 飼育同様コハク酸の変動が大きく、飼育開始時 8.2  $\mu\text{mol}$  が 1 時間後には 12.9  $\mu\text{mol}$  (約 1.6 倍)、3 時間で 18.8  $\mu\text{mol}$  (2.3 倍)、6 時間で 25.2  $\mu\text{mol}$  (3.1 倍)、24 時間で 41.1  $\mu\text{mol}$  (5 倍)、2 日目で 59.5  $\mu\text{mol}$  (7.3 倍)、10 日目には最高値の 74.8  $\mu\text{mol}$  (9.1 倍) まで達した。次いで、プロピオン酸の変動が大きく、特徴的な変動を示した。20 飼育同様、飼育開始時から 12 時間目まで全く検出されず、24 時間後に約 7.8  $\mu\text{mol}$  検出された。以後、3 日目に 23.4  $\mu\text{mol}$  と急激に上昇し、飼育 6 日目には 45.2  $\mu\text{mol}$  と最高値を示し、以後 10 日目に多少の減少が認められた。酢酸の変動も上記 2 成分に次いで大きく、しかも変動パターンはプロピオン酸に類似していた。すなわち、初期値 (5.5  $\mu\text{mol}$ ) に比べ、最高値を記録した 6 日目には 17.1  $\mu\text{mol}$  と約 3.1 倍の増加を示した。乳酸の変動は飼育開始から 10 日目までほとんど変動しなかった。その他、リンゴ酸、ギ酸、フマル酸およびピログルタミン酸においても顕著な変動は認められなかった。

30 好気条件下における有機酸の変動 (Table 5-1-11) では、飼育開始時に比べ 8 日目までプロピオン酸は全く検出されず、20 飼育同様、プロピオン酸は嫌気代謝時に蓄積する有機酸であると

思われる。また、コハク酸と酢酸が 8 日目に初期値と比べやや増加したが、無酸素条件下の最高値（74.8  $\mu\text{mol}$  と 19.5  $\mu\text{mol}$ ）と比べ、含量が極めて少なく、両成分は嫌気代謝に關与する成分と思われる。なお、リンゴ酸、乳酸、ギ酸、フマル酸およびピログルタミン酸には顕著な変動は認められなかった。

**アデニンヌクレオチド：**20 におけるアデニンヌクレオチドの変動（Table 5-1-12, Fig. 5-1-7）では、エネルギー通貨とされる ATP の変動は飼育開始数時間と 4 日目に減少した以外はほぼ一定の値で 21 日目まで推移し、飼育終了時の 25 日目にまた減少した。しかし、ADP および AMP 含量には ATP ほどの変動は観察されなかった。また、ATP、ADP および AMP の合計はほぼ一定の値を示し、ATP の供給が常に行われていたものと判断される。一方、IMP は特徴的な変動を示した。すなわち、無酸素飼育開始 2 日目まで 30  $\mu\text{mol}$  前後の値を示したが、4 日目以降急激な減少に転じ、25 日目には検出されなかった。

30 におけるアデニンヌクレオチドの変動（Table 5-1-13, Fig. 5-1-8）では、ATP の変動は 24 時間目にやや減少した以外はほぼ一定の値で 10 日目まで推移した。しかし、ADP および AMP 含量には ATP ほどの変動は観察されなかった。また、ATP、ADP および AMP の合計はほぼ一定の値を示し、20 の飼育と同様、ATP の供給が常に行われていたものと判断される。他方、IMP も 20 飼育と同じ特徴的な変動を示し、無酸素飼育開始 6 時間目までは 20  $\mu\text{mol}$  以上の値を示したが、9 時間目以降急激な減少に転じ、3 日目以降は検出されないときもあった。嫌気代謝が進行中に IMP だけがなぜ減少するのか興味ある問題である。

**グリコーゲン：**20 および 30 無酸素飼育時のヤマトシジミ軟体部のグリコーゲン含量の変動を黒丸実線で、対照として好気条件下で飼育したときのグリコーゲン含量の変動を白丸点線で示した（Fig. 5-1-9）。

20 におけるグリコーゲンの変動は無酸素飼育開始時の 3.5g/100g（以後 g と省略する）が徐々に減少し、飼育 25 日目には 1.6g まで低下した。しかし、好気条件下における飼育ではグリコーゲンは 21 日目で 3.1g 検出され、飼育開始からわずかな減少にとどまった。

30 におけるグリコーゲンの変動は 20 に比べ、無酸素状態に曝されると速やかに応答した。飼育開始時 3.9g 認めたものが徐々に減少し、飼育 10 日目には 1.1g まで低下した。しかし、好気条件下における飼育ではグリコーゲンは 8 日目で 3.5g 検出され、20 の好気飼育同様わずかな減少にとどまった。

これらより、無酸素状態でヤマトシジミを飼育した場合、グリコーゲンを消費してエネルギー産生することが推測される。

**オクトピン：**20 および 30 無酸素飼育時のヤマトシジミ軟体部のオクトピン含量の変動を Fig. 5-1-10 に示した。

20 におけるオクトピンの変動は無酸素飼育開始時の 1.09mg が飼育 3 時間目で急激に減少し、その後 7 日目までほぼ一定の値で推移した。30 においてもオクトピンの変動は 20 と同様で、無



酸素状態に曝されると速やかに応答した。飼育開始時の 1.03mg が飼育 3 時間で半減し、6 日目には 0.07mg まで低下した。なお、アラノピンなど他の酸性オピン類は本実験では検出されなかった。

## 考察

ヤマトシジミを無酸素状態に曝すと、水分含量が上昇することを観察した。佐伯・熊谷 (1989) によると、グリコーゲンの減少時に細胞の空隙を埋めるため、水分が上昇すると報告している。水分とグリコーゲンとの関連では、アサリ (佐伯・熊谷, 1982; 白石ら, 1995), マガキ (高木・清水, 1963), ムラサキイガイ (de Zwaan & Zandee, 1972; 白石ら, 1986) で同様の結果が見られる。本研究においても、無酸素状態で飼育すると顕著なグリコーゲンの減少が観察され、それと同時に水分の上昇を認めた。特に、30 におけるグリコーゲンと水分含量の消長はよく対応しており、ヤマトシジミもグリコーゲンの減少分を水分で補うと思われる。

全窒素量について、これまで無酸素呼吸時のタンパク質の変動に関する報告は見当たらない。しかし、ヤマトシジミ軟体部中の全窒素量が無酸素状態においてもほとんど変動しなかったことより、ヤマトシジミはエネルギー源としてタンパク質を利用しないものと思われる。

エキス窒素量および遊離アミノ酸総量の変動に関しては、無酸素飼育開始直後から急激に増加し、飼育水温が高いほど増加速度は速いという結果を得た。これらは後述のアミノ酸の変動とよく対応している。

グリコーゲンをはじめ、遊離アミノ酸、コハク酸やピルビン酸などの有機酸、オピン類など嫌氣的解糖による代謝産物の研究が海産の二枚貝 (カキの類 (*Crassostrea*) やイガイの類 (*Mytilus*) およびテキサスウミシジミの類 (*Rangia*)) について主に欧米を中心に研究され、二枚貝の低酸素適応のメカニズムが解明されつつある (Baginski & Pierce, 1975; Collicutt & Hochachka, 1977; Bowlus & Somero, 1979; Henry *et al.*, 1980; Dando *et al.*, 1981; Zurburg & de Zwaan, 1981; de Zwaan & Zurburg, 1981; de Zwaan *et al.*, 1981; Powell *et al.*, 1982; Hochachka, 1984; Hochachka & Somero, 1984; Holwerda *et al.*, 1984; Gade & Grieshaber, 1986)。それらによると、貧酸素状態におくと複数の嫌氣的最終代謝産物、すなわちアミノ酸のアラニン、有機酸のコハク酸やプロピオン酸、オピン類のアラノピンやストロンピンが蓄積することが知られている。無酸素状態の初期段階ではコハク酸とアラニンが生成され、無酸素状態の後半の段階でプロピオン酸が生成されるという (Hochachka, 1984)。本研究においても、無酸素飼育開始直後から顕著なコハク酸とアラニンの増加が観察され、無酸素の初期段階において両成分がヤマトシジミの嫌氣代謝の重要な産物であることがわかる。特に、高水温で飼育したヤマトシジミほど蓄積速度が速いのが注目される。また、プロピオン酸は無酸素 20 飼育で 2 日目、30 で 12 時間目まで検出されず、その後検出されてから急激に増加した。このことより、プロピオン酸はイガイ (de Zwaan *et al.*, 1981) などでも観察されたように、無酸素状態の後半に主に代謝される産物と判断される。ヤマトシジミにおいて、上記以

外で顕著に蓄積が認められた成分として、アミノ酸ではプロリン、有機酸では酢酸があり、しかも無酸素状態の後半から増加傾向が目立ち、プロピオン酸と同様の変動パターンを示した。

無酸素状態におけるグリコーゲンの消長に関しては、ムラサキガイ (de Zwaan & Zandee, 1972) や淡水産の *Pleurobema coccineum* (Badman & Chin, 1973) で研究されている。それらによると無酸素状態でグリコーゲンの消費が激しく、24 時間の無酸素飼育で初期値の約 30% が減少すると報告されている。本研究においても無酸素飼育で顕著なグリコーゲンの減少を観察した。さらに、20 より 30 無酸素飼育時のグリコーゲンの減少が著しかった。また、グリコーゲンが約 30% 減少するのに要した時間は 20 飼育で約 7 日間、30 飼育で約 3 日間であった。

二枚貝の無酸素代謝で注目される成分としてオピン類が挙げられる。Livingston *et al.* (1983) は広範な動物についてオピンドヒドロゲナーゼ類の分布を調べ、高い活性を示すものは環形動物と軟体動物であるが、注目されるのはすべてが海産種で汽水や淡水産は一部筋肉組織に弱いオクトピンドヒドロゲナーゼ活性はあるものの、オクトピン、アラノピン、ストロンピンの脱水素酵素はともに検出されないという。本研究でも、オクトピンがごく少量検出されたが、他の酸性オピンの存在は認められなかった。

二枚貝は環境が悪化すると貝殻を閉じ、環境の回復を待つ。貝殻を閉じた二枚貝は水管での濾過水量を低下させるとともに酸素の取り込み量も減少させる (Thompson & Bayne, 1972)。貝殻という狭い閉鎖系内で長時間の生存を可能にさせるためには、エネルギーの消費と老廃物の蓄積をできるだけ避ける必要がある。Gade (1983) はミノガイの仲間 (*Lima hians*) を空中放置したときの ATP の消費量を調べ、はじめの 2 時間に比べ、次の 15 時間はその消費量が 1/10 に低下すると報告している。また、彼は二枚貝の低酸素環境下でのエネルギーの獲得は、嫌氣的解糖反応に依存する割合が大きいと述べている。本研究においても、無酸素環境での飼育中、ATP 含量にほとんど変動がなく、嫌氣的解糖系による供給がおこなわれていることが推測される。

これまでの研究から、Hochachka (1984) は海産の二枚貝における低酸素適応のメカニズムを下記のようにまとめている。

- 1) 貯蔵エネルギーとしてグリコーゲンおよびアミノ酸がある。
- 2) 細胞質およびミトコンドリア中の酸化還元調節のメカニズムとしては、細胞質中ではグルコースとアスパラギン酸の共役代謝、アラノピン生成による NAD<sup>+</sup> の供給、ミトコンドリア中ではコハク酸関与の TCA 回路の逆回転による NAD<sup>+</sup> の供給
- 3) コエンザイム A 供給メカニズムとしてコハク酸チオキナーゼとプロピオン酸チオキナーゼによる共役およびケトカルボン酸脱水素酵素とチオキナーゼ類による共役の可能性
- 4) ATP の収率として グルコースからプロピオン酸への発酵はグルコース 1mol あたり ATP6mol。アスパラギン酸からコハク酸への発酵で ATP1mol
- 5) 解糖で生じる共役中間体の数と種類を調節するためのメカニズムがある。共役中間体としては トリオース-P, ヘキソース-P, フォスフォエノールピルビン酸, アセチル CoA, -ケトグルタル

酸，サクシニル CoA，オキザロ酢酸の計 8 種である。

6)異なる種類および量の最終産物を生成するメカニズムがあり，結果としてコハク酸，プロピオン酸，アラニン，アラノピンなどのオピン類が最終産物として検出される。

上記のメカニズムを図示すると Fig 5-1-11 のようになる。

本研究において，最終代謝産物などからヤマトシジミの低酸素適応のメカニズムは以下のような

1)海産二枚貝と同様，貯蔵エネルギーとしてグリコーゲンおよびアミノ酸が存在する。

2)酸化還元調節のメカニズムとして，細胞質中ではグルコースとアスパラギン酸の共役代謝，乳酸生成による NAD<sup>+</sup>の供給，アルコール生成による NAD<sup>+</sup>の供給の可能性，ミトコンドリア中ではコハク酸関与の TCA 回路の逆回転による NAD<sup>+</sup>の供給，アルギニン，グルタミン酸から  $\alpha$ -ケトグルタル酸とプロリン生成における共役が考えられ，海産二枚貝より多くの調節メカニズムを有する。

3)コエンザイム A 供給のメカニズムとしてコハク酸チオキナーゼとプロピオン酸チオキナーゼの共役，ピルビン酸脱水素酵素と酢酸チオキナーゼによる共役，さらにケトカルボン酸脱水素酵素とチオキナーゼ類による共役の可能性？があり，海産二枚貝よりコエンザイム A 供給メカニズムが多い。

4)ATP の収率として グルコースからプロピオン酸で ATP6mol。 アスパラギン酸からコハク酸最終的にプロピオン酸で ATP2mol。 グルタミン酸からコハク酸最終的にプロピオン酸で ATP2mol。 グルコースから酢酸で ATP4mol が供給され，海産二枚貝より多くの ATP を供給できる。

5)解糖で生じる共役中間体の数と種類を調節するためのメカニズムがある。共役中間体としては トリオース-P，ヘキソース-P，フォスフォエノールピルビン酸，アセチル CoA， $\alpha$ -ケトグルタル酸，サクシニル CoA，オキザロ酢酸の計 8 種で海産二枚貝と同様である。

6)異なる種類および量の最終産物を生成するメカニズムがあり，結果としてコハク酸，プロピオン酸，酢酸，乳酸，アラニンおよびプロリンが最終産物として検出され，海産二枚貝より多種である。

上記のメカニズムを図示すると Fig 5-1-12 のようになる。

このようにヤマトシジミの無酸素環境に適応する能力は，海産のカキ類やイガイ類よりも優れていることが推測される。

## 第 2 節 貧酸素適応

本節では，溶存酸素飽和状態の密封した実験水槽にヤマトシジミを封入し，呼吸による溶存酸素の減少と，それによって生ずる貧酸素状態におけるヤマトシジミの生体成分の変動を調べ，酸素不

足に耐え得る代謝メカニズムの解明を目的とした。

## 材料および方法

**試料および飼育方法** 第3章第3節実験2の方法に従った。

**分析方法** 本章第1節と同様の方法で行った。

## 結果

閉鎖系の実験水槽中でヤマトシジミを飼育すると、水槽内の溶存酸素濃度は飼育直後(6.8mg/ℓ)から4時間目(0.94mg)までに急激に減少した。その後極めて緩やかに減少し、12時間目に0.55mg、24時間目では0.23mgまで低下し、以後46時間目まで溶存酸素量は変動せず、水槽内が無酸素状態(0.05mg以下)になったのは48時間目であった(Fig. 5-2-1)。なお、飼育直後から4時間目まではヤマトシジミは溶存酸素を1時間当たり1.1~2.1mg/ℓ消費しており、この間は好氣的条件の飼育環境と考えられた。しかし、5時間目から48時間目まで酸素消費量は極めて少なく貧酸素状態におかれたものと判断された。なお、48時間目以降は酸素消費は観察されなかったため無酸素状態の環境下にあったと判断した。

**水分含量**(Table 5-2-1 および Fig. 5-2-2) : 飼育開始直後82.0%の値を示し、好氣的条件時(実験開始時から4時間目まで)および貧酸素状態時(実験開始5時間目から48時間目まで)においてほぼ一定の値で推移し、以後4日目まで多少の変動はあるものの一定の値で推移した。無酸素状態時(実験開始48時間以降)になってから2日後(実験開始から4日目)以降増加傾向が認められ、8日目には86.9%と最高値を示した。

**全窒素量**(Table 5-2-1 および Fig. 5-2-2) : 全窒素量は好氣的条件時や貧酸素状態時ではさほど変動しなかった。しかし、無酸素状態になった2日目以降無酸素状態が続くと上昇する傾向が認められた。

**エキス窒素量**(Table 5-2-1, Fig 5-2-2) : 飼育開始時の14.1 mgが、好氣的条件時、貧酸素状態時そして無酸素状態時を通して、実験終了日の8日目まで顕著な増減は認めなかった。

**遊離アミノ酸**(Table 5-2-1 および Fig. 5-2-3a, b) : まず遊離アミノ酸総量(Fig. 5-2-3a)は、飼育開始から好氣的条件時、貧酸素状態時の途中(9時間目)まで多少の減少傾向が認められた。以後緩やかな上昇に転じ、無酸素状態になって3日後の飼育開始5日目に271.7 μmolと最高値を記録した。

次に、個々の遊離アミノ酸の変動では、アラニン(Fig. 5-2-3a)が好氣的状態時から貧酸素状態時の9時間目までやや減少した。これ以降、無酸素状態になって1日後の3日目まで緩やかに上昇し、4日目以降やや急激な上昇に転じた。無酸素状態になって3日後の飼育開始5日目に140.2mg

と最高値を記録した。

飼育中に上昇した高含量成分は、プロリン、バリン、イソロイシン、ロイシン、リシン、アルギニンであった。中でも、プロリン (Fig. 5-2-3a) は、飼育開始時から 2 日目までの好気条件時から貧酸素状態時ではさほど変動せず、無酸素状態になった 2 日目を以降上昇し、飼育終了時の 8 日目には 13.6  $\mu\text{mol}$  と初期値 (4.6  $\mu\text{mol}$ ) の約 3 倍の増加量を示した。好气的条件時、貧酸素状態時、無酸素状態時を通して、飼育期間中あまり変動しなかった成分としては、トレオニン、グリシンなどが挙げられる。一方、グルタミン酸 (Fig. 5-2-3a) は飼育開始時 29.2  $\mu\text{mol}$  と総量の 15% を占める重要な成分である。しかし、飼育中含量は徐々に下降し、特に無酸素状態に達した 2 日目を以降に減少傾向が顕著で、飼育終了時の 8 日目には 11.9  $\mu\text{mol}$  と約 60% 減少した。含量は低いアスパラギン酸もグルタミン酸と同様の変動を示した。

**有機酸** (Table 5-2-2 および Fig. 5-2-4) : 有機酸総量は飼育開始から好气的条件時、貧酸素状態時の途中 (12 時間目) までに大きな変動は認められなかった。しかし、貧酸素状態時の 18 時間目を以降、無酸素状態になって 3 日後の 5 日目まで急増し、初期値に比べ約 3.9 倍増の最高値 (104.3  $\mu\text{mol}$ ) を記録した。個々の成分では、コハク酸は飼育開始から好气的条件時の間 (4 時間目まで) に変動は観察されなかったが、貧酸素状態になって 4 時間後の 9 時間目を以降急激な上昇が認められ、無酸素状態になって 3 日後の 5 日目には最高値の 88.1  $\mu\text{mol}$  を記録し、飼育開始時 (13.8  $\mu\text{mol}$ ) に比べ、約 6.4 倍の増加を認めた。しかし、その後飼育終了の 8 日目には 9.6  $\mu\text{mol}$  まで激減した。次いで、プロピオン酸が特徴的な変動を示した (Fig. 5-2-4)。すなわち、飼育開始時から無酸素状態になって半日後の 2.5 日目まで全く検出されず、無酸素状態になって 1 日後の 3 日目を以降 5 日目までに少量検出されただけであったが、飼育終了時の 8 日目には 23.7  $\mu\text{mol}$  と急激に上昇し、有機酸中最高値を示した。酢酸の変動も上記 2 成分に次いで大きかった。変動パターンはプロピオン酸に類似しており、初期値 (5.14  $\mu\text{mol}$ ) に比べ、最高値を記録した 8 日目には 17.3  $\mu\text{mol}$  と約 3.4 倍の増加を認めた (Fig. 5-2-4)。乳酸の変動は好气的条件時と貧酸素状態時の間 (2 日目まで) は著しく増減したが、無酸素状態になって 2 日後の 4 日目を以降増加傾向を示した。リンゴ酸はコハク酸と同様の変動パターンを示した。その他、ギ酸、フマル酸およびピログルタミン酸において顕著な変動は認められなかった (Fig. 5-2-4)。

**アデニンヌクレオチド** (Table 5-2-1, Fig. 5-2-5) : エネルギー通貨とされる ATP の変動は飼育開始から貧酸素状態になって 1 時間後の 6 時間まで、増減した以外はほぼ一定の値で 4 日目まで推移し、無酸素状態になって 3 日後の 5 日目にやや減少した。ADP および AMP 含量は ATP ほどの変動は観察されなかった。また、ATP、ADP および AMP の合計はほぼ一定の値を示した。一方、IMP は特徴的な変動を示し、飼育開始から貧酸素状態時の 1 日目まで 20  $\mu\text{mol}$  前後の値を示したが、それ以後急激な減少に転じ、無酸素状態になって 3 日後の 5 日目には検出されなかった。これらより、無酸素状態においても常時 ATP の供給が行われていたものと判断される。

**グリコーゲン** (Fig. 5-2-6) : グリコーゲンは飼育開始時には 3.98g 認められた。貧酸素状態にな

って4時間後の9時間目までさほど大きな減少はなかった。しかしそれ以降、減少傾向が顕著で、無酸素状態になって6日後の8日目には0.7gまで低下した。

**オクトピン (Fig.5-2-6)** : オクトピンは飼育開始時の0.43 mgが、貧酸素状態になって7時間後の12時間目で急激に減少し、その後、貧酸素状態時(2日目まで)の間ほぼ一定の値で推移した。なお、アラノピンなど他の酸性オピン類は本実験では検出されなかった。

## 考察

本章第1節において無酸素状態の体内成分の動態を調べた。そこで、本節では溶存酸素が飽和状態の水槽において飼育を開始し、以後ヤマトシジミの呼吸により溶存酸素濃度が減少していく過程の中で、生体成分の変動について検討した。その結果、酸素消費量 (Fig. 5-2-1) より飼育開始後4時間目までは好氣的条件下の呼吸、48時間目までを貧酸素状態における呼吸、以後無酸素呼吸と判断した。成分変動では調べたほとんどの成分が貧酸素状態の48時間目まではさほど変動しなかった。しかし、コハク酸の変動は貧酸素状態に達した頃から上昇が観察され、酸素不足時に最初に蓄積する産物と思われた。有機酸では無酸素状態に達した2日目から5日目までコハク酸のみ蓄積した。無酸素状態が進行した5日目以降コハク酸は減少に転じたが、プロピオン酸、酢酸および乳酸が急激に上昇し、無酸素状態が進行したときの代謝産物と思われる。他方、遊離アミノ酸ではコハク酸ほど即時に蓄積する成分は認められなかったが、貧酸素状態が進行している9時間目以降から徐々にアラニンの増加が観察され、コハク酸同様5日目に最高値に達し、以後減少傾向を認めた。その他の成分ではプロリンが5日目以降も上昇し、無気代謝の最終段階で作用する成分と思われる。

以上の結果を総合すると、ヤマトシジミは貧酸素状態では主にコハク酸とアラニン蓄積系の代謝が進行する。次いで無酸素状態初期では、同様のコハク酸、アラニン蓄積系で対応するが、さらに無酸素が進行するとプロピオン酸、酢酸、乳酸およびプロリン蓄積系の代謝が進行し、無酸素状態に適応していると推測した。

酸素濃度の異なる環境で二枚貝を飼育し、遊離アミノ酸や有機酸の変動を調べた de Zwaan *et al.* (1991) はイガイ科の *Mytilus galloprovincialis* およびフネガイ科の *Scapharca inaequivalvis* の海産二枚貝を用いて調べている。それによると、*M. galloprovincialis* は飼育水の酸素濃度が3ppm以下から無酸素状態までアラニンとコハク酸の体内濃度が高まり、アスパラギン酸やアルギニンリン酸の濃度が反対に減少すると述べている。一方、*S. inaequivalvis* は酸素濃度が1ppm以下のより貧酸素状態になるとアラニンとコハク酸の急激な増加が観察され、反対に *M. galloprovincialis* と同様、アスパラギン酸の減少を観察したと報じている。

本研究においても、*S. inaequivalvis* と同様、酸素濃度1ppm以下の貧酸素状態の進行と共に、まずコハク酸とアラニンが蓄積し、アスパラギン酸が減少する点では一致した。しかし、ヤマトシジミは貧酸素状態が進行し、無酸素状態になるとアミノ酸ではプロリンの増加、有機酸ではプロピ

オン酸，酢酸および乳酸の蓄積が認められたことから，別の経路の代謝が進行し，上記の海産二枚貝より多くの代謝系が関与して無酸素状態に適応していると思われる。

以上より，ヤマトシジミは酸素濃度の程度と蓄積される代謝産物の濃度，もしくは無酸素状態に曝されている時間などにより，数々の無機的代謝系を選択し，機能させて無酸素状態に対応していると思われる。すなわち，ヤマトシジミは酸素濃度が 1ppm以下になると，まず，酸素消費量を急激に低下させ，グリコーゲンやアスパラギン酸などを利用して，コハク酸とアラニン蓄積する代謝系により，エネルギーを獲得する。次いで，無酸素状態になると，コハク酸濃度がかなりのレベルに達するまでコハク酸とアラニン蓄積系に依存してエネルギーを獲得する。次いで無酸素状態が進行すると，プロピオン酸，酢酸，乳酸およびプロリン蓄積系の代謝メカニズムを新たに導入してエネルギーを獲得するものと推測される。

Table 5-1-1. Analytical conditions of organic acid.

Column	Shim-pack SCR-102H (8.0 $\phi$ $\times$ 300mm L) 2-column serial connection. Equipped with a guard column SCR-102H (6.0 $\phi$ $\times$ 50mm L)
Mobile phase	5mM -toluenesulfonic acid aqueous solution
Flow rate	0.8m $\ell$ / min
Column temp.	40
Detector	CDD-6A

Table 5-1-2. Analytical conditions nucleotide.

Column	Shodex Asahipak GS-320 7G (7.6 $\phi$ $\times$ 500mm L) Equipped with a guard column GS-2G (7.6 $\phi$ $\times$ 50mm L)
Mobile phase	100mM NaH <sub>2</sub> PO <sub>4</sub> aqueous solution (pH 3.0)
Flow rate	0.8m $\ell$ / min
Column temp.	ambient temp.
Detector	UV (254nm)

Table 5-1-3. Analytical conditions of octopine.

Column	Shim-pack ODS-H (4.6 $\phi$ $\times$ 250mm L)
Mobile phase	A solution; 20% acetonitrile in 0.25MTris-HCl (pH 9.5) B solution; 80% acetonitrile
Flow rate	0.4m $\ell$ / min
Column temp.	ambient temp.
Detector	FS (Ex; 352nm, Em; 425nm)

Table 5-1-4. Analytical conditions of acidic opine

Column	TSKgel ODS-80Ts (4.6 $\phi$ $\times$ 250mm L)
Mobile phase	A solution; 10% acetonitrile in 140mM CH <sub>3</sub> COONa (pH 5.0) B solution; 60% acetonitrile
Flow rate	0.1m $\ell$ / min
Column temp.	40
Detector	UV (254nm)



Table 5-1-5. Changes in concentrations of free amino acids of the brackish water bivalve *C. japonica* exposed to the anoxial condition(dissolved oxygen < 0.05mg / ℓ) at 20 .

Time (hour or day)	0	1H	3H	6H	12H	24H	2D	4D	7D	11D	14D	18D	21D	25D
Water content (%)	82.2	82.2	82.1	82.8	83.1	84.0	83.7	83.7	82.9	83.6	83.9	84.7	84.4	84.5
Total (mg/100g)	1697	1741	1703	1631	1647	1604	1634	1700	1729	1737	1658	1607	1638	1738
nitrogen (mg/dry1g)	83.6	85.6	82.9	82.1	83.9	85.0	85.3	87.8	84.8	92.0	89.0	92.4	91.8	98.1
Extractive (mg/100g)	207.6	216.9	219.0	218.1	230.3	245.4	242.1	269.3	278.1	228.6	224.9	192.5	206.6	216.7
nitrogen (mg/dry1g)	11.7	12.2	12.2	12.7	13.6	15.3	14.9	16.5	16.3	13.9	14.0	12.6	13.2	14.0
Phospho serine	2.28	2.06	1.66	1.98	2.11	1.59	2.35	2.29	1.74	3.06	2.18	2.40	2.25	2.51
Taurine	0.90	1.26	1.25	1.07	1.09	0.90	0.83	0.74	0.75	0.93	0.94	1.04	1.08	0.88
Aspartic acid	3.88	3.93	3.99	3.63	3.69	4.09	3.69	4.19	3.43	4.21	3.55	4.37	4.09	4.12
Threonine	2.83	2.59	2.77	2.64	2.53	2.89	3.25	2.88	3.09	3.38	3.55	3.29	3.44	3.47
Serine	2.99	2.99	2.92	2.54	2.70	2.97	3.04	2.98	2.89	3.07	3.07	2.80	3.11	2.64
Glutamic acid	22.95	22.15	21.72	19.76	21.20	23.11	19.85	19.94	17.17	16.62	15.83	15.73	15.08	13.95
Glutamine	8.45	8.91	9.67	9.98	9.15	10.60	6.88	6.88	5.84	7.97	5.52	6.66	6.71	7.33
Proline	2.64	3.12	3.20	3.23	3.44	3.80	5.38	5.38	6.50	7.84	10.52	10.56	11.31	12.56
Glycine	13.54	16.01	14.80	14.55	12.37	14.90	14.79	13.48	14.95	15.26	14.56	13.84	12.63	15.38
Alanine	33.20	30.60	33.20	33.40	35.90	34.50	34.50	40.10	42.50	41.90	45.80	42.70	43.10	42.70
-Aminobutyric acid	0.44	0.44	0.43	0.68	0.63	0.24	0.24	0.30	0.23	0.41	0.36	0.44	0.50	0.75
Valine	2.25	2.11	2.43	3.08	2.22	2.62	3.04	2.93	3.30	3.96	4.40	4.63	4.60	5.40
Cystine	0.07	0.09	0.09	0.15	0.07	0.10	0.10	0.08	0.07	0.05	0.08	0.11	0.05	0.08
Methionine	0.26	0.15	0.30	0.23	0.24	0.25	0.41	0.41	0.67	0.69	0.67	0.70	0.90	1.08
Cystathionine	0.13	0.05	0.10	0.05	0.11	0.08	0.08	0.08	0.13	0.11	0.08	0.12	0.09	0.12
Isoleucine	1.37	1.20	1.49	1.42	1.44	1.62	2.06	2.01	2.32	2.93	3.03	3.19	3.18	3.84
Leucine	1.58	1.46	1.87	2.13	2.07	2.24	2.95	2.71	3.39	4.18	4.36	4.63	4.69	5.31
Tyrosine	1.21	1.12	1.29	1.25	1.21	1.48	1.63	1.69	1.81	2.09	2.23	2.42	2.44	2.53
Phenylalanine	0.75	0.75	0.85	0.81	0.79	0.87	1.11	1.23	1.42	1.88	1.80	2.14	2.02	2.62
-Alanine	7.31	7.63	7.52	6.59	6.84	9.05	7.92	9.43	9.12	10.47	10.11	10.71	10.00	11.01
Ammonia	10.91	10.58	8.54	10.94	6.61	6.62	9.02	6.50	6.88	9.68	8.04	7.30	10.56	8.35
Ornithine	3.95	4.25	4.23	4.88	3.63	4.16	5.20	4.18	4.38	4.94	4.84	5.39	4.65	5.42
Tryptophan	0.14	0.17	0.22	0.14	0.14	0.12	0.33	0.12	0.11	0.18	0.18	0.22	0.22	0.25
Lysine	4.23	4.46	4.39	4.53	4.33	4.75	5.50	4.83	5.48	6.38	6.25	7.64	6.27	8.34
Histidine	0.90	1.01	0.97	0.97	0.88	1.09	1.15	1.07	1.13	1.41	1.56	1.47	1.53	1.95
Arginine	6.58	6.84	7.09	6.91	6.22	7.64	6.80	6.94	6.81	7.77	8.09	7.13	7.25	8.52
Total	153.4	151.7	155.3	156.4	149.3	164.6	177.8	172.3	180.2	205.7	213.7	207.4	208.3	223.8
	9	3	6	8	8	7	8	8	9	7	2	5	2	6

Table 5-1-6. Changes in concentrations of free amino acids of the brackish water bivalve *C. japonica* exposed to the anoxial condition (dissolved oxygen < 0.05mg / ℓ) at 30 .

Time (hour or day)	0	1H	3H	6H	9H	12H	24H	2D	3D	4D	6D	10D
Water content (%)	81.1	82.0	82.8	83.2	83.5	82.7	82.4	83.3	83.7	84.0	84.4	85.6
Total (mg/100g)	1730	1686	1613	1611	1513	1663	1679	1599	1672	1590	1595	1570
nitrogen (mg/dry1g)	80.9	80.3	81.7	83.4	78.6	81.8	83.4	82.9	88.1	86.1	87.1	94.5
Extractive (mg/100g)	200.1	241.2	208.2	210.6	216.3	246.8	211.4	213.7	235.9	213.1	236.0	209.4
nitrogen (mg/dry1g)	10.6	13.4	12.1	12.5	13.1	14.3	12.0	12.8	14.5	13.3	15.1	14.5
Phospho serine	1.34	1.86	1.76	1.41	1.90	2.09	2.03	1.84	1.89	2.06	1.94	2.18
Taurine	0.97	0.89	1.16	1.19	1.60	1.20	1.23	1.48	1.32	2.05	1.79	2.05
Aspartic acid	3.90	3.76	4.59	4.38	3.78	3.95	3.76	3.91	4.38	4.46	4.24	4.70
Threonine	1.87	2.57	3.03	2.90	3.15	3.15	3.34	3.37	3.55	3.62	3.71	4.26
Serine	1.56	2.06	2.32	2.32	2.42	2.47	2.00	1.99	2.51	2.50	2.32	1.98
Glutamic acid	24.67	27.65	29.25	27.19	28.72	28.10	23.06	21.00	17.47	17.04	16.60	18.32
Glutamine	3.44	8.21	8.31	6.55	7.38	7.16	6.96	6.92	9.40	9.02	9.08	8.93
Proline	3.59	3.57	4.29	4.55	4.16	5.07	5.23	5.67	6.34	8.15	9.02	15.57
Glycine	7.75	16.13	14.79	15.77	14.36	15.47	14.30	14.27	16.91	14.81	14.85	16.09
Alanine	48.04	73.26	74.65	78.63	79.31	79.21	77.86	82.86	77.26	74.00	68.13	85.97
-Aminobutyric acid	0.15	0.43	0.39	0.46	0.53	0.34	0.50	0.46	0.54	0.55	0.44	0.74
Valine	1.27	2.09	2.33	2.44	2.59	2.52	2.96	3.12	3.82	3.95	4.22	5.57
Cystine	0.09	0.05	0.10	0.07	0.05	0.07	0.07	0.05	0.08	0.08	0.05	0.12
Methionine	0.32	0.52	0.47	0.56	0.53	0.54	0.61	0.68	0.82	1.01	0.99	1.49
Cystathionine	0.07	0.10	0.10	0.13	0.11	0.08	0.08	0.08	0.11	0.11	0.14	0.16
Isoleucine	0.81	1.14	1.33	1.50	1.48	1.50	1.78	1.96	2.48	2.91	3.03	4.08
Leucine	1.05	1.52	1.86	2.04	2.12	2.03	2.47	2.83	3.46	4.00	4.20	5.50
Tyrosine	0.99	1.26	1.44	1.54	1.47	1.44	1.76	1.85	2.34	2.31	2.72	3.26
Phenylalanine	0.70	0.71	0.84	0.97	0.95	1.01	1.24	1.38	1.78	1.82	2.17	3.11
-Alanine	13.30	11.97	12.72	12.83	11.90	12.39	11.41	11.16	10.88	12.42	12.37	14.26
Ammonia	8.71	8.17	7.18	7.00	6.42	6.80	9.02	8.10	11.55	13.24	8.30	8.99
Ornithine	9.77	4.45	4.44	4.64	4.08	4.50	3.95	4.17	3.48	3.55	3.49	4.04
Tryptophan	0.13	0.19	0.20	0.26	0.33	0.23	0.17	0.21	0.36	0.37	0.41	0.61
Lysine	2.32	4.79	4.77	5.13	5.43	5.38	5.56	5.86	6.80	6.80	7.59	9.02
Histidine	0.78	0.97	1.05	1.19	1.13	1.12	1.13	1.20	1.38	1.37	1.49	1.83
Arginine	5.41	6.70	6.94	7.28	6.85	7.00	7.63	7.15	8.59	8.22	8.57	9.25
Total	142.9	185.00	190.33	192.96	192.76	194.82	190.09	193.59	199.51	200.38	191.87	232.07

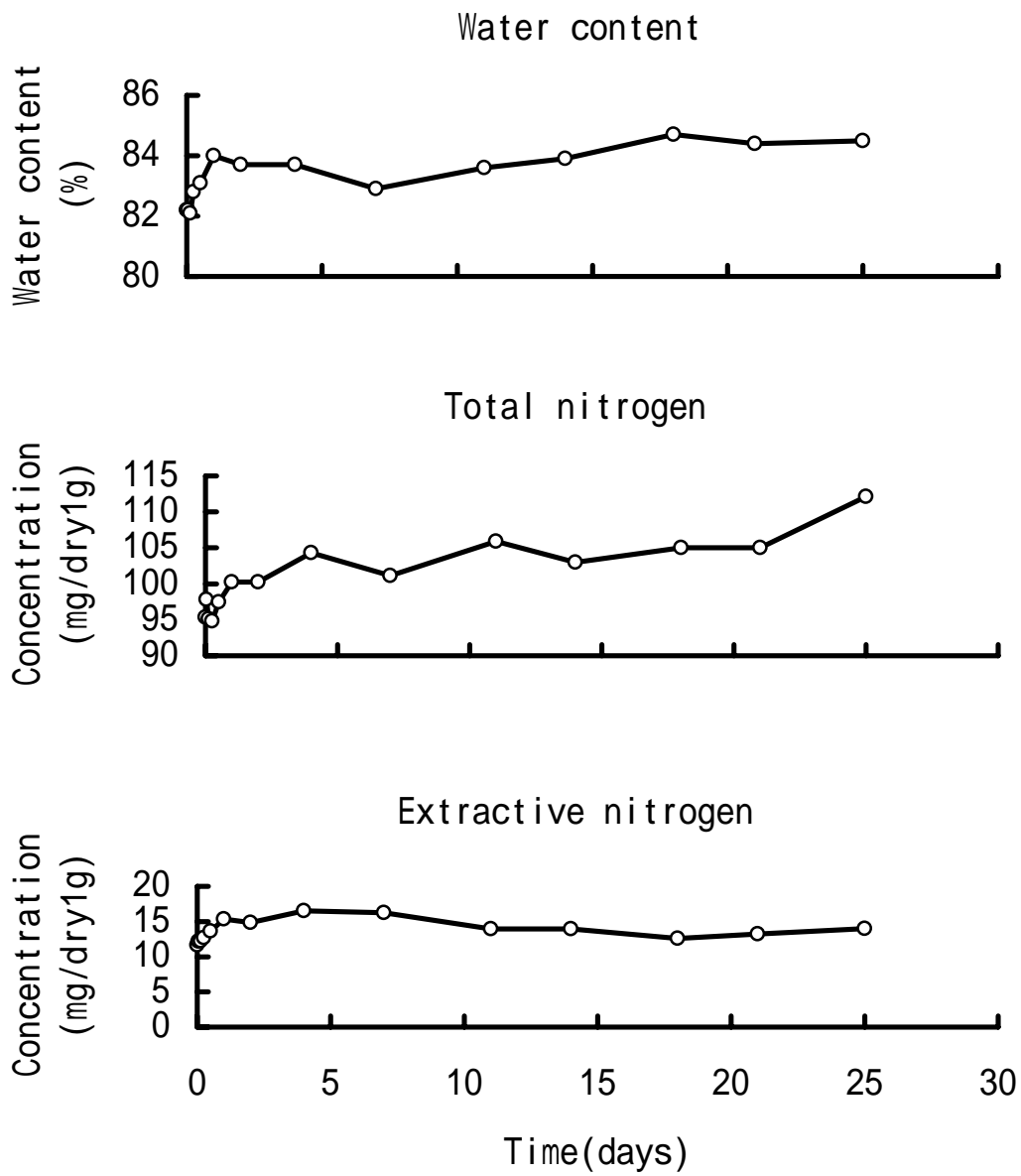


Fig. 5-1-1. Changes in water content, total nitrogen and extractive nitrogen of *C. japonica* exposed to the anoxic condition (dissolved oxygen < 0.05 mg / ℓ) at 20 °C.

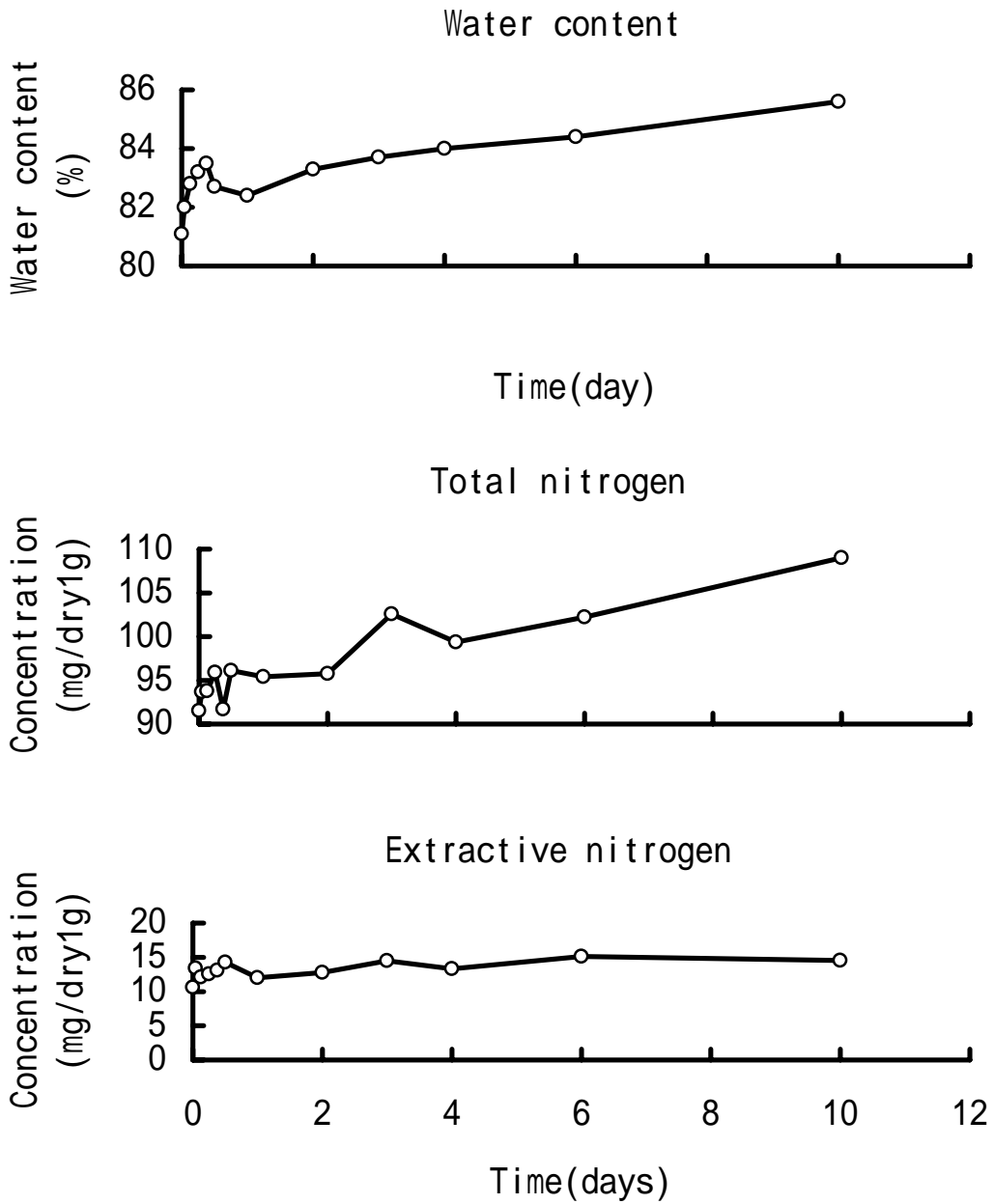


Fig. 5-1-2. Changes of water content, total nitrogen and extractive nitrogen in *C. japonica* exposed to the anoxic condition (dissolved oxygen  $< 0.05 \text{ mg} / \ell$ ) at 30 .

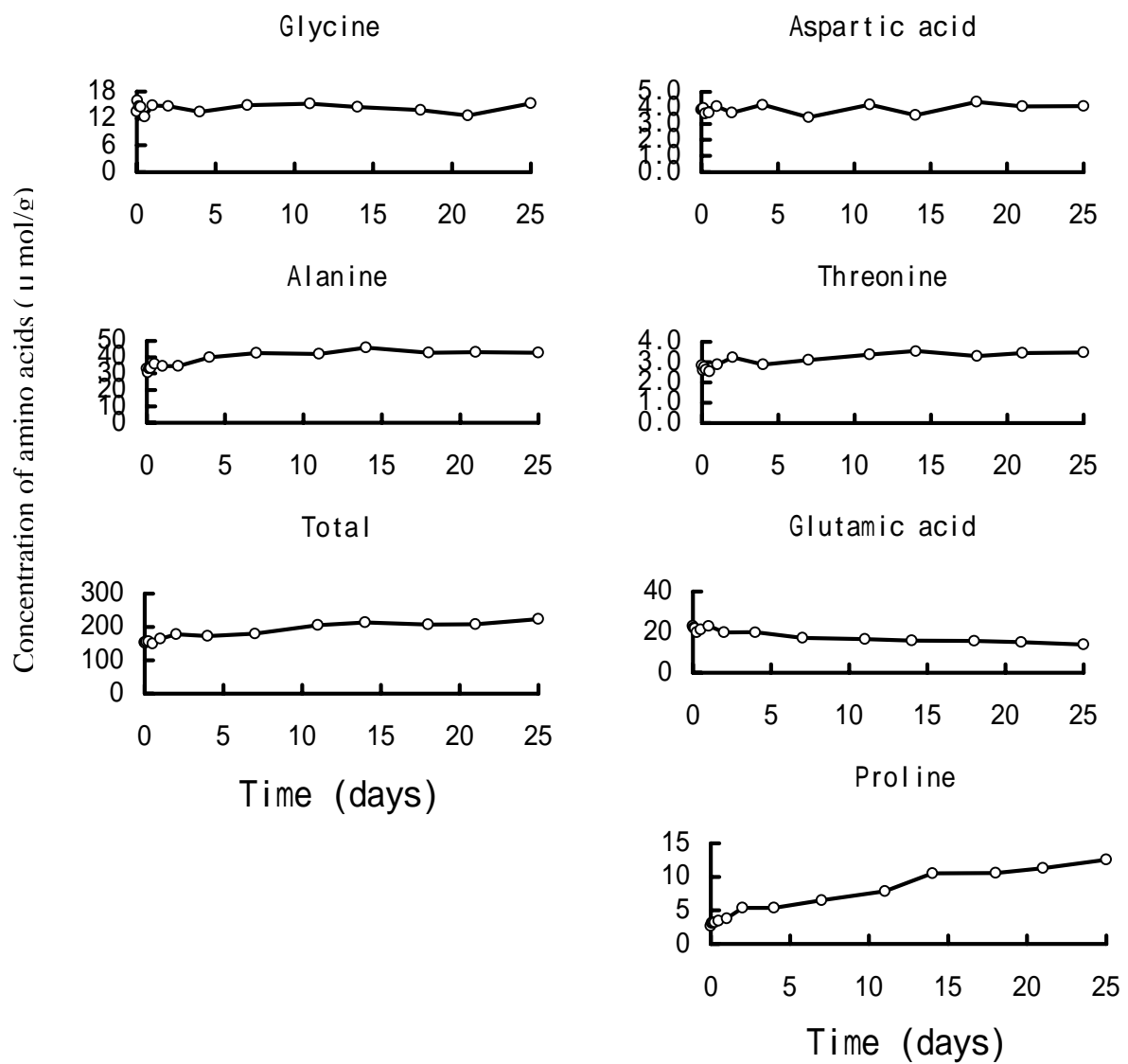


Fig. 5-1-3a. Changes in Gly, Ala, total free amino acid, Asp, Thr, Glu and Pro of *C. japonica* exposed to the anoxia condition (dissolved oxygen <math>< 0.05\text{mg} / \ell</math>) at 20 .

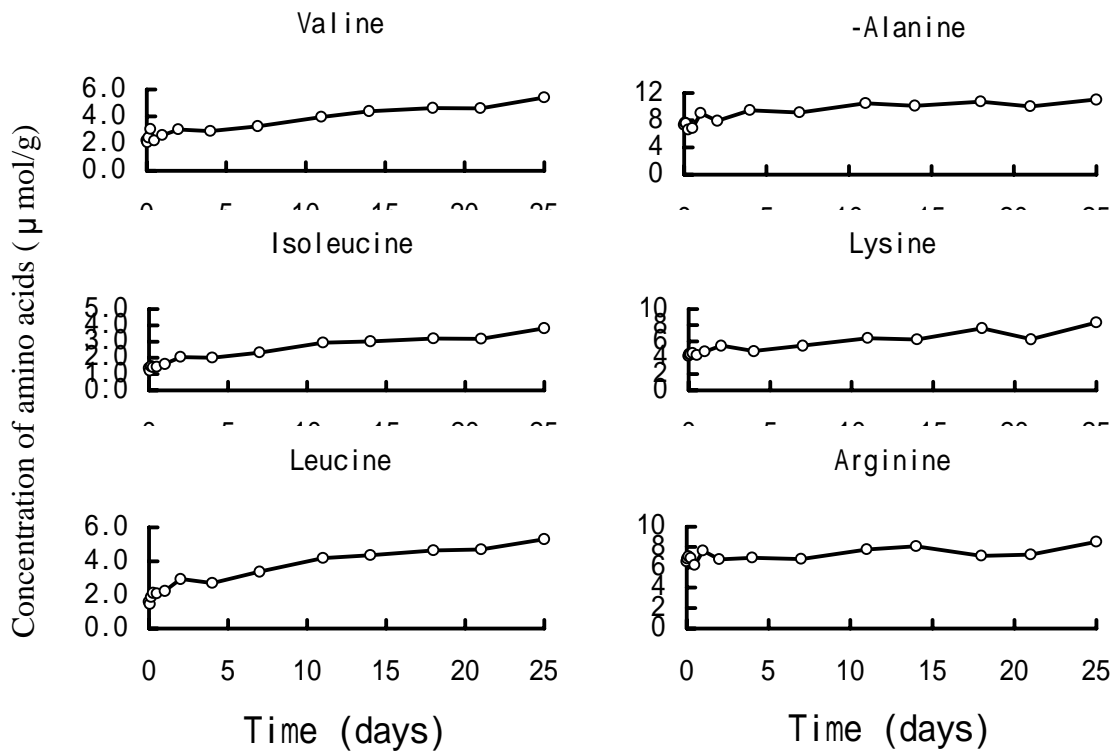


Fig. 5-1-3b. Changes in Val, Ile, Leu, -Ala, Lys and Arg of *C. jaonica* exposed to the anoxial condition(dissolved oxygen < 0.05mg / ℓ) at 20 .

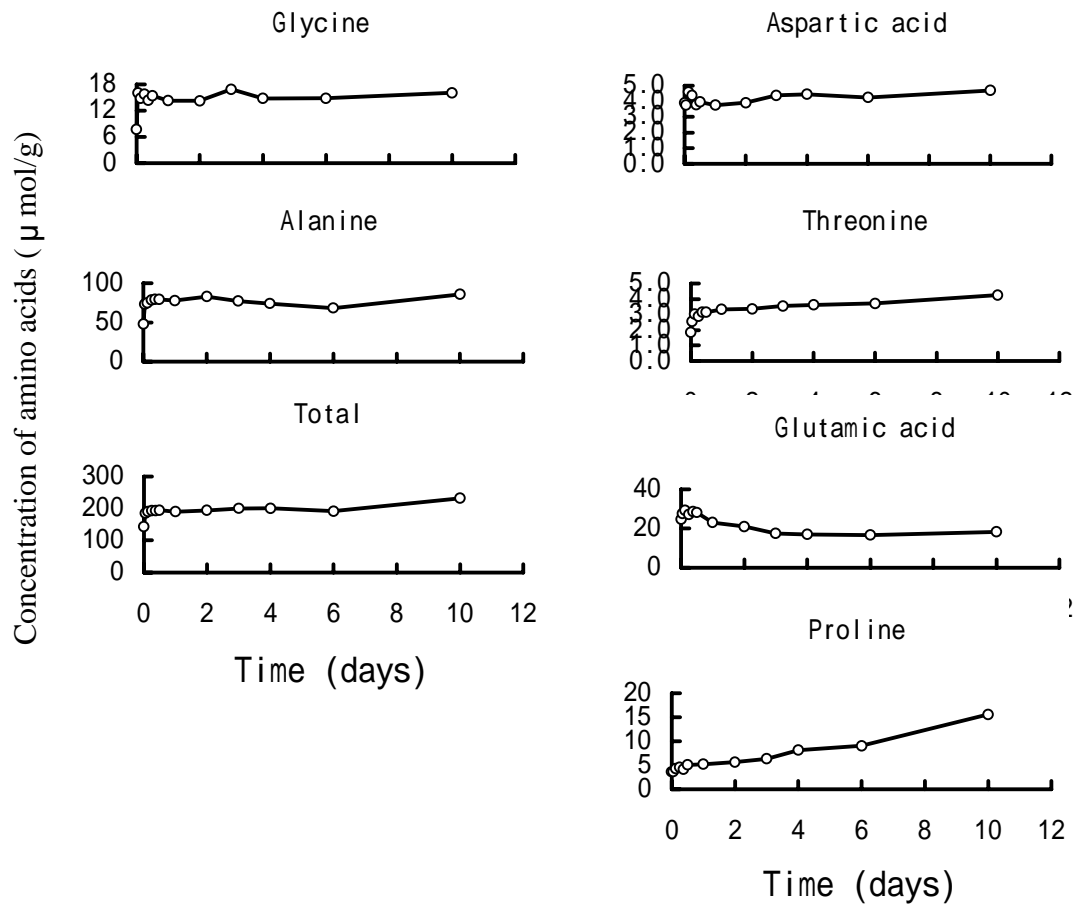


Fig. 5-1-4a. Changes in Gly, Ala, total free amino acid, Asp, Thr, Glu and Pro of *C. japonica* exposed to the anoxial condition(dissolved oxygen < 0.05mg / ℓ) at 30 .

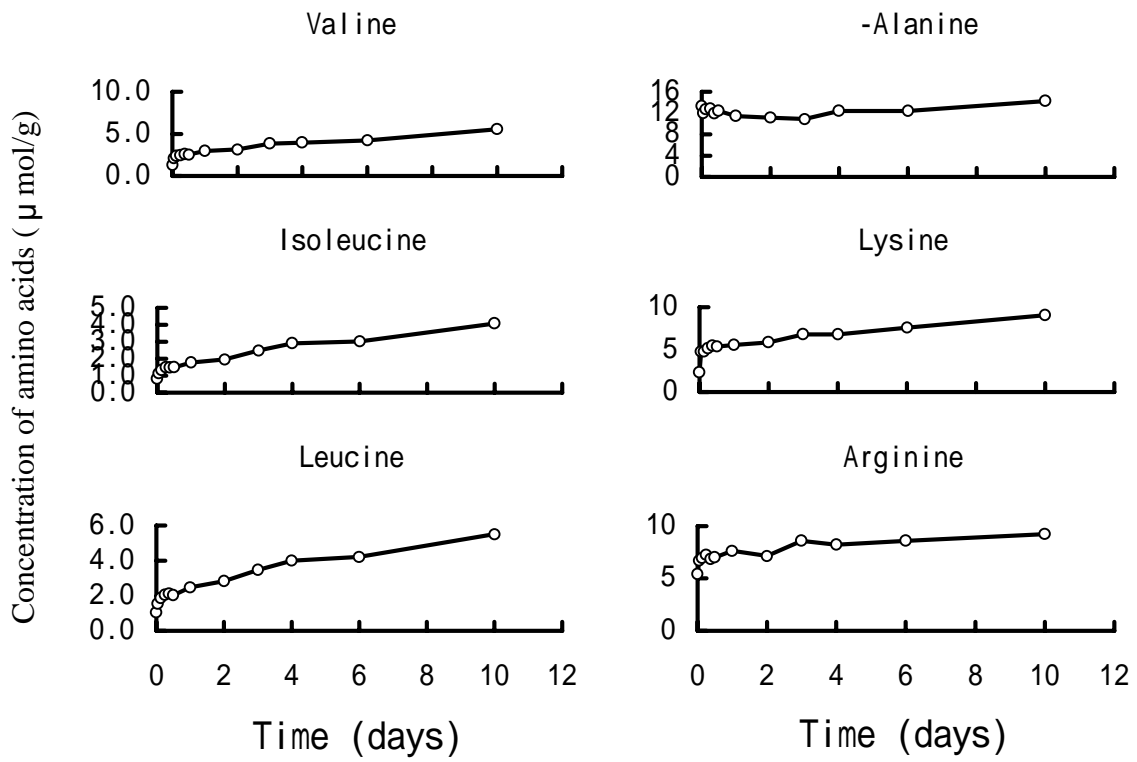


Fig. 5-1-4b. Changes in Val, Ile, Leu, -Ala, Lys and Arg of *C. jaonica* exposed to the anoxial condition(dissolved oxygen < 0.05mg / ℓ) at 30 .



Table 5-1-7. Changes in concentrations of free amino acids of the brackish water bivalve *C. japonica* exposed to the aerobic condition at 20(dissolved oxygen 8.83mg / ℓ) and 30 (dissolved oxygen 7.03mg / ℓ).

Time (day)	20		30	
	0	21D	0	8D
Water content (%)	82.2	82.2	81.1	81.1
Total (mg/100g)	1697	-	1730	-
nitrogen (mg/dry1g)	95.3	-	91.5	-
Extractive (mg/100g)	207.6	244.3	200.1	252.48
nitrogen (mg/dry1g)	11.7	13.7	10.6	13.3
Phosphoserine	2.28	1.64	1.34	1.94
Taurine	0.90	0.58	0.97	1.22
Aspartic acid	3.88	3.42	3.90	4.40
Threonine	2.83	1.98	1.87	2.31
Serine	2.99	2.35	1.56	1.86
Glutamic acid	22.95	21.95	24.67	22.79
Glutamine	8.45	5.35	3.44	12.42
Proline	2.64	1.91	3.59	2.52
Glycine	13.54	11.83	7.75	12.37
Alanine	50.95	45.76	48.04	52.26
-Aminobutyric acid	0.44	0.27	0.15	0.46
Valine	2.25	1.39	1.27	1.89
Cystine	0.07	0.12	0.09	0.13
Methionine	0.26	0.19	0.32	0.21
Cystathionine	0.13	0.00	0.07	0.05
Isoleucine	1.37	1.03	0.81	1.13
Leucine	1.58	1.46	1.05	1.33
Tyrosine	1.21	1.21	0.99	0.93
Phenylalanine	0.75	0.82	0.70	0.58
-Alanine	7.31	7.20	13.30	7.41
Ammonia	10.91	10.92	8.71	12.11
Ornithine	3.95	6.93	9.77	5.03
Tryptophan	0.14	0.00	0.13	0.21
Lysine	4.23	4.04	2.32	4.41
Histidine	0.90	1.12	0.78	0.85
Arginine	6.58	8.59	5.41	8.00
Total	153.49	142.07	142.99	158.83

Unit is  $\mu$  mol/g

Table 5-1-8. Changes in concentrations of organic acids of the brackish water bivalve *C. japonica* exposed to the anoxial condition(dissolved oxygen < 0.05mg / ℓ) at 20 .

Time(hour or time)	0	1H	3H	6H	12H	24H	2D	4D	7D	11D	14D	18D	21D	25D
Malic acid	1.49	1.26	1.52	1.89	1.68	2.48	3.27	3.51	2.59	3.18	4.30	3.41	4.24	2.68
Succinic acid	10.87	9.32	13.08	17.72	23.56	25.41	43.33	48.79	71.29	78.49	103.66	74.30	97.26	59.49
Lactic acid	2.70	2.34	4.29	3.33	2.41	3.71	1.77	1.14	3.57	5.43	3.88	3.56	3.71	4.92
Formic acid	2.74	2.83	2.74	3.04	2.62	2.30	3.64	2.87	3.04	3.12	3.33	2.77	2.90	3.26
Fumaric acid	0.37	0.39	0.55	0.32	0.36	0.42	0.43	1.10	0.91	0.64	1.30	1.58	1.69	1.53
Acetic acid	3.38	2.51	3.50	3.12	4.01	3.71	4.96	7.25	3.79	11.21	6.94	13.67	12.46	16.19
Propionic acid	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	3.18	2.11	17.91	8.45	25.25	24.31	34.09
Total	21.55	18.65	25.68	29.42	34.64	38.03	57.40	67.84	87.30	119.98	131.86	124.54	146.57	122.16

Unit is  $\mu$ mol/g

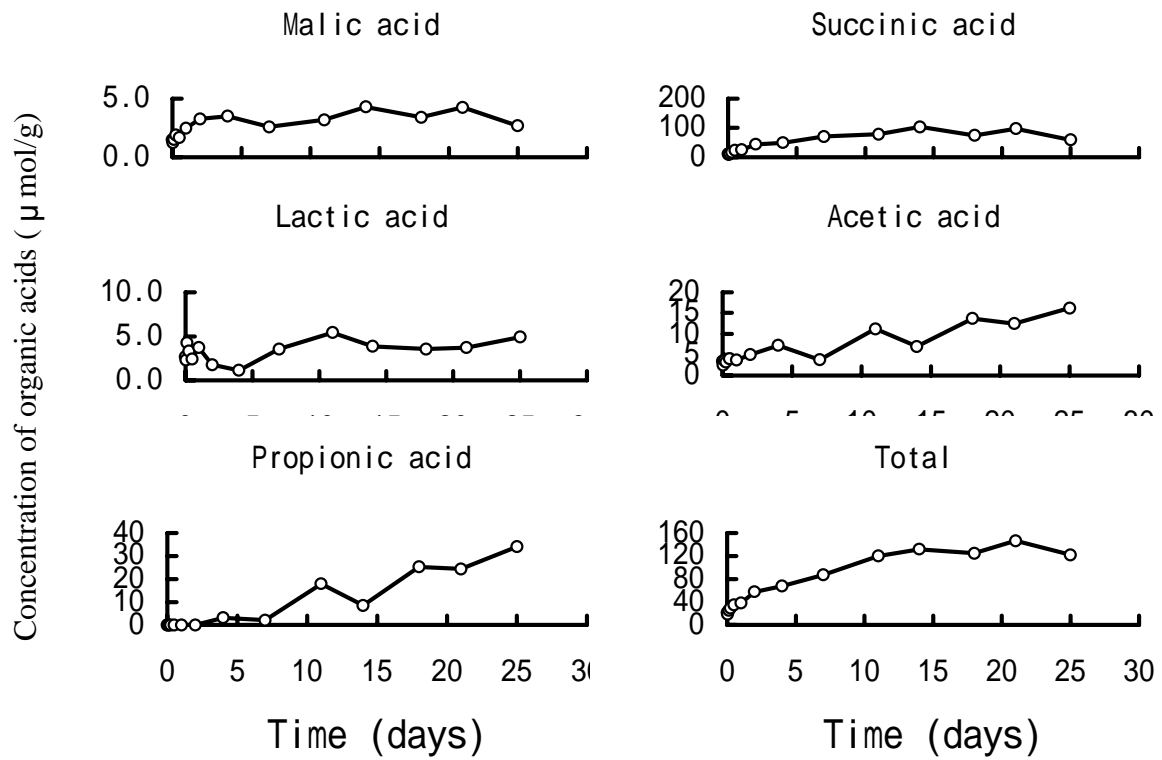


Fig. 5-1-5. Changes in organic acids of *C. japonica* exposed to the anoxic condition(dissolved oxygen < 0.05mg / ℓ) at 20 .

Table 5-1-9. Changes in concentrations of organic acids of the brackish water bivalve *C. japonica* exposed to the aerobic condition(dissolved oxygen 8.83mg / ℓ) at 20 .

Time (day)	0	21D
Malic acid	0.88	2.13
Succinic acid	7.26	14.40
Lactic acid	1.19	4.86
Formic acid	2.49	2.36
Fumaric acid	0.44	0.53
Acetic acid	3.28	7.35
Propionic acid	0.00	0.00
Total	15.54	31.63

Unit is  $\mu$  mol/g

Table 5-1-10. Changes in concentrations of organic acids of the brackish water bivalve *C. japonica* exposed to the anoxial condition(dissolved oxygen < 0.05mg / ℓ) at 30 .

Time(hour or day)	0	1H	3H	6H	9H	12H	24H	2D
Malic acid	1.29	1.37	1.59	2.10	1.88	2.27	2.20	3.21
Succinic acid	8.15	12.90	18.79	25.18	28.31	30.83	41.13	59.45
Lactic acid	4.34	4.57	1.33	0.33	3.10	1.34	1.19	1.44
Formic acid	3.18	2.06	1.83	1.78	1.92	1.68	2.67	2.30
Fumaric acid	0.63	0.51	0.50	0.29	0.39	0.57	0.58	1.00
Acetic acid	5.51	3.11	2.68	6.15	3.66	4.23	5.24	5.85
Propionic acid	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	7.77	10.38
Total	23.10	24.52	26.72	35.83	39.26	40.92	60.78	83.63

Unit is  $\mu$  mol/g

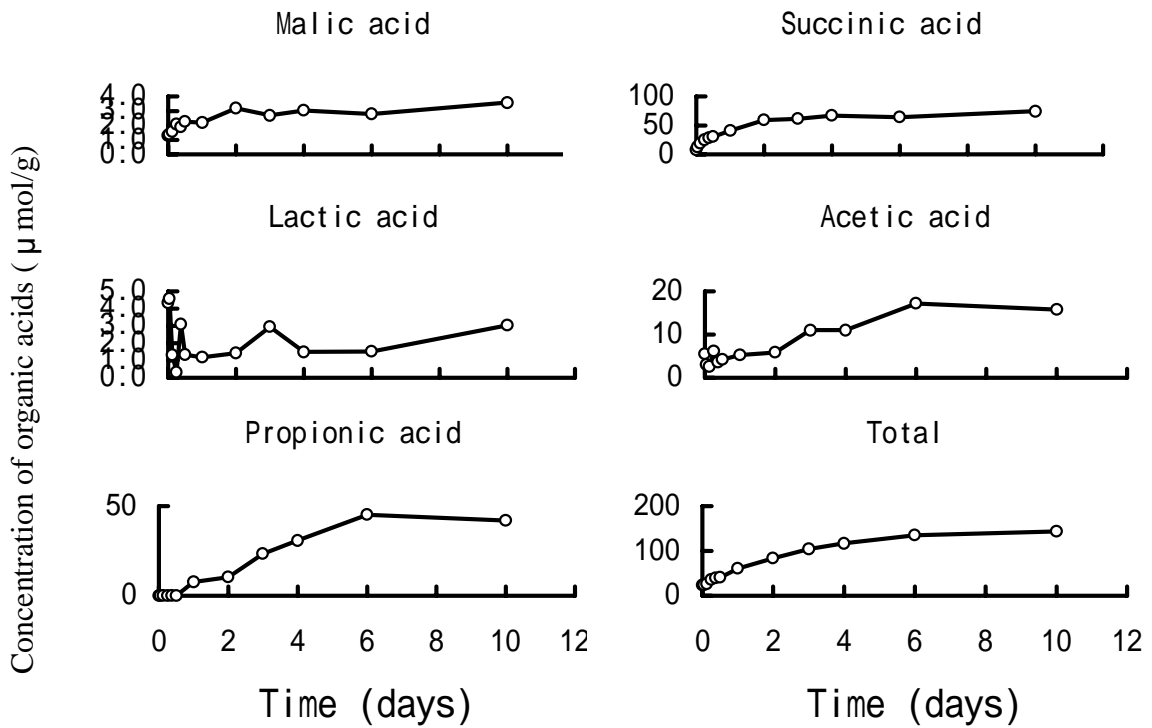


Fig. 5-1-6. Changes in organic acids of *C. japonica* exposed to the anoxic condition(dissolved oxygen <math>< 0.05\text{mg} / \ell</math>) at 30 .

Table 5-1-11. Changes in concentrations of organic acids of the brackish water bivalve *C. japonica* exposed to the aerobic condition(dissolved oxygen  $7.03\text{mg} / \ell$ ) at 30 .

Time (day)	0	8D
Malic acid	1.29	1.43
Succinic acid	8.15	10.70
Lactic acid	4.34	11.73
Formic acid	3.18	3.87
Fumaric acid	0.63	0.54
Acetic acid	5.51	7.38
Propionic acid	0.00	0.00
Total	23.10	35.65

Unit is  $\mu\text{mol/g}$

Table 5-1-12. Changes in concentrations of adenine nucleotide of the brackish water bivalve *C. japonica* exposed to the anoxial condition(dissolved oxygen < 0.05mg / ℓ) at 20 .

Time(hour or day)	0	1H	3H	6H	12H	24H	2D	4D	7D	11D	14D	18D	21D	25D
ATP	2.56	2.98	5.09	2.35	6.19	4.71	4.30	2.90	5.26	5.74	5.54	6.31	6.15	2.01
ADP	18.82	16.26	22.67	17.24	22.26	21.35	21.16	15.44	20.03	18.67	18.81	17.14	17.70	14.78
AMP	187.33	155.10	193.00	151.90	191.68	182.89	157.14	177.25	188.91	199.54	180.93	178.83	189.57	177.24
Subtotal	208.71	174.34	220.76	171.49	220.13	208.95	182.60	195.59	214.20	223.95	205.28	202.28	213.42	194.03
IMP	18.50	30.30	26.85	38.57	16.43	16.60	31.73	9.08	13.41	5.60	7.21	3.96	6.23	0.00
Total	227.21	204.64	247.61	210.06	236.56	225.55	214.33	204.67	227.61	229.55	212.49	206.24	219.65	194.03

Unit is  $\mu\text{mol/g}$

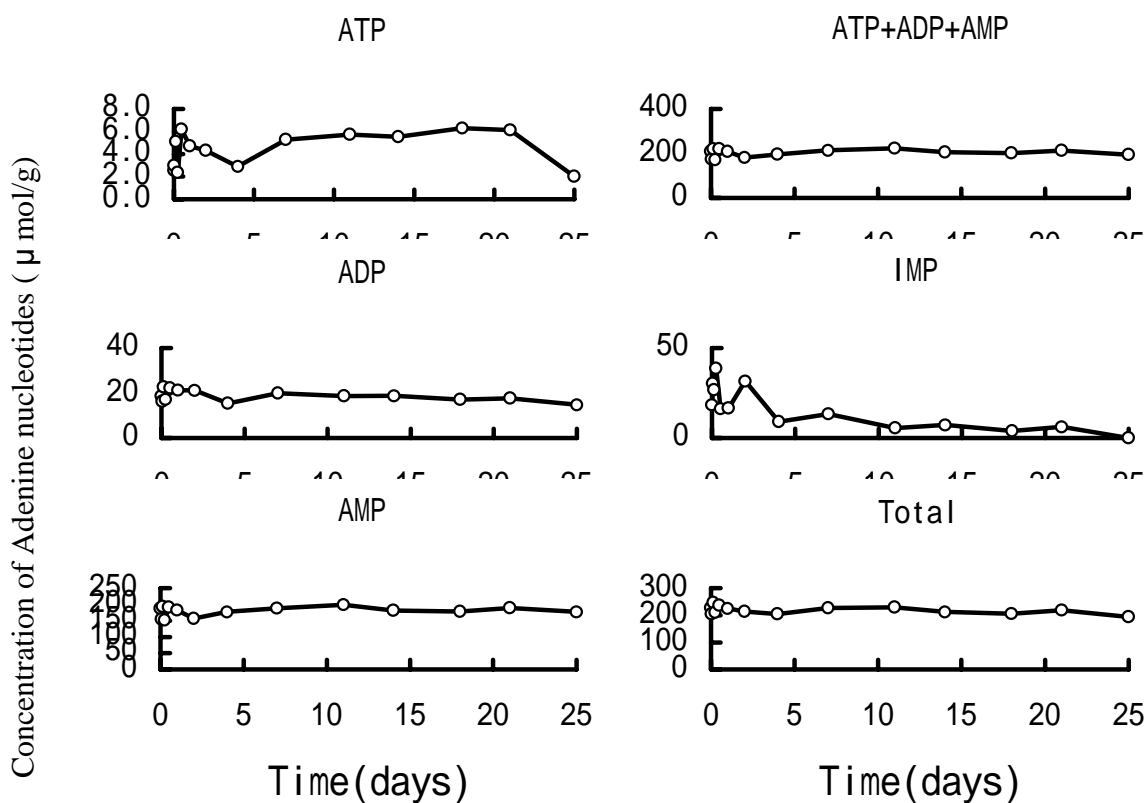


Fig. 5-1-7. Changes in nucleotides of *C. japonica* exposed to the anoxial condition(dissolved oxygen < 0.05mg / ℓ) at 20 .

Table 5-1-13. Changes in concentrations of Adenine nucleotide of the brackish water bivalve *C. japonica* exposed to the anoxial condition(dissolved oxygen <math>< 0.05\text{mg} / \ell</math>) at 30 .

Time(hour or day)	0	1H	3H	6H	9H	12H	24H	2D	3D	4D	6D	10D
ATP	3.06	6.68	6.84	5.80	6.96	6.92	4.36	7.37	7.10	6.21	7.81	6.84
ADP	51.92	58.75	63.95	56.95	52.39	58.73	56.06	46.91	53.72	50.60	47.05	42.53
AMP	166.91	164.33	159.74	163.85	169.79	164.20	172.38	175.20	174.71	188.28	179.78	163.51
Subtotal	221.89	229.76	230.53	226.60	229.14	229.85	232.80	229.48	235.53	245.09	234.64	212.88
IMP	35.81	27.86	28.32	23.18	15.34	19.93	17.78	7.70	+	7.78	+	1.38
Total	257.70	257.62	258.85	249.78	244.48	249.78	250.58	237.18	235.53	252.87	234.64	214.26

Unit is  $\mu\text{mol/g}$

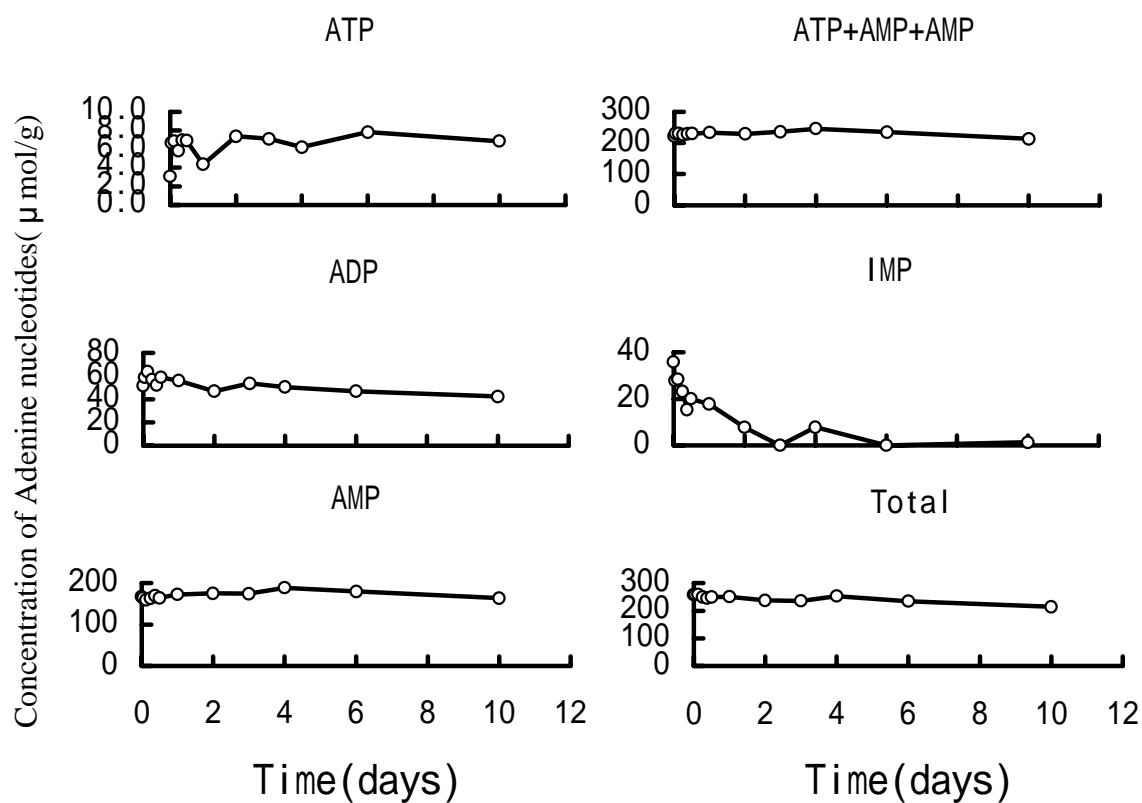


Fig. 5-1-8. Changes in nucleotides of *C. japonica* exposed to the anoxial condition(dissolved oxygen <math>< 0.05\text{mg} / \ell</math>) at 30 .

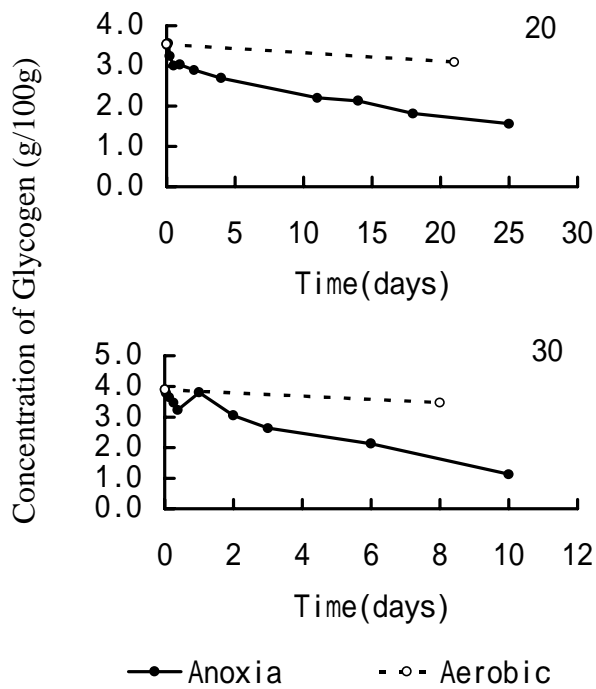


Fig. 5-1-9. Changes in glycogen of *C. japonica* exposed to the anoxia(dissolved oxygen < 0.05mg / ℓ) and aerobic(dissolved oxygen; 20 8.83, 30 7.03mg / ℓ) condition at 20 and 30 , respectively.

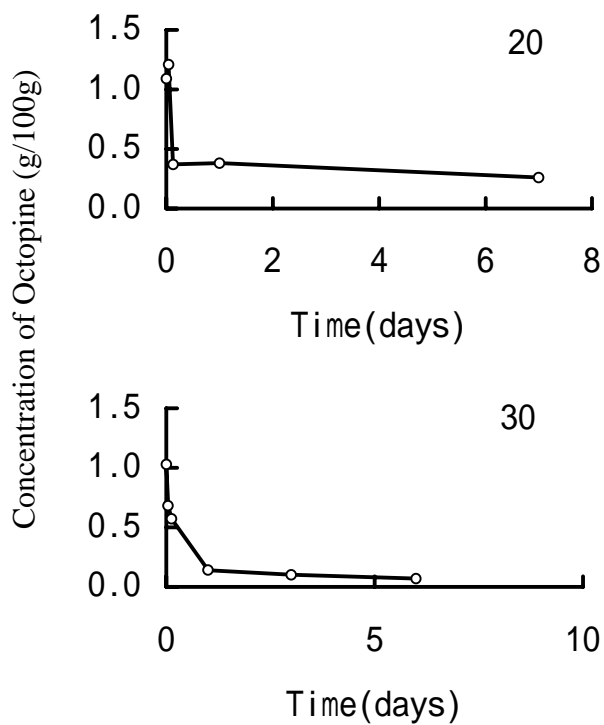
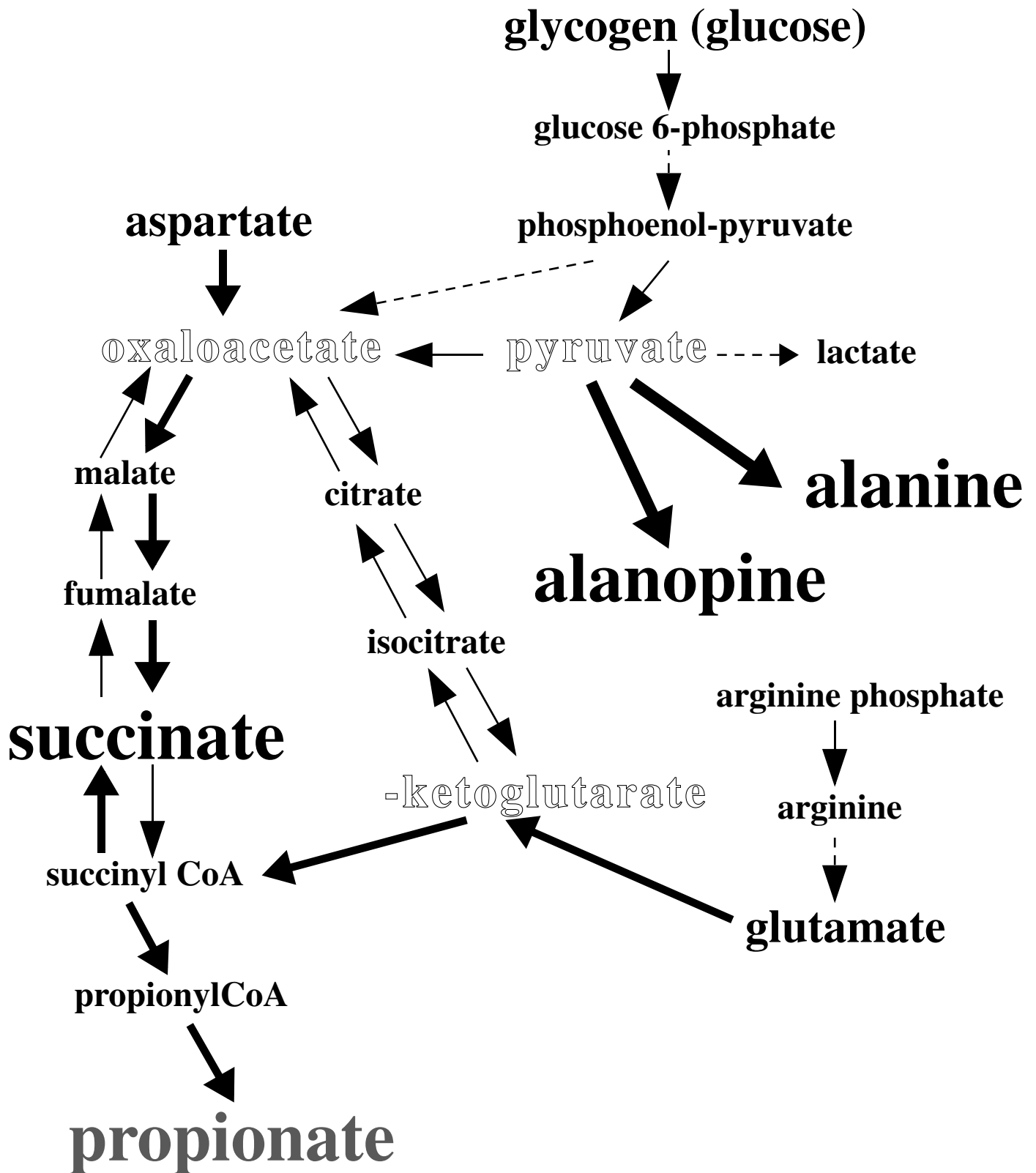
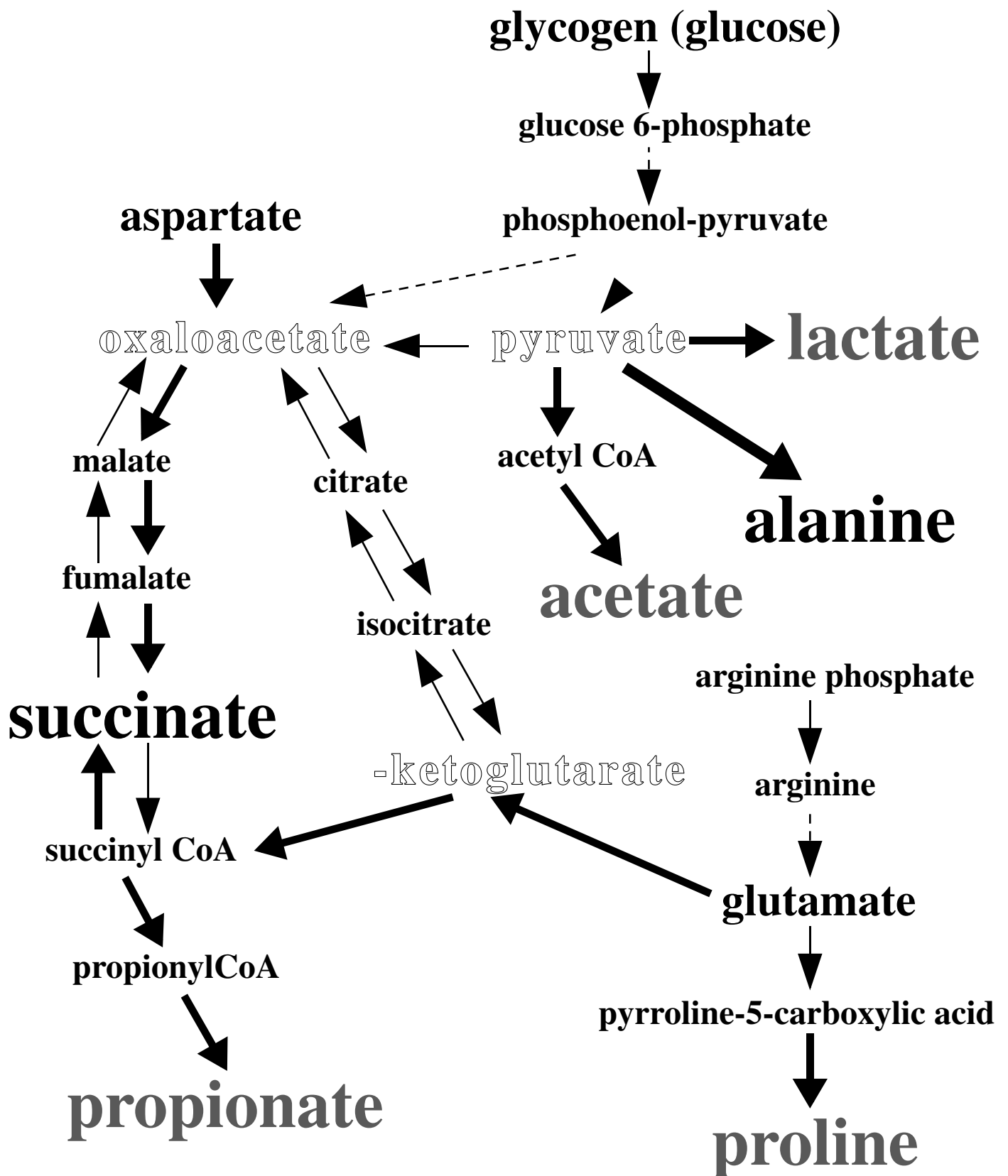


Fig. 5-1-10. Changes in octopine of *C. japonica* exposed to the anoxic condition (dissolved oxygen < 0.05mg / ℓ) at 20 and 30 .





**Fig. 5-1-11.** Scheme for anaerobic metabolism in marine bivalves.(After Hochachka, 1984)



**Fig. 5-1-12.** Scheme for anaerobic metabolism in *C. japonica*.

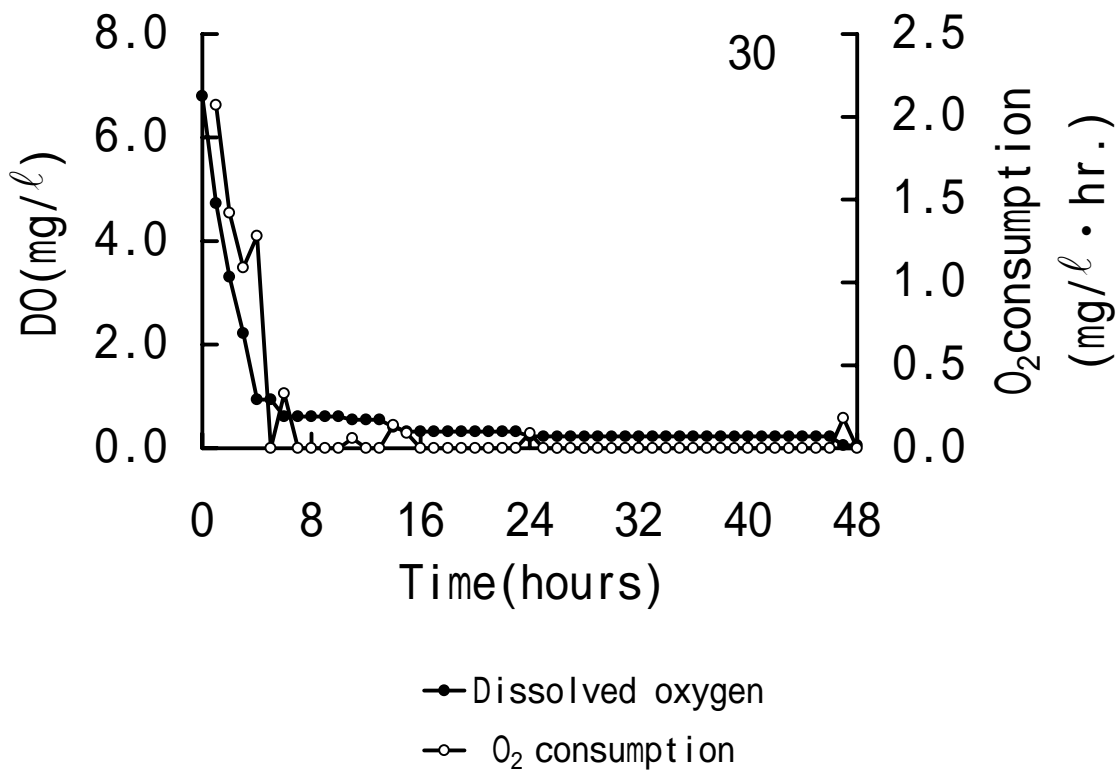


Fig. 5-2-1. O<sub>2</sub> consumption of *C. japonica* at 30 for 48 hours.

Table 5-2-1. Changes in concentrations of free amino acids of the brackish water bivalve *C. japonica* under declined dissolved oxygen.

Time (hour or day)		0	1H	2H	3H	4H	5H	6H	9H	12H	18H	24H	36H	48H	60H	3D	4D	5D	8D
Water content (%)		82.0	83.2	83.8	83.6	83.2	84.1	83.3	83.4	84.3	84.0	83.0	83.4	84.6	85.1	84.0	83.6	84.2	86.9
Total	(mg/100g)	1687.5	1630.1	1582.2	1572.6	1615.8	1582.2	1621.2	1639.7	1587.6	1592.5	1621.7	1598.2	1575.7	1572.6	1593.1	1648.7	1692.8	1586.9
nitrogen	(mg/dry1g)	93.5	96.9	97.4	98.3	96.1	99.6	97.3	98.8	100.9	99.5	95.6	96.1	102.6	105.4	99.3	100.2	107.3	121.1
Extractive	(mg/100g)	254.4	253.0	229.3	226.5	221.2	225.1	215.7	277.6	237.2	206.5	214.9	258.8	214.0	212.9	213.5	236.9	192.3	185.3
nitrogen	(mg/dry1g)	14.1	15.0	14.1	13.8	13.2	14.2	13.0	16.7	15.1	12.9	12.7	15.6	13.9	14.3	13.3	14.4	12.2	14.1
Phospho serine		1.62	1.41	1.86	1.48	1.64	1.80	1.98	1.69	1.75	1.82	1.46	1.36	1.86	2.03	1.68	1.74	1.85	2.14
Taurine		0.93	1.14	1.08	0.92	1.00	1.06	1.10	1.06	1.42	1.20	1.27	0.82	1.09	1.61	1.84	1.55	1.21	1.46
Aspartic acid		5.25	5.40	4.67	4.84	4.73	4.16	4.01	4.25	4.44	4.55	4.21	3.98	4.16	3.83	3.51	3.88	4.00	2.29
Threonine		2.70	2.85	2.59	2.40	2.55	2.54	2.47	2.68	2.61	3.09	2.28	2.68	3.06	3.15	2.93	3.27	3.25	3.52
Serine		2.95	2.15	2.99	3.07	2.72	2.76	2.74	2.64	3.39	2.85	2.69	2.69	3.28	3.38	2.90	2.83	4.04	1.67
Glutamic acid		29.17	29.50	26.83	25.47	27.89	25.00	25.26	26.29	26.56	23.86	24.36	22.81	23.10	21.55	18.64	19.18	23.61	11.93
Glutamine		11.60	12.20	11.41	11.36	11.75	10.77	11.78	10.26	12.47	10.94	9.23	10.57	10.20	11.92	9.80	9.36	7.85	7.88
Proline		4.58	4.08	2.73	2.80	3.87	2.74	2.87	3.87	2.87	3.20	3.48	4.18	4.64	5.42	5.09	6.92	9.47	13.59
Glycine		14.32	16.78	19.76	15.96	17.18	13.42	13.43	13.88	16.33	15.14	14.99	15.05	12.83	15.26	13.69	13.36	17.55	12.09
Alanine		72.67	75.80	61.51	61.51	65.39	57.46	59.08	60.92	63.96	67.93	66.27	73.29	77.31	84.33	81.88	94.63	140.19	113.09
-Aminobutyric acid		0.48	0.58	0.66	0.41	0.58	0.55	0.47	0.53	0.62	0.79	0.63	0.70	0.63	0.85	0.54	0.65	0.80	0.96
Valine		2.32	2.59	2.42	1.97	2.18	2.37	2.00	2.26	2.39	2.61	2.52	2.57	2.78	3.26	2.98	3.37	3.25	5.02
Cystine		0.00	0.22	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.08	0.00	0.10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05	0.06
Methionine		0.37	0.24	0.37	0.41	0.36	0.30	0.24	0.28	0.21	0.46	0.32	0.28	0.39	0.45	0.50	0.61	0.42	0.66
Cystathionine		0.00	0.21	0.11	0.00	0.00	0.08	0.00	0.00	0.06	0.08	0.08	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Isoleucine		1.31	1.40	1.36	1.21	1.31	1.06	1.24	1.29	1.36	1.52	1.44	1.56	1.74	2.04	2.09	2.32	2.22	3.43
Leucine		1.65	1.72	1.60	1.48	1.50	1.25	1.42	1.65	1.55	1.90	1.84	2.02	2.38	2.66	2.61	3.15	2.99	4.48
Tyrosine		1.35	1.25	0.99	1.07	1.12	0.80	0.99	1.13	1.16	1.31	1.27	1.33	1.47	1.29	1.55	1.95	1.78	2.23
Phenylalanine		0.64	0.90	0.48	0.63	0.76	0.88	0.58	0.55	0.73	0.79	0.71	0.73	0.87	1.22	1.13	1.29	1.19	2.59
-Alanine		10.27	10.88	8.57	8.40	8.81	9.12	7.07	6.83	7.77	8.27	8.33	7.02	7.31	8.20	7.41	9.55	12.16	9.85
Ammonia		12.72	12.24	11.95	9.30	9.79	8.52	8.47	8.15	7.47	11.02	7.63	6.72	8.43	9.86	8.80	8.22	10.06	15.70
Ornithine		4.74	3.69	3.26	2.71	3.33	2.86	2.68	3.37	3.08	5.43	4.23	3.23	3.84	4.06	3.58	3.68	4.94	2.02
Tryptophan		0.22	0.35	0.15	0.00	0.00	0.34	0.00	0.12	0.16	0.15	0.23	0.27	0.22	0.00	0.31	0.24	0.25	0.49
Lysine		5.54	5.04	5.81	4.95	5.45	4.57	4.93	5.07	5.21	5.72	5.56	5.39	6.10	6.28	6.01	6.86	6.94	8.87
Histidine		0.93	1.11	1.15	0.94	1.00	0.85	0.97	0.93	0.98	1.25	1.03	1.05	1.05	1.38	1.16	1.25	1.59	1.77
Arginine		6.81	7.20	7.14	7.09	7.64	6.58	6.79	7.47	7.80	8.18	7.78	8.46	7.92	9.50	7.69	8.17	10.00	8.28
Total		195.10	200.94	181.58	170.39	182.53	161.80	162.57	167.17	176.43	184.09	173.92	178.81	186.67	203.51	188.33	208.02	271.67	236.05

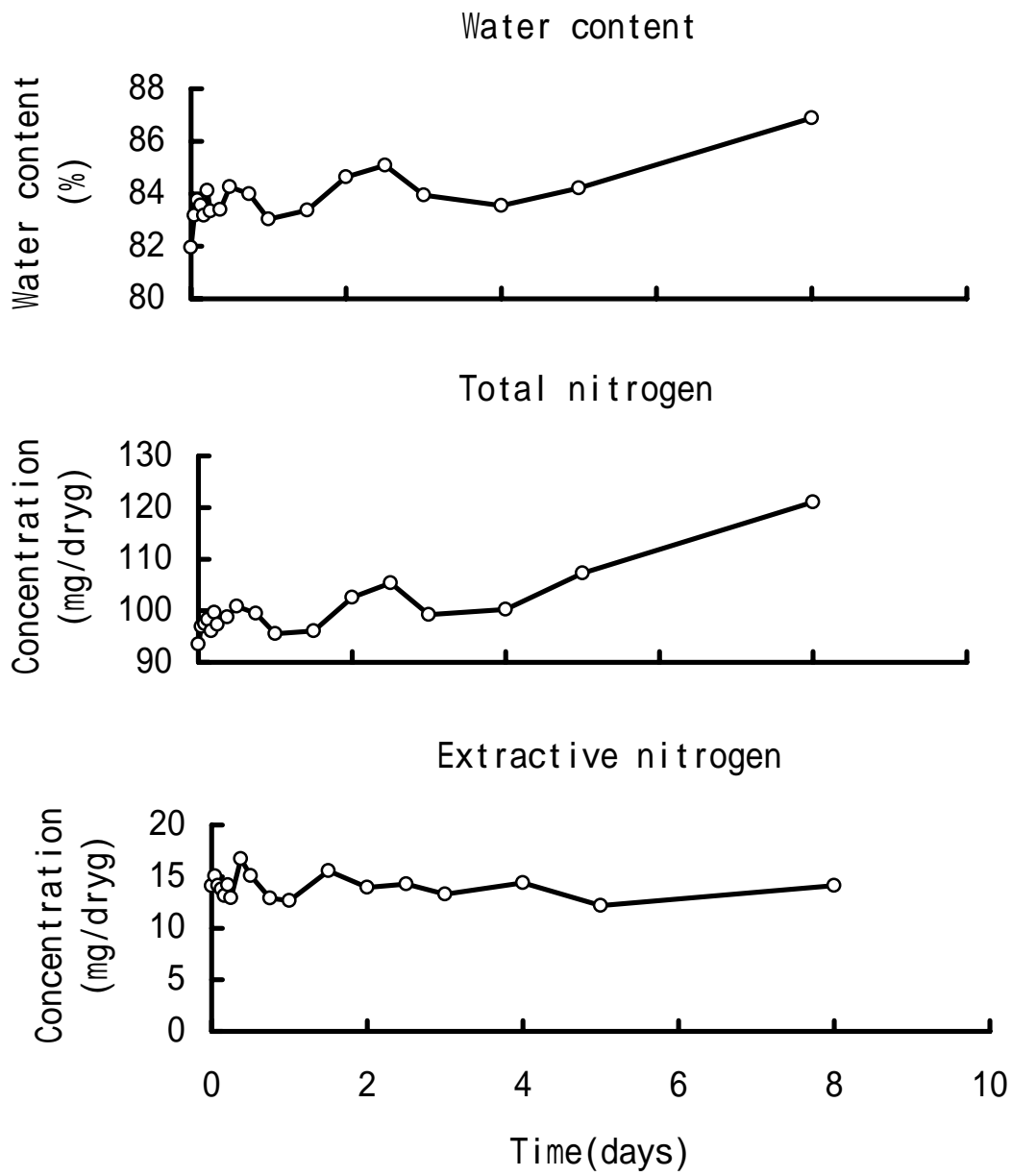


Fig. 5-2-2. Changes in water content, total nitrogen and extractive nitrogen of *C. japonica* under decline of dissolved oxygen.

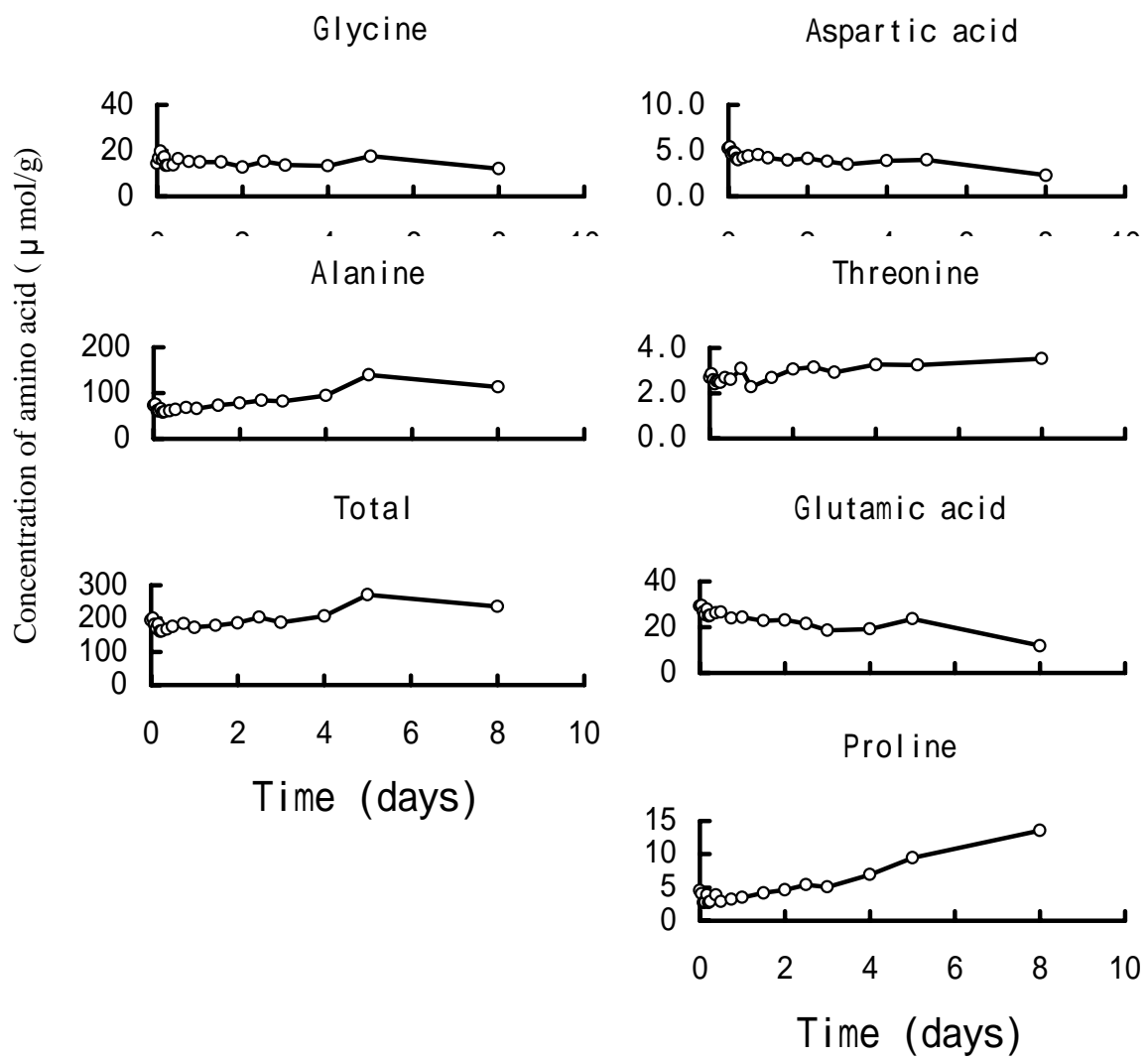


Fig. 5-2-3a. Changes in Gly, Ala, total free amino acid, Asp, Thr, Glu and Pro of *C. japonica* under decline of dissolved oxygen.

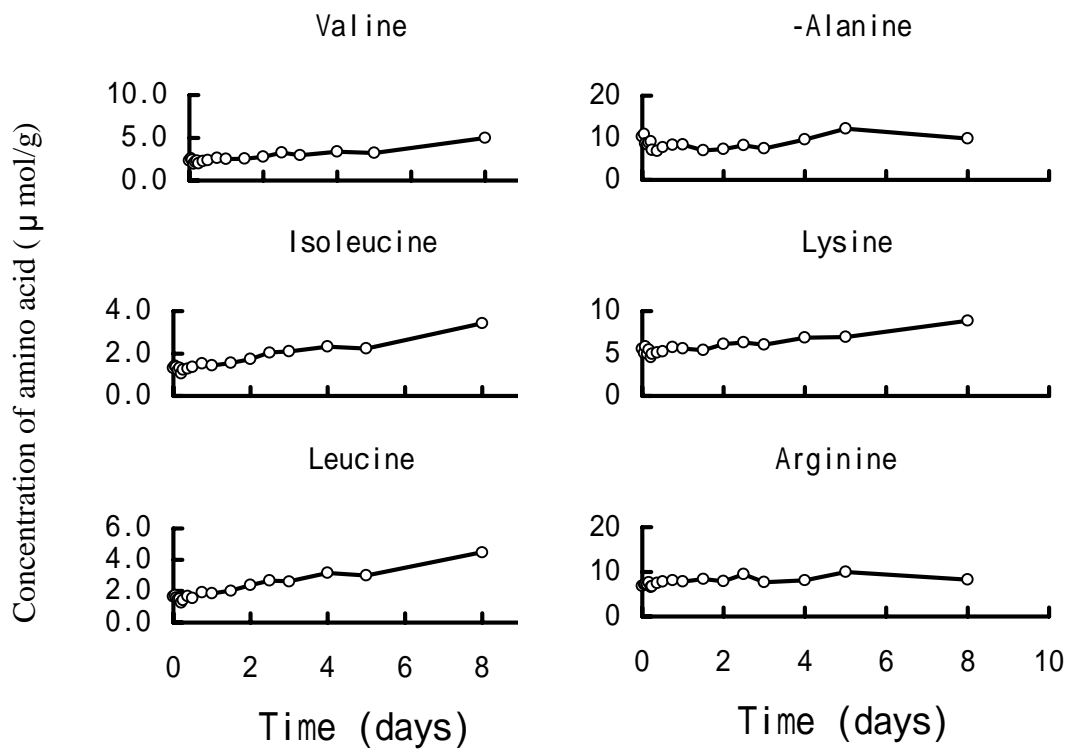


Fig. 5-2-3b. Changes in Val, Ile, Leu, -Ala, Lys and Arg of *C. japonica* under decline of dissolved oxygen.

Table 5-2-2. Changes in concentrations of organic acids of the brackish water bivalve *C. japonica* under declined dissolved oxygen.

Time(hour or day)	0	1H	2H	3H	4H	5H	6H	9H	12H	18H	24H	36H	48H	60H	3D	4D	5D	8D
Malic acid	1.89	1.41	1.20	1.31	1.65	1.50	2.15	2.18	1.47	2.01	2.23	2.75	2.94	3.17	3.67	3.59	4.43	0.42
Succinic acid	13.84	10.02	6.41	8.64	10.44	12.97	10.43	17.34	14.35	25.28	29.39	42.16	58.70	55.22	65.90	81.54	88.08	9.57
Lactic acid	2.29	0.94	3.25	6.41	2.75	3.86	8.34	5.90	2.36	2.34	0.65	4.90	9.88	3.70	9.02	2.18	2.00	8.12
Formic acid	2.88	3.14	2.74	2.60	4.01	3.40	2.94	3.67	1.97	2.47	2.50	2.19	2.64	2.99	2.82	3.17	2.18	4.15
Fumaric acid	0.75	0.74	0.62	0.64	0.41	0.54	0.39	0.74	0.28	0.50	0.39	0.40	0.19	1.22	1.23	1.28	0.27	1.49
Acetic acid	5.14	3.98	3.82	3.89	5.81	5.84	3.74	6.03	2.77	3.78	4.01	5.43	5.40	8.21	6.70	7.11	6.93	17.31
Propionic acid	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.45	3.84	0.36	23.66
Total	26.79	20.23	18.04	23.49	25.07	28.11	27.99	35.86	23.20	36.38	39.17	57.83	79.75	74.51	90.79	102.71	104.25	64.72

Unit is  $\mu\text{mol/g}$

Table 5-2-3. Changes in concentrations of adenine nucleotide of the brackish water bivalve *C. japonica* under declined dissolved oxygen.

Time(hour or day)	0	1H	2H	3H	4H	5H	6H	12H	24H	48H	3D	4D	5D	8D
ATP	5.82	5.50	3.00	5.30	5.94	4.32	5.03	5.52	5.80	6.15	6.94	6.92	2.52	
ADP	62.06	46.65	46.23	46.04	47.02	42.28	40.57	41.78	36.82	41.18	34.93	38.88	21.40	25.35
AMP	196.63	168.84	158.47	153.57	175.29	166.04	169.35	177.02	167.97	172.72	180.82	191.21	135.69	147.47
Subtotal	264.51	220.99	207.70	204.91	228.25	212.64	214.95	224.32	210.59	220.05	222.69	237.01	159.61	172.82
IMP	15.25	28.40	23.38	20.68	23.30	19.44	13.44	18.61	17.35	11.75	5.40	6.49	0.00	
Total	279.76	249.39	231.08	225.59	251.55	232.08	228.39	242.93	227.94	231.80	228.09	243.50	159.61	172.82

Unit is  $\mu\text{mol/g}$



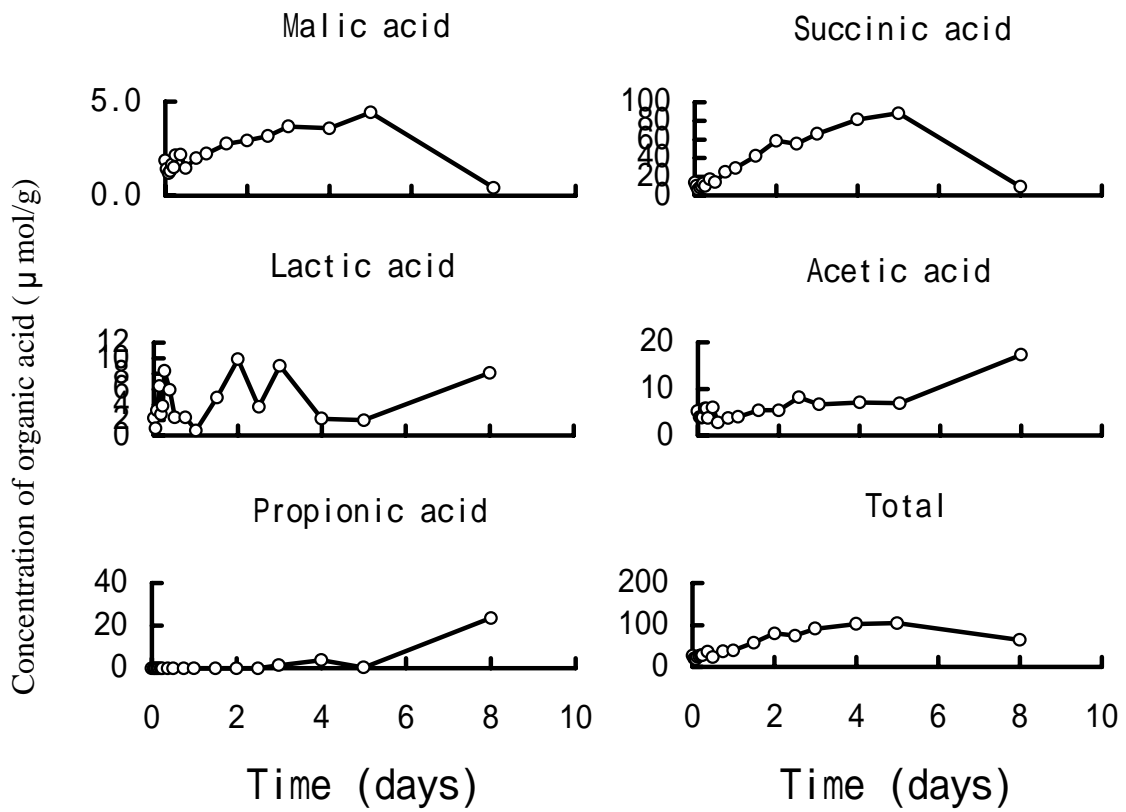


Fig. 5-2-4. Changes in organic acids of *C. japonica* under decline of dissolved oxygen.

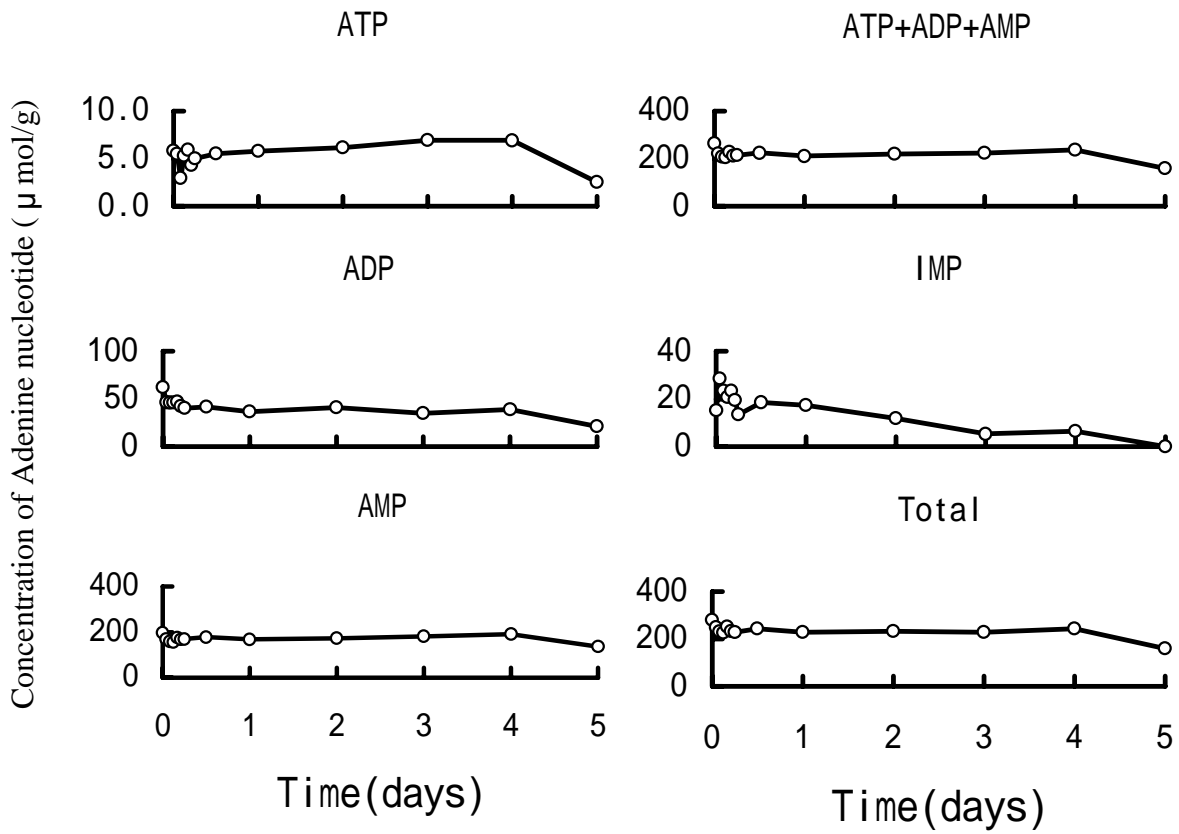


Fig. 5-2-5. Changes in adenine nucleotide of *C. japonica* under decline of dissolved oxygen.

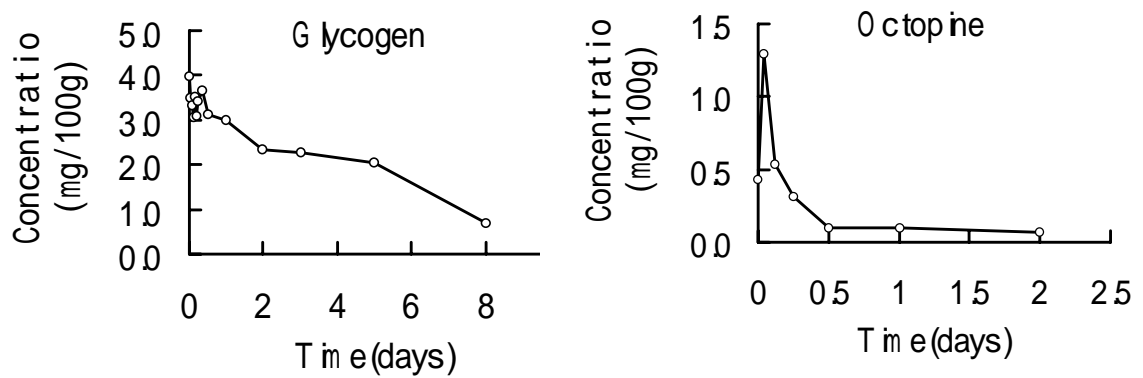


Fig. 5-2-6. Changes in glycogen and octopine of *C. japonica* under decline of dissolved oxygen.

## 第6章 覆砂による底質改良

宍道湖においては、近年富栄養化による赤潮の多発・長期化および貧酸素水塊の形成により、湖底に有機物を多く含む黒色軟泥が発達してきている（坂本ら，1991）。

このように、底質が悪化したため、第2章で述べたようなヤマトシジミの生息を制限する要因が強まり、著しく漁場価値を低下させている。そこで水域の底泥に覆砂することで底質を改善し、ヤマトシジミの生息制限要因の排除を試みた。ここでは漁場の生産を回復させることを目的とした、覆砂工法と呼ばれる底質改良法（水産庁研究部漁場保全課，1983；日本水産資源保護協会，1985）によってヤマトシジミの漁場拡大の可能性を検討した。

これまで覆砂による底質改良試験は高知県浦ノ内湾（高知水試，1983）、愛知県三河湾（依ら，1983）、大分県豊前湾（神園ら，1994）等の内湾で行われているが、その効果を生物学的に長期間にわたって追跡調査した研究報告はなされていない。また、汽水湖において覆砂工法が行われた事例はない。

そこで、本章では汽水湖、宍道湖において、ヤマトシジミの漁場の拡大のため、覆砂による底質改良実証試験を行った。1993年より1996年の3年間にわたり、経月的に行った水質・底質とベントス調査結果より、ヤマトシジミを中心に覆砂による底質改良効果について検討した。

### 調査地および方法

**調査地** 覆砂実験区（以下覆砂区とする）は、1993年9月に宍道湖北西部の平田沖約1.5km、水深約4mの地点に設定し、縦100m×横100mの範囲に30～70cmの厚さで斐伊川の砂を散布して造成した（Fig. 6-1）。覆砂区と比較するため実験区より西方に100m離れた地点（水深約4m）を覆砂しない実験対照区（以下対照区とする）として設定した。

**環境要因調査** 底層水の水温、塩分濃度、DO濃度（DO飽和度）を、1993年10月より1996年9月までの3年間毎月、ベントス採集と同時に船上から、現場型水質計YSI社3800型を用いて計測した。さらに、1994年7月22日にバンドン採水器により採水した直上水を実験室に持ち帰り、化学的酸素要求（COD）を過マンガン酸カリウムの酸素消費量、NO<sub>2</sub>-Nをナフチルエチレンジアミン吸光光度法、NO<sub>3</sub>-Nを銅・カドミウムカラム還元-ナフチルエチレンジアミン吸光光度法、NH<sub>4</sub>-Nをインドフェノール青吸光光度法で測定した。

間隙水と底質分析用のサンプルは、1994年5月23日に柱状採泥器（KK式）を用いて採泥し、上層の0cmから5cmまでを容器に入れ密封した後、冷蔵して実験室に持ち帰り、間隙水と底質を分離し、分析した。間隙水のNO<sub>2</sub>-N、NO<sub>3</sub>-N、NH<sub>4</sub>-Nを底層水と同様の方法、PO<sub>4</sub>-Pをモリブデン青（アスコルビン酸還元）吸光光度法で測定した。底質は、全硫化物量をヨウ素滴定法、全窒素量（T-N）

をインドフェノールブルー吸光光度法，全リン量（T-P）をモリブデン青（アスコルビン酸還元）吸光光度法，強熱減量（IL）を 700℃，24 時間燃焼，化学的酸素要求（COD）を過マンガン酸カリウムの酸素消費量により測定した。底質の粒度組成はふるい分け法と沈降法により求めた。

**マクロベントス調査** 調査は 1993 年 10 月より 1996 年 9 月までの 3 年間にわたり毎月行った。マクロベントスの採集に用いた採泥器は，覆砂区では Smith-McIntyre 型採泥器（採泥面積 0.05 m<sup>2</sup>）であったが，対照区は底質が柔らかく Smith-McIntyre 型採泥器は使用不可能であったので，Ekman-Birge 型採泥器（採集面積 0.025 m<sup>2</sup>）を用いた。覆砂区は，1993 年 10 月～1995 年 3 月までは 3 地点で，1995 年 4 月以降は，1 地点で 2 回のくり返し採泥をした。対照区は，覆砂区との採集効率の差をなくするために，1 地点 4 回採泥した。採集した泥は，0.5mm 目合の篩を用いてマクロベントスを分離し，篩上に残ったすべてのマクロベントスを 5%ホルマリン溶液で固定した後 種の同定および個体数の計測を行った。結果は 1m<sup>2</sup> 当たりの個体数として求めた。ヤマトシジミは殻長の計測も行った。さらに，ヤマトシジミの着底稚貝を調べるため，1994 年 4 月～1996 年 9 月の間，1994 年 5 月と 7 月を除き毎月，縦 5cm×横 5cm×深さ 2cm のコアサンプルを実験区，対照区ともに 3 回ずつ採泥した。着底稚貝用の採集サンプルは 5%ホルマリンと同時にローズベンガル（生体染色液）を入れ保存した後，実体顕微鏡と VIDEO MICRO METER（オリンパス，VM-10）を用いて採集個体の殻長を測定した。

## 結果

**環境要因** 調査地点での 1993 年 10 月から 1996 年 9 月までの底層水の水温，塩分濃度，DO 飽和度の変動を Fig. 6-2 に示した。水温，塩分濃度，DO 飽和度すべてで，覆砂区と対照区においてほとんど差は見られなかった。水温は 2.2℃ から 29.8℃ の範囲であり，季節変化は大きい。塩分濃度は，1.1 psu から 14.7psu の範囲内にあるが 1995 年 8 月に 14.6psu と高い数値を記録した。DO 飽和度を見ると毎年夏期 7～9 月で低下して，その値は 10%以下になる月もあった。特に 1994 年の 9 月には DO 飽和度 3%，DO 濃度は 0.3mg/l になり，無酸素状態に近かった。

直上水の水質分析結果を Table 6-1 に示した。COD，NO<sub>2</sub>-N，NO<sub>3</sub>-N，NH<sub>4</sub>-N いずれの分析項目についても，その値に覆砂区と対照区でほとんど差がなかった。

間隙水の水質分析結果を Table 6-2 に示した。覆砂区と対照区で比べると，NO<sub>3</sub>-N のみ対照区より覆砂区の方が高かったが，NO<sub>2</sub>-N，NH<sub>4</sub>-N，PO<sub>4</sub>-P は，覆砂区の方が低く，それぞれ対照区の約 1/6，1/13，1/5 倍であった。

底質の分析結果を Table 6-3 に示した。覆砂区と対照区で比較すると，硫化物量，T-N，T-P，IL，COD はいずれも対照区に比べて実験区の方が低い値であった。

底質の粒度組成を Table 6-4 に示した。覆砂区では，粗砂が最も多く，礫と合わせると 90%近くになった。それに対し，対照区では，礫と粗砂は全くなく，シルトとクレイで 90%以上になった。

**マクロベントス群集** 1993 年 10 月から 1996 年 9 月までの 3 年間の調査期間中に，ヤマトシジミ，

カワグチツボ *Falsicingula elegans* , ゴカイ *Neanthes japonica* , ヤマトスピオ *Prionospio (Minuspio) japonica* , イトゴカイ科の一種 *Notomastus* sp. , ケヤリ科の一種 *Chone* sp. , イトミミズ類 Tubificidae , ユスリカ類 Chironimidae , ヨコエビ類 Amphipoda , キクチスナウミナナフシ *Cyathura kikuchii* , クマ目 Cumacea の 11 種が確認された。

1993 年 10 月から 1996 年 9 月までの 3 年間に、覆砂区・対照区に出現したマクロベントスの個体数組成の経月変化を Fig. 6-3 , Table 6-5 に示した。

覆砂区においては覆砂工事が終了し、調査を開始した 1993 年 10 月から 1994 年 2 月までの約 5 ヶ月の間は、出現総個体数は少なく約 500 個体 / m<sup>2</sup>前後であったが、1994 年 3 月から徐々に増加した。1994 年 8 月に 34,260 個体 / m<sup>2</sup>に急増したが、9 月には 11,187 個体 / m<sup>2</sup>に減少した。その後再び増加し、1994 年 11 , 12 月にはそれぞれ 30,327 個体 / m<sup>2</sup> , 42,490 個体 / m<sup>2</sup>になった。しかし、1995 年 8 月には前年夏の個体数程度まで減少がみられ、その後、約 10,000 ~ 20,000 個体 / m<sup>2</sup>の間で推移した。対照区は実験の開始後 1994 年 6 月までは覆砂区より総個体数が多かったが、7 月からは逆転し、以後、調査終了時まで引き続いて覆砂区より明らかに少ない生息個体数を示した。対照区も覆砂区同様 2 年目に個体数の増加がみられたが、対照区ではその増加のほとんどがヤマトスピオによるものであるのに対し、覆砂区では、ヤマトスピオに加えて、ヤマトシジミとカワグチツボの増加が大きかった。

**ヤマトシジミ** ヤマトシジミの個体数の経月変化を Fig.6-4 に示した。覆砂区におけるヤマトシジミの個体数変動は、マクロベントスの総個体数の変動と同様のパターンを示した。覆砂区では 1993 年 10 月 ~ 1994 年 7 月までは約 1,000 個体 / m<sup>2</sup>以下であり、対照区の方が約 2,000 ~ 5,000 個体 / m<sup>2</sup>と覆砂区より多く生息していた。覆砂区では 1994 年 8 月に急激に増加し、13,197 個体 / m<sup>2</sup>となり、9 月、10 月は、それぞれ 1,560 個体 / m<sup>2</sup> , 77 個体 / m<sup>2</sup>に減少するもののその後さらに増加した。しかし、1995 年 9 月に 7,600 個体 / m<sup>2</sup>に減少し、それ以降は 5,000 ~ 10,000 個体 / m<sup>2</sup>で推移した。一方、対照区では、1994 年 7 月までは覆砂区よりも多いもののその後ほとんどの月で個体数は 1,000 個体 / m<sup>2</sup>以下であり、一番多い月でも 2,000 個体 / m<sup>2</sup>を越えることはなかった。

ヤマトシジミの湿重量の経月変化を Fig.6-5 に示した。覆砂区における、ヤマトシジミの湿重量の変動は、覆砂 2 年目に急激に増えた個体数の変動とは異なり、多少の上下はあるものの 3 年間で徐々に増加し、1996 年 8 月に湿重量は 2809.2 g / m<sup>2</sup>になった。

ヤマトシジミの生息個体の体サイズ分布変化を明らかにするために、殻長 4mm 以上のヤマトシジミの殻長組成を、月ごとに 1mm 単位で表して Fig. 6-6 に示した。対照区では 1994 年 8 月以降ほとんど出現していないのに対し、覆砂区では、1995 年 6 月までは殻長の大きな個体はほとんどみられず、8 月以降に着底したと思われる稚貝は、その後、徐々にではあるが、殻長組成のピークが殻長の大きい方へと移動しており、ヤマトシジミが成長していることが確認できた。

着底稚貝の状況を見るために、コアサンプルにより採集されたヤマトシジミのうち殻長 1.5 mm 以下の個体の殻長組成を、月ごとに 0.1mm 単位で表したものを Fig. 6-7 に示した。これをみるとヤマ

トシジミの初期着底稚貝は殻長 0.2 ~ 0.4mm であると思われる。覆砂区と対照区を比較してみると、対照区ではほとんど出現していないのに対し、覆砂区では、1994 年 8 月、1995 年 4 月と 10 月に多量に出現しており、殻長から、1994 年 8 月と 1995 年 10 月の個体が着底初期の稚貝であったと思われる。特に、1994 年 8 月は多量に出現しており、殻長 0.2 ~ 0.3 mm が 6,000 個 / m<sup>2</sup>、0.3 ~ 0.4 mm が 8,400 個 / m<sup>2</sup>、0.4 ~ 0.5 mm が 4,666 個 / m<sup>2</sup>であった。

**その他のマクロベントス** 覆砂区、対照区両区において出現したマクロベントス各種の個体数の経時変化を Fig. 6-8 に示した。カワグチツボはヤマトシジミと良く似た変化を示した。しかし、ヤマトシジミほど生物量は多くなく、9、10 月における減少は大きくはない。対照区ではほとんど出現しなかった。ヤマトスピオ、ユスリカは今回の調査で出現したマクロベントスの中では覆砂区と対照区の差異が少なかった。ゴカイ *Notomastus* sp. は比較的ヤマトシジミと同じ出現パターンであり、*Chone* sp.、ヨコエビ類、キクチスナウミナナフシ、クマ目は 1994 年 5 ~ 9 月の塩分濃度の高いとき多く出現している。*Chone* sp.、キクチスナウミナナフシ、クマ目は 1995、1996 年は覆砂区、対照区共にほとんど出現していなかった。

## 考察

覆砂区と対照区の底質、間隙水の水質を見ると、間隙水の NO<sub>3</sub>-N を除き覆砂区の方が低かった。覆砂区の底質の IL、COD、硫化物、T-N そして T-P は、それぞれ対照区の 0.04 倍、0.01 倍、0.27 倍、0.02 倍、0.08 倍であった。間隙水もまた底質同様に、覆砂区の NO<sub>2</sub>-N、NH<sub>4</sub>-N、PO<sub>4</sub>-P は、それぞれ対照区の 0.07 ~ 0.2 倍程度であった。この覆砂区の底質、間隙水の分析値は宍道湖のヤマトシジミの生息分布の範囲内にある（中村ら、1983）。

一方、直上水の各項目では覆砂区、対照区ともに大きな差異はなかった。内在性の底生生物であるヤマトシジミは、直上水の水質が生息に不適になると、底質間隙水を利用すること（李・中尾、1985；中尾、1990）から、明らかに今回の結果は、覆砂により底質間隙水が改良され、しかも粒度組成は第 2 章で述べたヤマトシジミに適する砂質底となっていることから、覆砂をすることによってヤマトシジミの生息可能な底質環境を作り出すことは可能であると考えられる。ただ、直上水の連続観測結果を見ると、夏期、覆砂区、対照区ともに、DO 濃度がヤマトシジミの生息限界以下に減少しているが、これは、湖心部の貧酸素水塊の移動によるものと思われる（中村ら、1996）。今後、覆砂を効果あるものにするためには、この貧酸素水塊の移入を防ぐ対策も必要と思われる。

覆砂区・対照区のマクロベントス群集の種組成を検討すると（Fig. 6-3）、その時間的变化はあるものの、覆砂区では第 2 章第 1 節で検討した宍道湖湖棚部に見られるヤマトシジミを優占種とする群集が形成され、第 2 章第 1 節での群集型解析での A 群集型にはほぼ一致する。また、対照区ではヤマトスピオを優占種とする群集がみられ、前述の B 群集型に相当する。宍道湖のヤマトシジミ漁場を指標する A 群集型が覆砂区に形成されたことは、覆砂区における生物的・非生物的環境条件の複

合が、ヤマトシジミ漁場としての特性を満たしていたことの反映であると考えられる。

1.5mm以下のヤマトシジミの殻長組成の変化 (Fig. 6-7) を見ると、ヤマトシジミの初期着底稚貝は殻長 0.2~0.4mm であると思われる。殻長から、1994年8月と1995年10月の個体が着底初期の稚貝であったと思われる。覆砂区と対照区を比べると、ヤマトシジミ幼生の着底数は覆砂区で圧倒的に多い。ベントスの浮遊幼生は着底直前の時期に底表すれすれの層を流されながら底質と接触し、好適底質に接すると変態着底する基質選択性を持つ種が多いこと、その際選択のきっかけとなるのは、底表堆積物の粒度であるが、砂粒表面のバクテリア皮膜などの誘因性も重要であるといわれている (Sanders, 1958)。今回の覆砂区は川砂を覆砂されているため粒度が大きく、ヤマトシジミが覆砂区を好適な生息場所として選択したと推察される。あるいは、基質選択性を持たない場合、覆砂区、対照区の双方に無選択に定着したとしても、対照区では生息に不適な環境であったため短期間に死んでしまったとも考えられる。いずれにしろ、覆砂することにより浮遊幼生の定着に適した湖底環境に改良することができた。また、1995年4月に、覆砂区に1.5mm以下の稚貝が約10,000個体/m<sup>2</sup>出現したが、初期着底稚貝 (殻長 0.2~0.4mm) と思われるサイズの個体が出現していなかった (Fig. 6-7)。アサリ (柿野, 1996)、ハマグリ (中村・三村, 1990) では、波の影響により稚貝が着底後移動させられることが報告されており、1995年4月に覆砂区に出現した稚貝も、着底後覆砂区以外の場所から波浪等の作用により移動させられたと考えられる。1995年5、6月に1.5mm以下の稚貝はそれぞれ 3,733 個体/m<sup>2</sup>および 4,533 個体/m<sup>2</sup>出現していることから、移動させられた稚貝は、そのまま覆砂底で生存し続けたと思われる。

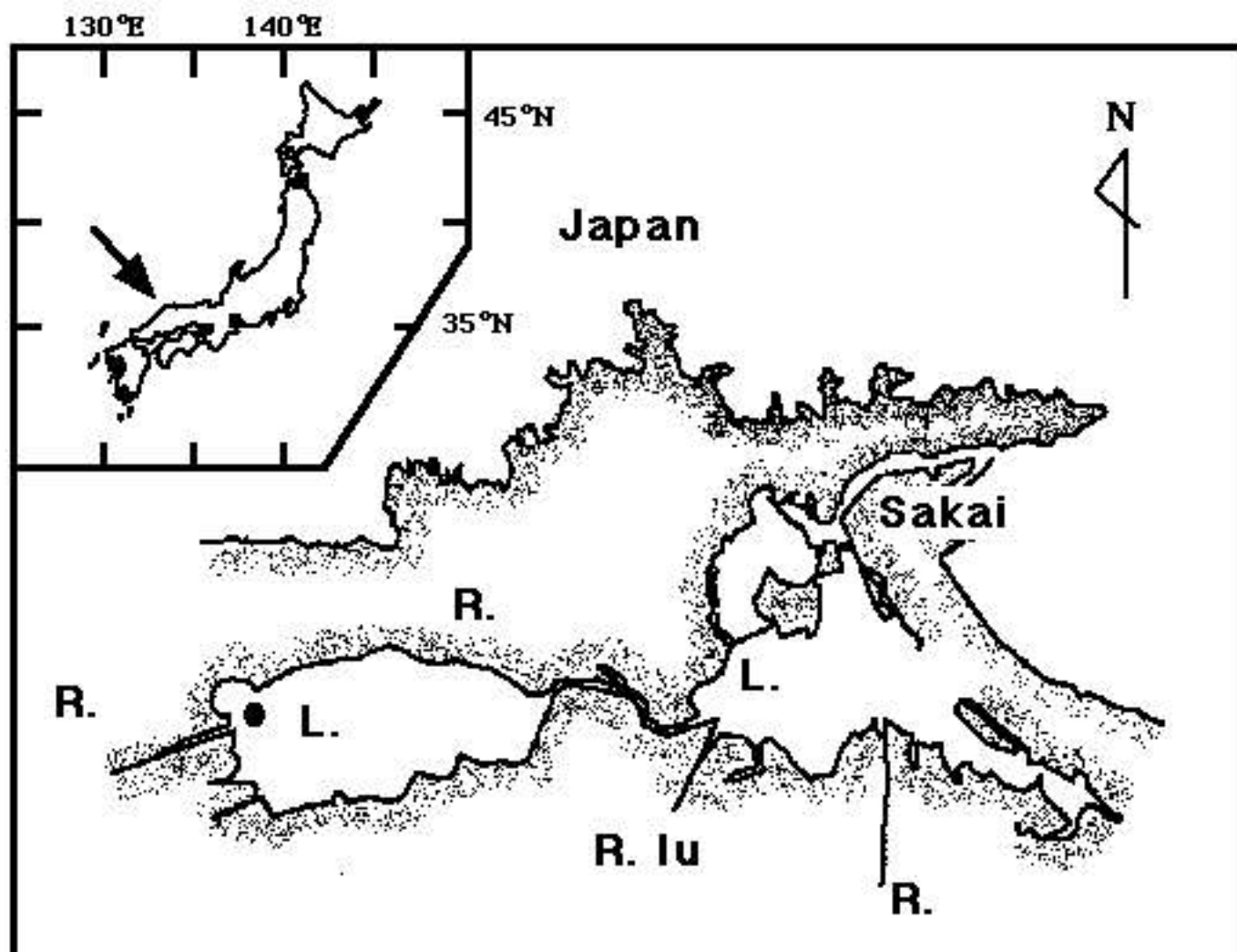
ヤマトシジミの1m<sup>2</sup>あたりの個体数と湿重量の経月変化を覆砂区と対照区で比較してみると (Figs. 6-4, 6-5)、覆砂した翌年の夏以降ずっと圧倒的に覆砂区の方が多かった。覆砂から3年後の1996年9月に、個体数は覆砂区 3,570 個体/m<sup>2</sup>、対照区 100 個体/m<sup>2</sup>、湿重量は覆砂区 1,665.9 g/m<sup>2</sup>、対照区 27.0 g/m<sup>2</sup>であり、覆砂区は対照区の 35.7 倍の個体数、61.7 倍の重量のヤマトシジミが生息していた。また、4mm以上の連続殻長組成 (Fig. 6-6) を見ると、対照区では1994年9月以降ヤマトシジミがほとんどみられなくなったのに対し、覆砂区においてヤマトシジミが着実に成長していることがわかる。このことは少なくとも覆砂後3年目までは覆砂が、ヤマトシジミの生息量の増大に役立っていると考えてよいであろう。

これまでの実験結果では、覆砂することによって、着底稚貝が多くなり、それが生残、成長すること、そして、覆砂しないところと比べて覆砂3年後に個体数で約35倍、重量で約60倍もの多くのヤマトシジミの生息が認められることなどによって、覆砂の効果が確認できた。しかし、覆砂区の1994年8月に定着した稚貝 42,267 個体/m<sup>2</sup>が、9月には1,600 個体/m<sup>2</sup>に減少し、10月では全く採集されなかった。この原因は、貧酸素水塊が1994年9月に覆砂区に移入して (Fig. 6-2)、直上水の酸素不足をきたし、8月に定着した稚貝が死亡したと考えられる。

覆砂実験区は、通常、貧酸素水塊が発生する場所に設定される場合が多いが、このとき実験区の底層水が改善されても、隣接した水域から貧酸素水塊の移入が考えられるので、覆砂実験区

の選定が大切であり、貧酸素水塊の移入防止策を考えておかなければならない。また、黒色軟泥などが堆積している環境の中では新生堆積物も非常に多いため、覆砂区がどのくらいの期間、効果を維持できるのか、あるいは、シジミ漁業を行うとき覆砂した底質の形状が乱れないのか等、まだ検討しなければならない課題もある。今後はこれらのことについても調査し、覆砂による底質改良をより有効なものにしていく必要がある。





**Fig. 6-1.** Location of the test site(●) in Lake Shinji.

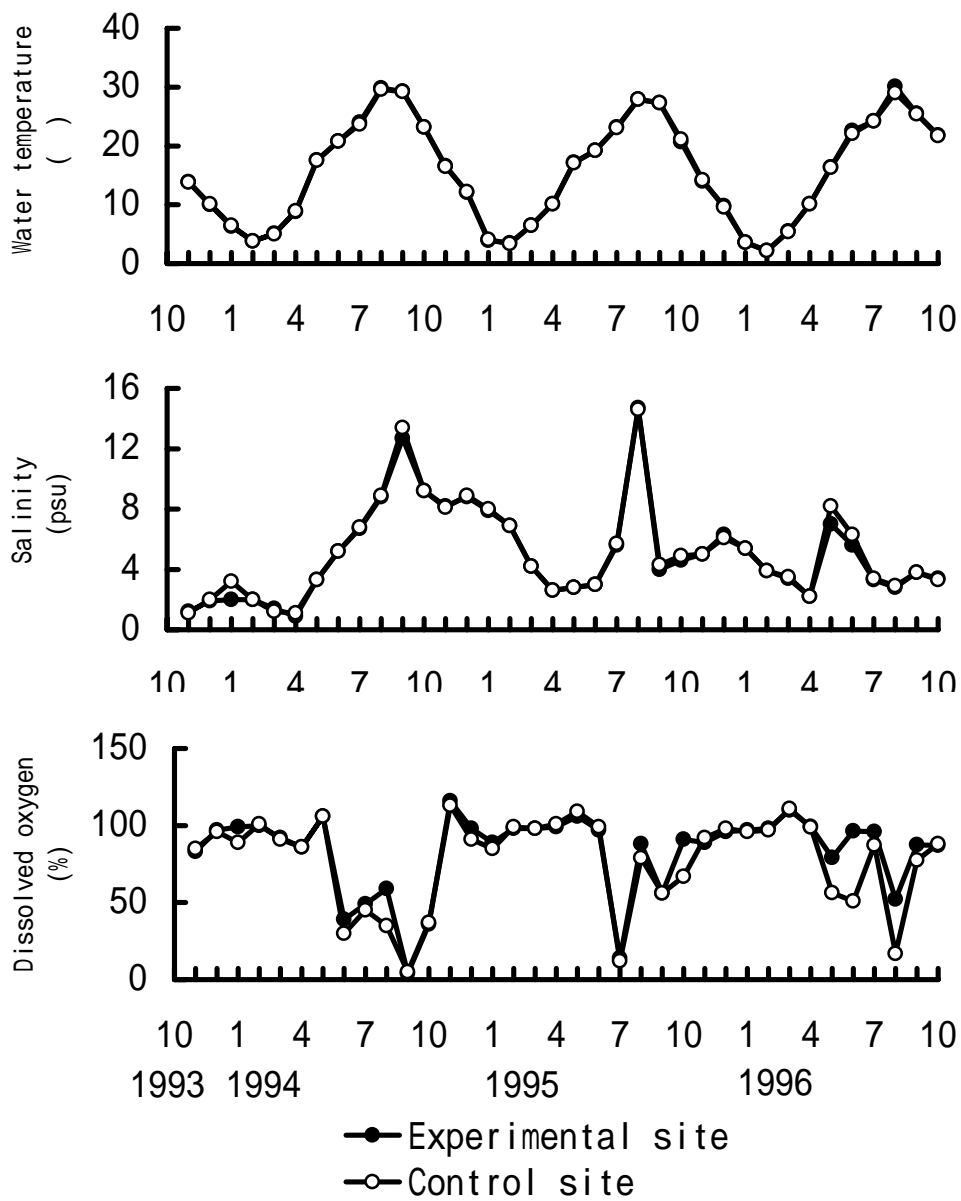


Fig. 6-2. Seasonal changes in water temperature, salinity and dissolved oxygen at experimental and control sites from October, 1993 to September, 1996.

Table 6-1. Water quality of bottom water.

	Experimental site	Control site
COD(mg/ ℓ)	3.7	3.6
NO <sub>2</sub> -N(mg/ ℓ)	0.001	0.002
NO <sub>3</sub> -N(mg/ ℓ)	0.009	0.008
NH <sub>4</sub> -N(mg/ ℓ)	0.19	0.31

Note : Date of sampling is 22 July, 1994.

Table 6-2. Water quality of interstitial water.

	Experimental site	Control site
NO <sub>2</sub> -N(mg/ ℓ)	0.005	0.012
NO <sub>3</sub> -N(mg/ ℓ)	0.082	0.041
NH <sub>4</sub> -N(mg/ ℓ)	0.35	4.71
PO <sub>4</sub> -P(mg/ ℓ)	0.047	0.229

Note : Date of sampling is 23 May, 1994.

Table 6-3. Characteristics of bottom soil.

	Experimental site	Control site
IL(%)	0.4	11.0
COD(mg/kg)	0.3	29.2
Sulfate(mg/kg)	0.9	31.5
T-N(mg/kg)	39.3	2580.0
T-P(mg/kg)	85.0	1019.0

Note : Date of sampling is 23 May, 1994.

Table 6-4. Grain scale composition(%) of bottom soil.

	Experimental site	Control site
Pebbles	1	0
Granules	17	0
Coarse sand	70	0
Fine sand	12	6
Silt	0	63
Clay	0	31

Note : Date of sampling is 23 May, 1994.

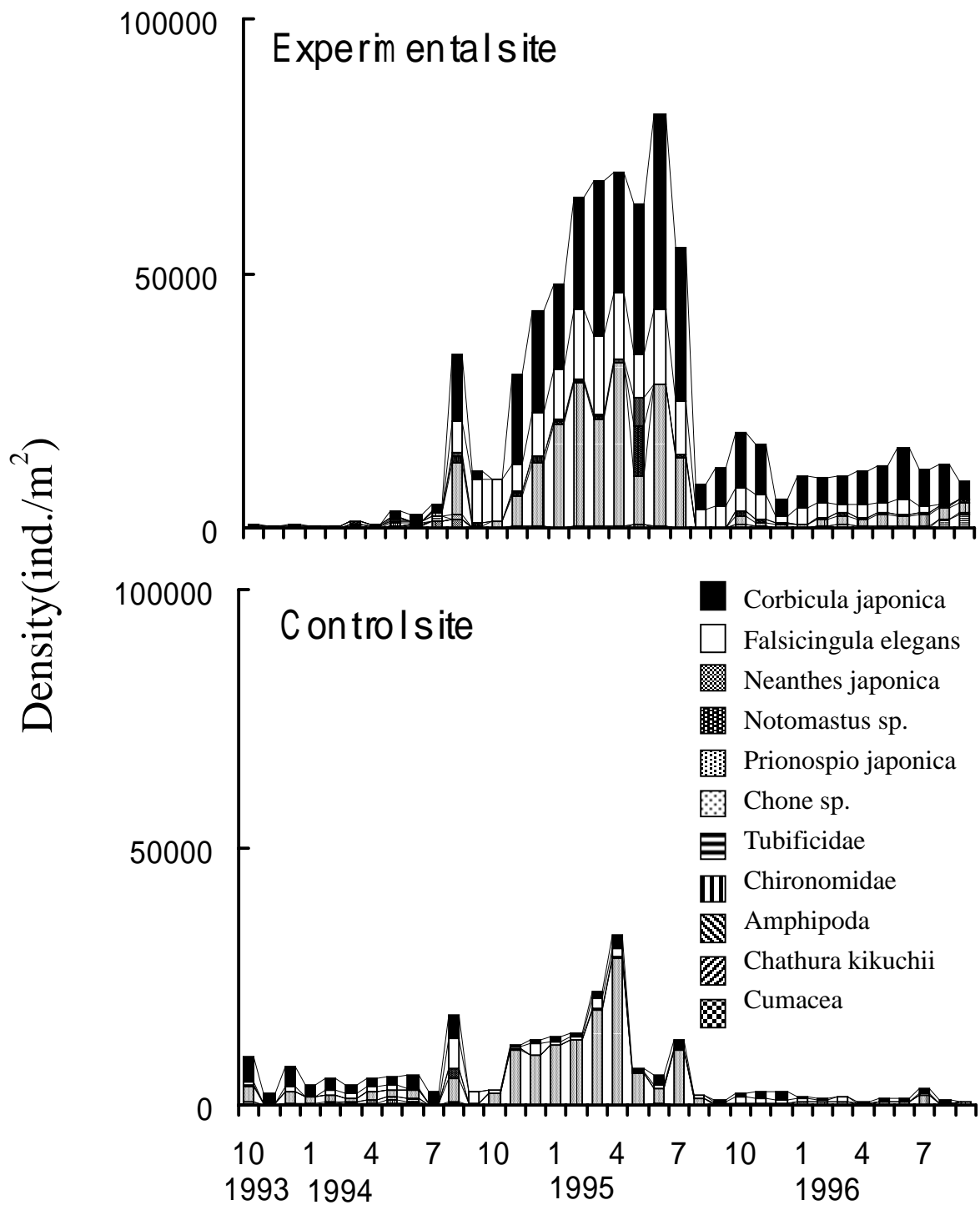


Fig. 6-3 Seasonal variations in density and species composition of macrobenthos at experimental and control sites from October, 1993 to September, 1996.



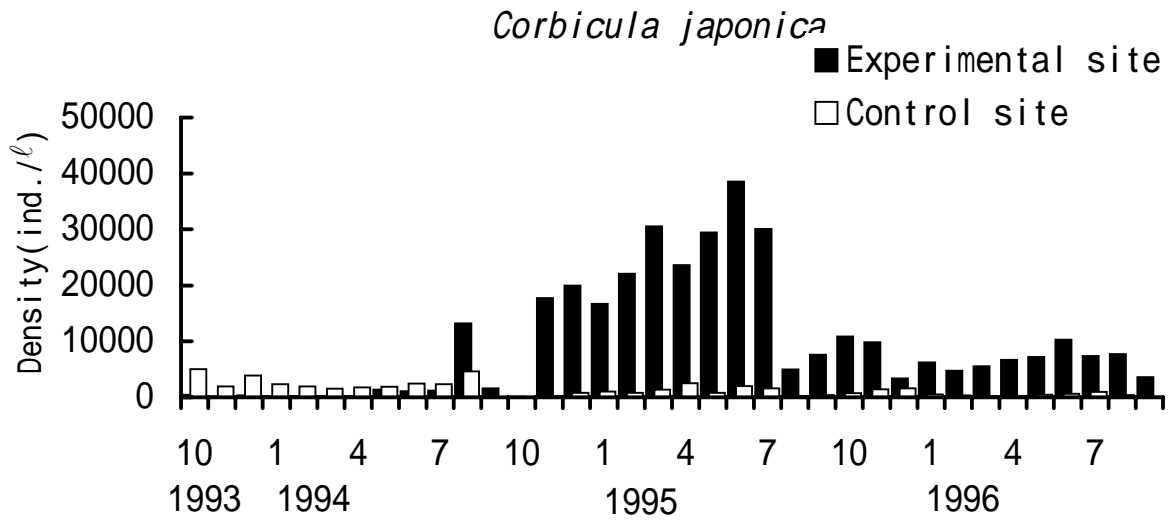


Fig. 6-4. Seasonal variations in density of *C. japonica* at experimental and control sites from October, 1993 to September, 1996.

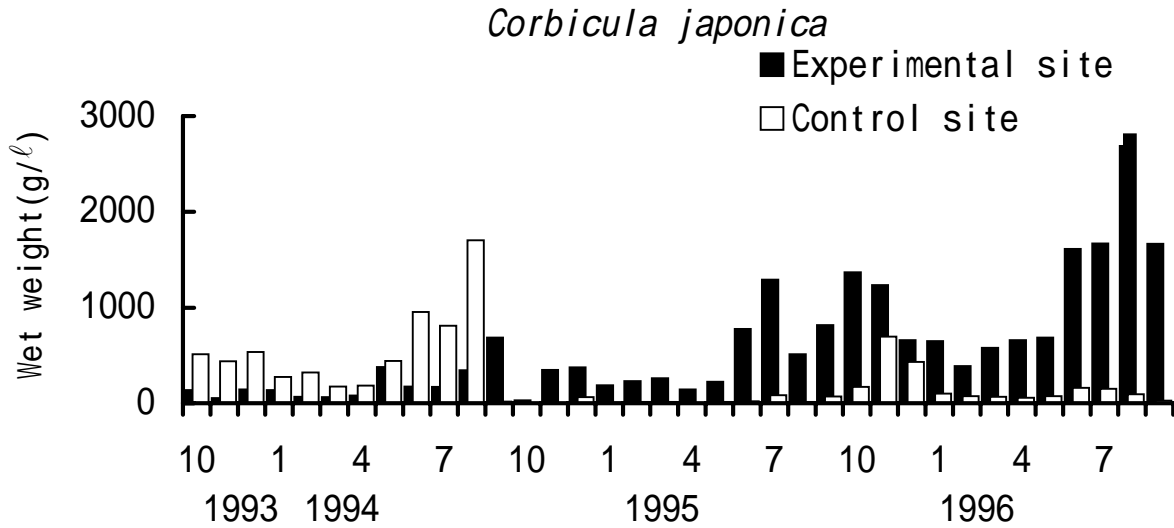


Fig. 6-5. Seasonal variations in wet weight of *C. japonica* at experimental and control sites from October, 1993 to September, 1996.

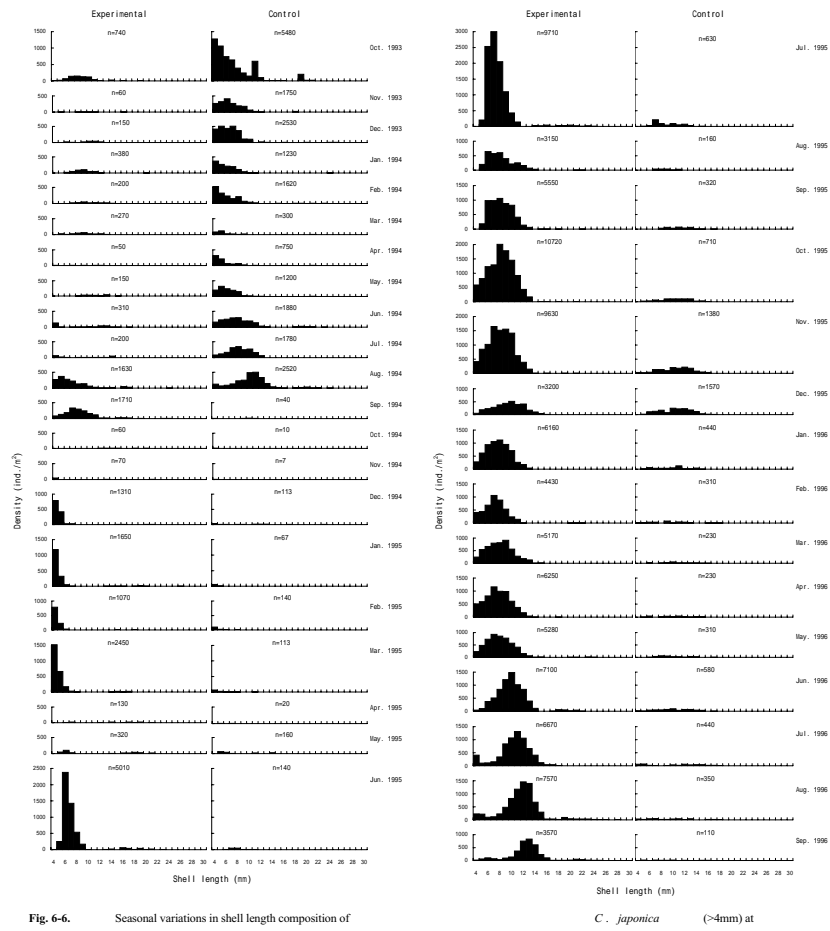


Fig. 6-6. Seasonal variations in shell length composition of experimental and control sites from October, 1993 to September, 1996.

*C. japonica* (>4mm) at



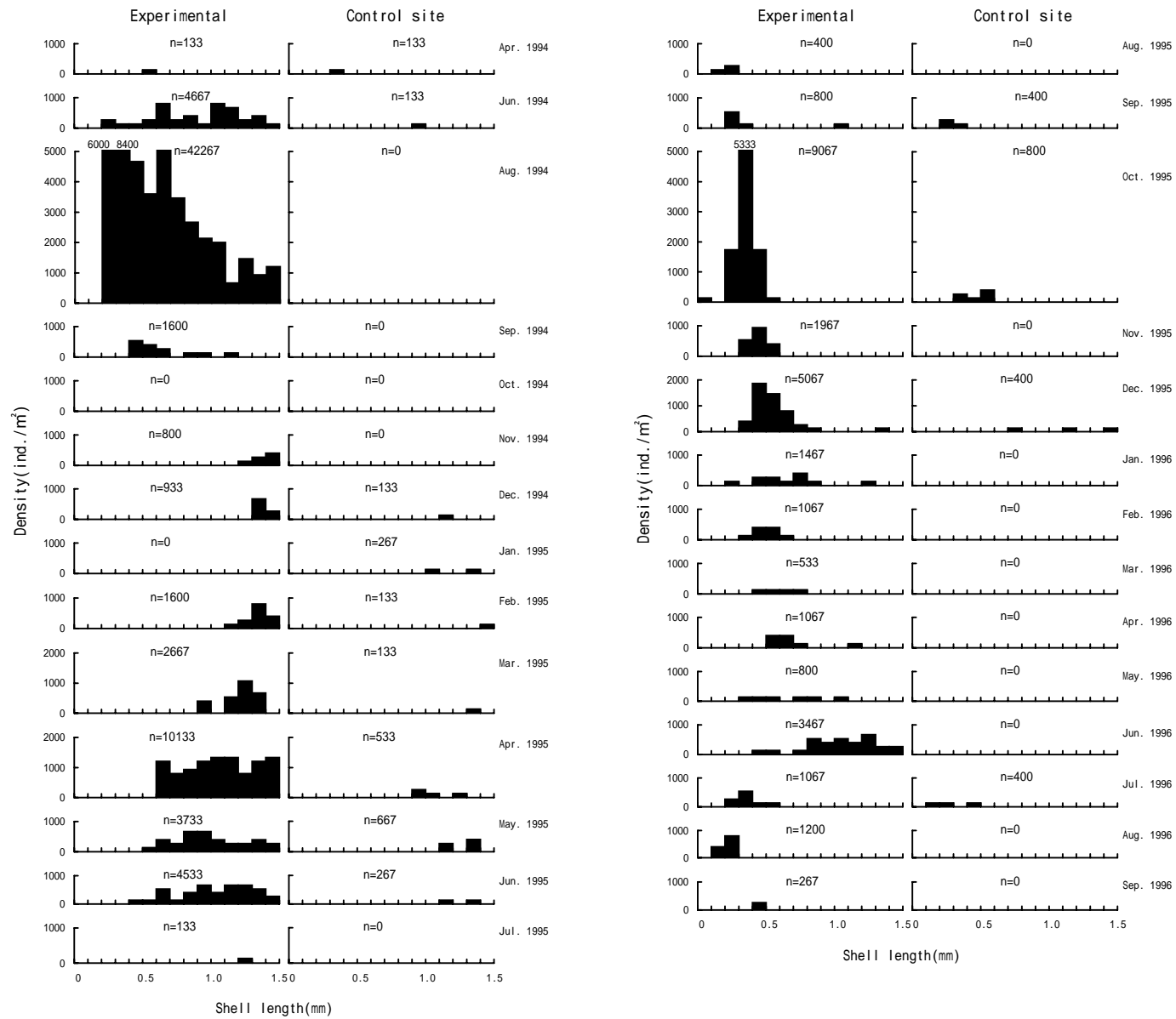


Fig. 6-7. Seasonal variations in shell length composition of juvenile, *C. japonica* at experimental and control sites from April, 1994 to September, 1996.

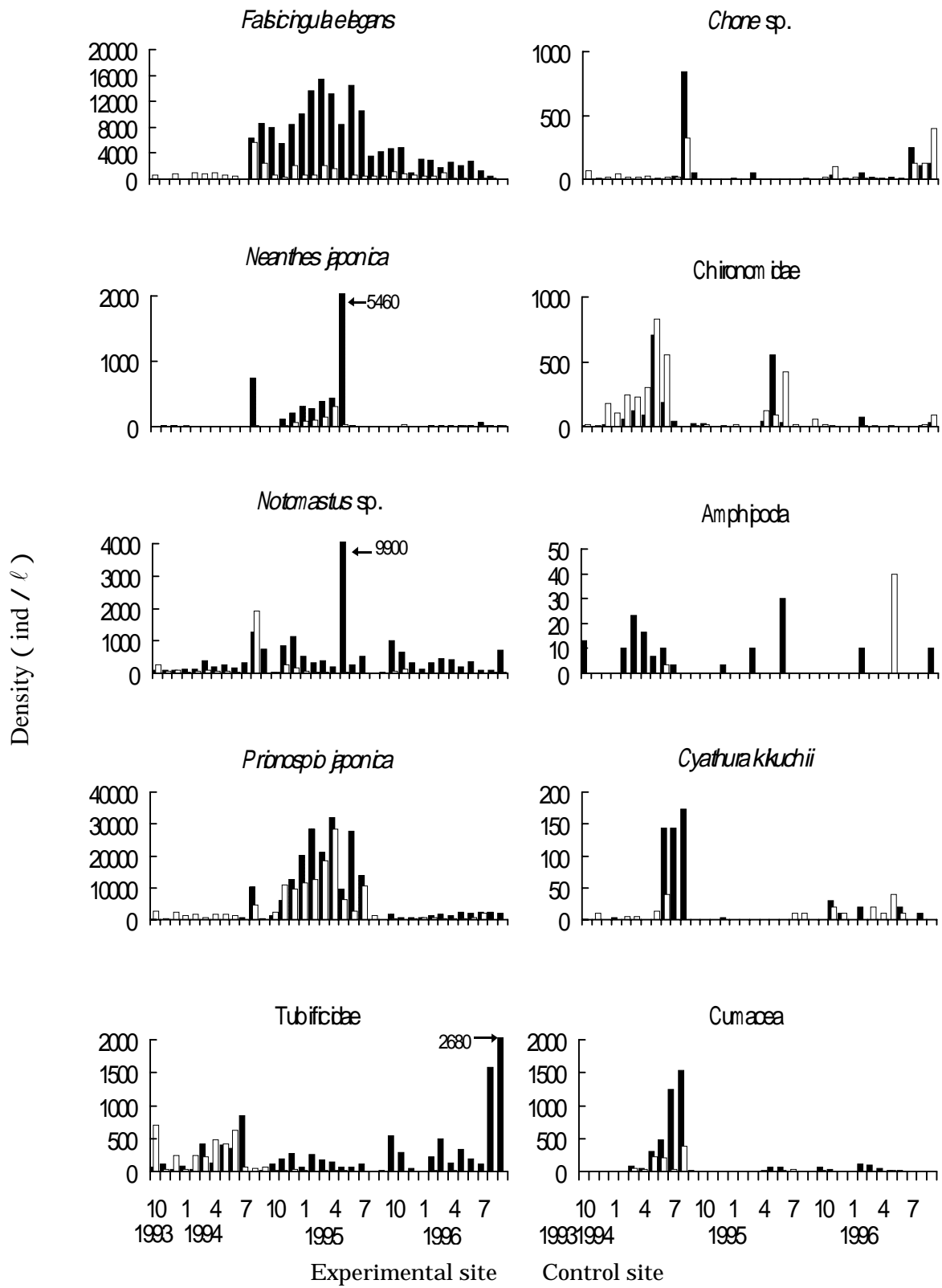


Fig. 6-8. Seasonal variation in density of macrobenthos at experimental and control sites from October 1993 to September 1996.

## 摘要

島根県宍道湖において、ヤマトシジミの漁場環境特性、分布、生理的環境耐性能力とその生化学的適応機構を調べ、ヤマトシジミの生理生態的特性と生息環境との相互関係を明らかにした。

ついで相互関係の結果に基づき、特に漁場環境保全と改善策について検討した。以下に得られた結果を要約する。

## 第1章 宍道湖の環境特性

近年10年間(1986~1996年)の水質および動・植物プランクトンのデータをもとに宍道湖の水質環境の特性を明らかにした。

1) 塩分量の10年間の平均値は表層水で3.6psu、底層水で6.1psuであった。また、季節的变化はみられないが空間的变化幅は大きく、底層水の最大値は19.5psu、最小値は0.9psuであった。

2) 塩分躍層は水深4~5mに形成され、塩分差が小さく鉛直混合が起きやすい。

3) 底層水のDO濃度は夏期の塩分躍層の形成時に減少した。

4) 動物プランクトンは汽水産である *Sinocalanus tenellus*、*Copepoda nauplius*、*Keratella craciformis* の順で卓越した。植物プランクトンは塩分濃度の高いときは珪藻類の *Cyclotella* sp. が優占し、低いときはらん藻類の *Microcystis incerta* が優占した。

## 第2章 生態分布

### 第1節 底質とマクロベントス群集

1) 湖底はDO濃度が高く、塩分濃度、泥含有率、強熱減量(IL)、CODそして硫化物量が低い湖棚部と、DO濃度が低く、塩分濃度、泥含有率、IL、CODそして硫化物量が高い湖底平原部とに二分された。

2) マクロベントス群集は、種数が23種であり、ヤマトシジミが全個体数の51.36%、全重量の99%以上を占める優占種であった。

3) 主要ベントス種のヤマトシジミとゴカイは沿岸部の砂泥底、ヤマトスピオ *Notomastus* sp. そして *Tubifex* sp. は湖底平原の泥底を中心に分布していた。

4) マクロベントス群集はA~Dの4つの群集型に分類された。それぞれの群集型の優占種は、A群集型がヤマトシジミ、B群集型がヤマトスピオ、C群集型がユスリカとイトミミズ、D群集型が *Notomastus* sp.、ユスリカおよびヤマトスピオであった。

5) ヤマトシジミの優占するA群集型は底質粒度が粗く有機物量の少ない湖棚に、B群集型、およびC、

D 群集型は底質粒度が細かく有機物量の多い湖底平原に分布していた。

## 第2節 ヤマトシジミの生態分布と底質環境

- 1) ヤマトシジミの水平分布は季節に関係なく水深3~4m以浅の湖棚であった。
- 2) ヤマトシジミの垂直分布は表面からの深さ2cmまでに夏では83.9%、冬では12%の生息が確認された。
- 3) ヤマトシジミの生息密度が1,000個/m<sup>2</sup>以上の好適環境範囲は水深3.5m以浅、DO飽和度80%以上、強熱減量5%未満、CODが5mg/l未満、シルト・粘土含有率10%未満であった。
- 4) ヤマトシジミの分布密度とシルト・粘土含有率、強熱減量、水深との相関係数はそれぞれ-0.63、-0.59、-0.56であった。

## 第3節 生息を制限する環境要因

- 1) 累積曲線法により抽出されたヤマトシジミの生息を制限する環境要因は、底質の粒度組成（シルト・粘土の含有率）であった。
- 2) 同様に、*Neanthes japonica* は底質の粒度組成、*Notomastus* sp.は塩素量、*Prionospio japonica* はDO濃度が制限要因として抽出された。

## 第4節 ヤマトシジミが宍道湖の窒素循環に果たす役割

- 1) ヤマトシジミが1日で取り込む窒素の量は29.7t、糞・疑糞としての排泄量が8.7t、尿としての排泄量が5.2tである。
- 2) ヤマトシジミの漁獲によって宍道湖より取り出される窒素の量は1日に0.2tであった。
- 3) 宍道湖への無機態・有機態窒素の流入量、湖内での植物プランクトンによる有機窒素の生産量、底土から溶出する窒素の量は、それぞれ5.7t、17.5t、32tと見積もられた。

# 第3章 環境耐性

宍道湖産ヤマトシジミの主要な環境要因で、変化が大きく生存に大きな影響のある環境要因に対する耐性を明らかにした。

## 第1節 ヤマトシジミの塩分耐性

- 1) ヤマトシジミの体液塩分は環境水の塩分とほぼ等しいことから、この種は浸透圧順応型で、0~35psuの変化に耐え得る広塩性型であった。
- 2) 宍道湖での水温範囲で生息可能な塩分濃度は1.5psu~22psuであった。

3) 22psu 以上の高塩分域では水温の上昇に伴い、塩分耐性が弱くなった。

4) 高塩分耐性は、成貝より稚貝の方が弱かった。

## 第2節 ヤマトシジミの水温耐性

1) 24時間以内の100%生存可能な温度範囲は0~35℃であった。

2) 30日間の生息可能な上限温度は32℃であった。

3) 高温域への急激な温度変化は生残に重大な影響をおよぼす。また、高温環境に馴致させた場合、生息限界温度が上昇した。

4) 成貝と稚貝の水温耐性は、ほぼ同程度であった。

## 第3節 ヤマトシジミの貧酸素耐性

1) 水温により貧酸素耐性の強さは大きく変化した。無酸素状態でも20℃までは死亡しないが(17日間)、30℃では、成貝でLT<sub>50</sub>が8日、LT<sub>100</sub>が10日であった。

2) 成貝と稚貝の無酸素耐性には顕著な違いはなかった。

3) 水温28℃において、長期間(30日間)では、DO濃度1.0mg/ℓ以下で生存に影響があるが、1.5mg/ℓ以上では影響を受けなかった。

## 第4節 ヤマトシジミの硫化水素耐性

1) 成貝と稚貝では硫化水素耐性に大きな違いは見られなかった。

2) 硫化水素に対する耐性時間は水温条件が同じであればその濃度が高いほど短くなる。

3) 硫化水素耐性の強さは水温の影響を強く受け、高水温時に耐性が弱くなった。低水温(18℃)40日間では、硫化水素濃度が7mg/ℓ以下では50%以下の死亡であったが、高水温(28℃)では、3mg/ℓ以上の濃度で14日以内に100%が死亡した。

4) 水温28℃、40日間において、硫化水素濃度1mg/ℓ以上で死亡への影響があるが、0.5mg/ℓ以下では影響を受けなかった。

5) 硫化水素耐性は、これまで報告された他の生物種と比較して強い。

## 第5節 汽水産二枚貝4種の環境耐性

1) 中海・宍道湖の汽水産二枚貝のヤマトシジミ、サルボウ、アサリ、ホトトギスガイの水温耐性は、4種とも30℃までは影響が無く、34℃での耐性は、ヤマトシジミが最も強く、ホトトギスガイ、サルボウ、アサリの順に弱くなった。

2) 塩分耐性は、ヤマトシジミが淡水側に耐性が強く、20psu以上に生息限界濃度があった。サルボウ、アサリ、ホトトギスガイは海水側に強く、5psu以下では生存に影響があった。

3) 貧酸素耐性の強さは、ヤマトシジミ、サルボウ、アサリ、ホトトギスガイの順であった。特にヤマト

シジミは強く、ホトトギスガイは弱かった。

4) 硫化水素耐性の強さは、貧酸素耐性と同様に、ヤマトシジミ、サルボウ、アサリ、ホトトギスガイの順であった。

5) 中海にアサリ、サルボウ、ホトトギスガイが生息し、宍道湖にヤマトシジミのみが分布するのは、それぞれの種の水溫耐性と塩分耐性が影響し、4種の生息密度は貧酸素と硫化水素が重要な制限要因となっている。

## 第4章 塩分変動に対する適応

本章では、細胞内浸透圧調節因子とされる有機物中、特に重要な物質である遊離アミノ酸を中心に、環境水の塩分変化に対応した生体内での変動を調べた。

### 第1節 水槽実験での体内成分の変化

#### 1-1 異なる塩分濃度で24時間馴致したときの生体成分の変動

1) ヤマトシジミの水分含量は環境塩分濃度の増加に伴い減少した。

2) エキス窒素量は塩分濃度の上昇に伴い顕著に上昇し、ヤマトシジミ体内の窒素成分含量が環境水の塩分濃度に影響された。

3) 0~10psuまでの塩分変動に対し、ヤマトシジミはアラニン(D,L体)が主に細胞内浸透圧調節物質(オズモライト)として働き、次いでプロリン、グリシン、グルタミン酸および $\gamma$ -アラニンが寄与した。

4) グリシンにおいて、オスで浸透圧調節への寄与度が高く、メスで低い傾向を示した。他の成分については顕著な性差は認められなかった。

#### 1-2 淡水に馴致したときの生体成分の経時変化(低浸透圧調節における遊離アミノ酸の応答)

1) ヤマトシジミの体液塩分は淡水馴致直後から6時間目まで急激に減少したが、それ以降ほぼ一定の値で推移した。

2) 水分含量は雌雄とも淡水馴致直後から2時間目まで急激に上昇した。以後6時間目まで緩やかな上昇が続き、6時間目以降わずかな減少が観察された。

3) エキス窒素量は淡水馴致後2時間目まで著しく減少した。2時間以降24時間目までは緩やかな減少が観察され、体液塩分濃度の変化と同様の傾向を示した。

4) 淡水馴致における遊離アミノ酸の変動では、アラニンの変動が大きく、主要なオズモライトと推定された。次いでグリシンとグルタミン酸が浸透圧調節に寄与していると判断された。他のアミノ酸は顕著な減少は認められなかった。

5) 成分変動の性差では、オスでグリシンが顕著に減少し、浸透圧調節の寄与度がメスより高いことが確

認された。

1-3. 淡水から汽水（5 および 10psu）に馴致したときの生体成分の経時変化（高浸透圧調節における遊離アミノ酸の応答）

1) 淡水から汽水に移行したときのヤマトシジミの体液塩分は速やかに対応し、汽水馴致後約 2 時間で環境水とほぼ等浸透になった。

2) 水分の変動は馴致塩分の濃度により減少速度に違いがみられた。

3) エキス窒素量は汽水馴致後 6 時間まで速やかに増加し、以後 24 時間まで緩やかな上昇傾向を示した。変動速度は体液塩分や水分に比べ、緩慢であった。

4) 5psu 汽水馴致における遊離アミノ酸の変動は、アラニン、グルタミン酸、プロリン、グリシンの 4 成分が 24 時間目まで緩やかに増加した。変動量の大きい成分はアラニンとグルタミン酸であった。

5) 10psu 汽水馴致の遊離アミノ酸の変動では、アラニン、グルタミン酸およびプロリンの 3 成分が馴致後 4 時間目まで急激に増加し、以後アラニンとプロリンが 24 時間目まで緩やかに上昇した。グリシンの増加は 24 時間目まで緩慢であった。上記 4 成分が主要なオズモライトと判断された。

#### 1-4. 高塩分域で長期間馴致したときの生体成分変動

1) 体液塩分はすべての馴致環境水の塩分とほぼ等張であった。

2) 水分は馴致環境水の塩分濃度の上昇に伴い減少した。

3) 環境水の塩分濃度が 7 倍と大幅に増加しても、組織中の水分は約 4%の変動にとどまり、水分調節の可能性が示唆された。

4) エキス窒素量は塩分濃度の上昇に伴い、顕著に増加した。また、エキス窒素量に占めるアミノ態窒素の割合が塩分濃度の上昇と共に増加した。

5) 遊離アミノ酸総量も馴致塩分濃度の上昇に伴い著しく増加した。増加量は 5psu に比べ、35psu では 7.5 倍の増加量であった。

6) アラニン、プロリン、グリシンの 3 成分は 35psu 移行まで継続的に上昇した。しかし、グルタミン酸は 15psu、 $\gamma$ -アラニンは 20psu の塩分濃度の環境水までは上昇が認められたが、これ以上の塩分では増加は観察されなかった。

## 第 2 節 フィールドでの適応

1) 2 年間の宍道湖のヤマトシジミ体内成分を調べた結果、明瞭な季節的変動は見られなかった。

2) ヤマトシジミ軟体部の水分と湖水塩分との間に有意な相関はなかった。

3) ヤマトシジミの体液塩分濃度、およびナトリウム濃度の変動と湖水塩分濃度の両者には強い相関があった。

4) エキス窒素量、および遊離アミノ酸総量の変動は、湖水塩分と強い相関があった。

5) 湖水塩分濃度と最も強い相関を示した成分はアラニンで、次いでグルタミン酸、グリシン、 $\gamma$ -アラニン、プロリンの順で有意な相関を認めた。

## 第5章 酸素不足に対する適応

本章では、酸素不足に対するヤマトシジミの生体内の適応を解明することを目的とし、代謝上重要と考えられるグリコーゲン、遊離アミノ酸、有機酸、アデニンヌクレオチドおよびオピン類を分析した。

### 第1節 水温 20 と 30 における無酸素適応

- 1) 水分含量の変動は、無酸素代謝が進行するとともに上昇し、高水温ほどその上昇が早かった。
  - 2) 全窒素量の変動は、無酸素状態が続くとやや上昇した。
  - 3) エキス窒素量の変動は、20 では7日目まで緩やかに上昇し、30 では20 に比べ、急激に上昇した(12時間目まで)。
  - 4) 遊離アミノ酸総量は、温度とともに増加し、20 では25日目に最高に達し、30 では短時間で急激に上昇した。アミノ酸総量の増加速度も高水温ほど速かった。アラニンは、遊離アミノ酸の変動の大部分を占め、増加速度は高水温ほど早かった。プロリンは無酸素状態の進行とともに顕著に上昇し、高水温ほど上昇速度が速い。グルタミン酸は無酸素状態の進行とともに徐々に減少した。
  - 5) 有機酸総量は、20 では飼育開始3時間目から増加し始め、最高値(146.6  $\mu\text{mol}$ )に達する21日目まで増加し続けた。30 でも同様の変動パターンが見られ、増加速度は高水温ほど早かった。コハク酸は、有機酸の変動のほとんどを占めた。プロピオン酸と酢酸は、飼育開始時は検出されず、無酸素状態の進行に伴い急激に上昇した。
  - 6) ATP は、20 では大きな変動を示さず、ほぼ一定の割合で推移し、飼育終了時に大きく減少した。30 でもほぼ一定の値で10日目まで推移した。ADP・AMPともに大きな変動は認められなかった。IMPは、無酸素の進行とともに顕著に減少した。
  - 7) グリコーゲンの変動は、20 では徐々に減少し、飼育終了時には初期値の半分以下になった。30 は減少速度が速かった。無酸素状態でヤマトシジミを飼育した場合、グリコーゲンを消費してエネルギーを産生すると思われる。
  - 8) オクトピンの変動は、20 , 30 ともに飼育後急激に減少し、その後ほぼ一定の値で推移した。なお、アラノピンなど他の酸性オピン類は検出されなかった。
- ヤマトシジミの無酸素環境に適応する能力は極めて高く、海産の二枚貝より優れていることがわかった。

### 第2節 貧酸素適応

- 1) 水分含量の変動は、好氣的条件から貧酸素状態までは一定の値であった。無酸素状態が進行した4日



目以降、水分の増加が観察された。

2) 全窒素量は、好氣的条件や貧酸素状態の飼育ではさほど変動しなかった。しかし、無酸素状態が続くと上昇する傾向が認められた。

3) エキス窒素量は、顕著な増減は認められなかった。

4) 遊離アミノ酸総量は、好氣的条件で多少の減少傾向が認められた。以降貧酸素から無酸素と溶存酸素濃度の減少に伴い、緩やかに上昇した。アラニンは好氣的条件から初期の貧酸素状態下でやや減少し、貧酸素状態が進行すると緩やかに上昇し、無酸素状態下ではやや急激な上昇に転じた。プロリンは、好氣的条件から貧酸素状態ではさほど変動せず、無酸素状態で顕著に上昇した。一方、グルタミン酸は酸素の減少とともに徐々に低下し、特に無酸素状態で減少傾向が顕著であった。

5) 有機酸総量は好氣的条件から初期貧酸素状態では大きな変動は認められなかったが、貧酸素状態の進行とともに急増した。コハク酸の変動も貧酸素状態の進行とともに急激な上昇が認められた。プロピオン酸は貧酸素状態下までは全く検出されず、無酸素状態の進行とともに検出され、飼育終了時に急激に上昇した。酢酸の変動も上記2成分に次いで大きく、変動パターンはプロピオン酸に類似していた。

6) アデニンヌクレオチドの変動では、ATP、ADP および AMP の合計はほぼ一定の値を示した。一方、IMP は無酸素状態の進行とともに急激に減少した。

7) グリコーゲンの変動は貧酸素状態から減少傾向が顕著で無酸素状態の飼育最終日には初期値の約 1/6 まで低下した。

8) オクトピンの変動は飼育開始時 0.43mg 認めたものが貧酸素状態で急激に減少し、その後無酸素状態までほぼ一定の値で推移した。なお、アラノピンなど他の酸性オピン類は検出されなかった。

## 第6章 覆砂による底質改良

底泥を改善し、同時に新たな漁場造成を目的とした、覆砂による底質改良実証試験を行い、次の結果を得た。

### 1) 環境要因

(1) 底層水および直上水の水温、塩分濃度、DO 飽和度のいずれも覆砂区と対照区で差が見られなかった。間隙水水質では、 $\text{NO}_3\text{-N}$  のみ対照区より覆砂区の方が高かったが、 $\text{NO}_2\text{-N}$ 、 $\text{NH}_4\text{-N}$ 、 $\text{PO}_4\text{-P}$  は、覆砂区の方が低かった。

(2) 底質の硫化物量、T-N、T-P、IL、COD はいずれも対照区に比べて覆砂区の方が低い値であった。また、覆砂区が礫・粗砂から成り、対照区がシルト・粘土から成っていた。

### 2) マクロベントス群集

(1) 底生動物は、ヤマトシジミ、カワグチツボ、ゴカイ、ヤマトスピオ、イトゴカイ科の一種 *Notomastus* sp.、ケヤリ科の一種 *Chone* sp.、イトミミズ類 Tubificidae、ユスリカ類 Chironimidae、ヨコエビ類 Amphipoda、キクチスナウミナナフシ、クマ目 Cumacea の 11 種が確認された。

(2) 覆砂区と対照区で出現種数に差はなかったが、個体数は覆砂区の方が多く、それらはヤマトシジミ、カワグチツボの個体数増加による。

### 3) ヤマトシジミ

(1) 実験開始から 3 年後の 1996 年 9 月の終了時におけるヤマトシジミの生息個体数、および湿重量は、覆砂区でそれぞれ 3570 個体/m<sup>2</sup>、1655.9g/m<sup>2</sup>、対照区で 100 個体/m<sup>2</sup>、27g/m<sup>2</sup> で、覆砂区では対照区の 35.7 倍の個体数、61.7 倍の湿重量であった。

(2) ヤマトシジミの個体数密度と湿重量は実験開始翌年の夏までは対照区が、それ以降、実験終了時まででは、覆砂区が常に多かった。

(3) 対照区では 4mm 以上の個体がほとんど生息しておらず、殻長組成の変化も確認できないのに対し、覆砂区では 4mm 以上の個体も多く、成長していることが確認された。

(4) 初期着底稚貝の殻長は 0.2~0.4mm であった。着底稚貝は対照区でほとんど出現しなかったのに対し、覆砂区では 1994 年 8 月、1995 年 4 月、10 月に多量に出現し、また、殻長から 1994 年 8 月と 1995 年 10 月の個体が着底初期稚貝と推察された。

以上の結果から、ヤマトシジミ漁場の造成に覆砂工法が有効な手段であることが示唆された。

## 謝辞

本研究を行うにあたって、終始懇切なご指導を賜るとともに本稿の御校閲を賜った北海道大学水産学部中尾繁教授に謹んで感謝の意を表します。また、本稿の御校閲を賜り多くの有益な御批判を頂いた同学部麦谷泰雄教授ならびに学習院女子短期大学助教授品川明博士に深く感謝致します。

本研究の遂行に当たっては島根県内水面水産試験場の研究員各位から多大の御協力をいただいた。特に調査船の運行、サンプル採集、水質測定等には山根恭道主任研究員、山本孝二主任技師、島根県栽培センターの松本洋典研究員、またマクロベントスのソーティングについては小川絹代氏、須山富士子氏の協力に負うところ大である。

第2章の生態分布に関して、島根大学汽水域研究センターの高安克己教授、同大学理学部地質学教室の徳岡隆夫教授、島根医科大学の坂本巖助教授、地質調査所の山室真澄主任研究員、北海道大学水産学部大学院博士課程の園田武氏には助言、指導をいただいた。

第3章の耐性実験では、島根県衛生環境公社の戸田顕史氏、島根県水産試験場海洋課の安木茂主任研究員に多大な協力をいただいた。

第4章、第5章の塩分、貧酸素に対するヤマトシジミの適応に関する生化学実験は、学習院女子短期大学の品川明助教授、高橋文子講師との共同研究の成果である。

第6章の覆砂による底質改良実験の調査には、島根県水産振興課の向井哲也主任技師に協力いただいた。

そして本論文の資料整理等に際しては、島根大学理学部大学院生の原田茂樹氏、島根県松江水産事務所の開内洋技師に多大な助力をいただいた。

最後に、長岡正一組合長をはじめとした宍道湖漁協組合員の皆様からは、著者の長期間にわたる調査に絶えず有益な助言と支援・激励をいただいた。宍道湖のヤマトシジミに関しては、井原信夫、庄司裕三、綿識好吉、原保男、河谷武光の各氏から多くの助言、助力をいただいた。

以上の方々に、心からお礼申し上げます。

## 参考文献

- 1) 秋山優 (1975) 宍道湖のプランクトンおよび着生藻類の推移に関する調査．中海・宍道湖の水質保全に関する調査報告書，島根県，第1報，31-54．
- 2) 秋山優 (1977a) 宍道湖のプランクトンおよび着生藻類の推移に関する調査．中海・宍道湖の水質保全に関する調査報告書，島根県，第2報，23-58．
- 3) 秋山優 (1977b) 宍道湖のプランクトンおよび着生藻類の推移に関する調査．中海・宍道湖の水質保全に関する調査報告書，島根県，第3報，25-72．
- 4) 秋山優 (1978) 宍道湖のプランクトンおよび着生藻類の推移に関する調査．中海・宍道湖の水質保全に関する調査報告書，島根県，第4報，25-52．
- 5) 秋山優 (1979) 宍道湖のプランクトンおよび着生藻類の推移に関する調査．中海・宍道湖の水質保全に関する調査報告書，島根県，第5報，33-62．
- 6) 秋山優 (1980) 中海ならびに宍道湖産藻類の生態．海洋・湖沼の生物・植物エネルギー利用戦略シンポジウム報告，新魚種開発協会，361-368．
- 7) 秋山優 (1986) 宍道湖・中海．島根県，23-29．
- 8) Allen, J. A. and M.R. Garrett (1971) Taurine in marine invertebrates, *Adv. Mar. Biol.*, **9**, 205-253.
- 9) 朝比奈英三 (1941) 北海道に於ける蜆の生態学的研究．日水誌，**10**，146-152.
- 10) Aswad, D. W. (1984) Determination of D- and L-aspartate in amino acid mixtures by high-performance liquid chromatography after derivatization with a chiral adduct of o-phthalaldehyde. *Anal. Biochem.*, **137**, 405-409.
- 11) Badman, D. G. and S. L. Chin (1973) Metabolic responses of the fresh-water bivalve, *Pleurobema coccineum* (Conrad), to anaerobic conditions. *Comp. Biochem. Physiol.*, **44B**, 27-32.
- 12) Bagarinao, T. and R. D. Vetter (1989) Sulfide tolerance and detoxification in shallow water marine fishes. *Mar. Biol.*, **103**, 291-302.
- 13) Baginski, R. M. and S. K. Pierce, Jr. (1975) Anaerobiosis: A possible source of osmotic solute for high-salinity acclimation in marine molluscs. *J. Exp. Biol.*, **62**, 589-598.
- 14) Baginski, R. M. and S. K. Pierce, Jr. (1977) The time course of intracellular free amino acid accumulated in tissues of *Mytilus edulis* during high salinity adaptation. *Comp. Biochem. Physiol.*, **57A**, 407-412.
- 15) Baginski, R. and S. K. Pierce, Jr. (1978) A comparison of amino acid accumulation during high salinity

- adaptation with anaerobic metabolism in the ribbed mussel, *Modiolus demissus demissus*. *J. Exp. Zool.*, **203**, 419-428.
- 16 ) Bedford, J. J. ( 1971 ) Osmoregulation in *Melanopsis trifasciata gray* 1843- . The intracellular nitrogenous compounds. *Comp. Biochem. Physiol.*, **40A**, 899-910.
- 17 ) Beer, J. R. ( 1967 ) The species distribution of some naturally occurring quaternary ammonium compounds. *Comp. Biochem. Physiol.*, **21**, 11-21.
- 18 ) Begon, M., J. L. Harper and C. R. Townsend ( 1996 ) Communities. *In Ecology*, 3rd ed., Blackwell Science, Boston, 675-952.
- 19 ) Bestwick, B. W., I. J. Robbins and L. M. Warren ( 1989 ) Metabolic adaptations of the intertidal polychaete *Cirriiformia tentaculata* to life in an oxygen-sink environment. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **125**, 193-202.
- 20 ) Bowlus, R. D. and G. R. Somero ( 1979 ) Solute compatibility with enzyme function and structure: Rationales for the selection of osmotic agents and end-products of anaerobic metabolism in marine invertebrates. *J. Exp. Zool.*, **208**, 137-152.
- 21 ) Bray, C. R. and J. T. Curtis ( 1957 ) An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecol. Monogr.*, **27**, 325-349
- 22 ) Bryant, V., D. S. McLusky, K. Roddie and D. M. Newbery ( 1984 ) Effect of temperature and salinity on the toxicity of chromium to three estuarine invertebrates (*Corophium volutator*, *Macoma balthica*, *Nereis diversicolor*). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **20**, 137-149.
- 23 ) Campbell, J. W. and S. H. Bishop ( 1970 ) Nitrogen metabolism in molluscs. *In Comparative Biochemistry of Nitrogen Metabolism* (ed. by J. W. Campbell), Vol. 1, Academic Press, New York, 103-206
- 24 ) Cloern, J. E. ( 1982 ) Does the benthos control phytoplankton biomass in South San Francisco Bay? *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **9**, 191-202.
- 25 ) Collicutt, J. M. and P. W. Hochachka ( 1977 ) The anaerobic oyster heart: coupling of glucose and aspartate fermentation. *J. Comp. Physiol.*, **115**, 147-157.
- 26 ) Dando, P. R., K. B. Storey, P. W. Hochachka and J. M. Storey ( 1981 ) Multiple dehydrogenase in marine molluscs: Electrophoretic analysis of alanopine dehydrogenase, strombine dehydrogenase, octopine dehydrogenase and lactate dehydrogenase. *Mar. Biol. Lett.*, **2**, 249-257.
- 27 ) 伊達善夫 ( 1990 ) 宍道湖・中海における水質特性 . 国際生態学シンポジウム島根'90 汽水域・その豊かな生態系を求めて 報告集 , 163-171 .

- 28 ) de Zwaan, A. and D. I. Zandee( 1972 )The utilization of glycogen and accumulation of some intermediates during anaerobiosis in *Mytilus edulis* L. *Comp. Biochem. Physiol.*, **43B**,47-54.
- 29 ) de Zwaan, A and W. Zurburg ( 1981 ) The formation of strombine in the adductor muscle, *Mytilus edulis* L. *Mar. Biol. Lett.*,**2**,179-192.
- 30 )de Zwaan, A., D. A. Holwerda and P. R. Veenhof( 1981 )Anaerobic malate metabolism in mitochondria of the sea mussel *Mytilus edulis* L.*Mar. Biol. Lett.*,**2**,131-140.
- 31 ) de Zwaan, A., P. Cortesi, G. V. Thillart, J. Roos and K. B. Storey ( 1991 ) Differential sensitivities to hypoxia by two anoxia-tolerant marine molluscs: a biochemical analysis. *Mar. Biol.*,**111**,343-351.
- 32 ) Deaton, L. E., T. J. Hilbish and R. K. Koehn ( 1985 ) Hyperosmotic volume regulation in the tissues of the mussel *Mytilus edulis*.*Comp. Biochem. Physiol.*,**80A**,571-574.
- 33 ) 道津光生・木下秀明 ( 1988 ) ハマグリ の卵・浮遊幼生・稚貝の高温耐性 . 海生研報告 , No.88201 , 1-23 .
- 34 ) 江川善則 ( 1981 ) 八郎湖におけるシジミガイ類の生息調査 . 秋田内水指事報 , 7 , 64-68 .
- 35 ) Evans, C. L. ( 1967 ) The toxicity of hydrogen sulphide and other sulphides. *Q. J. Exp. Physiol.*, **52**, 231-248.
- 36 ) Fauchald, K. and P. Jumars( 1979 )The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds.*Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **17**, 193-284.
- 37 ) Fuke, S., M. Komastu, A. Kawaguchi, K. Sezaki, N. Negishi and M. Arita ( 1993 ) Changes in taste and taste-active components in bivalves acclimated to different salinity. Seventh Symposium on Salt, Vol. ,601-607.
- 38 ) Gade, G. ( 1983 ) Energy production during anoxia and recovery in the adductor muscle of the file shell, *Lima hians*. *Comp. Biochem. Physiol.*,**76B**,73-77.
- 39 ) Gade, G. and M. K. Grieshaber ( 1986 ) Pyruvate reductase catalyze the formation of lactate and opiens in anaerobic invertebrates. *Comp. Biochem. Physiol.*,**83B**,255-272.
- 40 ) Gainey, L. F. Jr. ( 1978a ) The response of the corbiculidae (Mollusca: Bivalvia) to osmotic stress: The organismal response. *Physiol. Zool.*,**51**,68-78.
- 41 ) Gainey, L. F. Jr. ( 1978b ) The response of the corbiculidae (Mollusca: Bivalvia) to osmotic stress: The organismal response. *Physiol. Zool.*,**52**,79-91.
- 42 ) Gardner, W. S., T. F. Nalepa, D. R. Slavens and G. A. Laird( 1983 )Patterns and rates of nitrogen release by benthic chironomidae and oligochaeta. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **40**, 259-266.

- 43 ) Gardner, J. A. and G. King ( 1922 ) Respiratory exchange in fresh water fish. Part . Further comparison of goldfish and trout. *J. Biochem.*, **16**,729-735.
- 44 ) Gasteiger, E. L., J. A. Gergen and P. C. Haake ( 1955 ) A study of the distribution of homarine (N-methyl picolinic acid). *Biol. Bull.*,**109**,345-346.
- 45 ) Gilles, R. ( 1972 ) Osmoregulation in three Molluscs: *Acanthochitona discrepans* (brown), *Glycymeris glycymeris* (L.) and *Mytilus edulis* (L.). *Biol. Bull.*,**142**,25-35.
- 46 ) Gilles, R. ( 1975 ) Mechanisms of ion and osmoregulation. *In* Marine Ecology (ed. by O. Kinne), Vol.2, Wiley-Interscience, New York, 259-347.
- 47 ) Gilles, R. ( 1979 ) Intracellular organic osmotic effectors. *In* The Mollusca (ed. by P. W. Hochachka), Vol.2, Academic Press, New York and London, 111-154.
- 48 ) Gilles, R. and C. H. Jeuniaux ( 1979 ) Osmoregulation and ecology in media of fluctuating salinity. *In* Mechanism of Osmoregulation in Animals ( ed. by R. Gilles), Wiley-Interscience, New York, 581-608.
- 49 ) Gray, J. S. ( 1974 ) Animal-sediment relationships. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **12**,223-261.
- 50 ) 荻田健二 ( 1985 ) 貧酸素水と硫化水素水のアサリへい死に与える影響 . 水産増殖 , **33** , 67-71 .
- 51 ) M. Hatsumi, M. Nakamura, M. Hosokawa and S. Nakao ( 1995 ) Phylogeny of three *Corbicula* species and isozyme polymorphism in the *Corbicula japonica* population. *Venus ( Jpn. J. Malac )* , **54**, 185-193 .
- 52 ) Henry, R. P., C. P. Mangum and K. L. Webb ( 1980 ) Salt and water balance in the oligohaline clam, *Rangia cuneata* . Accumulation of intracellular free amino acids during high salinity adaptation. *J. Exp. Zool.*,**211**,1-24.
- 53 ) Hochachka, P. W. ( 1984 ) 低酸素適応の生化学 ( 橋本周久・阿部弘喜・渡辺終伍訳 ) . 恒星社厚生閣 , 東京 , 15-129.
- 54 ) Hochachka, P. W. and G. N. Somero ( 1984 ) Limiting oxygen availability. *In* Biochemical Adaptation (ed. by P.W.Hochachka and G. N. Somero), Princeton University Press, Princeton and New Jersey, 145-181.
- 55 ) Holwerda, D. A., P. R. Veenhof and A. DE Zwaan ( 1984 ) Physiological and biochemical investigation of the ecological relevance of anaerobiosis in bivalves. . The changes in activity of mussel adductor muscle and mantle pyruvate kinase during aerial exposure and reimmersion. *Mar. Biol. Lett.*,**5**, 185-190.
- 56 ) 位田俊臣・浜田篤信 ( 1978 ) 酸素欠乏にともなうヤマトシジミの代謝変動について . 水産増殖 , **23** , 111-114.
- 57 ) 伊賀哲朗 ( 1976 ) 中海・宍道湖水系のペントスの生息とその推移に関する調査 . 中海・宍道湖の水質保全に関する調査報告書 第 2 報 , 島根県環境保健部 , 59-82 .

- 58) 伊賀哲朗 (1977) 中海・宍道湖水系のベントスの生息とその推移に関する調査．中海・宍道湖の水質保全に関する調査報告書 第3報，島根県環境保健部，73-83．
- 59) 伊賀哲朗 (1978) 中海・宍道湖水系のベントスの生息とその推移に関する調査．中海・宍道湖の水質保全に関する調査報告書 第4報，島根県環境保健部，53-71．
- 60) 池末弥・松本直 (1956) アサリの生態学的研究- ．沈着初期アサリの体比重並びに高温に対する抵抗性．有明海研究報告，(3)，16-23．
- 61) 石田修・今関修典・石井重之 (1972) 印旛沼におけるヤマトシジミの放流調査．千葉内面報，5，97-105．
- 62) 石田修・石井俊雄 (1971) ヤマトシジミの塩分に対する抵抗性．水産増殖，19，167-182．
- 63) Ishitobi, Y., H.Kamiya, K.Hayashi and M. Gomyoda (1989) The tidal exchange in Lake Shinji under low discharge conditions. *Jap. J. Limnol.* **50**,105-113.
- 64) 板沢靖男 (1977) 呼吸．魚類生理学概論 (田村保編)，恒星社厚生閣，東京，29-31.
- 65) Johannes, R. E. and M.Satomi (1966) Composition and nutritive value of faecal pellets of a marine crustacean. *Limnol. Oceanogr.*, **11**, 191-197.
- 66) Jones, D.J. (1973) A unifying principle in the study of life on the sea floor. *Helgolander Wiss. Meeresunters.*, **24**, 102-111.
- 67) Jørgensen, B. B. (1980) Seasonal oxygen depletion in the bottom water of Danish fjord and its effect on the benthic community. *Oikos.*, **34**, 68-76.
- 68) 姜桂賛・松田治・今村憲史 (1995a) 酸素と硫化水素の発生がテナガエビの生存に及ぼす影響．日水誌，**61**，821-826．
- 69) 姜桂賛・松田治・今村憲史 (1995b) 貧酸素水塊に対するテナガエビの逃避行動．日水誌，**61**，827-831．
- 70) 梶山英二 (1933) 小鯛の  $O_2$  消費量及び呼吸停止時に於ける  $O_2$ -含有量に及ぼす水温，Salinity 及び水素イオン濃度の影響．日水誌，**2**，9-15.
- 71) 柿野純 (1996) 東京湾盤洲干潟における波浪環境とアサリの移動について．平成8年度 日本水産工学会学術講演会講演集，135-138．
- 72) 柿野純 (1982) 青湖によるアサリへい死原因について，貧酸素水および硫化物の影響．千葉水試研報，40，1-6．
- 73) 神園真人・江藤拓也・上妻智行 (1994) 覆砂による備前海の底質改善効果．福岡水技研報，(2)，129-133．



- 74) Kasschau, M. R. (1975) The relationship of free amino acids to salinity changes and temperature-salinity interactions in the mud-flat snail, *Nassarius obsoletus*. *Comp. Biochem. Physiol.*, **51A**, 301-308.
- 75) 川上誠一 (1982) 宍道湖の水質汚濁物質の流入負荷. 昭和 56 年度 日本農芸化学会日本支部大会シンポジウム報告集, 1~44.
- 76) 川那部浩哉 (1960) 川の動物群集をどうとらえるか-食物関係にもとづく群集理解の試み-. 生理生態, **9**, 1-10.
- 77) 川那部浩哉 (1991) 山から海への系列における汽水域. 国際生態学シンポジウム島根'90 汽水域・その豊かな生態系を求めて 報告集, 島根県, 173-177.
- 78) 川島隆寿・後藤悦郎 (1988) 宍道湖におけるヤマトシジミ D 型幼生の出現時期について. 島根水試事報, 昭和 61 年度, 103-112.
- 79) 川島隆寿・鈴木博也・山根恭道・小川絹代 (1989) ヤマトシジミの現存量調査. 島根水試事報, 昭和 62 年度, 200-210.
- 80) 川島隆寿・山根恭道・鈴木博也 (1991) ヤマトシジミ天然採苗. 島根水試事報, 平成元年度, 154-159.
- 81) Kawatsu, M., H. Kamiya, H. Ishitobi, Y. Yasuda and K. Hayashi (1984) Mineralization of nutrient salt in the lake sediment (2). *Rep. Shimane Prefect. Inst. of Publ. Health and Environ. Sci.*, **26**, 34-41.
- 82) Kikuchi, T. (1964) Ecology and biological production of Lake Naka-umi and adjacent regions 3. Macro-benthic communities of Lake Shinji-ko and Lake Naka-umi. *Spec. Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*, Ser. , **1**, 21-44.
- 83) 菊池泰二 (1977) 浅海底生動物群集の生態分布と環境-殊に動物底質型関係を中心に-. ベントス研連誌, **13/14**, 17-24.
- 84) 木下秀明 (1985) アサリの卵・浮遊幼生・稚貝の高温耐性. 海生研報告, 85204, 1-38.
- 85) 鴻巣章二 (1971) 水産動物筋肉中の含窒素エキス成分の分布. 日水誌, **37**, 763-770.
- 86) 鴻巣章二 (1992) 魚介肉の化学. 1. 一般成分. 水産利用化学 (鴻巣章二・橋本周久編), 恒星社厚生閣, 東京, 25-39.
- 87) 鴻巣章二・品川明 (1988) 無脊椎動物の含窒素エキス成分. 魚介類のエキス成分 (坂口守彦編), 恒星社厚生閣, 東京, 9-24.
- 88) 高知県水産試験場 (1983) 赤潮対策技術開発試験. 高知県, 203.
- 89) 國井秀伸・高安克己・橋谷博・中村幹雄・中尾繁 (1993) 汽水湖生態系の特性と日本における

研究の現状 . 日生態会誌 , 43 , 195-209 .

- 90 ) Lewin, J., J. E. Eckman and G. N. Ware ( 1979 ) Blooms of surf-zone diatoms along the coast of the Olympic Peninsula, Washington. . Regeneration of ammonium in the surf environment by the pacific razor clam *Siliqua patula*. *Mar. Biol.*, **52**, 1-9.
- 91 ) Livingstone, D. R., A. DE Zwaan, M. Leopold and E. Martejn ( 1983 ) Studies on the phylogenetic distribution of pyruvate oxidoreductases. *Biochem. Syst. Ecol.*, **11**, 415-425.
- 92 ) Lanso, R. L.( 1991 ) Tolerance of low dissolved oxygen and hydrogen sulfide by the polychaete *Streblospio benedicti* (Webster). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **153**, 165-178.
- 93 ) Lockwood, A. P. M. ( 1976 ) Physiological adaptation to life in estuaries. *In* Adaptation to environment (ed. by R. C. Newell), Butterworths, London. 315-392.
- 94 ) 益子帰来也 ( 1981 ) 汽水の生物学 . 陸水雑 , 42 , 108-117 .
- 95 ) 丸邦義 ( 1981 ) 網走湖産ヤマトシジミ *Corbicula japonica* Prime の生殖周期 . 北水試報 , 23 , 83-95 .
- 96 ) Matsushima, O., H. Katayama, K. Yamada and Y. Kado ( 1984 ) Occurrence of free D-alanine and alanine racemase activity in bivalve molluscs with special reference to intracellular osmoregulation. *Mar. Biol. Lett.*, **5**, 217-225.
- 97 ) Mattice, J.S. and L.L. Dye ( 1976 ) Thermal tolerance of adult Asiatic clam. *In* Thermal Ecology ( ed. by G.W.Esch and R.W.McFarlane), National Technical Information Service, U.S. Department of Commerce, Springfield, Virginia, 130-135.
- 98 ) McMahon, R.F. ( 1979 ) Response to temperature and hypoxia in the oxygen consumption of the introduced Asiatic freshwater clam *Corbicula fluminea* (Muller). *Comp. Biochem. Physiol.*, **63A**, 383-388.
- 99 ) McMahon, R.F. and C.J. Williams ( 1986 ) Growth, life cycle, upper thermal limit and downstream colonization rates in a natural population of the freshwater bivalve mullusc, *Corbicula fluminea* (Muller) receiving thermal effluents. *In* Proceedings of Second International Corbicula Symposium (ed. by J.C. Britton), American Malacological Bulletin Special Edition (2), 151-166.
- 100 ) McMahon, R.F. ( 1983 ) Ecology of an invasion pest bivalve, *Corbicula*. *In* The Mollusca (ed. by W. D. Russell-Hunter), Vol.6, Ecology, Academic Press, San Diego, 505-561.
- 101 ) Miyadi, D. ( 1932 ) Studies on the bottom fauna of Japanese. *Zool.*, **4**, 41-79.
- 102 ) 宮地伝三郎 ( 1962 ) 中海干拓・淡水化事業に伴う魚族生態調査報告書 . 226 .
- 103 ) 水野篤行・角靖夫・鈴木尉元 ( 1966 ) 宍道湖の堆積環境と底棲動物群集についての予察的研究 .

地質調査所報告, 241, 1-28.

- 104) 森本直知・川上誠一・石原純子・葛原美紀雄 (1977) 宍道湖の水質汚濁と植物プランクトン・用水と廃水, **19**, 407-419.
- 105) Mountford, M. D. (1962) An index of similarity and its application to classificatory problems. *In Progress in Siol Zoology* (ed. by Z. W. Murphy), Butterworth, London., 43-50.
- 106) Nakamura, M., M. Yamamuro, M. Ishikawa, and H. Nishimura (1988) Role of the bivalve *Corbicula japonica* in the nitrogen cycle in a mesohaline lagoon. *Mar. Biol.*, **99**, 369-374.
- 107) 中村幹雄・山本孝二・須藤正志・後藤悦朗・大島展志 (1983) 昭和 58 年度 赤潮対策技術開発試験報告書. 島根県, 1-87.
- 108) 中村幹雄・山本孝二・小川絹代・須藤正志・後藤悦朗・大島展志 (1984) 宍道湖の底生動物と底質 1982 年 夏期相. 島根水試事報, 昭和 57 年度, 186-204.
- 109) 中村幹雄・山本孝二・山室真澄・小川絹代・周藤正志 (1985) 宍道湖の底生動物と底質の季節変化. 島根水試事報, 昭和 58 年度, 195-200.
- 110) 中村幹雄・山本孝二・後藤悦朗・大島展志 (1985) 赤潮対策技術開発, 島根水試事報, 昭和 58 年度, 201-202.
- 111) 中村幹雄・山根恭道・森脇晋平・川島隆寿・坂本巖 (1992) ヤマトシジミの漁場調査. 島根水試事報, 平成 2 年度, 170-174.
- 112) 中村幹雄・山根恭道・坂本巖 (1992) ヤマトシジミ漁場と生息密度および現存量. 島根水試事報, 平成 2 年度, 175-177.
- 113) 中村幹雄・山根恭道・坂本巖 (1993) ヤマトシジミの漁場別分布. 島根水試事報, 平成 3 年度, 179-184.
- 114) 中村幹雄 (1993) 汽水湖の生物と漁業. *アーバンクボタ*, 32, 14-23.
- 115) 中村幹雄・山本孝二・小川絹代・須藤正志・後藤悦朗・大島展志 (1984) 宍道湖の底生動物と底質 1982 年 夏期相. 島根水試事報, 平成 4 年度 186-204.
- 116) 中村幹雄・山根恭道・松本洋典・安木茂 (1994) ヤマトシジミの連続採集による殻長組成. 島根水試事報, 平成 4 年度, 207-211.
- 117) 中村幹雄・園田武・中尾繁・山根恭道・安木茂・松本洋典 (1994) 大型底生動物の季節変化. 島根水試事報, 平成 4 年度, 212-233.

- 118) 中村幹雄・山根恭道・向井哲也・松本洋典・安木茂 (1995) ヤマトシジミの連続採集による殻長組成. 島根水試事報, 平成5年度, 163-166.
- 119) 中村幹雄・品川明・高橋文子・山根恭道・向井哲也・安木茂・松本洋典 (1995) ヤマトシジミの「うま味」を増す砂抜き・保存法. 島根水試事報, 平成5年度, 167-175.
- 120) 中村幹雄・安木茂・高橋文子・品川明・中尾繁 (1996a) ヤマトシジミの塩分耐性. 水産増殖, **44**, 31-35.
- 121) 中村幹雄・品川明・中尾繁 (1996b) ヤマトシジミの温度耐性. 水産増殖, **44**, 267-271.
- 122) 中村幹雄・品川明・戸田顕史・中尾繁 (1997a) ヤマトシジミの貧酸素耐性. 水産増殖, **45**, 9~15.
- 123) 中村幹雄・品川明・戸田顕史・中尾繁 (1997b) ヤマトシジミの硫化水素耐性. 水産増殖, **45**, 17~24.
- 124) 中村義治・三村信男 (1990) 波による二枚貝の輸送モデルと漁場形成機構. 海岸工学論文集, **37**, 818-822 (1990).
- 125) Nakao, S. (1978) Distribution of benthos in relation to the sulphide-content in the bottom sediments of mixo-polyhaline Lake Noto, Hokkaido. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, **29**, 199-212.
- 126) Nakao, S. (1979) Seasonal and spatial changes in the structure of mixohaline benthic communities. *Bull. Fac. Fish Hokkaido Univ.*, **30**, 1-13.
- 127) Nakao, S. (1982) Community structures of the macro-benthos in the shallow waters in northern Japan. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, **28**, 225-304.
- 128) 中尾繁・園田武 (1995) ベントス. 神西湖の自然. 神西湖の自然編集委員会編, たたら書房, 鳥取県, 101-114.
- 129) Newell, R. C. (1965) The role of detritus in the nutrition of two marine deposit feeders, the prosobranch *Hydrobia ulvae* and the bivalve *Macoma balthica*. *Pro.Zool. Soc. Lond.*, **144**, 25-45.
- 130) 日本水産資源保護協会 (1985) 底質改良事業実施指針. 110.
- 131) Ochiai, H. and R. Sugai (1981) Runoff of pollutant at River Hii at the event of flood. *J. Water and Waste*, **19**, 407-419.
- 132) Oeschger, R. and R. D. Vetter (1992) Sulfide detoxification and tolerance in *Halicryptus spinulosus* (Priapulida) : a multiple strategy. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **86**, 167-179.
- 133) Okamoto, A. and B. Arimoto (1986) Chromosomes of *Corbicula japonica*, *C. sandai* and *C. (Colubiculina) leana* (Bivalvia: Corbiculidae). *Venus*, **45**, 203-209.

- 134) Pierce, S. K. Jr. and M. J. Greenberg ( 1972 ) The nature of cellular volume regulation in marine bivalves. *J. Exp. Biol.*, **57**, 681-692.
- 135) Powell, E. N., M. Kasschau, E. Chen, M. Koenig and J. Pecon ( 1982 ) Changes in the free amino acid pool during environmental stress in the gill tissue of the oyster, *Crassostrea virginica*. *Comp. Biochem. Physiol.*, **71A**, 591-598.
- 136) Redeke H. C. ( 1933 ) Uber den jetzigen Stand unserer Kenntnisse der Flora und Fauna des Brackwassers. *Verh. Internat. Ver. Limnol.*, **6**, 46-61.
- 137) Remane, A. ( 1971 ) Ecology of brackish water. In *Biology of Brackish Water* (ed. by A. Remane and C. Schliper), John Wiley & Sons, Inc. New York-Toronto Sydney, 1-210.
- 138) 李元山・中尾繁 ( 1985 ) 北海道汽水湖群の底生動物群集，特に群集系列と環境との関係．北大水産彙報，36，12-27．
- 139) Robertson, J.D. ( 1964 ) Osmotic and ionic regulation. In *Physiology of Mollusca* (ed. by K. M. Wilbur and C. M. Yonge), Vol. 1, Academic Press, New York, San Francisco and London, 283-308.
- 140) 佐伯清子・熊谷洋 ( 1982 ) アサリの成長にともなう一般成分および無機成分の変動．日水誌，**48**，201-203．
- 141) 佐伯清子・熊谷洋 ( 1989a ) シジミにおける一般成分および無機成分含量の季節変動．山口衛公研業報，( 10 )，40-43．
- 142) 佐伯清子・熊谷洋 ( 1989b ) ヤマトシジミの成長にともなう一般成分および無機成分含量の変化．山口衛公研業報，( 10 )，44-46．
- 143) Sakaguchi, M. and M. Murata ( 1989 ) Seasonal variations of free amino acids in oyster whole body and adductor muscle. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **55**, 2037-3041.
- 144) 酒井直己・神山享一・田祥麟・網尾勝 ( 1994 ) 日本産シジミ属 3 種の遺伝的類縁関係．日水誌，**60**，605-610.
- 145) 坂本巖・中村幹雄・山根恭道 ( 1991 ) 宍道湖のヤマトシジミ漁場並びに保護区．汽水湖研究，創刊号，25-27．
- 146) Sanders, H. L. ( 1958 ) Benthic studies in Buzzards Bay. .Animal sediment relationships. *Limnol. Oceanogr.*, **3**, 245-258.
- 147) Santos, S. L. ( 1980 ) Response of soft bottom benthos to annual catastrophic disturbance in South Florida estuary. *Mar. Biol. Prog. Ser.*, **3**, 347-355.
- 148) 佐藤泉 ( 1978 ) 八郎湖におけるヤマトシジミおよびセタシジミの生息状況調査．秋田内水試事

- 報, 4, 38-44 .
- 149) 佐藤泉 (1979) シジミ類の分布と漁業環境 . 秋田内水試事報, 5, 44-46 .
- 150) 佐藤直紀・内田晃 (1978a) ヤマトシジミ環境変化 (塩分量) に伴う影響について . 千葉内  
面報, (2), 27-30 .
- 151) 佐藤直紀・内田晃 (1978b) ヤマトシジミの環境変化 (塩分量) に伴う影響について . 千葉  
内面報, (2), 31-33 .
- 152) 沢村貴史・中村幹雄・中尾繁・山根恭道 (1991) 中海の環境群と生物群集 . 島根県水試事報,  
平成元年度, 201-211 .
- 153) Schoffeniels, E. and R. Gilles (1972) Ionoregulation and osmoregulation in mollusca. In Chemical Zoology  
(ed. by M. Florkin and B.T.Scheer), Vol.7, Academic Press, New York and London, 393-420.
- 154) Seike, Y., K.Kondo, H. Hashitani, M. Okumura, K. Fujinaga and Y. Date (1990) Nitrogen metabolism in  
the brackish Lake Nakanoumi. -Seasonal variation of nitrate nitrogen-. *Jpn. J. Limnol.*, **51**, 137-148.
- 155) Shumway, S. E., T. M. Scott and J. M. Shick (1983) The effects of anoxia and metabolic rate in the coot  
clam, *Mulinia lateralis* (Say) . *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **71**, 135-146.
- 156) 白石淳・坂本薫・澄川精吾・藤井久雄 (1986) ムラサキイガイおよびその各部分の一般成分の  
季節的变化 . 家政誌, **37**, 661-666 .
- 157) 白石淳・長修司・三島かおり (1995) 北部九州産アサリ (*Ruditapes philippinarum*) の筋肉部分と  
内蔵部分の一般成分の周年変化 . 家政誌, **46**, 313-319 .
- 158) Smith, L., H. Kruszyna and R. P. Smith (1977) The effect of methemoglobin on the inhibition of  
cytochrome c oxidase by cyanide, sulfide or azide. *Biochem. Pharmac.*, **26**, 2247-2250.
- 159) Somero, G. N. and R. D. Bowler (1983) Osmolytes and metabolic end products of molluscs. In  
Mechanism of Osmoregulation in Animals (ed. by R. Gilles), Wiley-Interscience, New York, 77-100.
- 160) 園田武・中村幹雄・山根恭道・中尾繁 (1991) 宍道湖の環境群と生物群集 . 島根水試事報, 平  
成元年度, 189-200 .
- 161) Stachowitsch, M. (1984) Mass mortality in the Gulf of Trieste: the course of community destruction. *Mar.  
Ecol.*, **5**, 243-264.
- 162) Stephen, B. H., L. L. Ellis and J. M. Burcham (1983) Amino acid metabolism in molluscs. In The  
Mollusca (ed. by P.W. Hochachka), Vol.2, Academic Press, New York and London, 243-327.
- 163) Strickland, J. D. H. and T. R. Parsons (1972) A practical handbook of seawater analysis. *Bull. Fish. Res.*

*Bd Can.*, **167**,1-310.

- 164) 菅原兼男・海老原天生・佐藤正春・青木邦昭・宮沢公男・川名順之・飯田健二 (1967a) 赤潮観測委託およびハマグリ漁場調査結果とハマグリ被害について. 千葉水試研報, (9), 99-73.
- 165) 菅原兼男・海老原天生・川名順之・飯田健二 (1967b) 東京湾奥部のアサリ被害原因について. 千葉水試研報, (9), 77-88.
- 166) 菅原兼男・佐藤正春 (1967) 赤潮観測委託結果と貝類被害について. 千葉水試研報, (10), 60-78.
- 167) 菅原兼男・海老原天生・青木邦昭・宮沢公男・兼子昭夫・川名順之・飯田健二 (1968) アサリ・ハマグリ漁場環境調査. 千葉水試研報, (10), 32-59.
- 168) 水産庁研究部漁場保全課 (1983) 赤潮対策技術開発試験マニュアル集. 189.
- 169) 須山三千三 (1992) 魚介肉の化学. 4. エキス成分. 水産利用化学 (鴻巣章二・橋本周久編) 恒星社厚生閣, 東京, 103-126.
- 170) 高木一郎・清水亘 (1963) 水産動物肉に関する研究- . 介肉成分の季節変化, とくに味との関連について. 日水誌, **29**, 66-70.
- 171) 高木光造・飯田優・村山花子・相馬すが (1970) 貝肉のエキリアミノ酸組成. 北大水産彙報, **21**, 128-132.
- 172) 高橋哲夫・川崎梧朗 (1973a) ヤマトシジミの塩分に対する抵抗性について- . 千葉内面報, (5), 50-53.
- 173) 高橋哲夫・川崎梧朗 (1973b) ヤマトシジミの塩分に対する抵抗性について- . 千葉内面報, (5), 54-56.
- 174) 高橋文子・橋本典子・水上儀子・森田千恵子・浜口陽一 (1965) 蛋白質食品の栄養学的研究. -しじみ, かきのアミノ酸組成. 家政学研究, **12**, 71-73.
- 175) 高橋文子・浜口陽一 (1963) 蛋白質性食品の栄養学的研究. -ハマグリのアミノ酸組成. 家政学研究, **10**, 30-33.
- 176) 高丸禮好, 中尾繁 (1982) 北海道東部, 浜中湾および琵琶瀬湾におけるホッキガイ漁場の底生動物群集, 北水試報, **24**, 51-58.
- 177) 玉井恭一 (1993) シズクガイの貧酸素耐性. 日水誌, **59**, 615-620.
- 178) 玉井恭一 (1994) シズクガイの硫化水素耐性. 日本ベントス会誌, **46**, 41-48.
- 179) 田中彌太郎 (1980) ホッキガイ稚貝の耐高温性について. 水産増殖, **28**, 165-170.

- 180) 田中彌太郎 (1984a) ヤマトシジミの塩分耐性について . 養殖研報 , 6 , 29-32 .
- 181) 田中彌太郎 (1984b) ヤマトシジミ稚仔期の形態および生理的特性について . 養殖研報 , 6 , 23-27 .
- 182) 俵佑方人 , 日比野光 , 伊藤英之進 (1983) 三河湾の干潟利用 . 水産土木 , 14 , 33-37 .
- 183) Tenore, K. R. (1975) Detrital utilization by the polychaete, *Capitella capitata*. *J. mar. Res.*, **33**, 261-274.
- 184) Tenore, K. R., and U. K. Gopalan (1974) Feeding efficiencies of the polychaete *Nereis virens* cultured on hard-clam tissue and oyster detritus. *J. Fish. Res. Bd Can.*, **167**, 5-1678.
- 185) Tenore, K. R. , J. H., Tietjen and J. J., Lee (1977) Effect of meiofauna of incorporation of aged ellgrass, *Zostera marina*, detritus by the polychaete *Nephtys incisa*. *Bull. Fac. Fish Hokkaido Univ.*, **34**, 563-567.
- 186) Thompson, R. J. and B. L. Bayne (1972) Active metabolism associated with feeding in the mussel *Mytilus edulis* L. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **9**, 111-124.
- 187) 徳岡隆夫 , 大西郁夫 , 高安克己 , 三梨昂 (1990) 中海・宍道湖の地史と環境変化 . 地質学論集 , 36 , 15-34 .
- 188) 富山哲夫 , 神崎喜端夫 (1952) 底泥に含まれる硫化物の少量定量法 . 日水誌 , 17 , 115-121 .
- 189) Torrans, E. L. and H. P. Clemens (1982) Physiological and biological effects of acute exposure of fish to hydrogen sulfide. *Comp. Biochem. Physiol.*, **71C**, 183-190.
- 190) Toryu, Y. (1927) The respiratory exchange in *Carassius auratus* and the gaseous exchange of the air bladder. *Sci. Rep. Tohoku Univ.* 3, 87, 3~5
- 191) Tsuchiya, M. and Y. Kurihara (1976) Studies on the distribution of the macrobenthos with special reference to the movement of the fine particle at Gamo lagoon, Miyagi Prefecture. *Physiol. Ecol.*, **17**, 145-151.
- 192) Tsuchiya, M. and Y. Kurihara (1979) The feeding habits and food sources of the deposit-feeding polychaete, *Neanthes japonica* (Izuka). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **36**, 79-89.
- 193) 土屋誠 (1980) 基質-水界面における底生動物による Biodeposition と栄養循環 . ベントス研連誌 , 19/20 , 1-19 .
- 194) 上野益三 (1943) 日本の汽水湖特に潟湖の生態学的研究 (第1報) . 服部報恩会研究報告 , 10 , 409-425 .
- 195) Vevnberg, F. J and S. V. Silverthorn (1979) Temperature and osmoregulation in aquatic species. *In Mechanism of Osmoregulation in Animals* (ed. by R. Gilles), Wiley-Interscience, New York, 537-562.



- 196) Vismann, B. ( 1990 ) Sulfide detoxification and tolerance in *Nereis* ( *Hediste* ) *diversicolor* and *Nereis* ( *Neanthes* ) *virens* (Annelida:Polychaeta). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **59**, 229-238.
- 197) 渡辺幸彦 ( 1988 ) アコヤガイの稚貝・幼貝・成貝の高温耐性 . 海生研報告 , (88203) , 33-71 .
- 198) Widdows J. ( 1976 ) Physiological adaptation of *Mytilus edulis* to temperature. *J. Comp. Physiol.*, **105**,115-122.
- 199) Yamamuro, M. ( 1986 ) Distributions of Polychaete, Gastropoda and Bivalvia in brackish coastal lagoon in Japan, and environmental conditions as determinants. Masters Thesis, Faculty of Science, University of Tokyo.
- 200) Yamamuro, M. ( 1987 ) Macrobenthic faunas of two brackish lagoons with different salinity in Kamikoshiki Island, Kagoshima Prefecture. *Jpn. J. Limnol.*, **48**, 177-186.
- 201) 山室真澄・小池勲夫 ( 1990 ) 宍道湖・中海における水質特性 . 国際生態学シンポジウム島根'90 汽水域・その豊かな生態系を求めて 報告集 , 121-128 .
- 202) Yamamuro, M., M. Nakamura and M. Nishimura ( 1990 ) A method for detecting and identifying the lethal environmental factor on a dominant macrobenthos and its application to Lake Shinji, Japan. *Mar. Biol.*, **107**, 479-483.
- 203) Zurburg, W. and A. de Zwaan ( 1981 ) The role of amino acids in anaerobiosis and osmoregulation in bivalves. *J. Exp. Zool.*, **215**,315-325.