

富栄養海域における汚染指標二枚貝のシズクガイの 個体群動態に関する研究^{*1}

齊藤 肇^{*2}

Population dynamics of a pollution indicator bivalve, *Theora lubrica*

Hajime SAITO^{*2}

Abstract *Theora lubrica* (Semelidae, Bivalvia) is a pollution indicator species in Japan. Whereas “present/absent” and “abundant/sporadic” has been discussed as environmental indices, the process in which the bivalve predominates persistently in eutrophicated waters has not been fully understood. The present study elucidated the spatio-temporal patterns of the population in Maizuru Bay, Kyoto pref., Japan, and the relationship between the patterns of the population and environmental variables were also discussed.

T. lubrica abundantly occurred in the shallow innermost area of the bay where small rivers discharged terrestrial water into the sea. The population density showed a regular annual cycle. The bivalve abundantly occurred in spring, and decreased dramatically in early summer, not simultaneously with hypoxia. In autumn, the spatial occurrence was restricted to the shallow innermost area, and sporadic survivors would function as the seed population that triggers the annual outbreak of settlers in spring.

The histological microscopy supported previous observation that the smallest shell length of mature females was 5 mm. Mature females were more frequent in the innermost area where more POM were supplied from the water column. The stable isotopic analysis estimated that diets for the bivalve were primary marine products. POM from the water column may be the crucial food source for the bivalve in the bay. From a numerical simulation on the budget of the POM supply and the metabolism of the bivalve, it was supposed that middle-sized individuals (4-8 mm SL) might suffer from food shortage in the central part of the bay.

The survival process of planktonic larvae was calculated with a numerical simulation in which the temperature dependency of planktonic life periods was considered. Assuming that larvae were passive in the flume and hatched continuously, it was supposed that many larvae would be retained in the water column during cold days and settled massively in warming days as observed in the field, only if the larval loss through the water exchange was extremely small. Larvae would be hardly retained under the realistic water exchange in the bay, 0.07/d. Further assumptions, e.g. the active swimming of larvae, are needed for the larval accumulation in winter.

Key words: *Theora lubrica*, opportunistic species, seed population, refuge, hypoxia

目 次

第1章	序 論
	短命性海産無脊椎動物の個体群動態
	シズクガイに関する先行研究
第2章	調査海域の環境
	地形と淡水流入
	底質の分布
	底層における水質変動
	海水交換
	沈降有機物量と堆積有機物量
第3章	舞鶴湾におけるシズクガイの個体群動態
	舞鶴湾の底生動物相 (春季)
	個体群の長期変動
	水平分布パターンの季節変動
第4章	成長・成熟と有機物の供給
	シズクガイの成熟過程
	沈降物量と成長
	安定同位体比からみた食性
第5章	海水交換と幼生の加入動態
第6章	総合考察
	謝 辞
	引用文献

第1章 序 論

短命性海産無脊椎動物の個体群動態

海洋汚染に伴う生物相の変化は、海洋生態学及び水産学の重要な研究課題である。特に閉鎖的な水理構造を持つ内湾・内海域では、富栄養化により赤潮や貧酸素化等の環境問題が発生し、深刻な漁業被害をもたらしてきた。内湾・内海域は、水産動植物の生息場及び幼稚仔の保育場として重要な役割を果たしており、漁場環境を適切に管理することは持続的水産業の確立にとって不可欠な課題である。欧米の研究者たちは海洋汚染と底生動物相の関係にいち早く注目し、例えば Pearson and Rosenberg (1978) は北欧のフィヨルドにおけるパルプ廃水の影響を主題として、有機汚濁に伴う底生動物相の遷移について総説的に述べている。また、Grassle and Grassle (1974) は、石油流出事故後の底生動物群集の遷移を題材に短命性多毛類の生活史戦略について考察した。わが国でも底生動物の出現状況及び群集構造から沿岸環境を評価する試みが進められ、いくつかの種が汚染指標生物として提案されてきた。富栄養化によって底層水の貧酸素化が起こる内湾域では小型多毛類のヨツバネスピオ (A型) *Paraprionospio* sp. (type A)、イトゴカイ *Capitella* sp.1及

びアサジガイ科二枚貝のシズクガイ *Theora lubrica* といった短命種が優占する傾向がみられ、汚染指標生物として注目されるようになった。しかし、これらの生物の在不在や多寡のみが指標として注目され、それぞれの種の時空間変動パターンと生理・生態的特性にもとづいて沿岸環境を評価しようとする試みは少ない。ヨツバネスピオ (A型) については、Yokoyama (1991) が久美浜湾 (京都府) における貧酸素水塊と浮遊幼生の加入機構との関係について明らかにし、イトゴカイについては、Tsutsumi and Kikuchi (1984) 及び Tsutsumi (1987, 1990) によって天草巴湾 (熊本県) における個体群動態と分布パターンの季節変化が明らかにされている。しかし、シズクガイについては個体密度の季節変動に関わる記載的研究は多い一方、個体群の空間構造や維持機構は十分に明らかにされてこなかった。本論文の目的は、シズクガイ個体群の時空間変動様式を明らかにし、富栄養化内湾における本種の個体群維持機構について検討することである。

個体群生態学の最も初歩的なモデルは、閉鎖的な個体群の増殖率と種内競争の相互作用を元にしたロジスティック式である。この微分方程式の特徴は、比較的少数の親個体による繁殖を起点とした場合、個体密度は増殖の初期には自然増殖率 r に従って速やかに増加するが、環境収容力 K に近づくと減速して増殖が抑えられ、個体密度が環境収容力を上回った場合は減少し、結果として環境収容力 K に漸近するというものである。ここから、MacArthur and Wilson (1967) は有名な繁殖戦略論、 $r-K$ 選択仮説を提唱した。Pianka (1970) は r 選択と K 選択について、死亡、個体群サイズ、種内・種間競争、寿命、自然選択の方向性の観点から比較しており、典型的な r 選択種は短命で、早い発育と成熟、小さな体サイズ、生涯1回繁殖といった特徴を持ち、個体群サイズは環境収容力よりも低いレベルで大きく変動するとされている。このため、環境条件の変動によって死亡率が著しく変動する生息場所において高い生産力を示す一方、種内・種間の競争に対しては強くないとされている。この仮説については、特に K 選択に関係する生活史特性が個体群の環境収容力に対応しておらず、定数 K の大きさが必ずしも与えられた資源量あたりにより多くの個体が生存できること意味するわけではなく、また、自然選択は主に個体レベルではたらく、異なる個体に対して選択がどのようにはたらくかについて考察するほうが有意義であることから、単純なロジスティック式ではなく、より複雑なモデルを使用すべきであるといった批判がなされている (Vandermeer and Goldberg, 2003)。

Grassle and Grassle (1974) は、海洋における短命種の繁殖戦略について説明するため、日和見種 opportunistic species 仮説を提起した。高い繁殖力によって他種に先駆けて資源を独占するとした点で、日和見種は r 戦略者であるといえる。しかし、空白地の出現に対して幼稚体がすみやかに加入するためには、水柱に常に多数の浮遊幼生が存在していなければならない。日和見種仮説は、必然的に浮遊幼生の継続的な供給と広範囲にわたる分散を前提としている。すなわち、日和見種仮説に従えば、局所的な底生個体の個体密度と幼稚体の新規加入量とのあいだに規則性を期待できないのに対し、 $r - K$ 選択仮説が基礎を置くロジスティック式では、個体密度が高くなると密度効果によって増殖率が減少する閉鎖的で均一な個体群が前提となっている。日和見種の場合、局所的な密度効果によって底生個体の生残率や繁殖努力量が減少することがあっても、少なくとも理論的には、それによって浮遊幼生が減少するとは限らない。そもそもロジスティック式に基礎を置く $r - K$ 選択仮説と、記述的な日和見種仮説とのあいだには、理論の性格に根本的な違いがある。

短い世代時間にもとづく旺盛な繁殖力と周年にわたる浮遊幼生の供給により、貧酸素化による攪乱などによって無生物化された空間にいち早く殖民し、他種に先んじて資源を独占できるとした日和見種仮説は、短命性底生動物が汚染海域において優占する仕組みとして広く支持された。現在でも r 戦略者、日和見種、汚染指標種を三位一体とみなしている論考が多い。しかし、短命種においても、幼若個体の新規加入は随時に起こるのではなく、周辺生息地における底生個体の季節的増減に同調する種が多く (Zajac and Whitlatch, 1982)、短命種の個体群に関する研究では、局所個体群の空間スケールを考慮することが重要である。底生動物の生態学では、個体群動態や群集遷移の説明原理として競争や捕食といった局所的な種間関係が注目されることが多かった。ところが最近、底生動物の個体群動態や群集形成における幼生供給過程の重要性が指摘され、浮遊幼生の時空間変動や流れによる輸送が注目されている (Lewin, 1986; Underwood and Keough, 2001)。また、保全生物学的見地から底生動物の個体群維持機構について検討する際、幼生分散によるネットワーク構造を考慮する必要性があると提案されている (風呂田, 2000)。

陸域の生態学では、分節化された生息地間における個体の移動によって局所個体群が連結されたメタ個体群の動態が注目されている (Hanski, 1999)。移動個体の受け手となる sink 個体群では、外部からの移入

がなければ個体数は減少するが、移動個体の出生地である source 個体群からの移入があるため、その生息地本来の自然増殖率から想定されるよりも多くの個体が生息し、本来のニッチから外れた場所にも sink 個体群が出現することがある (Hutchinson, 1957)。日和見種仮説では source 生息地と sink 生息地の区別は明確でなく、日和見種は世代交代を繰り返しながら、貧酸素化や油濁事故などの攪乱によって形成された一時的生息地を渡り歩くと想定されている。しかしながら、これでは個体群を経年的に維持する仕組みとしてあまりに不安定である。海洋では底生生物の生息地は地形などによって分節化されていることが多いが、彼らの浮遊幼生が分散する範囲は親個体の分布範囲よりもはるかに大きい。したがって、点と点を結ぶネットワークとしてのメタ個体群を想定するならば、浮遊幼生の分散において拡散よりも移流の役割が重要となるような、かなり大きな空間スケールでの現象を対象としなければならない。内湾において優占する短命性底生動物を研究対象とする場合、小規模な閉鎖湾ならば浮遊幼生の分散範囲は湾全体かさらに大きなスケールに及ぶと考えられる。他海域からの浮遊幼生の移入も考えられるが、メタ個体群における遺伝子の交流ではなく、局所的な個体群維持機構の解明を目的とするならば、一つの湾内における source 生息地の所在、範囲、そして形成要因について明らかにすることから着手すべきだろう。海域間のネットワークについて検討する場合にも、それぞれの局所海域における個体群維持機構が明らかにされていることが前提となるので、このような作業手順は妥当であると考えられる。

近年、沿岸環境に対する関心が高まり、環境修復事業は環境破壊の代償措置 mitigation から、生物の生息環境の積極的な創造を目指す修復 restoration に政策目標が移りつつある。しかし、事業計画の事前評価から事業実施後の事後評価にいたるまで、生物環境を評価する方法や定量的基準が明確でない場合が多く、利害関係者の合意形成を促す手続きは確立していない。米国ではいくつかの評価手法が提案されており、実際の事業において使用されている。代表的なものは、特定生物種 (有用種・希少種) にとっての生息環境の優劣を総合的に採点する Habitat Evaluation Procedure (HEP; US Fish and Wildlife Service, 1980)、生物種やギルドの組成を標準地との比較において評価する Index of Biotic Integrity (IBI; Karr, 1991)、地形的要素の組み合わせから生態系機能を評価する Hydrogeomorphic Approach (HGM; Smith *et al*, 1995) がある。これらのうち、個別の生態学的知見を最も多く活用し、評価モデルと対象生物の環境適応性との関係が比較的

明確なのはHEPであり、データ整備に時間と費用がかかるにもかかわらず最も多く用いられている。内湾潮下帯の生物環境を評価する手法は多くないが、IBIから派生したBenthic Index of Biotic Integrity (B-IBI; Weisberg *et al.*, 1997)では、懸濁物食者・堆積物食者・雑食者といったギルドや汚染指標種の出現頻度、堆積物中における底生動物の鉛直分布などが評価項目に含まれている。しかし、この方法は、現存する生息地を調査によって記載的に評価するには適しているが、将来の状況について予察するものではないため、事業計画の事前評価や利害関係者の意思決定への貢献は少ない。富栄養化が進行した内湾域において環境修復を目指す事業を立案するには、生物群集に最も深刻なダメージを与える貧酸素水塊の影響が比較的少なく、各種底生動物の個体群維持機構において重要な役割を持つ避難地 *refuge* を高く評価し、そのような場所の保全と創造を促す評価手法を開発することが望まれる。なぜなら、このような避難地は単なる局所的な *biotope* ではなく、湾全体に浮遊幼生を供給し、底生動物群集の回復を促進する *source* 生息地として機能することが期待されるからである。そのためにも、内湾における各種底生動物の時空間変動の特徴と個体群維持機構を明らかにしていく必要がある。

本研究で扱うシズクガイのような汚染指標種は、その出現が否定的な印象を与えるが、極端に汚染が進んだ海域では彼らも精々一時的にしか生息できないので、富栄養化内湾において彼らの個体群維持に貢献している場所は、むしろその機能が積極的に評価されるべきである。生物群集の種組成が汚染指標種に偏っていれば深刻に受け止められるべきであるが、彼らは汚染海域だけに生息するわけではなく、彼らの個体群維持にとって重要な場所は、他種の個体群維持にも貢献する可能性があると考えられるべきである。

シズクガイに関する先行研究

わが国におけるシズクガイ個体群を対象とした研究は、内湾域におけるマクロベントス群集に関する記載的な諸研究を端緒とする。宮地傳三郎は、1940年代を中心に、日本各地の閉鎖湾においてマクロベントス群集の比較調査を行い、「内湾度」という指標を提案した (Miyadi, 1941a; Miyadi 1941b; Miyadi, 1941c; 宮地・増井, 1942; 宮地ら, 1942; 宮地ら, 1944a; 宮地ら, 1944b; 宮地ら, 1950a; 宮地ら, 1950b; 宮地・波部, 1951)。本種は内湾湾奥部において多数採集される傾向がみられたため、高い内湾度を示す生物指標として位置づけられた。菊池とその共同研究者は1960年代を中心に閉鎖性水域におけるマクロベントス群集

に関する調査を行い、天草巴湾においてホトトギスガイ *Musculista senhousia* とシズクガイが優占し、後者の個体密度が著しい季節変動を示すことを明らかにした (Kikuchi and Tanaka, 1978)。林とその共同研究者は底生生物群集の知見が乏しかった日本海側の内湾に注目し、若狭湾の支湾である京都府舞鶴湾 (林, 1978)・福井県小浜湾 (Hayashi, 1983)・福井県敦賀湾 (Hayashi, 1978)・石川県七尾湾 (林ら, 1992) において底生動物群集の調査を実施し、堆積的な泥底域でシズクガイが優占することを示した。横山 (1995)・横山ら (1996) は長崎県大村湾と三重県五ヶ所湾でマクロベントス相の調査を行い、本種が湾奥部において高密度で出現することを示した。伊賀・近藤 (1993) は高知県浦ノ内湾において底生動物相の調査を行い、同海域で宮地ら (1944a) が行った調査の結果と比較している。Imabayashi and Endo (1985) は、燧灘における初夏の底生動物相を経年的に比較し、1968年から1981年にかけて、本種の出現数が増加したことを示した。また、大嶋 (1998) は石狩川河口沖海域における底生生物相を調査し、石狩川右岸側海域において本種が優占することを明らかにした。東京湾の河口域では、小櫃川河口干潟の地先潮下帯や江戸川放水路に隣接する人工潟湖 (新浜湖) の湖盆域に本種が生息している (風呂田, 1981)。以上のような研究から、本種は富栄養化の進行した閉鎖湾や河口域において優占し、陸水の影響が強くみられる場所に集中的に出現する傾向があることが示されている。

本種の個体群動態を明らかにするために個体密度及びサイズ組成の季節変動について記載した初期の研究例として、Mukai (1974) が備後灘北部海域で行った定期調査と、菊池・田中 (1976) と Kikuchi and Tanaka (1978) が天草巴湾で1966~1968年に実施した定期調査が挙げられる。これらの研究の共通点は、本種の個体密度に季節的増減がみられたものの、底生個体が周年みられたことである。特に Kikuchi and Tanaka (1978) では、殻長組成は年間を通してあまり変化せず、小型個体の新規加入が周年継続していることが示された。本種は寿命が3~4カ月と短命で、少なくとも個体群の一部は周年産卵していると考えられている (菊池・田中, 1976)。一方、讃岐田ら (1981) が播磨灘、Imabayashi and Tsukuda (1984) と Imabayashi and Wakabayashi (1992) が備後灘、今林 (1989) が燧灘と播磨灘で行った定期採集調査では、盛夏には本種がほとんど採集されなかった。このような出現様式の違いは、各海域における環境条件の違いを反映していると考えられる。

閉鎖的な内湾や内海域では夏季に底層が貧酸素化す

ることが知られている。玉井 (1993) と Tamai (1996) は、本種の親貝及び浮遊幼生は共に貧酸素耐性を持ち、溶存酸素濃度が1.3mg/L では親貝による摂餌行動が不活発になるものの、0mg/L に近くなるまで急激な死亡はみられないことを飼育実験から明らかにした。しかし、実際の海域では夏になると本種が著しく減少することから、他の環境要因との相互作用により死亡率が高くなるか、溶存酸素の測定位置が海底から離れていたために観測されなかったものの、海底直上で1mg/L を下回るような非常に強い貧酸素化が起こっていたことが考えられる。夏季の燻灘では稚貝の分布パターンは主に溶存酸素濃度と一致しており、着底直後の稚貝は広範囲にみられるものの、溶存酸素濃度が著しく低下する海域では、着底後まもなく死滅すると報告されている (Imabayashi, 1986)。本種のような短命種の場合、少なくとも個体群の一部は周年産卵していることが、富栄養化した内湾・内海域の海底という不安定な環境条件の中で個体群を経年的に維持するうえで重要と考えられる。

今林・岩谷 (1988) は、本種浮遊幼生の浮遊期間が水温によって著しく変動し、20℃の飼育条件では8～10日で着底するのに対し、12℃では浮遊期間は56日に及ぶことを示し、また、備後灘における層別採集調査から、本種の殻頂期幼生が底層～中層においてパッチ状に分布することを明らかにした。さらに、セディメントトラップと柱状採泥器によって採集された稚貝数の比較から、初夏の着底時生残率が21.9%前後であるのに対して、盛夏には0～8.1%に低下すると推定されている (今林・岩谷, 1990)。浮遊幼生を飼育する際、堆積物を入れて飼育すると殻頂期まで発生が進むのに対して、堆積物を入れない状態で飼育するとD型幼生期までしか発生が進まずに死亡することが報告されており (今林, 1991)。また、着底期幼生は好適な基質に出会うまで着底を延長させることが示唆されている (今林・岩谷, 1988)。

本種は海外では移入種として注目され、浮遊幼生が船舶のバラスト水によって運搬されることで分布を広げたのではないかと考えられている (Carlton, 1992)。米国西海岸 (Seapy, 1974; Ferraro and Cole, 1997)、オーストラリア (Poore and Rainer, 1974; Poore and Kudenov, 1978a, b; Poore and Rainer, 1979; Rainer and Fitzhardinge, 1981; Wilson *et al.*, 1998)、ニュージーランド (Willan, 1985) から本種の採集事例が報告されているが、現地の在来群集や産業に対する悪影響を報告した事例はみられない。移入先においても閉鎖的な内湾域を中心に個体群を確立しているが、個体群の季節変動について明らかにした調査事例

は限られている。これまで本種に関する諸研究では、*T. lubrica*, *T. fragilis*, *T. lata* と種小名に混乱がみられた。Boyd (1999) は、*T. lubrica* と *T. fragilis* の形態的相違について再検討し、殻の内側の殻頂から腹側前方にかけて斜めに伸長した顕著な肋によって両種は明確に区別されると述べている。本論文では Boyd (1999) に従い、本種の学名として *T. lubrica* を使用する。

第2章 調査海域の環境

地形と淡水流入

はじめに、本研究の調査海域である舞鶴湾、特に東支湾における底生動物の生息環境について概説する。舞鶴湾は京都府の日本海側に位置し、若狭湾の一支湾を形成している (Fig.2.1)。湾の面積は23.4km²、平均水深は10m、湾口水深は27mである。当湾は東西の支湾に分かれており、それぞれの支湾の湾奥部に伊佐津川と志楽川が流入するほか、いくつかの小河川が流入している。閉鎖的な地形に加え、日本海沿岸の特徴として潮差が約0.35 m と小さいことから、海水交換が緩慢で富栄養化が進行しやすいことが指摘されている (Ikeno *et al.*, 2000)。主河川である伊佐津川 (二ツ橋水位観測所) と志楽川 (志楽川水位観測所) の1996年12月～1998年12月における水位を示したのが Fig.2.2 である。両河川の水位の相関を調べたところ、1998年2月8日～9月23日のあいだ、その前後の期間と比較して、伊佐津川の水位に対する志楽川の水位が高くなっていった (Fig.2.3)。伊佐津川の流量は水位観測結果と H-Q 図 (京都府土木建築部河川課提供) から概算することができ、平水時で1～2 m³/sec、増水時で10～22 m³/sec と推定されたが、志楽川の H-Q 図は入手できなかったため、伊佐津川の流量に比例すると仮定し、流域面積の比から概算した。志楽川の流量は伊佐津川の15%であると仮定すると、比較的良好な水位 (H) との対応がみられたが、1998年2月8日～9月23日の期間については、この方法では志楽川の流量を過小評価することになるため (Fig.2.4)、指数関数への回帰結果をもとに伊佐津川の流量の25%と仮定して流量を計算した。他の小河川の流量については、伊佐津川の流量に比例すると仮定し、各河川の平均流量 (環境省, 2002) の比から求めた。以上のように推定した河川流量に東西の下水処理場からの平均放水量 (Ikeno *et al.*, 2000) を加え、舞鶴湾への全淡水流入量の概算値を求めた (Fig.2.5)。年次的には1998年よりも1997年のほうが淡水の流入が多く、初夏～秋に梅雨や台風に伴う増水がみられ、冬は雪解けによる増水がみ

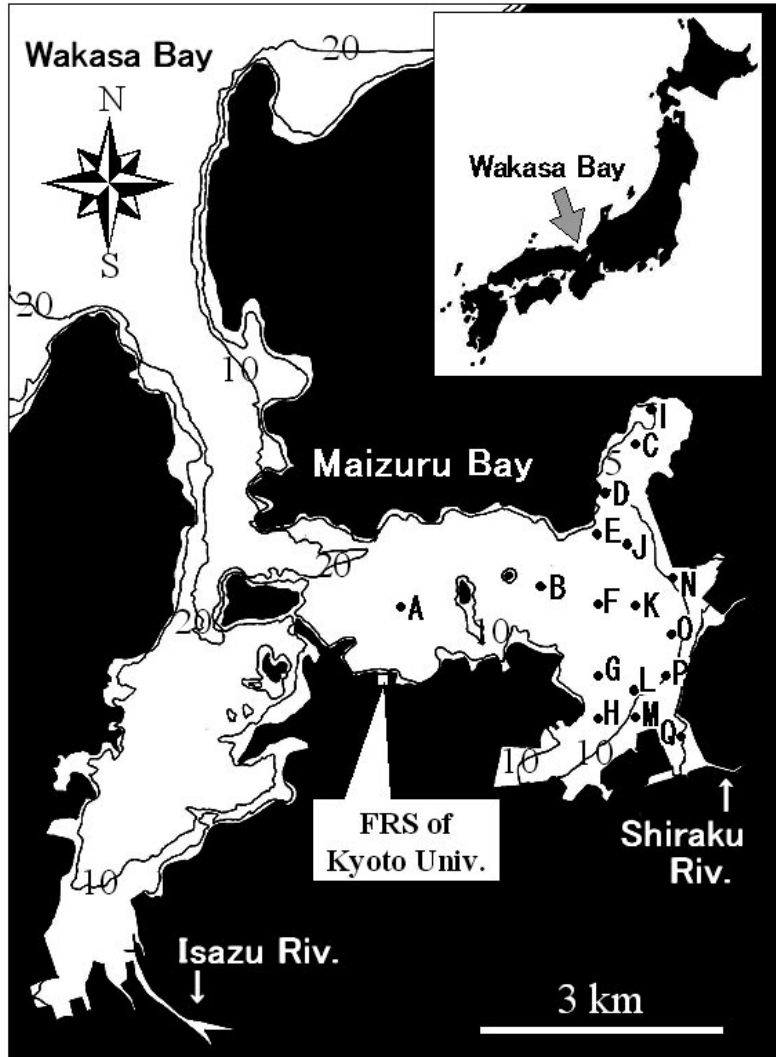


Fig. 2.1. Localities of sampling stations for benthos sampling in the eastern Maizuru Bay. FRS is Fisheries Research Station of Kyoto University.

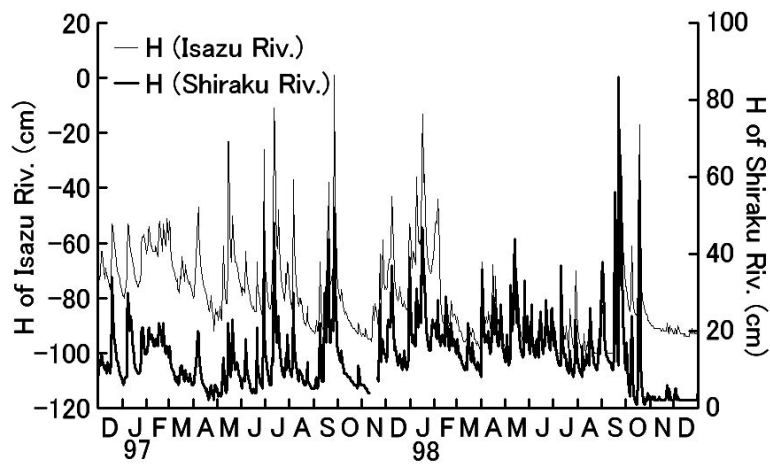


Fig. 2.2. Time series of observed water levels in two major rivers of Maizuru Bay.

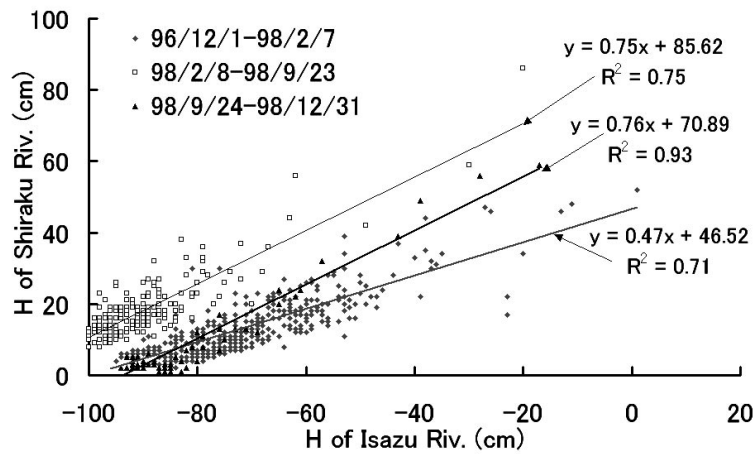


Fig. 2.3. Correlation between water levels (H) in Isazu River and Shiraku River.

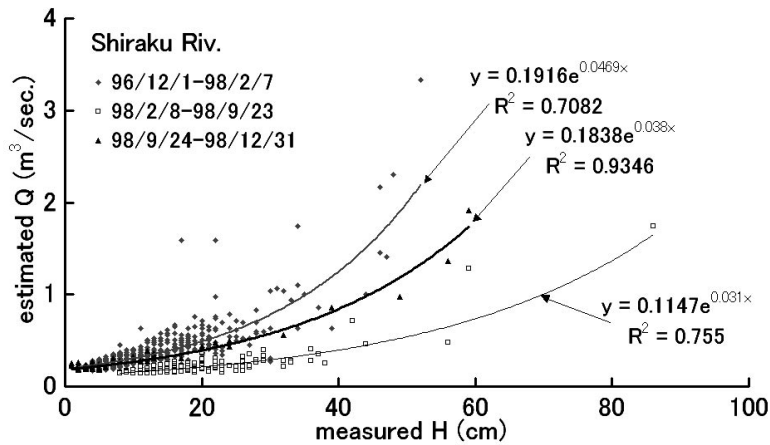


Fig. 2.4. Two axis data plots on observed water levels (H) and estimated water discharges (Q) in Shiraku River. Water inflow was assumed to be 15 % of corresponding discharges in Isazu River that were estimated from observed water levels and the H-Q relation of the river.

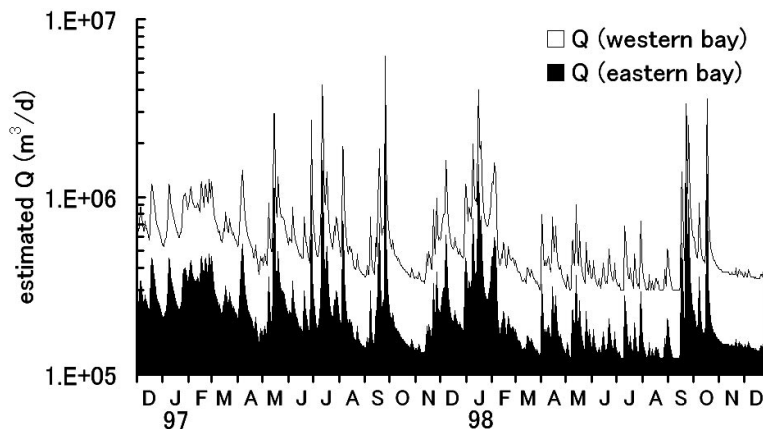


Fig. 2.5. Estimated total fresh water discharges (Q) into the western and eastern Maizuru Bay.

られる。晩冬～春は淡水流入が少なく安定していたといえる。

底質の分布

以下に述べる環境特性に関する諸データは、後述する底生動物の採集調査と同時に測定・採集したデータおよび標本を分析したものである。まず、舞鶴湾における底泥の分布を明らかにするため、1995年5月23～24日に舞鶴湾全体に配置した24地点において Smith-McIntyre 型採泥器（採泥面積：0.1m²）を用いた採泥を行った。表層泥を実験室に持ち帰り、一部を重量が安定するまで60℃で乾燥させて含水率を求め、残りは目合0.063mm のふるいをを用いた湿式法によりシルトクレイ率を求めた。舞鶴湾の海底では全体的にシルトクレイ率が高く、軟泥質によって覆われていた (Fig.2.6)。湾奥部よりも湾中央付近において、シルトクレイ率が低くなる傾向を示したが、湾奥部でも人為的に撒かれた土砂が混入することがあり、必ずしもシルトクレイ率が高くなるとは限らなかった。また、湾口部で採取された堆積物も高いシルトクレイ率を示し、水の流れが緩やかであることを示している。また、東支湾の南東側奥部の東舞鶴港内において、シルトクレイ率が若干低くなっているのは志楽川から流れ込ん

だ陸上植物遺体の破片が多量に混入したためである。

底層における水質変動

舞鶴湾東支湾湾奥部の1定点 (Stn.P; Fig.2.1) の底層における水温・塩分・溶存酸素濃度の長期観測結果をまとめたものが Fig.2.7 である。測定は底生動物の採集にあわせ1995年5月24日～2000年7月7日に行ったが、測器の故障等により欠測になった場合がある。水温と塩分の測定にはアレック電子社製 CTD を用い、溶存酸素濃度の測定には堀場製作所製の投げ込み式水質計 (水質チェッカ) を使用した。底層の溶存酸素の測定には、1997年6月19日以後は海底の直近 (20cm 以内) で測定したが、それ以前の測定では海底から50cm 上層で測定した。底層における年間最低水温 (10～12℃) は例年3月に記録され、4月以後に水温が上昇し、例年8月に最高水温 (26～28℃) を記録した。1997年9月26日に急激な水温の低下がみられたが、これは塩分の急激な上昇と同期し、外海から低温高塩分の海水が差し込んだことを示唆しており (細井, 1998), 湾内の溶存酸素濃度が大幅に上昇した。塩分はおおむね32～34psu で推移したが、夏季には31～32psu まで低下し、降雨による影響が示された。溶存酸素濃度は例年初秋を中心に最低値を示したが、2mg/L を下回る強い貧酸素化は、1997年9月11日、9月19日、1998年10月1日に記録されたのみで、1995～1996年と1999年には記録されなかった。しかし、本海域では貧酸素化が断続的に起こるため、貧酸素化が記録されなかった年の夏にも短期間の貧酸素化が起っていた可能性がある。特に1995～1996年は海底面から約50cm 上層で溶存酸素濃度を測定していたため、貧酸素化を正確に捉えられていなかったと考えられる。東支湾湾口 Stn.A と湾奥部 Stn.P における塩分の鉛直分布の季節変動を Fig.2.8 に示す。多くの場合、両地点に共通して水深3～4m 層に塩分躍層がみられた。1997年6月19日(11), 10月9日(20)～11月20日(23), 12月17日(25), 1998年11月4日(32)には鉛直混合が進み、塩分の分布がほぼ均一になった。また、1997年8月13日(15)～9月19日(18), 11月7日(22)及び1998年8月19日(30)～11月4日(32)には海底付近においても表層の低塩分水の影響がみられ、Stn.A においても塩分が32psu を下回った。以上のように、当海域では晩秋に鉛直混合がみられる他は塩分躍層がみられ、エスチュアリーとしての特徴を示している。ただし、1997年12月5日(24)の表層においてみられたように、湾奥の Stn.P よりも東支湾湾口側の Stn.A において塩分が低くなることもある。これは西支湾から低塩分水が東支湾に流入したためであると考えられる。

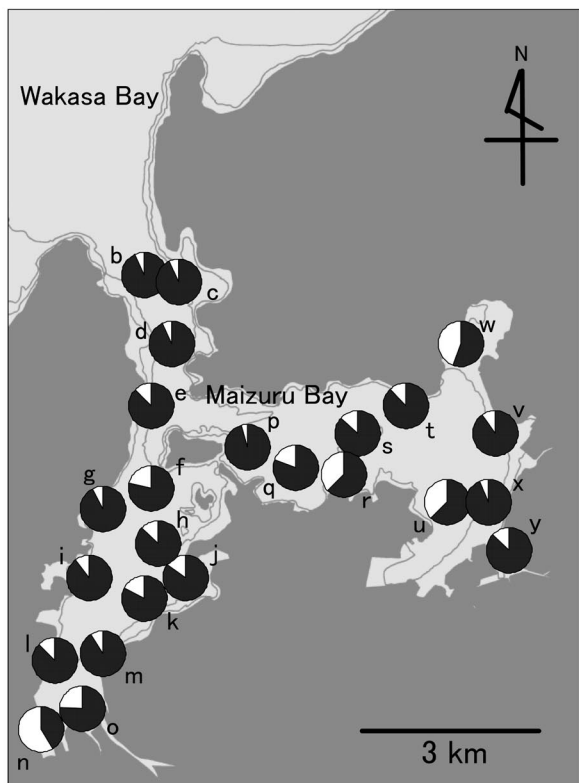


Fig. 2.6. Spatial distribution pattern of silt-clay contents (black) analysed in 1995/5/23-24.

1997年6月19日～12月17日における東支湾湾口部 (Stn.A), 湾奥部 (Stn.F), 北側湾奥部 (Stn.I), 南側湾奥部 (Stns.P & Q) での溶存酸素濃度の鉛直分布を示したのが Fig.2.9である。すべての地点において、水深2～3mに躍層がみられ、その上層と下層で溶存酸素濃度が大きく異なっていた。底層の溶存酸素濃度に注目すると、Stn.Aでは夏季を通じて貧酸素状態はみられなかったのに対し、Stn.Fでは8月13日(5)～9

月11日(7)に連続して2mg/Lを下回る貧酸素化が観測された。また、北側湾奥部のStn.Iでは、水深が浅いにもかかわらず、7月30日(4)～9月11日(7)に連続して2.1mg/Lを下回り、9月26日(9)にも1mg/Lを下回る強い貧酸素化がみられた。南側湾奥部のStn.Pにおける底層の溶存酸素濃度は先述のとおりである。さらに湾奥の東舞鶴港内のStn.Qでは、1997年7月30日(4), 9月11日(7)及び9月26日(9)に2mg/Lを下回る貧酸素化

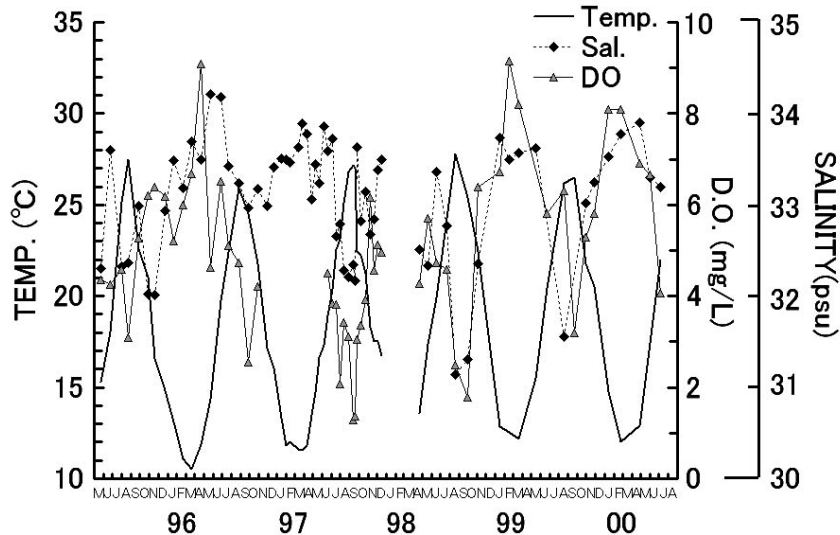


Fig. 2.7. Time series of bottom water temperature ($^{\circ}\text{C}$), salinity (psu) and dissolved oxygen concentration (mg/L) in the innermost of the eastern Maizuru Bay (Stn.P).

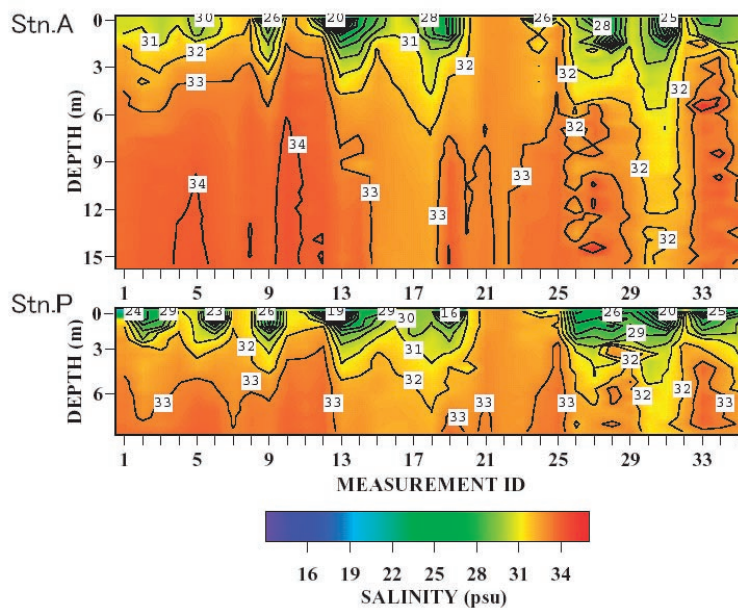


Fig. 2.8. Time series of vertical distributions in salinity at Stns.A, P. Dates of corresponding measurement IDs are following. 1, 1997/1/14; 2, 1/30; 3, 2/13; 4, 3/13; 5, 3/27; 6, 4/10; 7, 4/25; 8, 5/9; 9, 5/22; 10, 6/5; 11, 6/19; 12, 7/4; 13, 7/17; 14, 7/30; 15, 8/13; 16, 8/29; 17, 9/11; 18, 9/19; 19, 9/26; 20, 10/9; 21, 10/24; 22, 11/7; 23, 11/20; 24, 12/5; 25, 12/17; 26, 1998/4/22; 27, 5/21; 28, 6/18; 29, 7/22; 30, 8/19; 31, 10/1; 32, 11/4; 33, 1999/1/14; 34, 2/17; 35, 3/18.

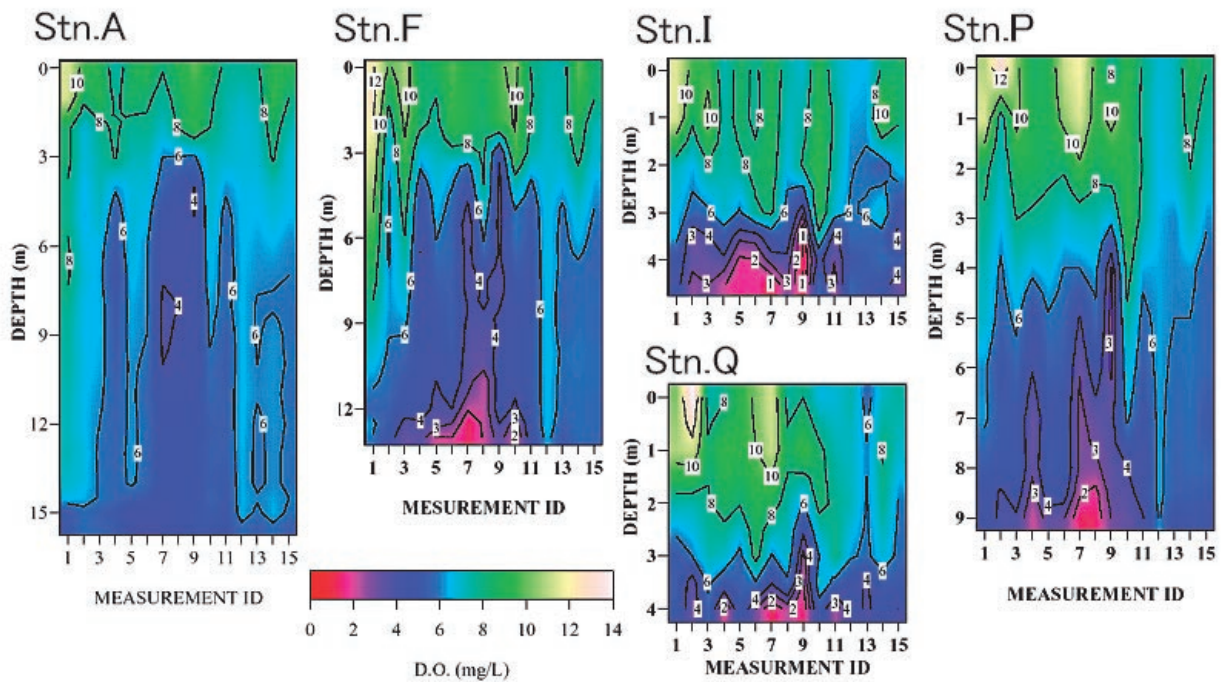


Fig. 2.9. Time series of vertical distributions in dissolved oxygen at Stns. A, F, I, P, Q. Dates of corresponding measurement IDs are following. 1, 1997/6/19; 2, 7/4; 3, 7/17; 4, 7/30; 5, 8/13; 6, 8/29; 7, 9/11; 8, 9/19; 9, 9/26; 10, 10/9; 11, 10/24; 12, 11/7; 13, 11/20; 14, 12/5; 15, 12/17.

がみられたが、1ヶ月以上連続して貧酸素化がみられたことはなかった。また、9月26日(9)を除き貧酸素化が海底直近に限られ、貧酸素層が薄い点でStn.Aを除く他地点とは異なっている。6月19日(1)、7月17日(3)、8月13日(5)及び10月9日(10)には5mg/L以上の溶存酸素濃度の高い海水が中層から海底まで達しており、風の効果などによって、比較的容易に酸素が海底に供給されていたと考えられる。このように、水深が浅いStn.Qでは貧酸素状態の中断がみられ、ある程度の貧酸素耐性をもつ底生動物ならば継続的に生息可能であると考えられる。一方、北側湾奥部のStn.Iでは、水深が浅いにもかかわらず強い貧酸素化が継続してみられ、Stn.Qにおける溶存酸素濃度の変動パターンとは対照的であり、浅所であっても湾の地形や場所によって貧酸素状態が長くみられることがある。

海水交換

舞鶴湾東支湾における海水交換率を、淡水流入量、東支湾湾口部のStn.Aと湾奥部のStn.Pにおける鉛直方向の平均塩分、東支湾の面積(10.9km²)と平均水深(10m)をもとに次式によって求めた。また、舞鶴

湾全体と外海との交換率を概算するため、外海の塩分を35psuと仮定して、淡水流入量、Stn.Aにおける鉛直方向の平均塩分、舞鶴湾の面積(23.49km²)と平均水深(10m)をもとに同様に求めた。

$$Q = \frac{C_{in}}{C_{out} - C_{in}} Q_f$$

$$R = \frac{Q}{V}, \quad \tau = \frac{V}{Q} \quad (2.4.1)$$

それぞれの変数は、Q(交換水量)、Q_f(淡水流入量)、C_{out}(湾口の塩分)、C_{in}(湾内の塩分)、V(湾の容積)、R(交換率)、τ(海水交換時間)である。東支湾における1日当たりの海水交換率は6.0~97.4%のあいだで変動し、海水交換時間の中央値は7.2日であった(Fig.2.10)。また、舞鶴湾全体の海水交換率は2.4~20.6%のあいだで変動し、海水交換時間の中央値は13.9日であった。東支湾では1997年1月と11~12月に大きな海水交換率を示したが、他期間においては規則的な季節変動はみられなかった。一方、舞鶴湾全体の海水交換をみると、1997年8~11月に海水交換率が2.4~5.7%まで減少する傾向がみられた。高塩分水

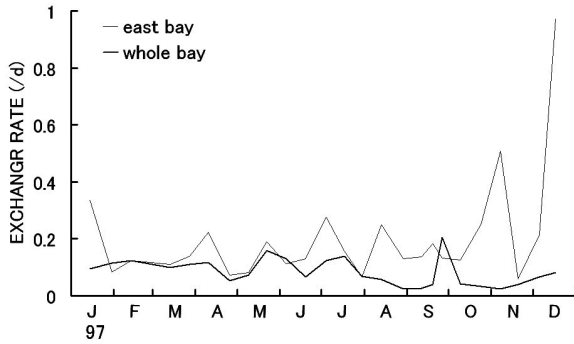


Fig. 2.10. Estimated water exchange rates in the eastern (thin line) and the whole bay (bold line) based on river discharge and vertically averaged salinity at Stns. A and P. The exchange rate in the whole bay was calculated assuming salinity in the open ocean is 35 psu.

の差し込みがみられた1997年9月26日は20.6%とやや高い交換率を示した。多雨時には由良川の出水により舞鶴湾湾口付近の塩分が低下すると考えられるので、この試算では夏季の海水交換率を過小評価している可能性がある。今回の計算結果は、東京湾（堀江ら、1977）、瀬戸内海（藤原、1983）、有明海（柳・阿部、2003）における海水交換率が0.4~7.8%と試算されているのに比べると、やや大きな値となった。

沈降有機物量と堆積有機物量

舞鶴湾東支湾における海底への粒状有機物の沈降量を明らかにするため、東支湾湾口部（Stn.A）と湾奥部（Stn.P）において、底生動物の調査に合せて直径100mm、高さ300mmの円筒を3本束ねたセディメントトラップを設置し、24時間後に回収して、筒の中に捕捉された沈降物をサイフォンで海水と一緒に回収した。持ち帰った試料を冷所で静置してから上澄みを除去し、沈降物を遠心分離機（1500rpm）にかけて回収し、後述の表層堆積物と同様の手法により有機物を定量化した。底質の有機物量を測定するため、1997年1月30日、4月10日、7月17日及び11月7日に東支湾全体に配置した17地点（Fig.2.1）において表層堆積物を採集した。1地点あたり3本のコアサンプルをKK式柱状採泥器によって採取した。表層堆積物は柱状サンプルの表層約5mmを切り取り、低温にして持ち帰り、凍結乾燥させ、乾燥重量を計測してから2N塩酸で脱炭酸処理した。重量が安定するまで真空乾燥させてから、試料を分析に供した。分析にはCN自動分析装置（NA1500, Fisons Co. Ltd）を使用し、全有機炭素量（TOC）と全窒素量（TN）を測定し、乾泥1gあたりの含有量を求めた。

1997年の各季節に実施した表層堆積物の有機物量の測定結果によると、全窒素量は著しい季節変動を示した。1997年1月30日には全窒素量は全17地点の平均で乾泥1gあたり2.05mgN/gであったが、4月10日には0.59mg N/gまで低下し、その後、11月17日までに4.68mg N/gまで回復した（Fig.2.11）。全有機炭素量の17地点平均値は1997年1月30日~7月17日は20.87~21.73mg C/gとほぼ一定であったが、11月17日には24.13mg C/gとやや高い値を示した。時間変動と空間変動について検定すると、全有機炭素量でも全窒素量でも、時間変動、空間変動共に有意であったが（ $p<0.05$, two-way ANOVA）、特に全窒素量の時間変動が強く有意であった（ $p<<0.01$ ）。シズクガイのような表層堆積物食者にとって、堆積物表層の有機物に含まれるタンパク質は窒素源としてきわめて重要と考えられ、表層堆積物の窒素量が大きく変動することは、本種をはじめとする堆積物食者の餌環境が季節によって著しく変化することを示している。4月10日には東支湾全域で、表層堆積物食者にとって餌が乏しくなっていた可能性がある。セディメントトラップに捕捉された沈降物の乾重、全有機炭素量、全窒素量をFig.2.12に示す。東支湾湾口部のStn.Aでは沈降物量は周年を通して低水準で安定していた。これに対して、湾奥部のStn.Pでは、多くの場合、沈降物量がStn.Aよりも多く、しばしば $1\text{gC}/\text{m}^2/\text{日}$ を越える有機物の沈降がみられた。窒素の沈降量でみると、Stn.Aの沈降量は年間を通してほぼ $100\text{mgN}/\text{m}^2/\text{日}$ 未満で推移したのに対して、Stn.Pでは沈降量は著しく変動し、 $200\text{mgN}/\text{m}^2/\text{日}$ を越えることも何度かみられた。岸近くのStn.Pでは水深がStn.Aの半分ほどであり、反射波や風の効果によって堆積物が巻き上げられたり、河川から流入した有機物が沈降したりするため、沈降有機物量のすべてを水柱での一次生産に帰することはできないが、沈降物量が安定して推移していた3月13日~5月29日においても、Stn.Aにおける2倍程度の窒素の沈降があり、富栄養化した湾奥部ではより多くの有機物が海底に供給されていることが示された。東支湾湾奥部に流入する主要河川である志楽川の水位と地先のStn.Pにおける沈降物の全有機炭素量と窒素量の関係を示したのがFig.2.13である。水位が20cm未満であれば、水位が上昇すると有機炭素の沈降量が増える傾向がみられたが、窒素の沈降量では1997年11月26日に大きな沈降量が記録されたほかは、志楽川の水位とのあいだに明瞭な関係はみられなかった。陸上植物は海洋の微細藻類に比べてC/N比が高く、特に分解の進んだ枯死体ではさらに窒素の含量が小さくなると考えられる。東支湾では、海底に沈降する有機物のうち、窒素含量の低

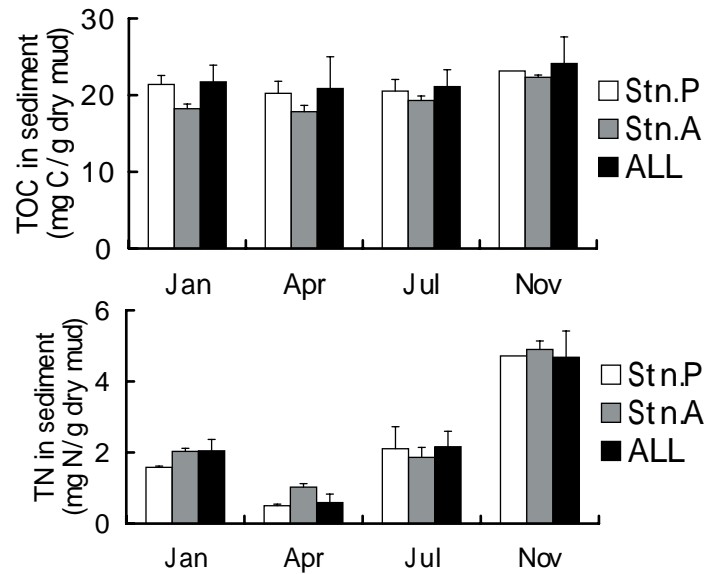


Fig. 2.11. Seasonal change in total organic carbon (above) and total nitrogen (below) in surface sediments sampled at Stns. A, P and whole 17 stations. Error bars indicate standard deviations.

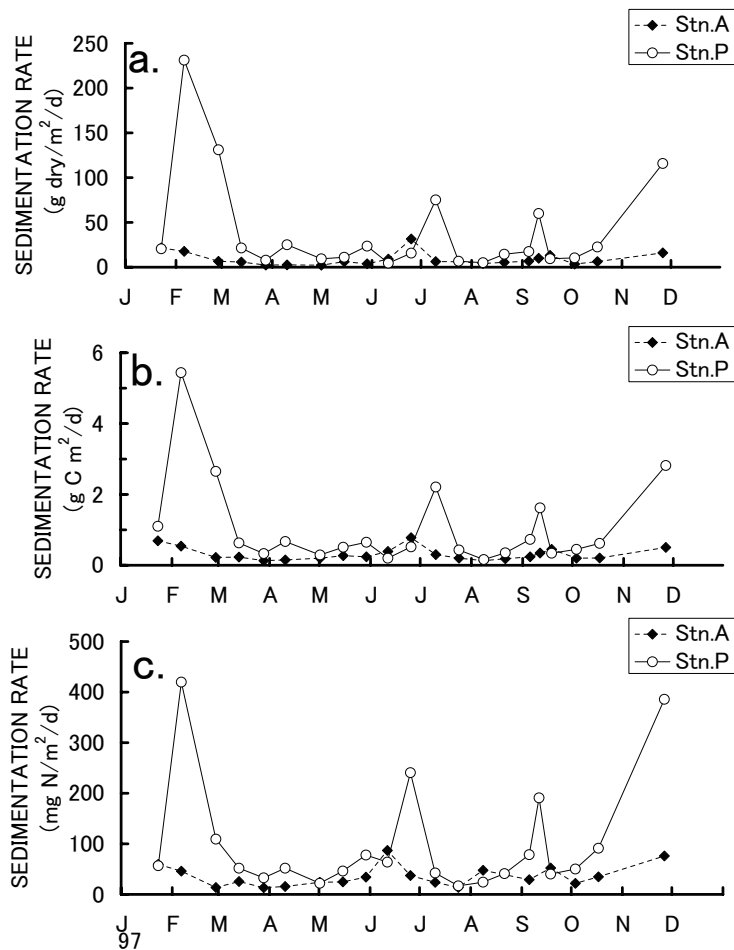


Fig. 2.12. Time series of POM supply to the bottom at Stns. A (dashed line) and P (solid line) quantified with a cylindrical sediment trap. Values are expressed as dry weight (a), TOC (b) and TN (c).

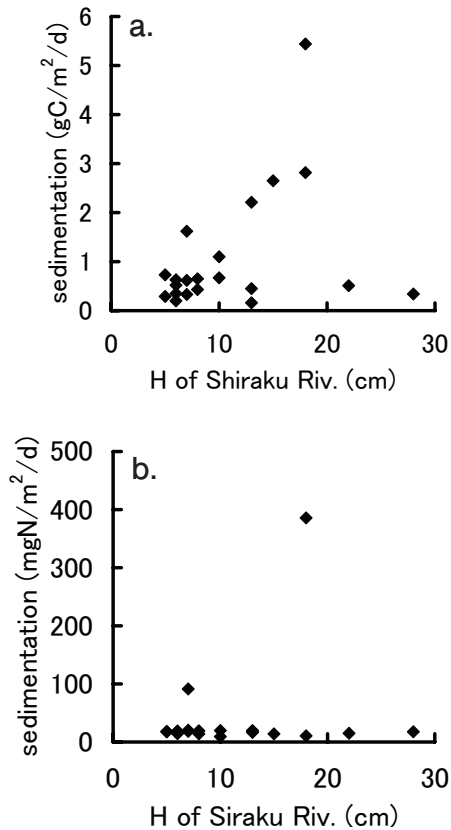


Fig. 2.13. Two axis data plots on water levels in Shiraku River and corresponding POM supply to the bottom at Stn.P quantified with a cylindrical sediment trap. Values are expressed as TOC (a) and TN (b).

い有機物は河川から多量に供給されるが、底生動物の餌として重要な窒素含量の多い新鮮な有機物は、主に湾内における内部生産によってもたらされていると考えられる。ただし、河川から供給される硝酸などの栄養塩は内部生産に寄与するので、河川が湾内の生物生産に影響を与えないということではない。

第3章 舞鶴湾におけるシズクガイの個体群動態

舞鶴湾の底生動物相 (春季)

シズクガイに関する一連の研究を開始するにあたり、舞鶴湾におけるマクロベントス群集について概観するため、内湾域において多くのマクロベントスが出現する春季に、採泥器によるマクロベントスの分布調査を行った。舞鶴湾では過去に2度、春季における底生動物相の調査が行われ、東西支湾の奥部を中心にシズクガイを優占種とするマクロベントス群集が形成されていることが示された(宮地ら, 1950a; 林,

1978)。それから20年以上の間、同湾のマクロベントス群集の春季相に関する調査は行われていなかった。

材料と方法

舞鶴湾全体に配置した25地点 (Fig.3.1) において、1995年5月23・24日に底生動物の分布調査を行った。底生動物の採集には Smith-McIntyre 型採泥器 (採泥面積: 0.1m²) を用い、各地点で1回ずつ採泥した。一部の表層堆積物を持ち帰り、シルトクレイ率の測定に供した。残りの採泥試料を目合1mmのふるいで篩別し、ふるいに残った試料を10%ホルマリンで固定して持ち帰り、生物を分別して70%エタノール液中で保存した。採集した生物は門または綱レベルで計数し、特にシズクガイについては種レベルで個体数を計数した。

結果と考察

粒度分析の結果 (シルトクレイ率) は既に示した (Fig.2.5)。舞鶴湾では、軟体類 (Mollusca) と多毛類 (Polychaeta) がマクロファウナの大半を占めた (Fig.3.1)。湾奥部ほど軟体類によって占められる割合が高く、各支湾の湾口部 (舞鶴湾の中央部) では無足ナマコ等の棘皮類 (Echinodermata) と多毛類が大半を占めた。湾口部と東支湾湾口部では多毛類が大半を占めた。軟体類の大部分はシズクガイであり、特に湾奥部では本種だけでマクロベントスの大半を占めた。シルトクレイ含量が約40%と比較的少ない場所においても、本種だけでマクロベントスの大半を占める場合があり、本種の出現傾向とシルトクレイ含量との対応関係は明瞭ではない。

林 (1978) はマクロベントスの出現パターンから舞鶴湾を A) シズクガイの個体数が全個体数の50%を超えるところ、B) 無足ナマコと類出多毛類の合計が50%を超えるところ、C) シズクガイ、ナマコおよび類出多毛類の合計が50%を超えるところ、D) 上記のA~Cのいずれにも属さないところの4区に分類した。A区は東西両支湾の最も湾奥に位置する場所であり、今回の調査においてもシズクガイが優占していた点で共通している。また、B区は両支湾の湾口付近に位置しており、本調査においても多毛類と無足ナマコを主体とした群集が形成されており、調査結果に共通性がみられた。D区は舞鶴湾湾口部に位置しているが、本調査では多毛類のほか星口動物が多くみられるなど、舞鶴湾奥部とはやや異なる群集構造がみられた。C区はA区とB区の間中間的な群集構造を持つとされ

ているが、本調査でも各支湾の湾口と湾奥部の中間域では多毛類とシズクガイによって群集の大部分が占められていた。

本調査ではシズクガイ以外は高次分類群までしか同定していなかったため、林 (1978) の調査結果との厳密な照合はできないが、少なくともシズクガイは舞鶴湾の優占種であり、特に湾奥部ではマクロベントスの大部分を占めていた点で、かなり共通した結果が得られたといえる。しかし、これらの傾向は調査を行った春季においてのみいえることであり、他の季節にもシズクガイが湾奥部に集中した分布パターンを示すかどうか明らかにするには、新たな調査が必要である。シズクガイが湾奥部で優占することは、横山 (1995)・横山ら (1996) が大村湾と五ヶ所湾において共に4月と8月に実施したマクロベントス群集の調査でも示されており、このような分布パターンは本種の生態学的特性にもとづいて形成されていると考えられる。ただ

し、本調査では採泥試料の篩別に目合1mmのふるいを用いたことから、殻長1.5mm未満の小型のシズクガイはふるいから抜け落ちていたと考えられ、幼貝まで含めると分布パターンは異なる様相を示す可能性がある。次節以降の調査では、採泥試料の処理により細かい目合(0.333mm)のネットを使用し、幼貝まで含めた本種の出現パターンについて明らかにしている。

個体群の長期変動

前述の底生動物調査から、シズクガイは舞鶴湾の優占種であり、春季には湾奥部を中心に高密度で出現することが明らかになった。本種の個体密度は季節によって著しく変動することが知られており(Kikuchi and Tanaka, 1978; 讃岐田ら, 1981; Imabayashi and Tsukuda, 1984)、舞鶴湾においても個体密度変動の季節性が示されている(Saito *et al.*, 1998)。このような短命性底生動物にみられる個体密度の季節的増減

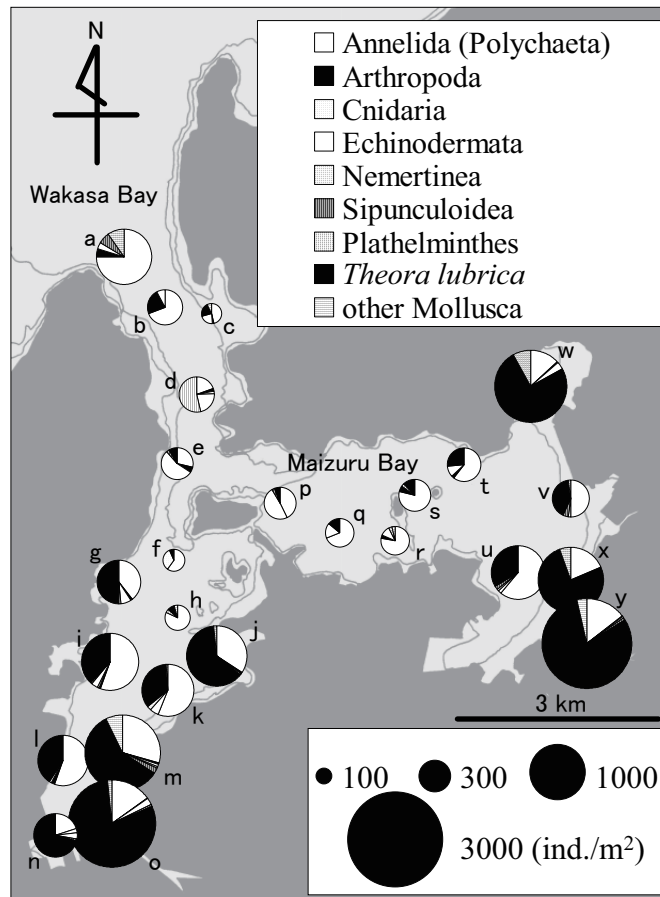


Fig. 3.1. Spatial distribution in taxonomic composition of macroinfauna in Maizuru Bay in 22-23 May 1995.

は、生息海域における環境条件の季節変動を反映していると考えられている。底生動物の個体群動態を制約する要因として、富栄養化内湾では底層における貧酸素化が注目されることが多く、短命種の個体群動態も貧酸素化による個体数の減少と、溶存酸素濃度の上昇による個体群の回復という視点から説明されてきた (Pearson and Rosenberg, 1978; Rosenberg *et al.*, 2001; Rosenberg *et al.*, 2002; 今林, 1989)。

シズクガイの場合、個体群の少なくとも一部は周年産卵しており (菊池・田中, 1976)、浮遊幼生は周年にわたって水柱に存在し (今林・岩谷, 1988)、さらに稚貝の新規加入も周年みられるという (Kikuchi and Tanaka, 1978)、二枚貝としては特異な生活史特性を備えている。菊池・田中 (1976) は、本種的生活史がイトゴカイ *Capitella capitata* (現在は *Capitella* sp.1) と類似しており、日和見種としての特徴を持っていると指摘した。日和見種は攪乱によって空白となった生息場所に速やかに移入し、他種に先駆けて資源を独占することによって個体群を維持している (Grassle and Grassle, 1974)。すなわち、本種の場合、底層が貧酸素状態になる夏季にも新規に供給された浮遊幼生が水中に存在しており、溶存酸素濃度が回復すると無生物化していた海底にすみやかに新規加入し、他種に先んじて空間と資源を独占していると考えられているのである。しかし、本種が日和見的な生活史戦略を持っているならば、貧酸素化が解消されるとすぐに多数の幼生が着底するはずである。もし、貧酸素化が解消された後、本種が個体密度を回復させるまでに相当な期間が必要となるならば、空間と資源の独占という観点では、日和見種としての戦略特性を必ずしも満たしていないと考えられよう。

浮遊幼生型発生を行う本種の場合、幼生分散の空間スケールと個体密度の変動パターンには密接な関係があると考えられる。湾内の貧酸素化によって個体数が著しく減少した後、個体密度が回復し始める時期、回復の速度、回復を終える時期に強い年次の再現性があるならば、幼生分散の空間スケールはそれほど大きくなく、ある程度自己完結的な局所個体群であると考えられるだろう。反対に個体密度の変動様式に年次の規則性があまりみられないならば、個体密度の回復は遠隔地で放出された浮遊幼生の偶然的移入に強く依存しており、開放的な個体群を想定する必要がある。このような局所個体群の開放性について見通しを立てておくことは、個体群維持機構を明らかにする上できわめて重要である。

本節では本種の個体密度の季節変動を明らかにするとともに、長期的な調査によって年次的変動について

も明らかにし、本種の個体群動態における日和見的特性と個体群の開放性について考察する。

材料と方法

舞鶴湾の東支湾奥部に設定した定点 (Stn.P) において、1995年12月22日～2000年1月13日にシズクガイ個体密度の長期調査を実施した。1995年12月22日～1996年12月20日は約2週間に1回、1997年1月7日～12月26日は約1週間に1回、1998年1月8日～2000年1月13日は約1カ月に1回の頻度で採泥器による底生動物の採集を行った。採集には採泥面積0.04m²エクマンバージ式採泥器を使用し、採泥試料を目合0.333mmのネットで濾して、ネット内に残った試料を10%海水ホルマリンで固定して実験室に持ち帰った。実体顕微鏡を用いて生物を分別し、シズクガイの個体数を計数した。1回の調査につき、3～4回の採泥を反復した。グラフには個体密度の平均値と標準偏差を示した。また、底生動物の採集に合わせて、底層の水温・塩分・溶存酸素濃度を測定した。方法と結果は第2章で述べたとおりである。

結 果

1995年12月22日に417±226 (平均±標準偏差) ind./m²であった個体密度は急激に増加していき、1996年4月3日には6242±621 ind./m²に達した (Fig.3.2)。個体密度は平衡を示すことなく急激に減少し始め、4月22日には3358±1104 ind./m²、5月22日には1633±549 ind./m²まで減少した。6月6日～26日には一時的に個体密度が2000 ind./m²を上回ったが再び減少し、8月5日には42±29 ind./m²と少数になった。その後、1996年12月20日まで個体密度が200 ind./m²を上回ることにはなかった。個体密度が再び増加に転じたのは1997年1月7日で、このときの個体密度は367±101 ind./m²であった。1月14～23日には平均個体密度がふたたび200 ind./m²を下回ったが、1月30日に1875±1008 ind./m²まで急激に増加した。さらに2月6日には2269±643 ind./m²まで増加したが、2月13日には1017±95 ind./m²に減少した。2月27日には2350±239 ind./m²まで増加した後、3月6日には1481±649 ind./m²に減少した。3月27日に再び3600±776 ind./m²に増加し、5月1日まで高い個体密度を維持した。5月8日に個体密度は1508±104 ind./m²に半減したが、5月29日まで3369±895 ind./m²まで回復した。6月12以後、個体密度は著しく減少し、6月19日には個体密度は1067±514 ind./m²となった

が、7月4日には 1683 ± 553 ind./m²とやや回復した。その後は単調に減少し、8月20日には 63 ± 25 ind./m²となり、夏～秋は少ない個体密度で推移した。11月19日に 25 ± 25 ind./m²であった個体密度は12月17日に増加に転じ、 550 ± 175 ind./m²となった。個体密度は1998年1月8日にかけていったん減少したが、その後、個体密度は急激に増加していき、4月22日には 4888 ± 890 ind./m²を記録した。ピークを示した後は再び減少に転じ、7月22日に 231 ± 24 ind./m²を記録した後、低水準で推移した。11月14日には0 ind./m²であったが、その後は増加していき、1999年4月9日には 3788 ± 1228 ind./m²とピークを示した。個体密度は再び減少して、10月29日には 8 ± 15 ind./m²となったが、その後、個体密度は回復に転じ、2000年1月13日には 194 ± 88 ind./m²を記録した。

以上のように、シズクガイの個体密度は明瞭な季節変動パターンを示し、年次的にかなりの再現性を持っていた。年間最多の個体密度を示すのは4月上旬～5月上旬で、逆に個体密度が最低となるのは9月下旬～11月上旬であったため、11～4月を個体密度増加期、5～10月を個体密度減少期と分けることができる。各年における平均個体密度の最高値は、6242個体/m² (1996年4月3日)、4263個体/m² (1997年5月1日)、4888個体/m² (1998年4月22日)、3788個体/m² (1999年4月9日)と、 $10^{3.58} \sim 10^{3.80}$ という狭いオーダーで変動していた。また、いずれの年においても個体密度はピーク密度を示した後、すみやかに減少に転じた。

その時期は調査海域における貧酸素化の開始よりもかなり早く、底層水温が上昇に転じた時期とほぼ一致していた (Fig.2.7参照)。

考 察

舞鶴湾東支湾奥部のシズクガイ個体群は規則的な季節変動を示した。また、他海域で行われた本種の個体密度の季節変動に関する調査でも、本種の個体密度が春にピークを示した後、すみやかに減少することで一致しており (菊池・田中, 1976; 讃岐田ら, 1981; Imabayashi and Tsukuda, 1984), 少なくとも西日本の内湾・内海域に共通する本種の季節変動様式であると考えられる。さらに本研究では、調査を行った4カ年のあいだ、個体密度の回復開始時期にも回復終了時期にも、最大で1カ月程度の年次差しかみられず、かなり高い年次の再現性を持つことが示された。このことから、本種は浮遊幼生期を持つけれども、他所からの大量の移入により年内のサイクルが生じるのではなく、ある程度自己完結した局所個体群を形成している可能性が高い。

夏～秋に減少した個体密度が顕著に回復するのは1～4月であり、底層における貧酸素状態の解消からはかなり遅れていた。したがって、本種の場合、底層が貧酸素状態であったときに水柱に待機していた浮遊幼生が、無生物化した海底に速やかに着底・加入することによって空間と資源を独占しているとはいえない

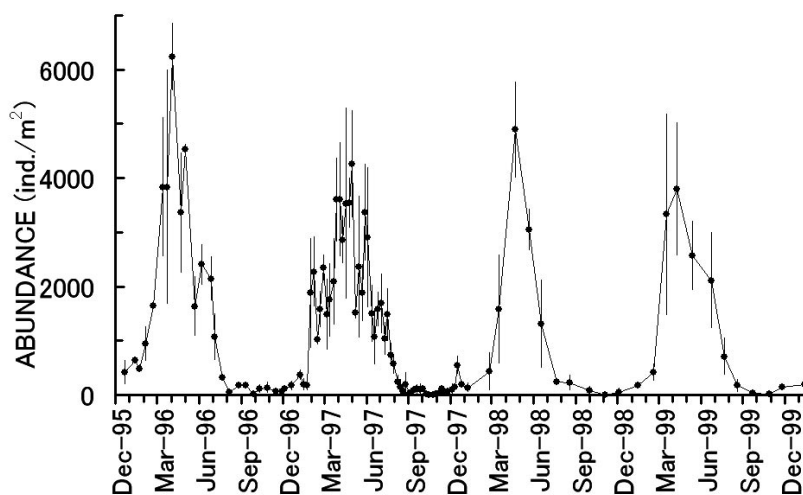


Fig. 3.2. Time series of mean abundance of *Theora lubrica* quantitatively collected from the innermost area of Maizuru Bay (Stn.P) from 22 December 1995 through 13 January 2000. Error bars indicate standard deviations.

い。本種は生活史初期を浮遊幼生として過ごすため、新規加入する着底稚貝の数が浮遊幼生の増減によって支配されている可能性がある。舞鶴湾の二枚貝幼生の種組成について調べた林ら（未発表）は、4月前後に二枚貝幼生の個体密度が著しく高くなり、その大部分がシズクガイであることを明らかにしている。このことから、冬～春における個体密度の著しい増加は、幼生供給の生態学的過程（Lewin, 1986）によってもたらされたと考えられる。ただし、次節で示すように冬～早春には親個体の数が非常に少なく、浮遊幼生の増加が放卵数の増加によってもたらされたと考え難いため、浮遊幼生及び稚貝にとって生存率の増大をもたらす生物学的あるいは非生物学的条件が水温の低下に伴って大幅に向上する現象があったと推測される。一方、夏～秋に個体密度が低レベルで推移したことについては、底層における貧酸素化の影響を受けていたためであると考えられるが、4月下旬～5月上旬に個体密度がピークを示した後、個体密度が減少し始めたことについては、このとき底層の酸素条件は好適であることから、溶存酸素濃度以外の条件が関係していたと考えられる。このような個体密度の変動には、貧酸素化以外にいくつかの環境要因が関与していると考えられる。以下に、これらの要因に関するいくつかの可能性について検討する。

シズクガイは周年にわたって産卵するため、浮遊幼生の経験する水温条件は世代によって著しく異なるが、二枚貝浮遊幼生の死亡率は水温によって変動する。例えば、シラトリガイの仲間である *Macoma balthica* の浮遊幼生では、10℃から20℃への飼育水温の上昇によって浮遊幼生の生残率は有意に低下し、生残率の減少が浮遊日数の減少による効果を打ち消すため、着底変態に到る個体数が大きく減少すると報告されている（Drent, 2002）。一方、別の二枚貝 *Tivela mactroides* では、水温上昇による浮遊日数の減少は自然死亡率の増加を打ち消し、後の発育段階に到る個体数を増加させると報告されている（Garcia de Severeyn *et al.*, 2000）。このように、水温と浮遊幼生の生残数との関係は水温と自然死亡率との関係によって支配されており、高水温でも自然死亡率があまり増加しない種では、水温上昇によって着底に到る個体数が増加するが、高水温で自然死亡率が著しく増加する種では、低水温により浮遊期間が長期化するほうが稚貝への加入数は増加する。

舞鶴湾では晩冬～春に植物プランクトンのブルームがみられる。このことは底生動物の浮遊幼生及び底生個体に新鮮な餌料が多量に供給されることを意味するが、ブルームの終了と水温上昇による代謝エネルギー

の増加によって、シズクガイの浮遊幼生及び底生個体が餌不足に陥るのではないかと予想される。1997年4月10日に実施した表層堆積物の有機物量に関する調査の結果、窒素量が他の季節よりも少なくなっており（Fig.2.11）、この時期の餌料環境が他の季節に比べて良好ではなかったことが明らかになった。ただし、7月17日には表層堆積物の窒素量が1月30日と同じレベルまで回復していたにもかかわらず、シズクガイの個体密度は減少を続けたので、餌料有機物の供給だけで個体密度の変動を説明することはできず、貧酸素化など他の要因との複合的効果によって個体密度が回復しなかったと考えられる。餌条件については後章で改めて検討する。以上のほか、水温の上昇によって捕食者が活性化し、シズクガイの底生個体と浮遊幼生が捕食されることが考えられる。シズクガイの底生個体は高い個体密度で出現する上、逃避能力が劣り、殻は薄く脆弱であるため、捕食者にとっては都合のよい餌料生物である。マクロベントスの捕食者の候補は多岐にわたり、ここで特定することはできないが、シズクガイと同時に採泥器で採集された捕食性マクロベントスの出現動向について6章で若干検討している。

水平分布パターンの季節変動

前節において、シズクガイの個体密度が規則的な季節変動様式を持つことが示された。しかし、短命性底生動物の場合、局所的な環境条件の変化に呼応して、分布パターンが刻々と変化し、特定地点における個体密度の変動が個体群全体の挙動を反映していない可能性がある。採集地点数の少ない調査では個体群の空間構造を推定することができないだろう。また、短命種の個体群動態の記載を試みる場合、採集頻度の少ない調査では個体群の季節変動を把握することは困難である。このため、調査は多地点多頻度とならざるを得ないが、シズクガイを対象としてそのような調査が行われた前例がない。

本研究では、本種の個体密度と分布パターンの季節変動様式を明らかにするため、舞鶴湾東支湾全体に配置した17地点において定量採集調査を1997年1月14日～1998年1月8日に隔週間隔で行い、本種の分布パターンにみられる季節変化について明らかにした。特に東支湾奥部の東舞鶴港対岸の浅場では、夏季における生息状況の年次的再現性を確認するため、1999年8～10月に月毎の分布調査を行った。

材料と方法

舞鶴湾東支湾の17定点（Stns.A～Q; Fig.2.1）にお

いて、エクマンバー型採泥器（採泥面積=0.04m²）による底生動物の採集を1997年1月14日～1998年1月8日に隔週間隔で行った。各地点において3回ずつ反復して採泥し、採泥試料を目合0.333mmのネットで濾し、残った試料を10%ホルマリンで固定して持ち帰った。実験室で実体顕微鏡を用いて底生動物を分別し、70%エタノール溶液に浸漬して保存した。シズクガイの個体数を計数して各個体について画像解析装置（NIH Image）を用いて殻長を計測した。底生動物の採集と同時に水温、塩分、溶存酸素濃度の鉛直プロフィールを測定した。方法と結果は第2章に記したとおりである。さらに1999年8月19日、9月22日及び10月29日に、舞鶴湾東支湾奥部の東舞鶴港対岸の9地点において、同様の方法で底生動物の採集とサンプル処理を行い、シズクガイの個体数を計数した。

結 果

シズクガイの分布パターン

シズクガイの平均個体密度（n=3）の水平分布をFig.3.3a～3.3cに示した。円のサイズは個体密度のオーダーに対応している。調査を開始した1997年1月14日には、シズクガイは東支湾全体にわたって生息し、324±177（平均±標準偏差）ind./m²の個体密度で生息していた。2週間後の1月30日には個体密度が増加し、Stns. E, H, N, O, Pの5地点で1000 ind./m²を上回り、全地点の平均個体密度は、966±887 ind./m²と3倍に増加した。特に東端のStn.NとStn.Oでは、それぞれ3225±66、2533±339 ind./m²と特に高い個体密度を示した。2月13日にはStns.F, H, I, J, K, M, N, Pの8地点で1000 ind./m²を上回ったが、全地点での平均個体密度は893±745 ind./m²と2週間前とほぼ同等であった。2月27日には10地点で個体密度が1000 ind./m²を上回り、全地点での平均個体密度は1207±1052 ind./m²と前回の1.5倍に増加し、特に湾奥部の東舞鶴港周辺のStns.M, P, Qで2000 ind./m²を上回った。3月13日には11地点で個体密度が1000 ind./m²を上回り、全地点での平均個体密度は1346±843 ind./m²であった。3月27日には11地点で個体密度が1000 ind./m²を上回り、全地点での平均個体密度は1792±1404 ind./m²に増加した。特に東舞鶴港周辺のStns.P, Qでそれぞれ3600±776、4033±763 ind./m²と高い個体密度を示した。4月10日には岸近くを中心に11地点で1000 ind./m²以上の高い個体密度を示し、4月24日には全地点での平均個体密度が1885±1229 ind./m²と調査期間の最高値を示した。5月8日には全地点での平均個体密度が1650±1037 ind./m²と若干減少したが、

14地点で個体密度が1000 ind./m²を上回り、広範囲にわたって高い個体密度を保っていた。その後、6月19日まで全地点での平均個体密度は1371±807、1331±796、1390±639 ind./m²と安定して推移した。7月4日の平均個体密度は835±556 ind./m²に減少し、個体密度が1000 ind./m²を上回ったのはStns.D, G, H, M, Pの5地点に限られ、東支湾の南側に個体密度の高い地点が集中する傾向がみられた。7月17日、7月30日、8月13日の平均個体密度はそれぞれ879±858、592±537、161±157 ind./m²と減少していき、その間、東支湾の南側に個体密度の高い地点が集中する傾向が続いた。その後、9月26日まで平均個体密度は100 ind./m²前後の低水準で推移した。10月9日には大部分の地点からシズクガイが姿を消し、東支湾湾口部のStn.Aと東舞鶴港周辺のStns.P, Qでそれぞれ250±25、17±29、142±29 ind./m²と若干の底生個体が生存していたのみであった。10月24日においても底生個体が採集されたのはStns.A, B, G, Qの4地点と限定的であったが、このときStns.AとQでは他の2地点よりも個体密度が高く、それぞれ225±150と117±116 ind./m²であった。その後の1カ月のあいだに本種は分布を回復させ、11月19日には17地点すべてにおいて底生個体が採集された。また、平均個体密度は徐々に増加し、1998年1月8日には493±427 ind./m²となり、前年の1月14日と類似した分布パターンを示した。1997年12月5日と12月17日の調査では、東支湾の南側に個体密度が高い地点が集中する傾向がみられた。

サイズ組成の季節変動

今回調査を行った17地点において採集されたすべてのシズクガイの殻長組成を一括して示したものがFig.3.4である。1997年1月14日～5月8日に殻長0.5～1.0mmの幼貝の個体密度が200～500 ind./m²と高くなっており、多数の稚貝が継続的に新規加入していたことを示している。本種の成長は速く、3月27日以後には調査開始時にはほとんどみられなかった10mm以上の大型個体がみられるようになった。5月22日～7月17日には殻長5mm以上10mm未満の中型個体が多数出現した一方、殻長1.0～5.0mmの小型個体の個体密度が減少したが、それでも幼貝の新規加入は続いていた。7月30日～9月26日に全ての殻長クラスにわたって個体密度が減少し、8月26日に中・大型個体が20ind./m²、幼貝と小型個体が123ind./m²、10月9～24日には最も少なくなり、中・大型個体が3ind./m²、幼貝と小型個体が14ind./m²と少数の個体がみられたのみであった。11月7日～12月17日に幼貝の個体密度がやや増加し、それに伴って小型個体の密度にも増加傾

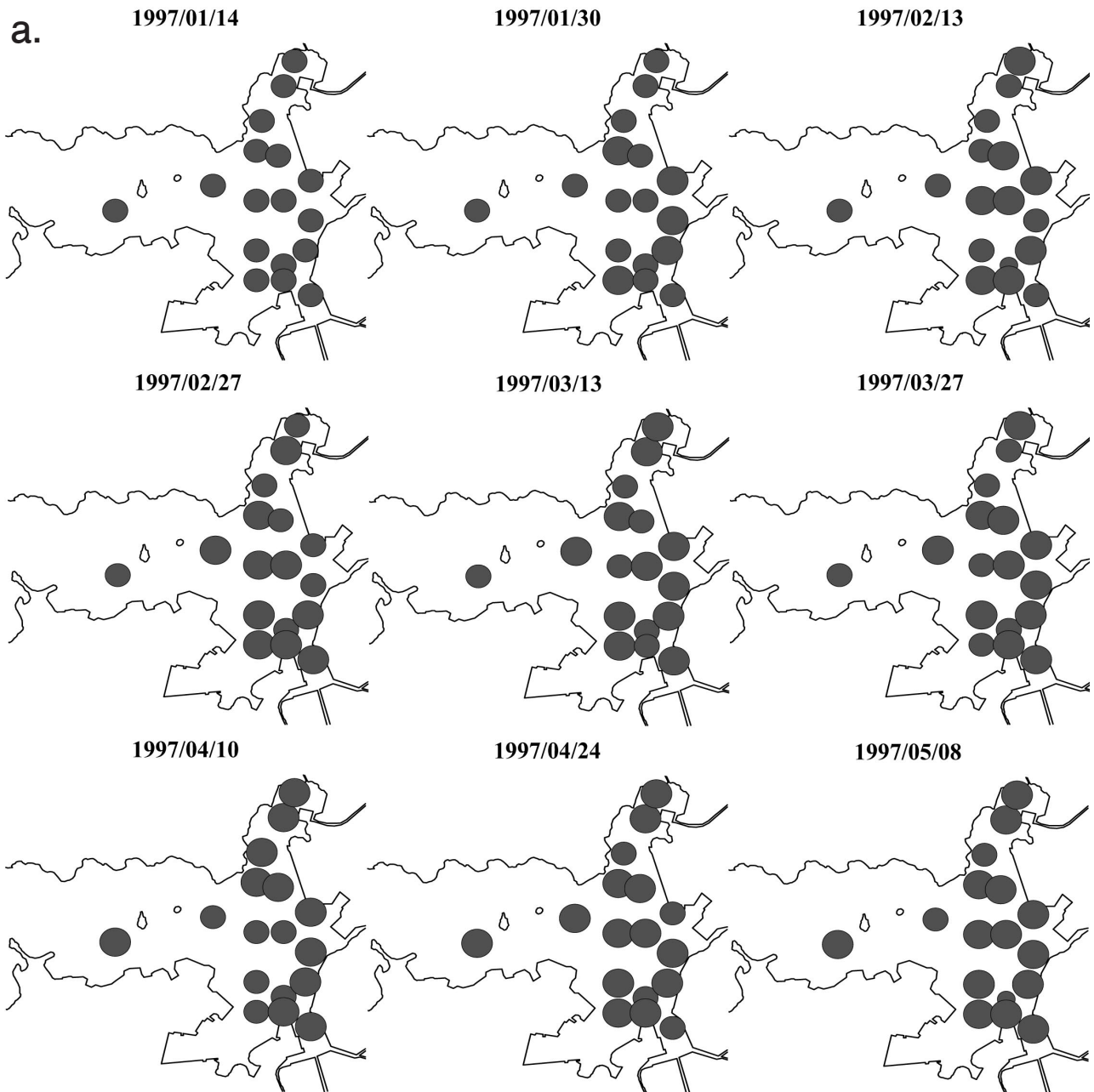
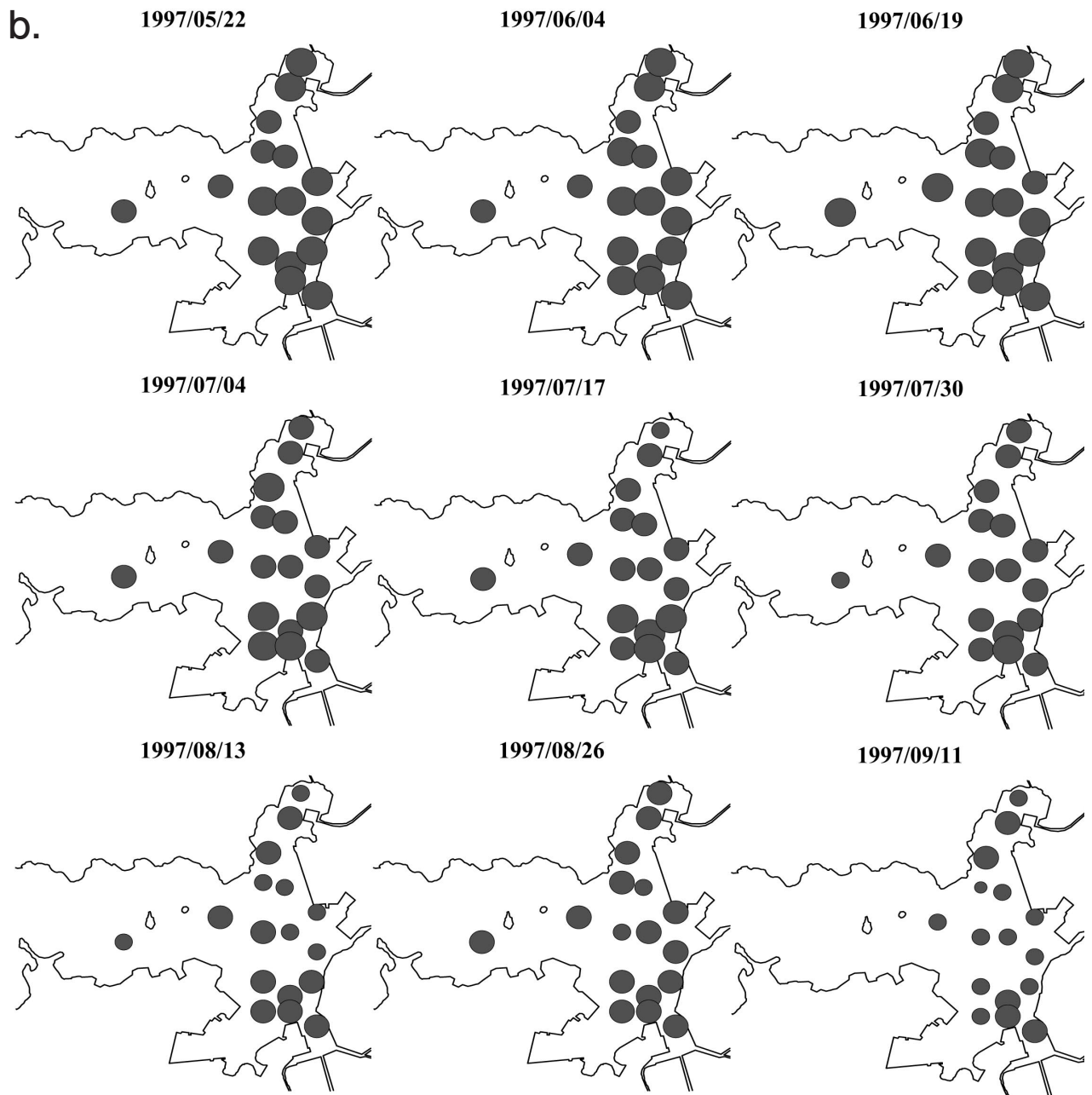
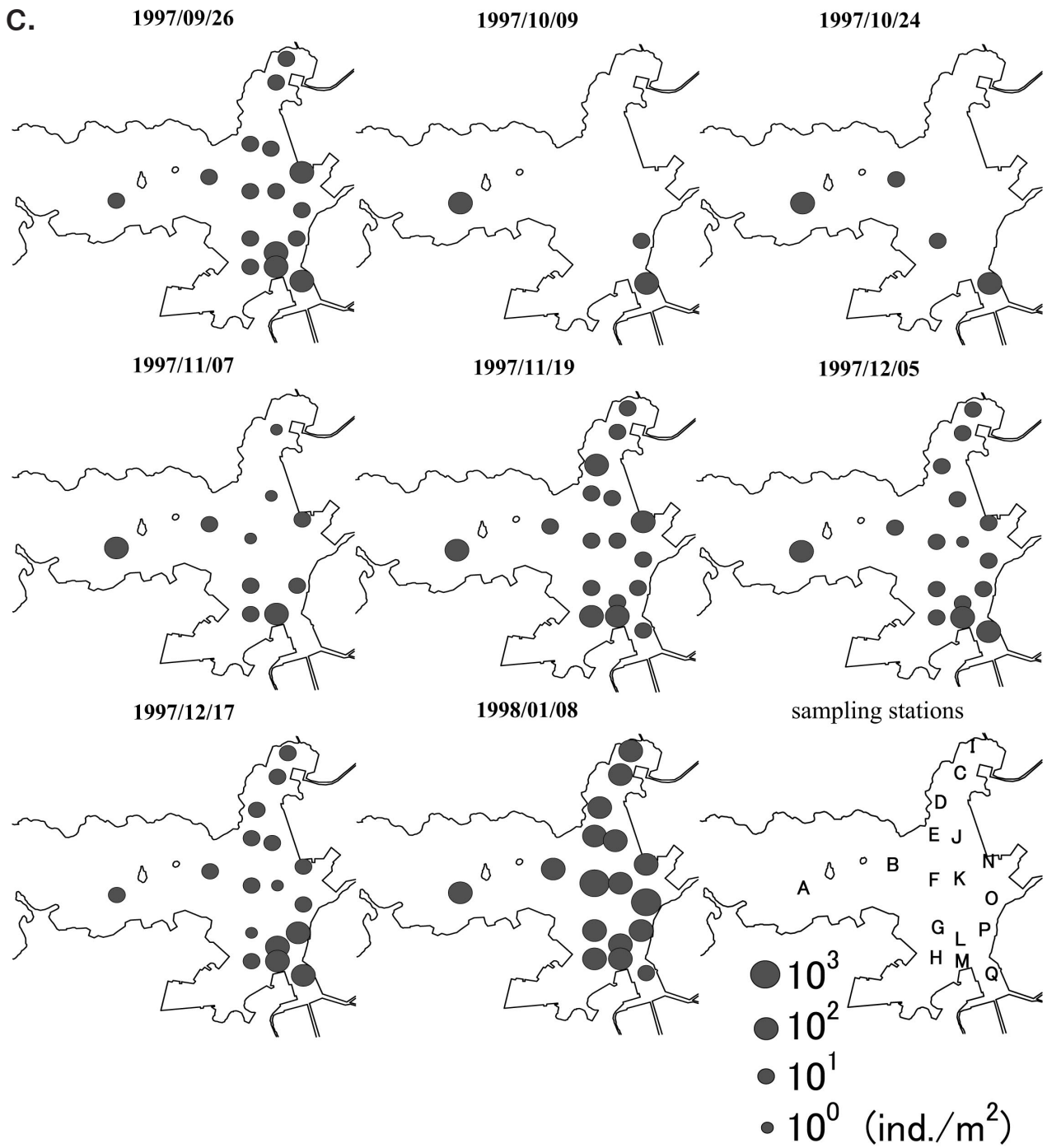


Fig. 3.3. Time series of horizontal distributions of *Theora lubrica* in the eastern Maizuru Bay periodically sampled from 14 January 1997 through 8 January 1998. Diameters of circles indicate the order of population density. a: from 14 January 1997 through 8 May 1997, b: from 22 May 1997 through 11 September 1997, c: from 26 September 1997 through 8 January 1998.





向がみられた。1998年1月8日に殻長0.5~1.0mmの幼貝の個体密度が約200ind./m²と増加し、前年の同時期と同じような殻長組成がみられた。

調査地点ごとに殻長組成の変動をみると、東支湾湾口側のStn.Aにおける殻長組成の変動パターンは他の地点とは大きく異なっており、殻長5mm以上の中・大型の個体の密度が、1997年4月24日に112 ind./m²を記録した他は、年間を通して0~50 ind./m²と非常に少ない(Fig.3.5a~c)。殻長0.5~1.0mmの幼貝の個体密度は他の地点と同じくらいの個体密度で出現しているので、Stn.Aでは本種の成長が他地点と比べて良好でないか、底生個体の減耗率が大きいことが考えられる。一方、東支湾北側最奥部に位置するStn.Iでは調査を開始した1997年1月14日からすでに殻長5~10mmの中型個体が見られ、3月27日~6月19日には殻長10mm以上の大型個体を含め、中・大型の個体が多数出現していたが、7月4日の調査では本種の個体数が大きく減少しており、その後、1998年1月8日に東支湾全域で幼貝の新規加入がみられるまで、本種は散発的に採集されるにとどまった(Fig.3.5d~f)。しかし、個体数は非常に少ないけれども、しばしば中型個体が採集された。東支湾の南側最奥部に位置するStn.Qでは1997年11月7日を除くすべての調査で本種が採集された(Fig.3.5j~l)。特に1997年3月13日~7月17日には、殻長5mm以上の中・大型個体が顕著に増加し、全個体に占める割合は11%から89%まで増加した。この期間、Stn.Aにおける中・大型個体の割合が、7月17日に13%を示した他は、すべて4%未満であったことと対照的であった。他の多くの地点における殻長組成はStn.AとStn.Qとの中間的なパターンを示した。Stns.D, G, H, L, Mは、調査開始からしばらくはStn.Aと近い殻長組成の変動パターンを示したが、1997年6~7月には殻長5~10mmの中型個体が見られるようになった点でStn.Aとは異なっている。Stns.B, C, E, F, J, K, N, O, PはStn.Qと類似した殻長組成の変動パターンを示したが、中・大型個体が多数出現した時期はStn.Qに比べるとやや遅く、1997年5~7月であった。これらの地点のうちStn.Qの近傍に位置しているStn.Pでは、5月22日の時点でStn.Qとほぼ同数の大型個体が見られた点で、他の8地点よりもStn.Qに近い変動パターンを示した。東支湾南側では、Stn.PやStn.Qと隣接するStns.G, H, L, Mの4地点において中・大型個体の出現数が少なかったことは興味深い。

夏季~秋季の東支湾湾奥部における分布パターン

1999年8, 9, 10月に実施した底生動物調査の結果、

東舞鶴港対岸の浅場では、1997年と同様に夏~秋季を通してシズクガイが生息していたことが確認された(Fig.3.6)。図の円の大きさは個体密度のオーダーと対応している。1999年8月19日に調査した8地点における本種の個体密度は、最小67個体/m²、最大558 ind./m²、平均275 ind./m²であったが、東舞鶴港の出口側では個体密度が少なかった。また、9月22日に調査した9地点では、最小50 ind./m²、最大317 ind./m²、平均238 ind./m²と前月の出現状況とあまり変わらず、追加的に調査した東舞鶴港側の深所(水深8m)では個体密度が少なかったが、調査水域全体に分布していた。10月29日に調査した8地点では、最小0 ind./m²、最大92 ind./m²、平均33 ind./m²と個体密度が減少し、最奥部の河口付近では本種がまったく採集されない地点もあった。この調査によって、湾奥部では本種の底生個体が常に生存していることが明らかになった。また、図の上端の調査地点は個体密度の長期変動に関する定期採集調査を行ったStn.Pであるが、ここでも継続的に本種の生息が確認された。

考 察

底生動物の浮遊幼生の場合、個体の移動能力のみによる場合では100-1000mのオーダーの空間スケールが重要であるが、浮遊幼生は流れによって滞留したり流出したりするので、群集全体としては10-100kmのオーダーの空間スケールが重要であると考えられる(Okubo, 1994)。浮遊幼生型発生をするシズクガイでは、幼生の分散範囲内で底生個体の局所的な個体密度や現存量と稚貝の加入数とのあいだに対応がみられるとは考えられない。浮遊幼生の分散範囲を越える大きな空間スケールでは、稚貝の加入数と近傍海域における底生個体の個体数とのあいだに対応がみられるかもしれないが、このような空間スケールで本種の個体群動態を明らかにした例はない。舞鶴湾は全面積23.4km²、東支湾湾奥から湾口まで約9kmの小さな内湾であり、第2章で記したように海水交換率が東京湾や瀬戸内海と比較してやや高いと推定されたことから、浮遊幼生の分散範囲に比して十分に狭いと考えられる。つまり特定の場所における浮遊幼生の放出は、湾内の全ての場所における稚貝の新規加入に影響を与える可能性があり、特定の場所に着底する幼生は湾全域が出生地の候補となる。東支湾は貧酸素化によって広範囲にわたって底生動物が激減することがあるので、浮遊幼生の分散は底生動物群集の回復にとって重要である。また、貧酸素水塊が形成される時期に底生個体が生き残る場所が存在するならば、その規模が小さくても、

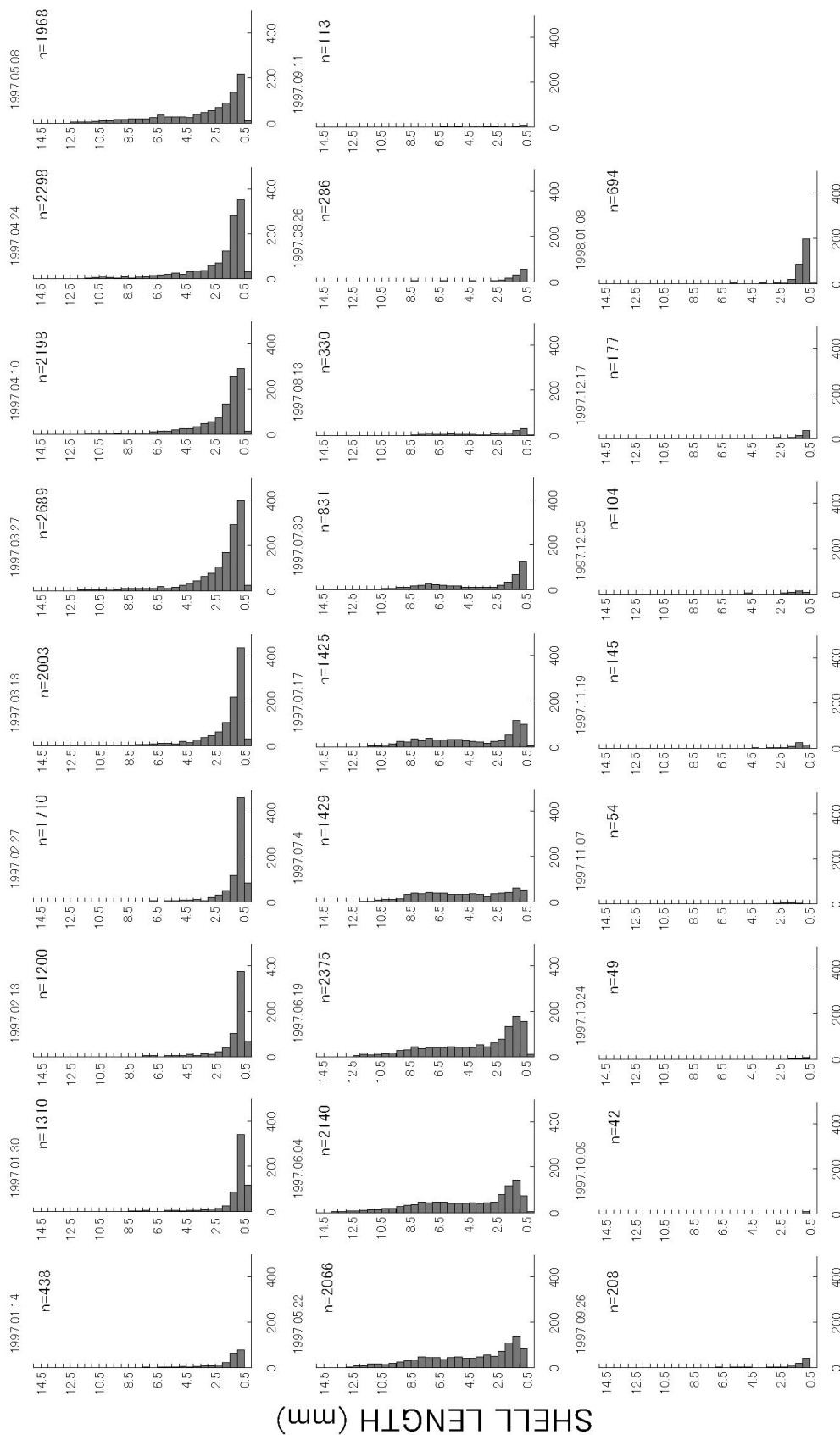


Fig. 3.4. Time series of shell length compositions in *Theora lubrica*. Abundances are the means of whole 17 stations.

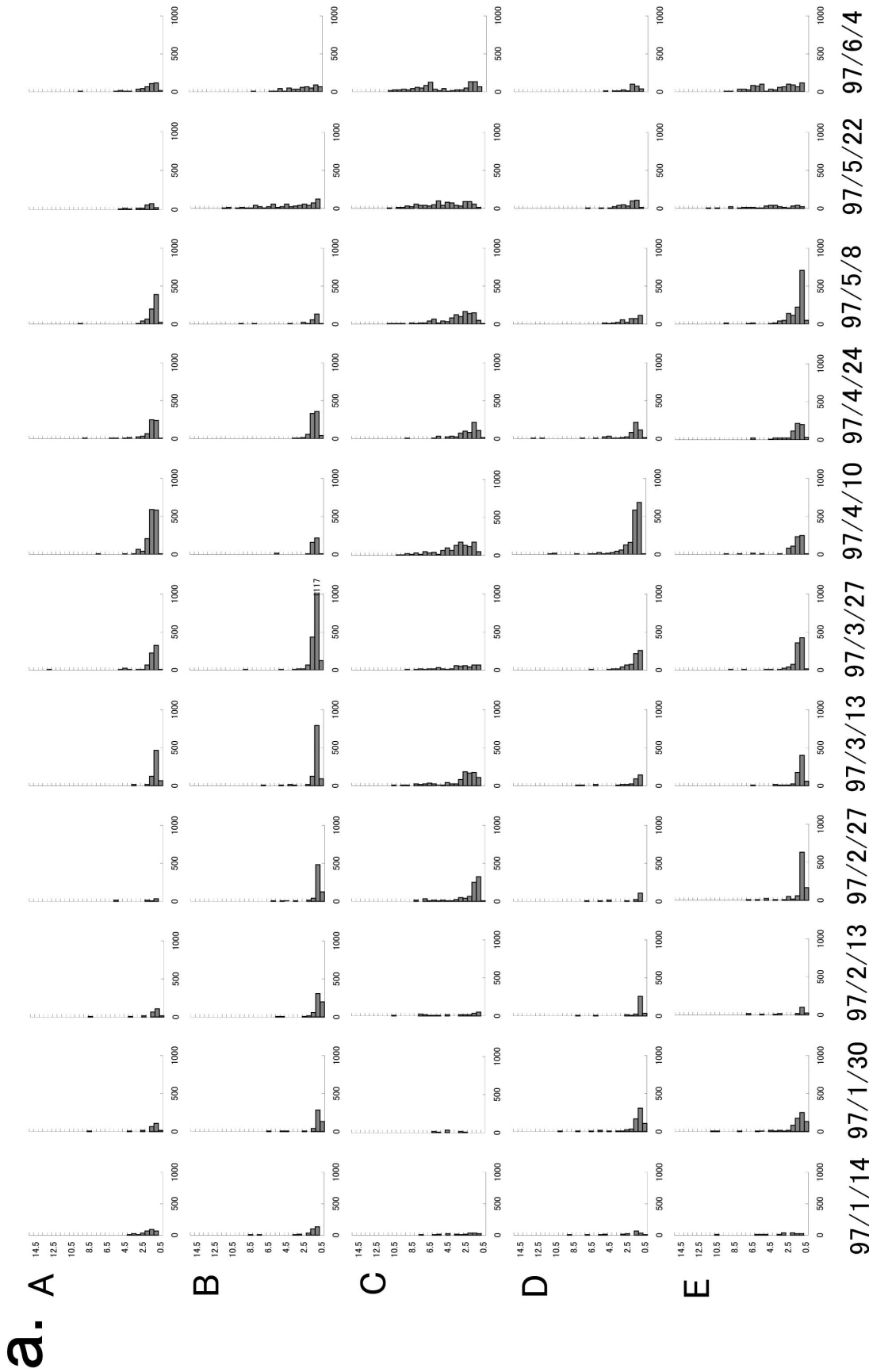
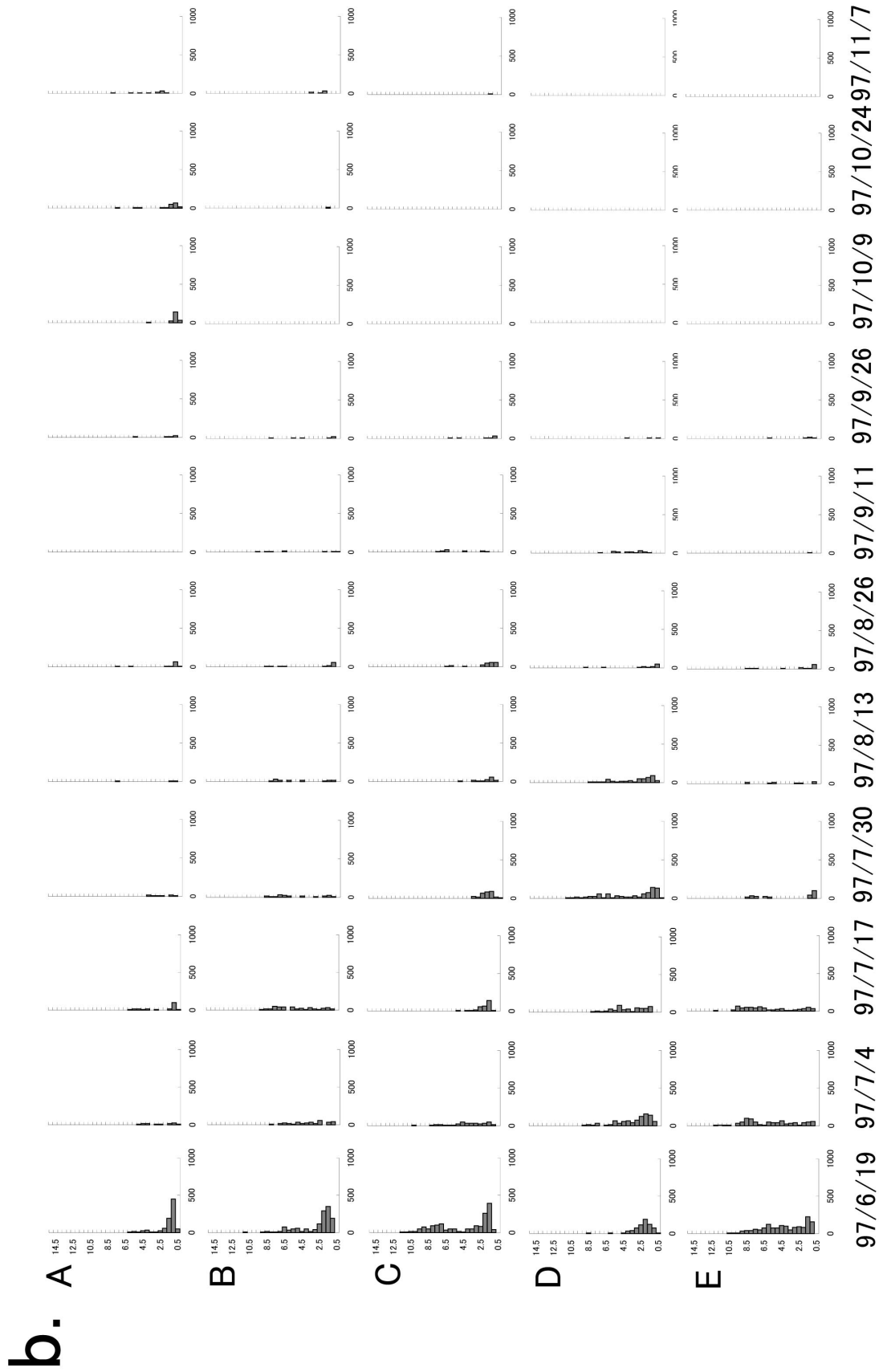
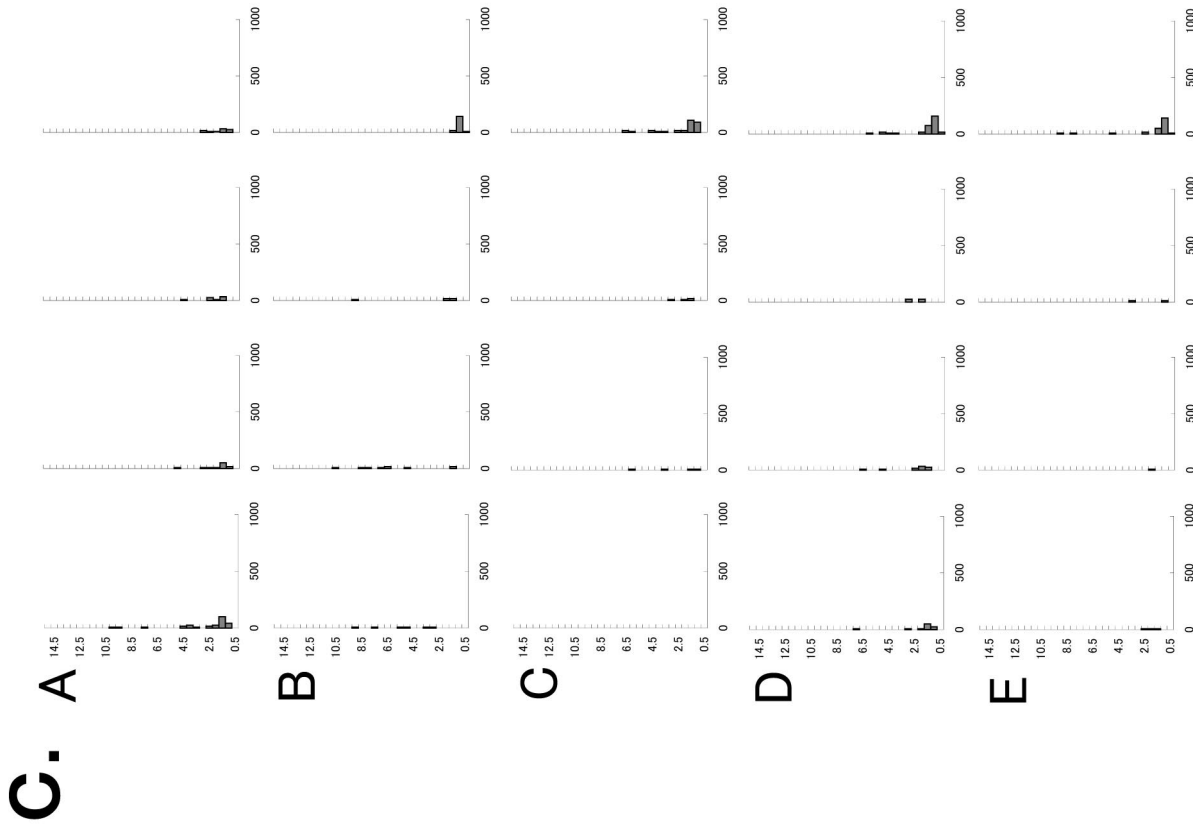
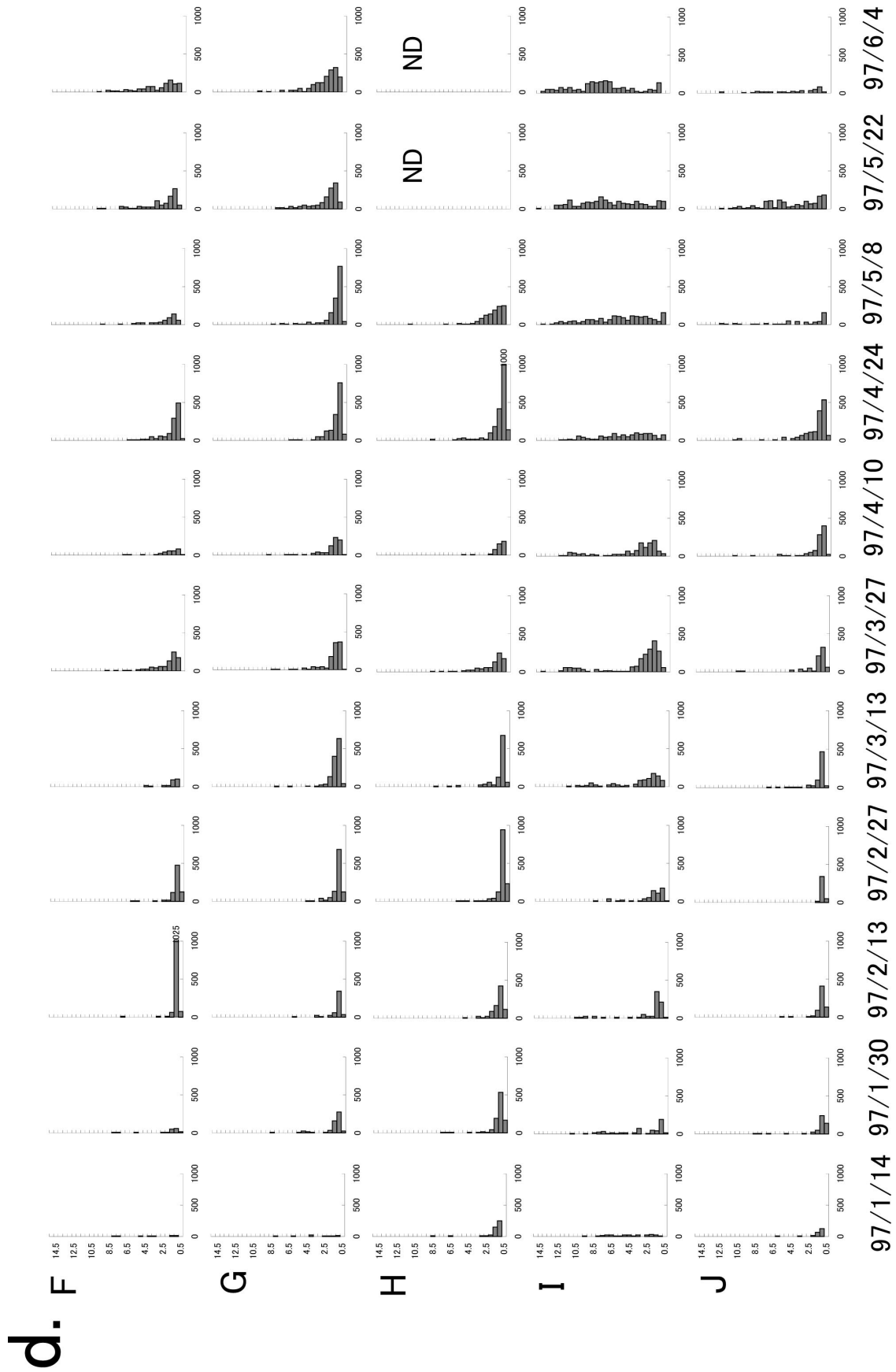


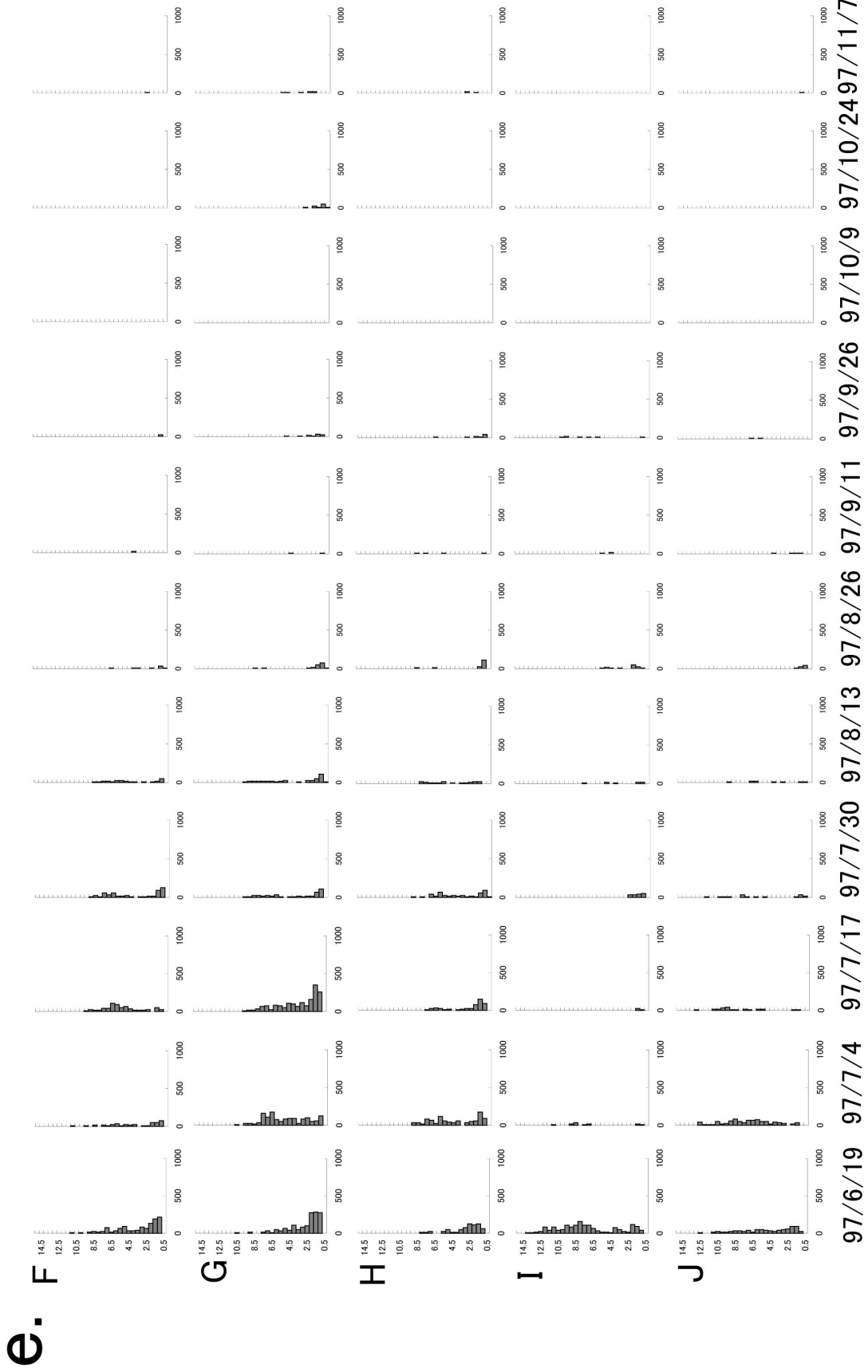
Fig. 3.5. Time series of shell length compositions in *Theora lubrica*. a; Stns.A-E, from 14 January 1997 through 4 June 1997, b; from 19 June 1997 through 7 November 1997, c; from 19 November 1997 through 8 January 1998, d; Stns.F-J, from 14 January 1997 through 4 June 1997, e; from 19 June 1997 through 7 November 1997, f; from 19 November 1997 through 8 January 1998, g; Stns.K-O, from 14 January 1997 through 4 June 1997, h; from 19 June 1997 through 7 November 1997, i; 19 November 1997 through 8 January 1998, j; Stns.P & Q, and in average (av), from 14 January 1997 through 4 June 1997, k; from 19 June 1997 through 7 November 1997, l; from 19 November 1997 through 8 January 1998. Vertical axis is shell length (mm) and horizontal axis is mean abundance (ind./m²).





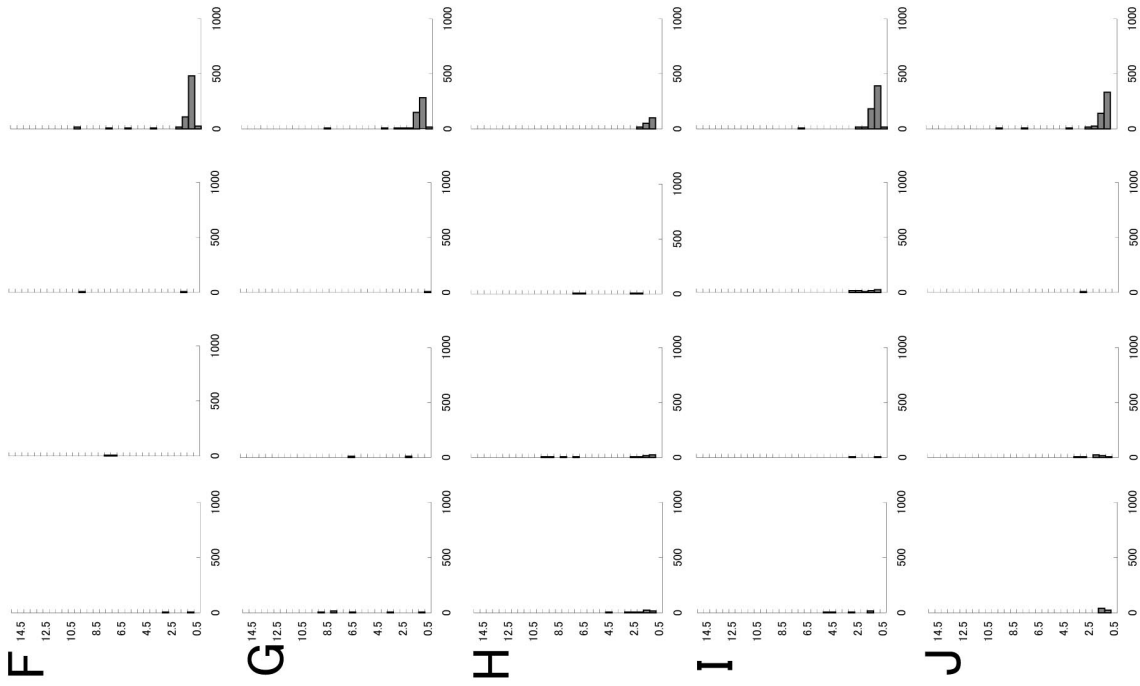
97/11/19 97/12/5 97/12/17 98/1/8



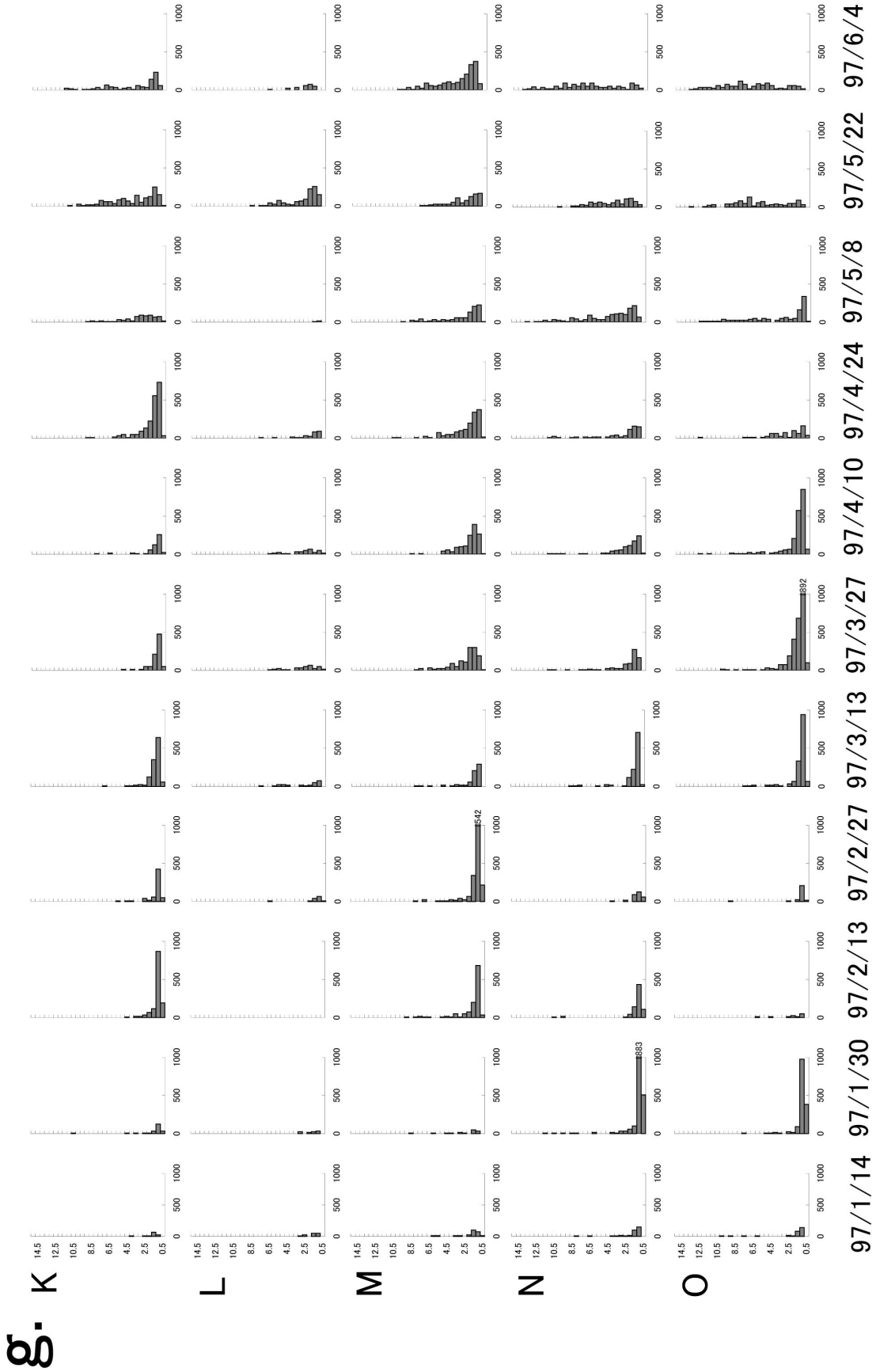


97/6/19 97/7/4 97/7/17 97/7/30 97/8/13 97/8/26 97/9/11 97/9/26 97/10/9 97/10/24 97/11/7

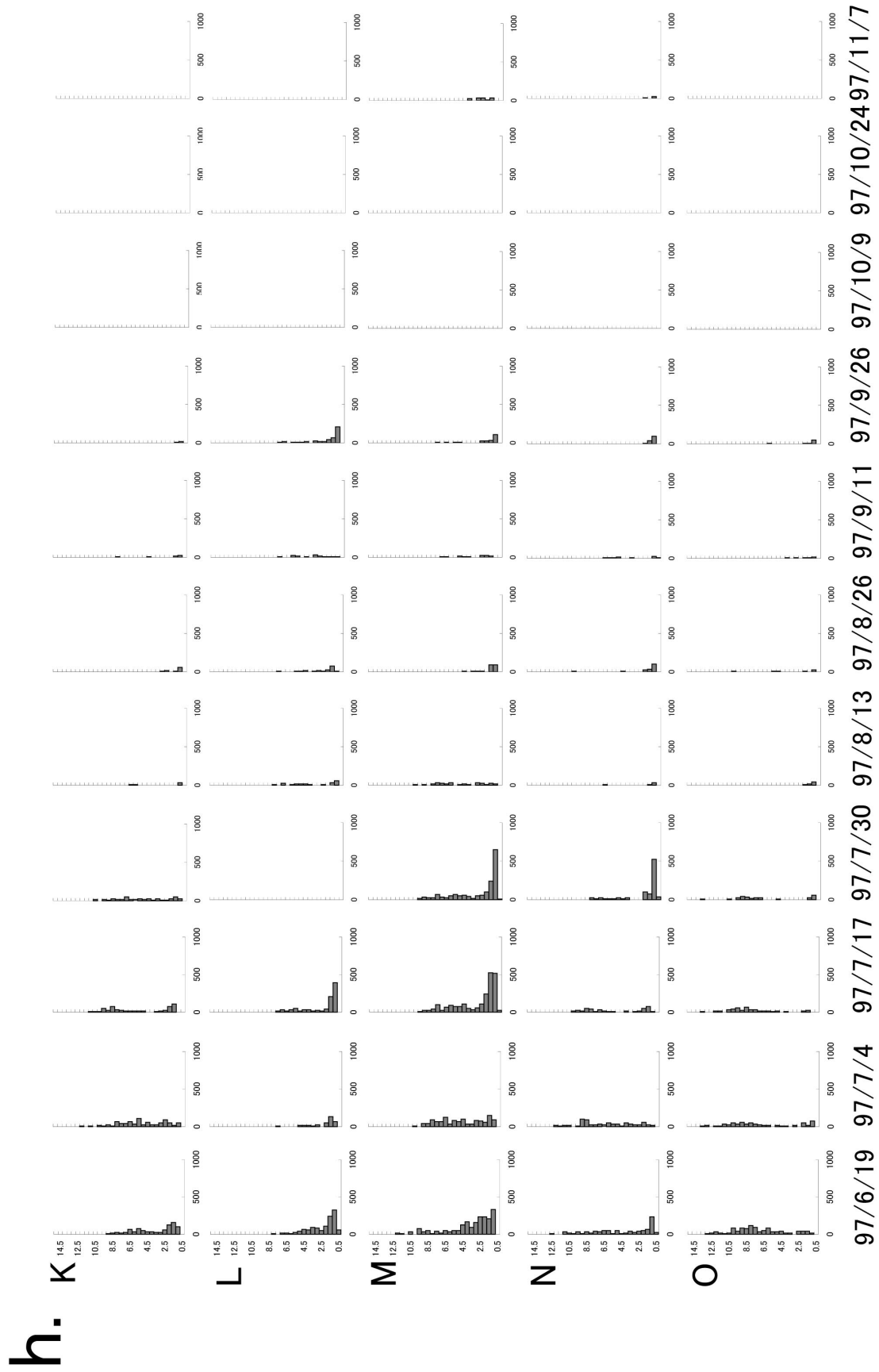
f.



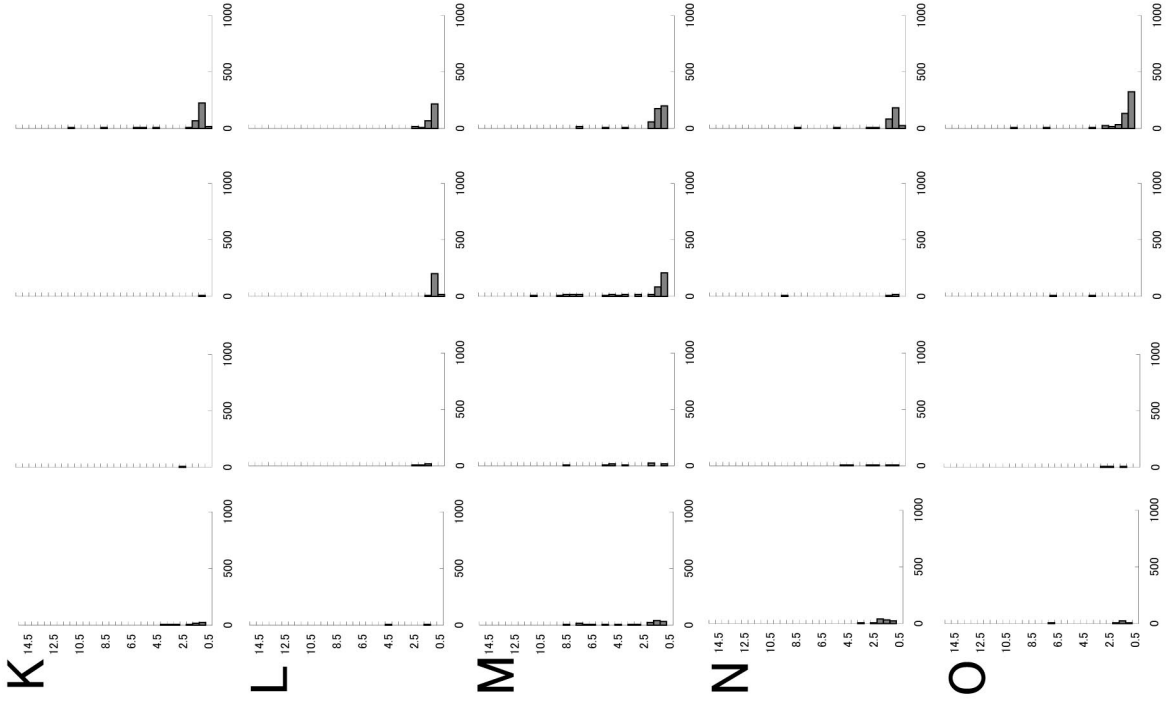
97/11/19 97/12/5 97/12/17 98/1/8



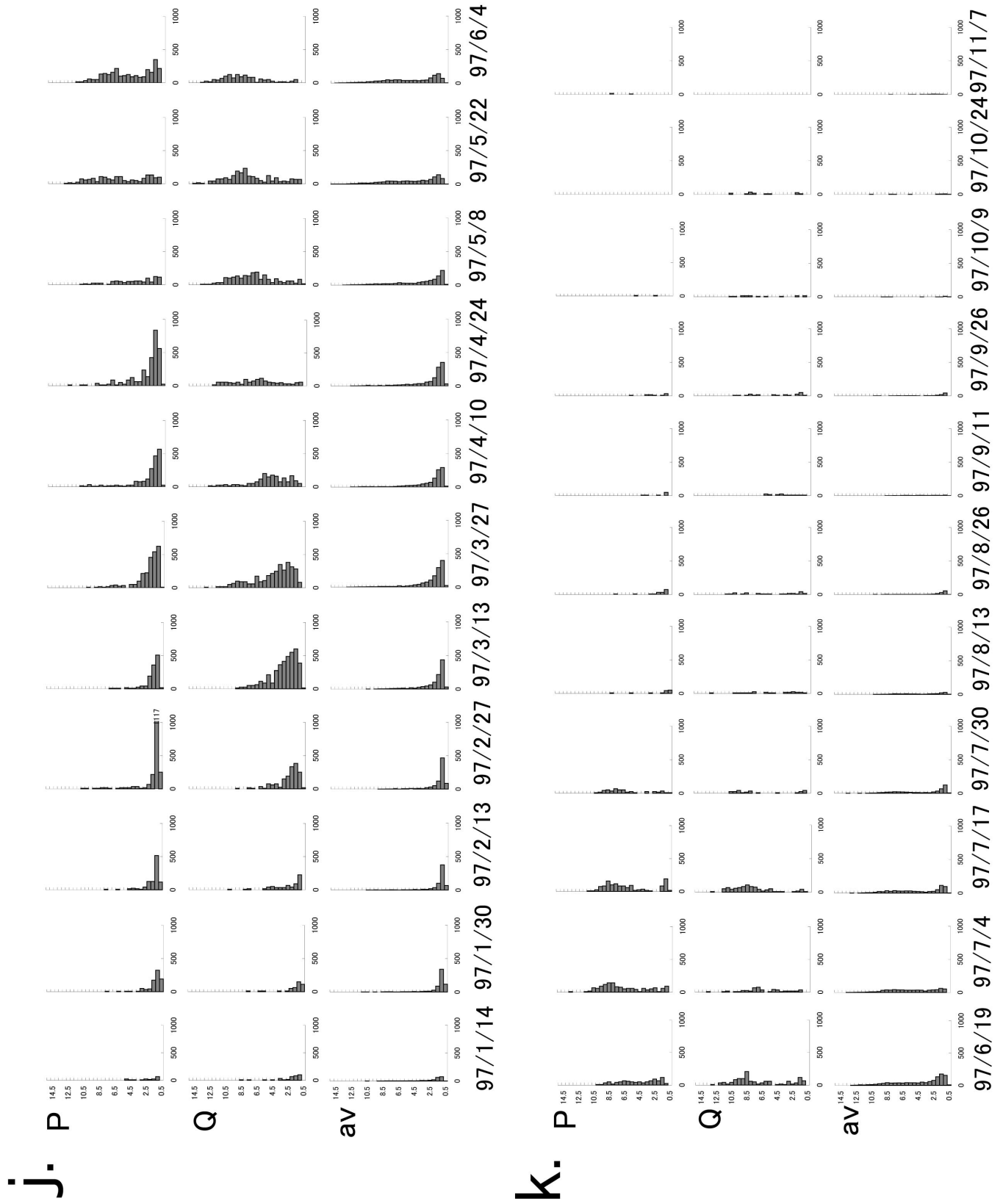
97/1/14 97/1/30 97/2/13 97/2/27 97/3/13 97/3/27 97/4/10 97/4/24 97/5/8 97/5/22 97/6/4

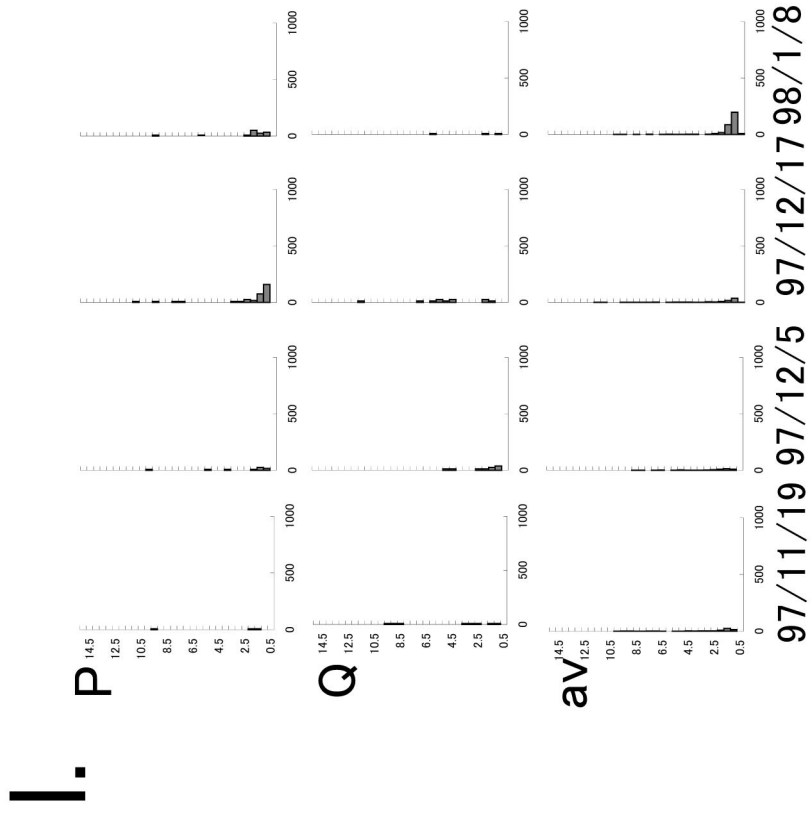


i.



97/11/19 97/12/5 97/12/12 97/12/17 97/12/18





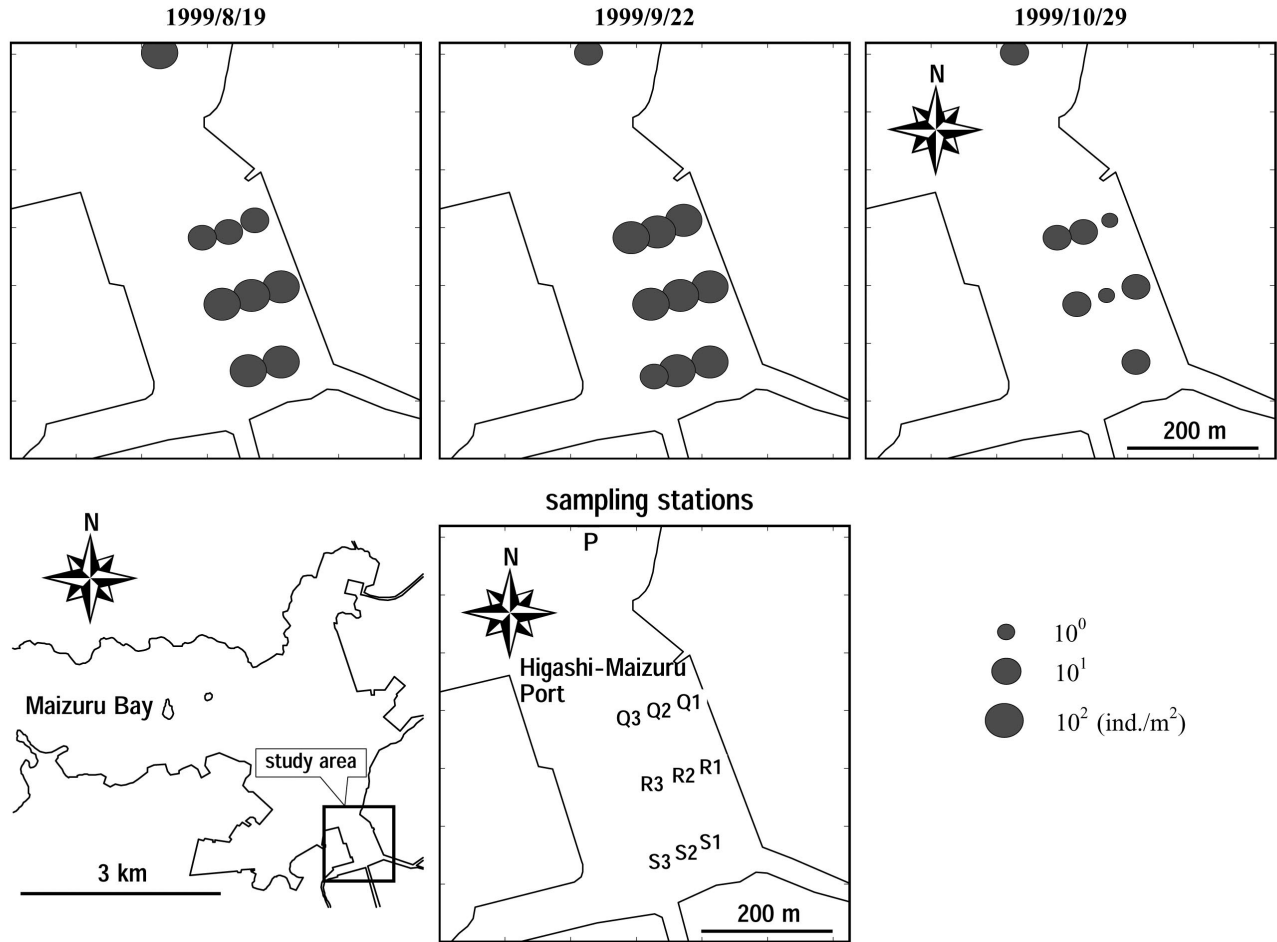


Fig. 3.6. Horizontal distribution patterns of *Theora lubrica* in the innermost area of the eastern Maizuru Bay from 19 August through 29 October 1998. Diameter of circles indicate the order of population density.

貧酸素状態が解消した後に浮遊幼生を湾全体に供給する重要な役割を持っている。

10月9日には3地点でしか本種の生存が確認されなかった (Fig.3.3c)。東支湾の大部分から本種がみられなくなったことについては、9月26日に観測された強い貧酸素化の影響を受けたためであると推測される。底生個体の生残がみられた東支湾湾口側 (Stn.A) と湾奥部の一部 (Stns.P, Q) は、貧酸素期の生息場所として個体群の維持に貢献している可能性が高い。魚類では捕食や漁獲から個体群を保護する仕組みとして、局所的な避難地 refuges の機能が注目されており (Anderson, 2001; Roberts *et al.*, 2001; Holbrook and Schmitt, 2002; Diatz *et al.*, 2003; Rodwell *et al.*, 2003; Willis and Anderson, 2003), 海産無脊椎動物でも捕食や漁獲からの避難地の機能が指摘されている (Hovel and Lipcius, 2001; Seitz *et al.*, 2001; Acosta, 2002; Siddon and Witman, 2003)。貧酸素水塊からの避難地として閉鎖水域における浅場の機能を明らかにした

研究は多くないが, Detwiler *et al.* (2002) はカリフォルニアの内海である Salton Sea における底生動物の分布と季節変動を明らかにし, 水深2m以上の場所では貧酸素化によって無生物化したのに対し, 岸沿いの岩礁帯ではゴカイ科多毛類の *Neanthes succinea* が周年みられ, 閉鎖性水域の浅場が貧酸素水塊からの避難地として機能していることを示した。Tsutsumi (1990) は巴湾の干潟において *Capitella* sp.1の避難地が存在することを示し, 個体群維持機構における重要性を指摘した。本研究において10月9日に底生個体の生残が確認された3地点のうち, Stns.P, Qは水深が浅いことにより, また Stn.Aは貧酸素化がみられなかったことにより, 貧酸素水塊からの避難地になっていたと考えられる。東舞鶴湾の最奥に当たる東舞鶴港対岸の水深4.5m以浅の浅場では, 1999年の8~10月に実施した調査でも継続的に底生個体が採集され, 避難地としての役割に年次の再現性があることを示している。

東支湾全体で個体密度を殻長ごとに平均すると、殻長とともに個体密度のなだらかな減少がみられ、稚貝の新規加入が季節的な変動を示しながら連続的に続いていたことを示している。地点ごとに殻長組成を整理すると、新規加入の分離が一部みられることがあったが、個体密度が少なくなる時期や個体数の少ない中・大型個体については、十分な個体数にもとづいてコホートを識別することはできなかった。舞鶴湾東支湾では、殻長0.5~1.0mmの幼貝が多い冬季には殻長1.0~5.0mmの小型個体も増加し、それらが成長することで、6月8日以降に多数の中・大型個体が発見されるようになった。一方、1997年5月22日以降に幼貝の個体密度が減少すると、7月4日からは中・大型個体も減少傾向に入っている。すなわち、東支湾全体でみるとシズクガイの個体密度と殻長組成を制御しているのは主に稚貝・幼貝の加入数であり、幼生供給による個体群の制御 (Lewin, 1986; Underwood, 2001) が支配的であるといえる。

本種のように、寿命が短く幼貝の新規加入が周年続く例は二枚貝類では特異的である。本種と同科の *Abra alba* は富栄養化した泥底海域において優占し、生息環境によって年間の産卵回数が1~3回と変化することから日和見種といわれ、汚染指標種として注目されているが、寿命は最長で2年間に及ぶ (Hily and Le Bris, 1984; Rainer, 1985; Dauvin and Gentil, 1989)。二枚貝としては短命で r 選択的な繁殖生態を持っているといえるが、シズクガイと比較すると長命である。日和見種といわれている海産底生動物の多くは多毛類で、代表的な種として、*Capitella* sp.1, *Strebrospio benedicti*, *Polydora ligni* が挙げられる。これらの種のうち、*Polydora ligni* を除く2種について、Zajac and Whitlatch (1982) は空白地への幼稚体の新規加入が周辺生息地における底生個体の個体数に依存することを明らかにし、一時的に形成される空白地に随時加入して資源を独占するという、日和見種の特徴を完全に示す種は稀であるとして、日和見種の定義の問題点を指摘している。*Capitella* sp.1や *Strebrospio benedicti* では浮遊幼生発生を行う他、一部は卵~幼生期間に親の保護を受け、あまり分散しない。このような繁殖生態を持つことが、空白地への新規加入が周辺生息地における底生個体の豊度に依存する理由であろう。シズクガイの場合、底生個体の密度が小さい晩秋~冬に多数の幼貝が新規加入しており、稚貝の加入数と周辺生息地における底生個体の豊度に対応関係がみられない点で、日和見的な加入動態を示している。しかし、底層の貧酸素化が解消されてから、多数の稚貝が新規加入するようになるまでに数カ月を

要しており、空白地の形成に対して個体群がすみやかに反応しているとはいえ、必ずしも日和見的とはいえない側面も示している。

5月22日以降に幼貝の出現数が減少し、その後、中・大型個体の出現数を減少させたことについては、貧酸素化の開始とは時期が全く異なっており、無生物的環境条件の急激な変化からは説明することができない。林ら (未発表) は舞鶴湾における二枚貝幼生の種組成について調査し、シズクガイ幼生の個体密度には季節的な変動がみられ、4月上旬を中心にきわめて多数の浮遊幼生が採集されたことを明らかにしている。このことから水柱における浮遊幼生の個体密度の季節的な増減が幼貝の加入数を制御しており、浮遊幼生の減少に伴って幼貝の新規加入が減少したことが考えられる。浮遊幼生の着底数が減少する原因としては、幼生供給量の減少と減耗率の増加に注目する必要がある。5~6月には多くの中・大型個体が生息していたので、個体群レベルでの卵数の増加は、稚貝の新規加入の増加には結びつかなかったと考えられる。浮遊幼生の減耗要因は明らかでないが、前節で述べたように、高水温期には捕食者の活性が高く、また、高水温では二枚貝幼生の自然死亡率が高くなることから (Drent, 2002)、高水温期には浮遊幼生の生残率が低下することが考えられる。

本研究において明らかになったシズクガイの避難地は、舞鶴湾東支湾の志楽川河口付近に形成されていた。ここは底質のシルトクレイ含量が多く、陸上植物の遺骸も多く含まれ、また、付近に下水処理場の排水口もあるという、比較的汚染負荷の強い場所であった。このような場所にシズクガイの避難地が形成される理由として、水深が浅いため風による鉛直混合の影響を受け、貧酸素状態が中断されやすいこと及び活発な一次生産によって餌供給量が潤沢であることが考えられる。

第4章 成長・成熟と有機物の供給

シズクガイの成熟過程

前章では舞鶴湾におけるシズクガイの殻長組成が場所によって異なり、特に河口に近い湾奥部で中・大型の個体が周年みられ、個体群の維持に貢献していることを明らかにした。場所によるサイズ組成の違いは、それぞれの生息場所の繁殖に対する重要性の違いを表していると考えられる。菊池・田中 (1976) は、野外から持ち帰ったシズクガイが生殖質を放出するところを観察し、殻長5mm前後が最小成熟サイズであろうと推測した。これを最小成熟サイズの基準とすると、

殻長5mm以上の中・大型の出現数がきわめて少なかった舞鶴湾東支湾の湾口側地点 (Stn.A) では、繁殖に寄与する個体がほとんど現れてなかったことになる。しかし、本種の最小成熟サイズを組織学的に明らかにした例はなく、雌雄での成熟サイズの違い、性比、成熟個体の出現割合、体サイズと卵数の関係などは明らかにされてこなかった。本節では、生殖巣の組織学的観察によって最小成熟サイズを確定させ、卵の計数によって殻長と抱卵数との関係を明らかにする。

材料と方法

舞鶴湾湾奥部の Stn.P において、1998年3～7月にかけてエクマンバージ型採泥器 (採泥面積: 0.04m²) を用いて採泥した。目合1mmのふるいで堆積物を濾し、残った試料を実験室に持ち帰り、すみやかにシズクガイを分別し、個体ごとに殻長を計測してからブアン氏液で固定した。シズクガイの殻は非常に薄いため、ブアン氏液の酸によって溶解した。固定した標本は定法に従って処理した後、ヘマトキシリン・エオジン重染色を施して検鏡した。3月18日採集分から16個体、4月22日採集分から17個体、5月21日採集分から24個体、6月17日採集分から23個体および7月22日採集分から7個体の組織標本を作成した。また、抱卵数と殻長の関係を推定するため、1995年6月23日に採集され、10%ホルマリンによる固定後に70%エタノールで保存されていた68個体につき、殻長を計測した後解剖して性を判別し、雌個体については卵巣を摘出して10mlの水に浸し、シリンジにつないだビニールチューブを水中に入れて、ピストンで水を激しく出し入れすることで攪拌し、卵を分離させた。分離させた卵の入った水を100または1000倍に希釈し、十分に攪拌してから1mlを別個に10回取り、生物顕微鏡を用いて卵を計数した。平均値に希釈率を乗じて各個体の抱卵数を推定した。

結 果

生殖巣の成熟段階は Garcia-Dominguez *et al.* (1996) を参考に、生殖細胞が未発達で性判別ができないものを未分化個体 indifferent individual (Fig.4.1A)、小囊の一部で精子形成が確認されたものを未成熟雄 developing male (Fig.4.1B)、小囊が精子で充満しているものを成熟雄 mature male (Fig.4.1C) とした。また、初期卵細胞までしか持たないものを未成熟雌 developing female (Fig.4.1D)、小囊壁から遊離した多くの成熟卵を持つ個体を成熟雌 mature female

(Fig.4.1E)、小囊壁から遊離した成熟卵の一部または大部分を放出したものを産卵雌 spawning female (Fig.4.1F) とした。全標本のうち2個体の雌で、卵細胞が膨大し核が消失していた。その形状からみて異常卵と考えられる。

供試個体の殻長クラスと性について採集日ごとに Table 4.1にまとめた。個体数が十分でないので3～7月採集分の標本を一括し、殻長と各成熟段階の個体数について集計した (Fig.4.2)。殻長3mm未満の個体では、全6個体のうち1個体が未成熟雌であることが確認されたが、残りは未分化個体であった。3mm以上5mm未満の全11個体では、2個体が成熟雄、2個体が未成熟雌、7個体は未分化個体であった。5mm以上7mm未満の全26個体では、2個体が未分化個体、5個体が未成熟雄、8個体が成熟雄、2個体が未成熟雌、3個体が成熟雌、5個体が産卵雌で、1個体で卵の膨大と核の消失がみられた。7mm以上9mm未満の22個体では、13個体が成熟雄で、1個体が成熟雌、7個体が産卵雌で、1個体で卵の膨大と核の消失がみられた。11mm以上の全9個体では、2個体が成熟雄、4個体が成熟雌、3個体が産卵雌であった。

卵計数のため解剖したシズクガイの性比は、5mm以上7mm未満の全9個体では雄:雌の比が6:3、7mm以上9mm未満の全13個体では4:9、9mm以上11mm未満の全22個体では11:11、11mm以上の全24個体では14:10で、合計すると35:33であった。今回用いた抱卵数推定方法では、同一個体における10回の反復計数の標準誤差は平均の1.19～8.34% (平均:2.69%) であったため、比較的ばらつきの少ない推定結果となっていた。殻長6mm以下の小型個体の抱卵数はきわめて少なく、殻長6mmから12mmまでのあいだに卵数が顕著に増加する傾向がみられた (Fig.4.3)。特に殻長10mm以上の雌では抱卵数が著しく増加した一方、個体差が大きくなり、卵の少ない個体では殻長11.5mmで18300粒であったのに対し、多い個体では殻長11.7mmで53400粒であった。殻長 (sl; mm) と推定抱卵数 (EggNum) の回帰式は下記の通りで回帰変動は有意であった ($p < 0.01$, $R^2 = 0.83$)。

$$\text{EggNum} = 1.31sl^{7.03} \times 10^{-3} \quad (\text{式4.1.1})$$

考 察

性判別が可能な殻長5mm以上の個体について、組織学的観察と卵計数に供したシズクガイを合計して性比を求めると、5mm以上7mm未満の全32個体では雄:雌の比が19:13、7mm以上9mm未満の全35個

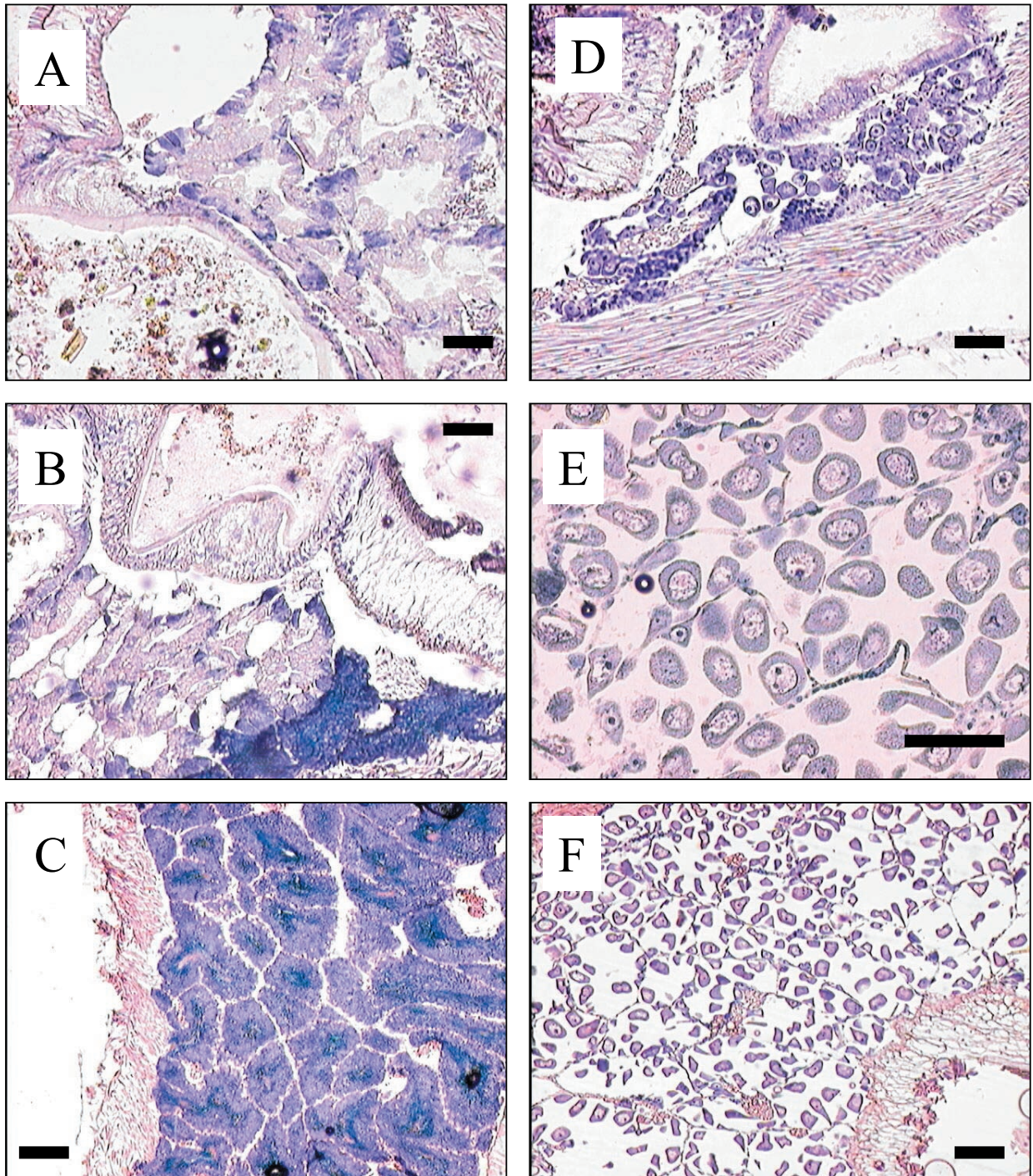


Fig. 4.1. Histological photographs of gonad maturation processes in *Theora lubrica*. A: indifferent stage (SL=4.32mm) collected in 1998/4/22. B: developing male (SL=3.54mm) collected in 1998/6/17. C: mature male (SL=8.30mm) collected in 1998/4/22. D: developing female (SL=4.69mm) collected in 1998/3/18. E: mature female (SL=10.38mm) collected in 1998/5/21. F: spawning female (SL=11.75mm) collected in 1998/6/17. Bars indicate 0.100 mm.

Table 4.1. Stage compositions in gonad maturation of *Theora lubrica* collected in the innermost area of Maizuru Bay (Stn.P) from March through July 1998.

Mar.	male			female		spawning	infested	sum
SL(mm)	indifferent	developing	mature	developing	mature			
-3	5			1				1
3-5	3			2				2
5-7						1		1
7-9			1			3		4
9-11								0
11-								0
sum	8	0	1	3	0	4	0	8

Apr.	male			female		spawning	infested	sum
SL(mm)	indifferent	developing	mature	developing	mature			
-3								0
3-5	1							0
5-7		4	2		1			7
7-9			5			1		6
9-11						2		2
11-						1		1
sum	1	4	7	0	1	4	0	16

May	male			female		spawning	infested	sum
SL(mm)	indifferent	developing	mature	developing	mature			
-3								0
3-5	2							0
5-7	2	1		2		1		4
7-9			2		1	1		4
9-11			5		1	1		7
11-			2		2	1		5
sum	4	1	9	2	4	4	0	20

Jun.	male			female		spawning	infested	sum
SL(mm)	indifferent	developing	mature	developing	mature			
-3								0
3-5	1		2					2
5-7			4		2	2		8
7-9			3			1	1	5
9-11			3			1		4
11-					2	1		3
sum	1	0	12	0	4	5	1	22

Jul.	male			female		spawning	infested	sum
SL(mm)	indifferent	developing	mature	developing	mature			
-3								0
3-5								0
5-7			2			1	1	4
7-9			2			1		3
9-11								0
11-								0
sum	0	0	4	0	0	2	1	7

Total	male			female		spawning	infested	sum
SL(mm)	indifferent	developing	mature	developing	mature			
0-3 (6)	5	0	0	1	0	0	0	6
3-5 (11)	7	0	2	2	0	0	0	11
5-7 (26)	2	5	8	2	3	5	1	26
7-9 (22)	0	0	13	0	1	7	1	22
9-11 (13)	0	0	8	0	1	4	0	13
11- (9)	0	0	2	0	4	3	0	9
sum	14	5	33	5	9	19	2	87

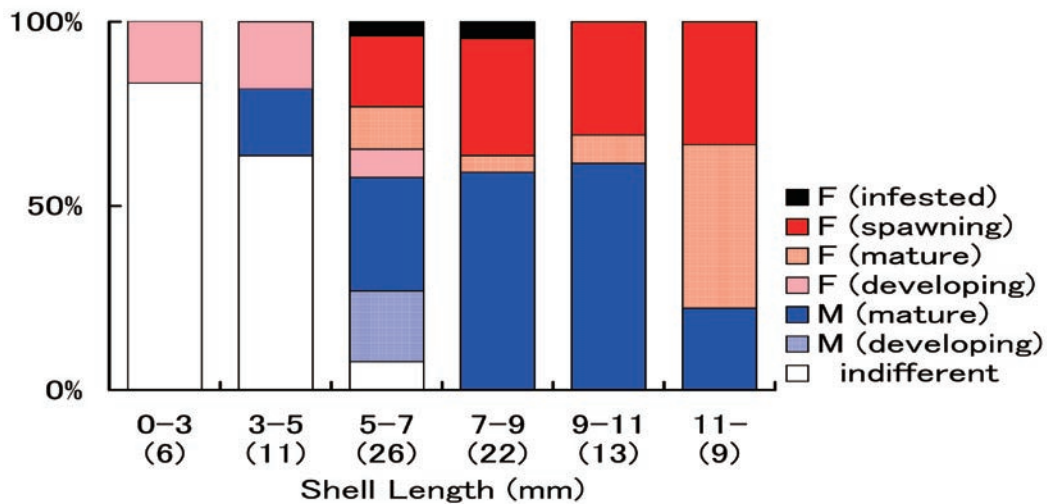


Fig. 4.2. Sex and gonad maturation stages of *Theora lubrica* relating to shell length (mm).

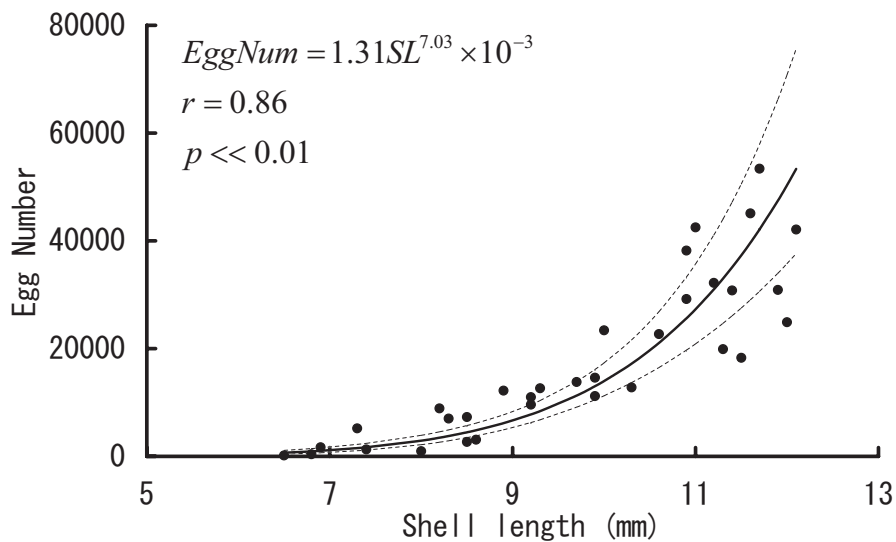


Fig. 4.3. Two axis data plots of estimated egg number and shell length (mm) in females. Dashed lines indicate 95 % confidence interval

体では17:18, 9mm以上11mm未満の全35個体では19:16, 11mm以上の全35個体では16:19で, 合計すると71:66となり, 本種の性比は1:1であると推定される。組織学的観察の結果より, 成熟卵が形成され産卵が可能となる雌の最小成熟サイズは, 菊池・田中(1976)が示唆したとおり, 殻長5mm前後と推定される。雄の場合, 3mm以上5mm未満の小型個体の一部で成熟が確認された。このことから, 殻長5mm以上の中型個体がほとんど出現しなかった場所においては, 少なくとも雌個体による繁殖への貢献はほとんどないと考えられる。成熟した雌のうち, 半数以上の個体にお

いて部分的放卵が認められたが, 産卵雌の割合に体サイズ依存性はみられず, 小型の雌も部分的放卵に参加している。しかし, 大型個体では抱卵数の個体差が大きかったことから, 産卵を行うタイミングは個体によって様々で, 体内で卵生産を続ける一方で, 部分的放卵を繰り返しているのではないかと考えられる。

雌の抱卵数は体サイズに強く依存し, 殻長10mm未満の個体では1.5万粒を上回らないのに対し, 10mm以上の大型個体では個体差は大きいものの, 1.8~5.3万粒と卵数が著しく増加した。殻長7mm未満の個体では卵数は2000粒を下回り, 大型個体に比べて卵数が

かなり少ない。成熟卵を生産し部分的放卵をする点では殻長5~10mmの中型個体も繁殖に参加しているが、残せる子孫の数は大型個体に比べると1桁以上少ないと考えられる。貧酸素化の発生する富栄養化内湾という不安定な環境に生息する本種のような生物の場合、大型に成長するまで繁殖に参加できないのでは、成熟に到る前に貧酸素化などの環境悪化によって死亡してしまう可能性が高い。このような生息環境においては、早い段階から繁殖に参加するほうが子孫を残すために効果的であると考えられるが、小型個体の抱卵数は少ないので、それによって子孫を効率的に残せるかどうかは、浮遊生活期における生残率に支配されることが大きいだろう。獲得したエネルギーを成長と繁殖の両方に配分し、比較的体サイズの小さな時期から繁殖に参加することのできる部分的産卵様式は、富栄養化海域における底生生活と浮遊生活という、共に不確実性の高い生活様式に両賭け bet-hedge することで繁殖における重大な失敗を回避しているのではないだろうか。汚染海域に出現する小型多毛類である *Capitella* sp.1は、孵化後すみやかに浮遊生活に入る分散型幼生 dispersal larva と、若虫になるまで親の棲管の中で過ごし、浮遊生活を送らずに這い出す非分散型幼生 non-dispersal larva を産することが知られている (Tsutsumi and Fukuyama, 1996)。これも局所的な環境悪化によって子孫が全滅する非分散型に伴う不確実性と浮遊生活における生残率の低さという分散型の不確実性に両賭けすることで繁殖における重大な失敗を回避していると考えられる。本種の産卵・放精が何によって誘発されるのかは明らかにされていないが、富栄養化海域における繁殖生態として最も効率が良いのは、底層環境が致命的に悪化するのを予察して産卵・放精することであると考えられる。

沈降物量と成長

前章では、シズクガイにおける避難地を核とした個体群維持機構について検討した。舞鶴湾東支湾における避難地の候補として、湾口側の Stn.A 付近と湾奥部の東舞鶴港対岸の浅場 (Stn.Q の周辺) が挙げられた。しかし、Stn.A は他の地点と比べて中・大型個体の出現数が少なく、前節で検証した最小成熟サイズ (SL=5mm) を上回る個体がほとんどみられなかった。一方、湾奥部では河口付近の地点を中心に多数の中・大型個体が発見し、繁殖に大きく寄与していることが示唆された。このような場所間での殻長組成の違いを生み出した環境要因について明らかにするため、本節では湾口側地点 (Stn.A) と湾奥部 (Stn.P) における有機物沈降量がシズクガイの要求量を満たしてい

るか否かについて窒素収支モデルによって評価する。いわゆる日和見種といわれる短命性底生動物の成長・成熟は、海底における餌料有機物の供給量を反映していると考えられる。堆積物食者にとっての餌条件を評価するため、イトゴカイ *Capitella* sp.1 の若虫の成長がバイオアッセイの指標として用いられることがある (Marsh *et al.*, 1989)。物質収支のモデル化は炭素収支を用いて行われることが多いが、堆積物食者の成長は炭素よりも窒素によって制限されると考えられているため (Okuda, 1960; Tenore, 1983; Bowen, 1987; Mann, 1988)、本研究では窒素収支に注目した。本研究では、1個体のシズクガイが1日に獲得できる有機物の窒素量を、飼育実験により求めた堆積物上の摂餌痕の面積と、現場で測定した面積当たりの窒素沈降量から推定した。また、1個体のシズクガイが毎日排出する窒素量は、アンモニア排出速度と水温及び体サイズとの関係式 (Yamada and Kayama, 1987) をもとに求めた。今回使用したモデルは、摂餌と排出のみに注目した簡単な収支式で、体成長に用いられる窒素量は考慮していない。この方法では窒素要求量を過少評価しているが、実際よりも厳しい基準を用いて、野外における窒素供給量に対して保守的な評価をしていると考えられる。

材料と方法

実験に用いたシズクガイと堆積物は1999年4月9日に舞鶴湾東支湾奥部の Stn.P で採集した。採集にはエクマンバージ型採泥器 (採泥面積: 0.04m²) を使用し、採泥試料を目合1mm のふるいで洗浄して、必要数のシズクガイを採集した。採集した底生動物はエアレーションした海水に入れて保冷して持ち帰り、実験室ですみやかに本種を分別した。水管による摂餌痕から本種の摂餌面積を推定するため、スチロール容器 (直径13cm) に厚さ約3cm の堆積物を平滑に敷き、中央に採集した本種を入れて潜行させた。ひとつの容器に入れる個体数は1個体とした。24時間後、市販のデジタルカメラを用いてすべてのスチロール容器を直上から接写し、画像解析プログラム (UTHSCSA, Image Tool ver. 3.00) で摂餌痕の最大径を計測した。複数の摂餌痕がみられた場合は、最も大きな摂餌痕の直径を用いた。実験に供したシズクガイの殻長に偏りがみられたため、殻長の分布が正規分布に近くなるようにべき乗変換し、摂餌痕の最大半径との相関を一次式で回帰した。この回帰式から求めた殻長クラスごとの最大摂餌半径と Stn.A 及び Stn.P における本種の殻長組成データ (1997年1月14日~1998年1月18日) から、

海底において本種による摂餌の影響を受ける面積割合を推定し、その季節変動を求めた。

一方、本種のアンモニア排出速度を殻長・水温ごとに求めた Yamada and Kayama (1987) をもとに本種の窒素排出速度を定式化した。この文献ではアンモニア排出速度を水温区ごとに示していたが、一部の殻長範囲で水温と排出速度の関係が逆転していたため (Fig.4.4a), 排出速度が水温に比例するとの仮定を置いてべき乗式で再近似し (Fig.4.4b), 質量に換算して次式を得た。

$$\frac{\Delta N_{\text{excret.}}}{\Delta t} = 8.74 \cdot T \cdot sl^{1.99} \times 10^{-6} \quad (\text{mgN/d}) \quad (\text{式4.2.1})$$

sl は殻長 (mm) を示す。シズクガイが基礎代謝に最小限必要な有機態窒素を得るためには、本種が摂餌・吸収した窒素量を N_{ingest} として、

$$\frac{\Delta N_{\text{ingest}}}{\Delta t} \geq \frac{\Delta N_{\text{excret.}}}{\Delta t} \quad (\text{式4.2.2})$$

が成り立つ必要がある。両辺が等しい時、窒素供給量と窒素要求量が等しくなり、左辺が右辺を下回れば、不足分は体内の有機態窒素を呼吸によって消費しなければならないので、本種は成長できない。左辺は水柱からの窒素沈降量 $f(t)$ に先述の回帰式で定式化した摂餌面積と摂餌効率を乗じて定式化した。摂餌効率としてアサリ・ホトトギスガイの偽糞・糞排出率 (鈴木ら, 2000) をもとに0.45を用い、殻長及び水温と窒素要求量との関係を3次元プロットに表した。水温は Stn.P における実測値をもとに次式に従うとした (Fig.4.5)。これをもとに窒素要求量の変動パターンを求め、窒素沈降量の実測値と比較した。

$$T(t) = 17.9 + 7.2 \cos \left[\frac{2\pi}{365} (t + 119) \right] \quad (\text{式4.2.3})$$

結 果

摂餌痕の計測に用いたシズクガイのサイズに偏りがみられたため、殻長を2.5乗でべき乗変換して正規確率プロットでサイズ分布の正規性を確認した (Fig.4.6a)。摂餌痕の最大半径 (MaxRadius) と対数変換した体サイズ ($sl^{2.5}$) を一次直線に回帰したところ、回帰式は次式のようになり、回帰変動は有意 ($p < 0.01$, ANOVA), 確定係数は0.17であった (Fig.4.6b)。

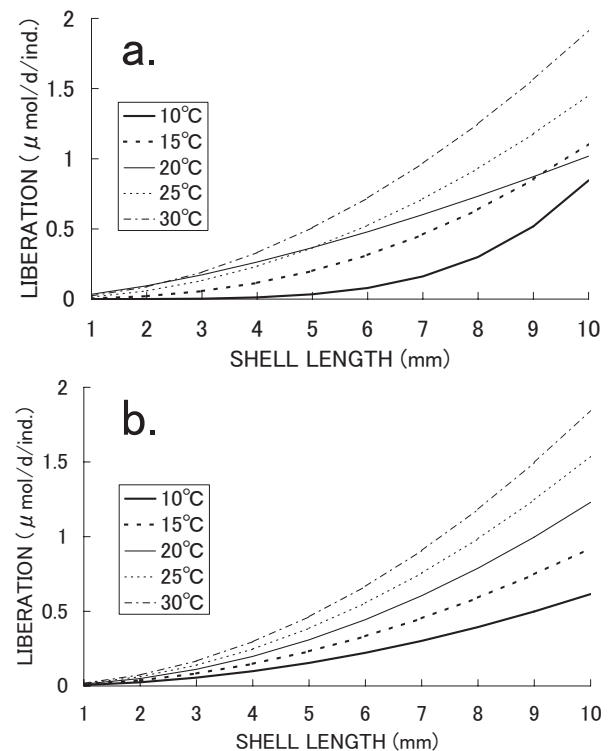


Fig. 4.4. a; Correlation between ammonium liberation rate and shell length (mm) of *Theora lubrica* in Yamada and Kayama (1987). b; Amended curves on ammonium liberation rate of *T. lubrica* expressed as $y = 6.24 \cdot T \cdot x^{1.99} \times 10^{-4}$

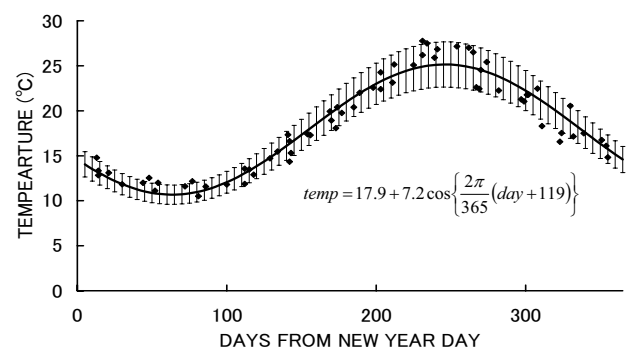


Fig. 4.5. Modeled and measured bottom water temperature in the innermost area of Maizuru Bay (Stn.P).

$$MaxRadius(sl) = 0.028 \cdot sl^{2.5} + 5.89$$

(mm) (式4.2.4)

この式をもとに1997年1月14日～1998年1月18日の底生動物調査で、Stn.AとStn.Pにおいて採集されたシズクガイの殻長組成から、本種による摂餌を受ける堆積物表面の面積割合を推定したのがFig.4.6cである。1997年1月14日には両地点ともに小型個体を主体とした殻長組成であったため、摂餌を受ける面積はわずかであったが、中・大型個体が出現するにしたがって、摂餌を受ける面積が大きくなっていった。東支湾湾口のStn.Aでは4月10日に摂餌を受ける面積割合は最高値23.9%を示した。5月22日にかけて3.5%まで減少したが、再び増加し、6月19日に11.9%を示した。その後は低水準で推移し、摂餌面積割合が7%を超えることはなかった。一方、湾奥部のStn.Pでは1月14日以降、摂餌面積割合が速やかに増加し、5月1日に最大値77.1%を示した。5月8日は31.0%と急激に減少したが、5月15日には61.8%まで回復している。その後、殻長組成のサンプリングエラーであった可能性がある。その後、6月4日まで65%前後で推移したが、6月12日から減少し、6月19日には摂餌面積割合は22.1%まで低下した。6月26日には49.0%まで回復し、7月4日に56.2%を示すと、7月10日には29.7%に減少した。7月17日には44.2%に増加したが、その後は減少傾向に入り、8月13日に1.9%を示すと、その後は低水準で推移した。以上のように、摂餌面積割合は、小型個体が主体であったStn.Aよりも、5月以降に中・大型個体が数多く出現するStn.Pにおいて顕著な増加を示したが、その面積割合が80%を超えることはなかった。

式4.2.4より時刻 t における水柱からの有機態窒素供給量を $f(t)$ として、殻長 sl mm の個体の窒素吸収

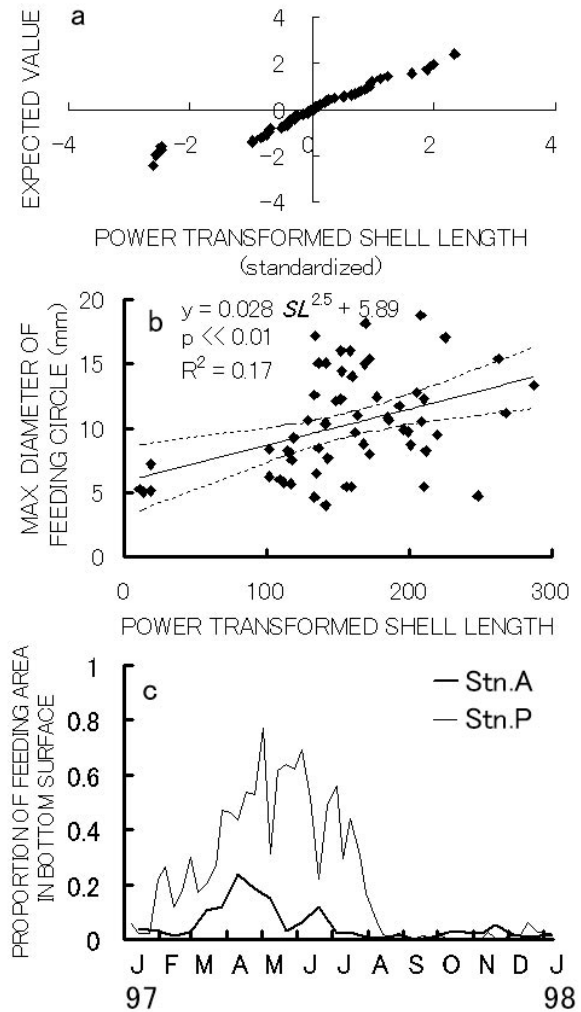


Fig. 4.6. a; Normality in the power transformed shell length distribution of *Theora lubrica* used for the experiment. b; Linear regression on the maximum radius of feeding circle and power transformed shell length in *T. lubrica*. Dashed lines indicate 95% confidence interval. c; Time series of total feeding area estimated from individual feeding areas and the shell length composition at Stn.A (bold line) & Stn.P (thin line).

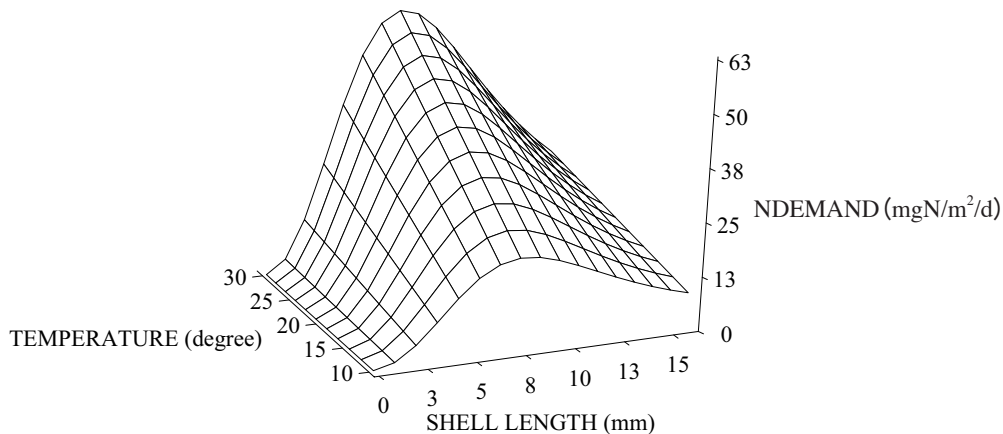


Fig. 4.7. Three axis data plots of the calculated nitrogen demand, water temperature and shell length in *Theora lubrica*.

量を次式のように定式化した。

$$\frac{\Delta N_{\text{ingest}}}{\Delta t} = 0.45 \cdot f(t) \cdot \pi(0.028sl^{2.5} + 5.89)^2 \times 10^{-6} \quad (\text{mgN/d}) \quad (\text{式4.2.5})$$

呼吸で消費する窒素量を補うための条件式4.2.2を満たすには、式4.2.1及び4.2.4より、

$$f(t) \geq \frac{8.74T \cdot sl^{1.99}}{0.7 \cdot \pi \cdot (0.028sl^{2.5} + 5.89)^2} \quad (\text{mgN/m}^2/\text{d}) \quad (\text{式4.2.6})$$

が成り立たなければならない。両辺が等しいときの $f(t)$ すなわち窒素要求量を殻長と水温ごとに求め、三次元プロットにまとめたものが Fig.4.7 である。すべての殻長において窒素要求量は水温と比例して高くなるが、水温上昇に伴う増加量は殻長7~8mmの個体で最大となり、30℃では約63 mgN/m²/dの有機態窒素の供給が必要であることが示された。また、この計算では、摂餌領域が個体間で重ならず、領域内に沈降した有機物はすべて1個体で摂餌することを前提としているので、摂餌領域が個体間で重なっていたり、沈降有機物に本種によって消化吸収されない窒素化合物が多く含まれていたりした場合、窒素要求量はこの式で示された値よりも大きくなる。大型の個体で窒素要求量が低下するのは、最大摂餌半径が殻長の2.5乗に比例するように定式化されているため、最大摂餌面積は殻長の5乗に比例して増大し、その空間に沈降した有

機物をすべて摂餌するならば、面積あたりの窒素供給量が少なくても、殻長の1.99乗に比例して増加する窒素排出量を十分に補うことができるためである。ただし、最大摂餌半径の回帰分析においてべき乗変換したために、大型個体では摂餌面積を過大評価している可能性がある。

代表的な殻長(1, 2, 4, 8, 16mm)の個体について、基礎代謝を賄うために最小限必要な有機態窒素の供給量、すなわち窒素要求量の季節変動を試算した結果が、Fig.4.8である。縦軸は常用対数で示してある。殻長8mmの個体の窒素要求量が最も高く、特に水温の高い8月に高い値を示した。次いで殻長4mmの個体の窒素要求量が高く、16mm, 2mmと続き、殻長1mmの個体が最低となっている。したがって、殻長4mm以下の個体では体成長とともに窒素要求量が著しく増加し、殻長8mm以上の個体では緩やかに減少することが分かる。セディメントトラップで測定した実際の窒素供給量と比較すると、東支湾湾口側のStn.Aでは1997年1月23日~2月6日には全ての殻長クラスにおいて窒素要求量が満たされたが、2月27日~6月12日には殻長4~8mmの個体で窒素要求量を下回るかほぼ同等であった。一方、この期間、湾奥部のStn.Pでは5月1日と6月12日を除くすべての調査日において殻長4mmの個体における窒素要求量を上回っており、1997年1月6日~3月13日、5月29日及び4月10日には殻長8mmの個体の窒素要求量も満たしていた。6月26日には、両方の地点において窒素供給量は殻長8mmの個体の窒素要求量とほぼ同等であったが、そ

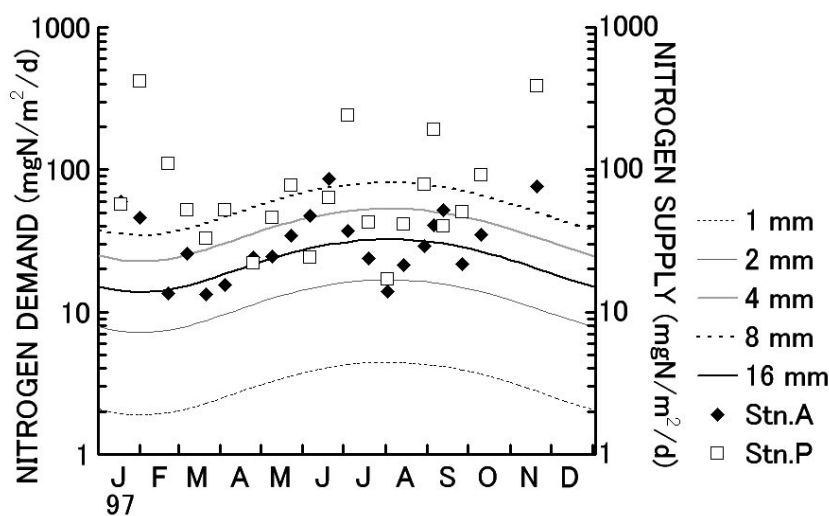


Fig. 4.8. Seasonal variations in estimated nitrogen demand for *Theora lubrica* with varying shell length (1, 2, 4, 8, 16 mmSL) compared with observed nitrogen supply in Stn.A (◆) and Stn.P (□).

の後、Stn.Aでは8月8日まで水柱からの窒素供給量は減少し続け、殻長4~8mmの中型個体にとって厳しい餌条件となったことが示された。また、Stn.Pでは7月10日に多量の窒素供給がみられたが、7月25日~8月8日には窒素供給量が減少した。特に8月8日には、殻長2mm未満の小型個体を除き、窒素要求量を満たすことができなかった。その後、両地点における窒素の供給は増加したが、水温が低下する10月までは窒素要求量が高く推移するため、Stn.Pにおいても窒素要求量の高い中型個体では窒素要求量を満たさない場合が多かった。Stn.Aでは沈降量の多かった9月18日と11月26日を除き、中型個体にとって窒素供給量は十分でなかった。

考 察

短命性海産底生動物は増殖率が大きく、比較的短期間で高い個体密度に到達することが知られている。しかし、個体密度が高くなると個体当たりの餌供給量が少なくなり、成長や増殖が制約されることが考えられる。日和見種の個体群の特徴として、Grassle and Grassle (1974)は密度依存的な減少を挙げている。Chesney and Tenore (1985)は短命性多毛類であるイトゴカイ *Capitella* sp.1の飼育実験によって、個体群動態が外部から供給される有機物の量に応答することを示した。また、魚類養殖イケス付近の海底では、*Capitella* sp.1や *Pseudopolydora paucibranchiata* のような短命性多毛類が優占することが知られている (Tsutsumi, 1995; Yokoyama, 1995; 荒木, 1995)。このような短命性底生動物の空間パターンは、早い成熟と周年にわたる繁殖によって、不安定な生息地において一時的に利用可能となる資源を有効に利用する日和見的生活史から説明することもできるが、彼らの成長・成熟にとって、多量の餌料有機物が継続的に供給される場所が必要であることを示しているともいえる。Marsh and Tenore (1990)は *Streblospio benedicti*, *Neanthes succinea*, *Leptocheirus plumulosus*, *Macoma balthica* を優占種とする干潟群集を対象として、春季における日和見種の大発生をもたらす要因を明らかにするため、水柱から沈降する有機物に含まれる必須アミノ酸、必須脂肪酸などの微量栄養素 micronutrients の役割に注目し、セディメントトラップによって定量化した野外における有機物供給量と、栄養要求量との収支から堆積物食者の餌条件を評価した。その結果、春~夏にかけて微量栄養素の供給量が急激に減少することを明らかにするとともに、窒素供給量が増加するとベントス群集の窒素代謝量も増加す

るため、2~6月において窒素収支は±0に近いことを示した。Gremare (1994)は *Capitella* sp.1の繁殖を制約する要因として、微量栄養素、特に必須アミノ酸の供給に注目している。

本研究では、殻長ごとの摂餌領域の最大半径と殻長組成から海底における摂餌領域が占める割合を試算した結果、中・大型個体の多い湾奥部のStn.Pにおいても、年間の大部分は50%未満で、最大でも80%を超えることはなかったため、多くの場合、個体間で摂餌領域が重なることは少なく、餌資源をめぐる種内競争は激しくないのではないかと推測した。したがって、窒素要求量の試算に当たり、個体間の摂餌領域の重なりがないと仮定したことは現実的であったと考えられる。殻長ごとの窒素要求量を比較したところ、殻長4~8mmの中型個体が最も多くの有機態窒素の供給を要求し、有機物の沈降が少ない場所や、水温の高い時期には供給不足になりやすいことが示唆された。中型個体が基礎代謝に必要な最低限の有機態窒素を得られないということは、殻長4mmを下回る小型個体が中型個体に成長できないということであり、本種の最小成熟サイズが5mmとされていることから、そのような条件下では、繁殖に寄与しうる個体が出現し難いと予想される。

第3章で述べたとおり、有機物の沈降量が少なかった東支湾湾口側のStn.Aでは、年間を通して中・大型個体が少なく、これとは対照的に湾奥部のStns.P, Qでは中・大型個体が頻りに採集された。特にStn.Qのような河口に近い浅場では、年間を通して成熟サイズの個体が採集され、舞鶴湾における本種の個体群維持にとって重要な生息場所になっていることが示された。同一湾内でも地点間によってシズクガイの殻長組成に違いがみられる理由として、本種の中型個体では基礎代謝による有機態窒素の消費を補うために要求される有機態窒素量が大きく、富栄養化した内湾においても比較的頻りに餌不足に陥ることが考えられる。本研究では、水柱から海底に沈降した有機態窒素はすべてシズクガイによって摂餌されると仮定した。第1章に示したように、表層堆積物の全窒素量が季節的に著しく変動し、本種の個体密度が最大となった4月には、表層堆積物に含まれる窒素量がきわめて少なかった。表層堆積物に埋没した有機物の現存量が減少したのは、水柱からの有機物供給量が堆積物内部での摂餌や分解の速度を下回ったためであり、堆積物表面における有機物の摂餌も堆積物内への有機物供給を減少させる要因になり得る。シズクガイは水管で堆積物表面の有機物を吸い取る摂餌生態を持つため、特に中型以上の個体が高密度で出現すると、水柱から沈降した有

機物のうち、窒素含量の多いタンパク質など有用な有機物が堆積物表面において摂餌され、さらに堆積物内部での分解過程もはたらき、結果として表層堆積物の窒素現存量が春季に減少したと考えられる。一方、表層堆積物の全有機炭素量は窒素量と比べて季節的変動がほとんどみられず、底生動物の摂餌によって減少するのは、全有機炭素のなかのごく一部であると考えられ、有機炭素の供給量と現存量は底生動物の餌条件の指標として、あまり感度が高くないと考えられる。

安定同位体比からみた食性

シズクガイは細長い水管を用いて堆積物表層の有機物を取り込む表層堆積物食者であるが、有機物の中で実際に何を餌として利用しているか、最近まで明らかにされていなかった。前節の窒素供給量の評価モデルでは、水柱から海底に沈降する有機物粒子に注目し、堆積物における一次生産については考慮しなかった。モデルの妥当性を得るには舞鶴湾のシズクガイが沈降した植物プランクトンを主たる餌資源として利用していることを確認しなければならない。一方、二枚貝が陸上植物起源の有機物を吸収する生物浄化機能が注目されてきたが、二枚貝が水中に懸濁する有機物を非選択的に吸収しているかどうかは明らかでない。これを明らかにするためには、安定同位体比による食性の解析が有効であると考えられる。Yokoyama and Ishihi (2003) は、三重県五ヶ所湾における本種の摂餌特性について炭素・窒素安定同位体比による食性解析を行った結果、本種は植物プランクトン起源の有機物だけでなく底生微細藻類を利用しており、また、大型海藻起源の有機物の取り込んでいる可能性を示唆するなど、生息場所によって利用される有機物がある程度変化することを示した。舞鶴湾東支湾では、本種の成長は生息場所によって異なり、最小成熟サイズに達する個体の割合は、富栄養化の進んだ内湾奥部ほど多いことが示されている (Saito *et al.*, 1998)。ここでは舞鶴湾におけるシズクガイの主要な餌料を明らかにするため、シズクガイと同時に生息していた数種の底生動物を採集し、炭素・窒素安定同位体比を測定した。

材料と方法

分析対象生物の採集は、2月23日と6月2日に舞鶴湾東支湾奥部の東舞鶴港内 (Stn.Q) と東支湾湾口部の京都大学附属舞鶴水産実験所の地先で行った。東舞鶴港内ではエクマンバージ型採泥器を用いて底泥を採集し、採泥試料を目合1mmのふるいで洗浄し、実験室に持ち帰って生物を分別した。2000年2月23日に

二枚貝イヨスダレ *Paphia undulata* とフサゴカイの仲間 *Polycirrus* sp. が採集され、6月2日にシズクガイとイトゴカイ科の *Notomastus* sp. が採集されたのでそれらを試料とした。また、2月23日と6月2日に舞鶴湾東支湾湾口付近の京都大学水産実験所観測棧橋の水面付近に付着していたムラサキガイ *Mytilus galloprovincialis* を採集した。2月23日には東舞鶴港内で表層水20Lを採取し、冷所で1昼夜静置してから上澄みを除き、遠心分離機で沈殿物を回収した。

シズクガイは殻を取り除き、60℃で乾燥させた後、1N塩酸による脱炭酸処理を施し再度乾燥させて磨砕した。ムラサキガイは外套膜を切り取り、乾燥後に磨砕した。多毛類は60℃で乾燥させた後、1N塩酸による脱炭酸処理を施し再度乾燥させ、数個体を合せて磨砕した。粉末にした試料はクロロホルム・メタノール混液に浸漬して脱脂処理を行い、回収して乾燥させた。沈降物は1N塩酸による脱炭酸処理を施し再度乾燥させて磨砕した。以上のように前処理した各試料を錫コンテナに包埋し、元素分析装置 (EA 1110, ThermoQuest Italia) と連結させた安定同位体比質量分析装置 (MAT 252, Finnigan MAT) を用いて炭素と窒素の安定同位体比を測定した。測定時の標準物質には DL-アラニンを用い、炭素安定同位体比は Pee Dee Belemnite (PDB)、窒素同位体比は大気窒素を標準とした同位体比の偏差として表示するため、次式によって計算した。

$$\delta^{13}C (\text{‰}) = \frac{{}^{13}C_{\text{sample}} / {}^{12}C_{\text{sample}} - {}^{13}C_{\text{PDB}} / {}^{12}C_{\text{PDB}}}{{}^{13}C_{\text{PDB}} / {}^{12}C_{\text{PDB}}} \times 1000$$

$$\delta^{15}N (\text{‰}) = \frac{{}^{15}N_{\text{sample}} / {}^{14}N_{\text{sample}} - {}^{15}N_{N_2} / {}^{14}N_{N_2}}{{}^{15}N_{N_2} / {}^{14}N_{N_2}} \times 1000$$
(4.3.1)

結 果

2000年2月23日におけるムラサキガイ3個体の安定同位体比は ($\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$) = (-17.94, 7.02), (-18.99, 6.35), (-17.71, 6.97) であった。2000年6月2日に舞鶴湾奥部で採集されたシズクガイ3個体の炭素・窒素同位体比は ($\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$) = (-18.53, 7.42), (-18.48, 7.68), (-18.39, 7.80), 2000年6月2日に舞鶴湾東支湾湾口付近の京都大学水産実験所の棧橋で採集されたムラサキガイ3個体の同位体比 ($\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$) = (-18.38, 7.45), (-18.48, 7.78), (-18.34, 7.23) と、両種の同位体比はほぼ重複していた (Fig.4.9)。海底に生息する表層堆積物食者であるシズクガイと水面付近で採集されたムラサキガイが同じ同位体比を示したことは興味深い。イヨスダレの安定同位体比は ($\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$) =

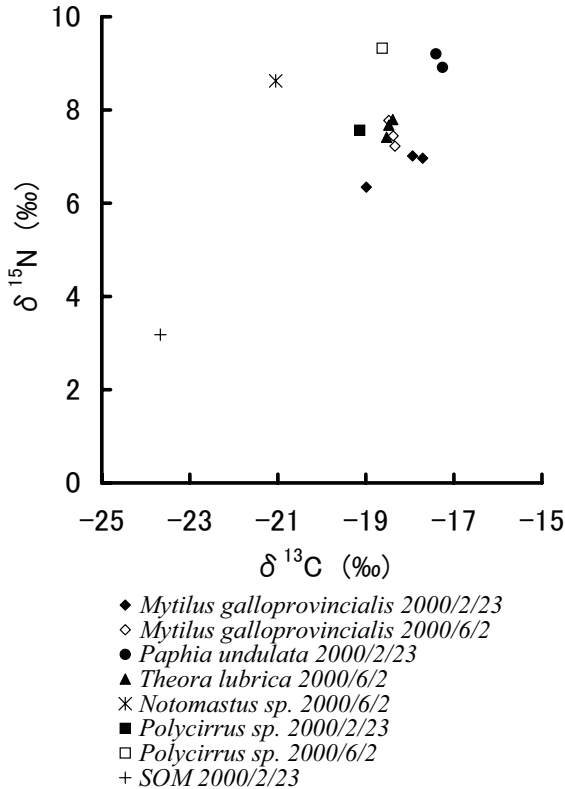


Fig. 4.9. Two axis data plots on carbon and nitrogen stable isotope ratios of *Theora lubrica* and some other benthos in Maizury Bay.

(-17.41, 9.21), (-17.26, 8.92) と、シズクガイやムラサキガイと比較して、窒素同位体比が高くなっていた。多毛類では *Polycirrus* sp. の安定同位体比は2000年2月23日に ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) = (-19.14, 7.57), 2000年6月2日に ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) = (-18.63, 9.33) と、二枚貝類よりも若干低い炭素安定同位体比を示した。イトゴカイ科の *Notomastus* sp. は ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) = (-21.05, 8.63) と今回分析した底生動物の中では最も低い炭素同位体比を示し、他の底生動物とは異なる食性を持つことが示唆された。東舞鶴港の表層水から採取した沈降物の同位体比は ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) = (-23.67, 3.18) であった。

考 察

ムラサキガイとシズクガイの炭素・窒素安定同位体比はかなり一致していた。1 栄養段階ごとに炭素同位体比が平均 +1‰ (DeNiro and Epstein, 1978; Fry and Sherr, 1984), 窒素同位体比が平均 +3‰ 変化する (DeNiro and Epstein, 1981; Minagawa and Wada, 1984) という経験則に従い、両種の餌資源の安定同位

体比を推定すると ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) = (-19.36, 4.30) となる。これは海洋起源の有機物の炭素・窒素安定同位体比 ($\delta^{13}\text{C}$: -24~-18‰, $\delta^{15}\text{N}$: 3~12‰) の範囲に含まれており (Fry and Sherr, 1984; Gearing *et al.*, 1984; Mariotti *et al.*, 1984; Owens, 1987; Boutton, 1991; Wada and Hattori, 1991; France, 1995), 水柱で生産された有機物が海底に沈降したものを摂餌している可能性が高い。海洋では有機物の起源が多様であり、雑多な有機物を非選択的に摂餌した結果として、このような安定同位体比を示した可能性はある。表層水を静置して沈降させた粒子の炭素安定同位体比は -23.67‰ と低く、陸上植物の遺骸が多く含まれていたことを示した。シズクガイの炭素同位体比は懸濁物の同位体比とはかなり隔たっており、同所において採集された懸濁物食二枚貝であるイヨスダレと共に、有機物を選択的に吸収していると考えられる。イトゴカイ科の *Notomastus* sp. は、懸濁物と同様に低い炭素同位体比を示し、陸起源の有機物を含む有機物を非選択的に利用していると考えられる。また、今回の分析結果では、シズクガイ、ムラサキガイの両種において個体間の同位体比の差が小さかったため、このことも雑食の結果というよりは、むしろ特定の有機物を選択的に吸収していた可能性を示していると考えられる。

Yokoyama and Ishihi (2003) は、三重県五ヶ所湾においてシズクガイ、懸濁態有機物、堆積態有機物、底生珪藻類の安定同位体比を測定し、多点での比較調査から、シズクガイは植物プランクトンだけでなく、底生珪藻を餌料として利用していることを示した。五ヶ所湾と舞鶴湾は海域規模、水深、複雑な沿岸地形など共通する点がみられるが、太平洋岸に位置する五ヶ所湾では湾奥部に河川が流入し河口には干潟が発達しているのに対し、日本海側の舞鶴湾では潮差が小さいため干潟がみられない。潮間帯干潟で生産された底生藻類は、潮汐による懸濁や拡散によって潮下帯の底生動物の餌資源として供給されるが (Shaffer and Sullivan, 1988; Lucas *et al.*, 2001), 干潟が発達しない海域では、潮間帯から潮下帯への一次生産物の供給は限られている。光が十分に到達する浅い海底では底生藻類が繁茂することが考えられるが、舞鶴湾東支湾で採集されたシズクガイの炭素同位体比は、五ヶ所湾で採集された本種よりも炭素安定同位体比が低く、本種の餌資源として底生珪藻の寄与が少なかったのではないかと考えられる。

第5章 舞鶴湾の海水交換と幼生の加入動態

浮遊幼生型発生を行う底生動物にとって、浮遊期間

における減耗は、幼稚体の着底数とその後の個体群の変動に大きな影響を与えるため、きわめて重要な生態学的過程である。浮遊幼生にとって、不適切な水温・塩分・溶存酸素濃度などが与える生理的ストレス、捕食や資源をめぐる競争などの種間関係、波浪による衝撃といった物理的攪乱などが減耗要因として考えられるが、生息に適さない海域への流失も重要な減耗要因であると考えられる。シズクガイ浮遊幼生の浮遊期間については、今林・岩谷（1988）が水温との関係を飼育実験から明らかにしているが、この知見を個体群動態の解明に活用した研究事例はみられない。本章では、今林・岩谷（1988）の結果を用い、経験水温履歴から浮遊幼生の着底日を決定する数値計算モデルを作成し、単位面積あたりの浮遊幼生の放出数が周年を通して一定であるとの便宜的な仮定を置いて、生息海域における海水交換率と水温との相互作用が浮遊幼生の流失と着定数に及ぼす影響について評価した。

材料と方法

モデルは1日を時間単位とする差分式によって構成されている。舞鶴湾東支湾（Stn.P）の底層における水温データをもとに水温に関する周期関数を求めた。なお、各日の水温には擬似乱数により10%のランダムな変動を与えた（式5.1）。 $temp(t)$ は時刻 t にお

ける水温（℃）、 $rand$ は閉区間 $[-1, 1]$ において発生させた乱数である。

$$temp(t) = (1 + 0.1 \cdot rand) \left\{ 17.9 + 7.2 \cos \left[\frac{2\pi}{365} (t + 199) \right] \right\} \quad (式5.1)$$

シズクガイの浮遊期間と積算水温の関係を定式化するため、カタナリー曲線式（Ursin, 1963）を用い、逆数を1日あたりの成長率とした（式5.2）。 y は一定の成長を達成するのに要する時間、 x は温度、 x_0 は成長率が最大となる温度で、 y_0 はそのときに成長を達成するための時間、 p は成長係数である。いくつかの水温区において浮遊幼生を着底まで飼育した試験結果が使用できれば、成長係数 p を推定することができる。

$$y = y_0 \cosh p(x - x_0) \\ \frac{1}{y} = \frac{1}{y_0} [\cosh p(x - x_0)]^{-1} \quad (式5.2)$$

シズクガイの場合、3水温区（12, 15, 20℃×2回）において浮遊幼生を飼育した事例が報告されている（今林・岩谷, 1988）。この試験における浮遊日数をもとに成長係数 p を推定した（Fig.5.1）。ただし、実験条件における着底時稚貝の殻長は野外のものと比較する

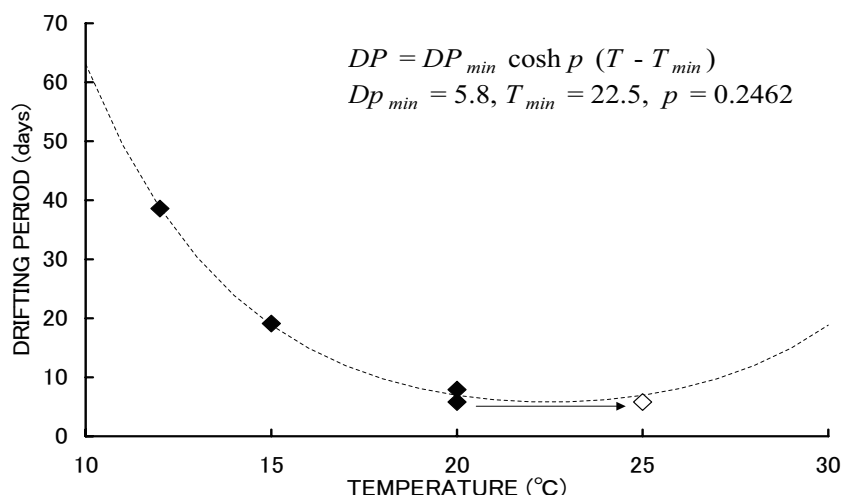


Fig. 5.1. Catenary regression curve on planktonic period of *Theora lubrica* larvae and water temperature. Plots are duration of the estimated planktonic period based on the rearing experiment amended with the size difference from wild spats and growth rate of larvae (Imabarashi and Iwatani, 1988). Planktonic period in 25°C (open plot) is assumed to be comparable with the shorter value in 20°C.

と大きかったことから、飼育下と野外における着底稚貝の殻長の差を1日あたりの殻長成長速度で除した日数を差し引いて、飼育下で得られた着底までの浮遊日数を補正した。この飼育実験は25℃の水温区でも行われていたが、浮遊幼生は10日以前に着底したものの、その後の生残個体数が少なかった。この情報を参考に20℃と25℃の間である22.5℃を最適水温 x_0 とし、その温度での浮遊期間は、20℃で飼育した2事例のうち早く着底がみられた事例と同じであると仮定した。また、野外における着底サイズとの差を先述の方法により補正した。これらの操作によって得られた12, 15, 20, 22.5℃における浮遊日数38.6, 19.1, 7.9, 5.8日を用いて、最小二乗法によって成長係数 p を推定し、シズクガイの成長率と水温の関係を次式のように定式化した。

$$grow(t) = \frac{1}{5.8} [\cosh 0.2462 (temp(t) - 22.5)]^{-1} \quad (式5.3)$$

このとき、浮遊幼生が着底する条件は、時刻 t_0 を孵化日とすると、次式ようになる。

$$\sum_{t_0}^{t_0+5} grow(t) \geq 1 \quad (式5.4)$$

また、浮遊期間における死亡について個体レベルで定式化するため、1日ごとに閉区間 $[0, 1]$ で擬似乱数を発生させ、閉区間 $[0, 1]$ の任意定数 M (平均死亡率)以上であれば個体数は1のまま変化させず、 M 未満であった場合、浮遊幼生は死亡し個体数は0となるとした。今回、海水交換が浮遊幼生の加入動態に与える影響について解析しようとしているため、他の環境要因による死亡を無視した。すなわち、本モデルにおける浮遊幼生の平均死亡率とは平均流失率のことである。1 m²の海底から毎日50個体の浮遊幼生が放出されるとして、以上の計算を50回繰り返し、日毎の浮遊幼生と着底稚貝の数を求めた。浮遊幼生の個体密度は水深を10mとして計算した。出生日を1日ずつ変化させながら50年分の計算を行い、浮遊幼生と着底稚貝の個体数について、年を区別せずにプロットした。以上の計算を $M=0, 0.072, 0.3$ で行った。第2章で述べたように、舞鶴湾東湾の海水交換率は0.072 (/d)と試算されている。

結果と考察

平均流失率が0, 0.072, 0.3 (/d) の場合の着底個体

数の変動を Fig.5.2a, 水柱に存在する浮遊幼生の個体密度の変動を Fig.5.2b に示した。1～4月は水温が15℃以下と低く、カテナリー式による浮遊日数の定式化により、浮遊日数が18日以上に及ぶ。特に10℃を下回ると浮遊日数は60日を越え、平均流失率が低い場合、流失による浮遊幼生の減耗が大きく、2～3月の低水温期を中心に着底まで残存する個体の数は著しく少なくなる。平均流失率 (M) を0.3 (/d) とした場合、着底稚貝がほとんどみられない期間が1～4月と長期にわたることが示された。水温が上昇することで着底まで残存する個体の数が増加し、7～10月は海域内に着底する稚貝の数が多く着底個体数が安定していた。舞鶴湾で推定された海水交換率0.072 (/d) を用いた場合、季節的変動パターンは $M=0.3$ の場合と同様であるが、流失する個体が少なくなることで着底まで残存する個体数が増加した。1～4月の低水温期にも、少数ながら着底まで残存する個体がみられた。また、着底個体数が高いレベルで安定する期間が6～10月と長くなった。完全な閉鎖水域を想定して $M=0$ とした場合、海水交換による浮遊幼生の流失がなくなり、また、毎日同数の浮遊幼生が供給されるため、低水温によって浮遊期間が長くなると水柱に浮遊幼生が蓄積され、12～3月のあいだに個体密度が増加することが示された。4月以降は水温の上昇によって水柱に蓄積された浮遊幼生の発育がいつせいに進むため、着底する個体が増加し、逆に浮遊幼生の個体密度は大きく減少することが示された。以上のように、海底からの浮遊幼生の供給が年間を通して同じペースで行われると仮定すれば、浮遊幼生の残存率は海水交換と水温の影響を強く受けるので、着底時の個体数に季節的変動が現れる。また、低水温期にはわずかな海水交換であっても着底まで残存する浮遊幼生の数が著しく減少し、特に平均流失率 (M) の大きな海域では、浮遊幼生型の発生様式を持つ種が水温の低い季節に産卵することは、浮遊幼生の出生数に対する着底まで海域内に残った個体数の割合 (残存率) を著しく低下させ、浮遊幼生の生存において大きなリスクをもたらすことが示された (Fig.5.3)。

主に組織学的観察により二枚貝の産卵期を明らかにした諸文献を渉猟し、採集海域の緯度によって整理したところ (Table 5.1), 高緯度域で夏産卵の傾向が強くみられた (Fig.5.4a)。赤道域では文献数が少なかったので、傾向を論じることはできないが、20-29度の低緯度域では初秋～秋に産卵する種が多かった点で、中緯度～高緯度域とは異なる傾向を示した。Thorson (1950) は海域における一次生産の季節性に注目し、親個体の成熟、産卵、浮遊幼生の発育と着底を短期

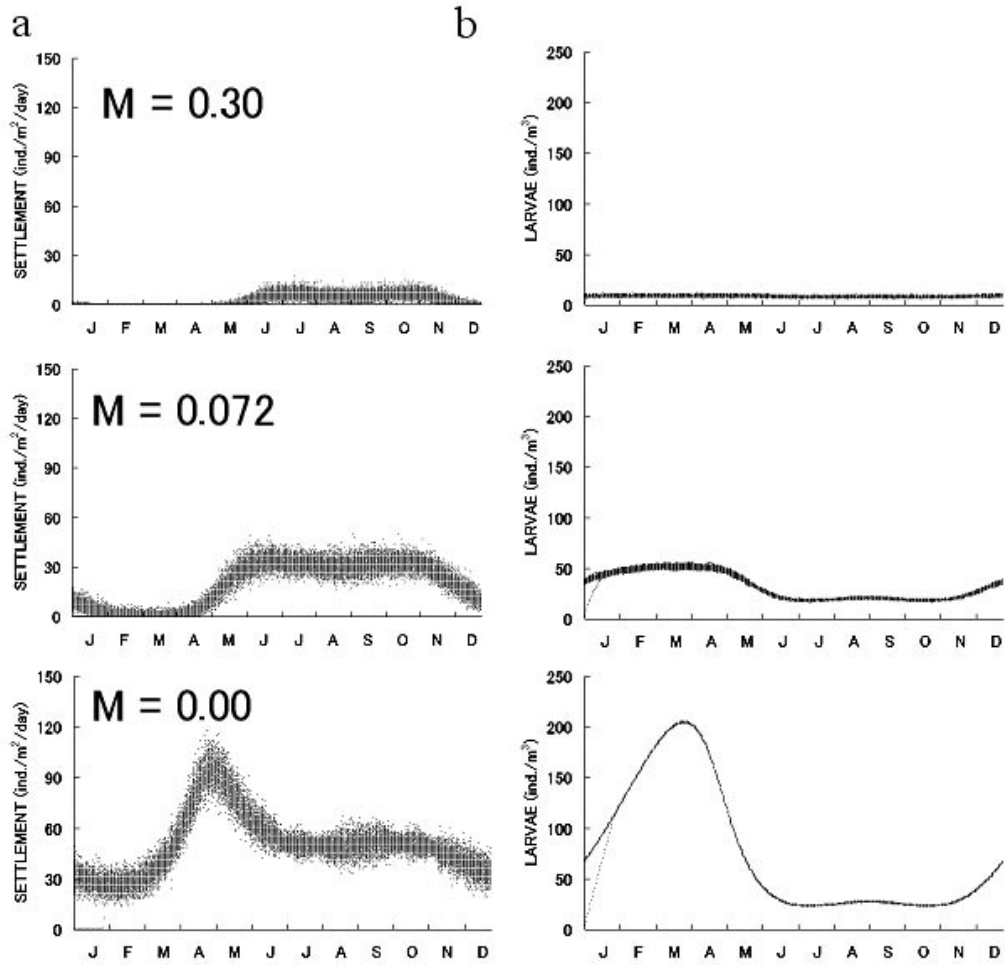


Fig. 5.2. a: Calculated daily frequency of settlers under 3 removal rates in the model. b: Calculated abundance of planktonic larvae in the water column under corresponding removal rates.

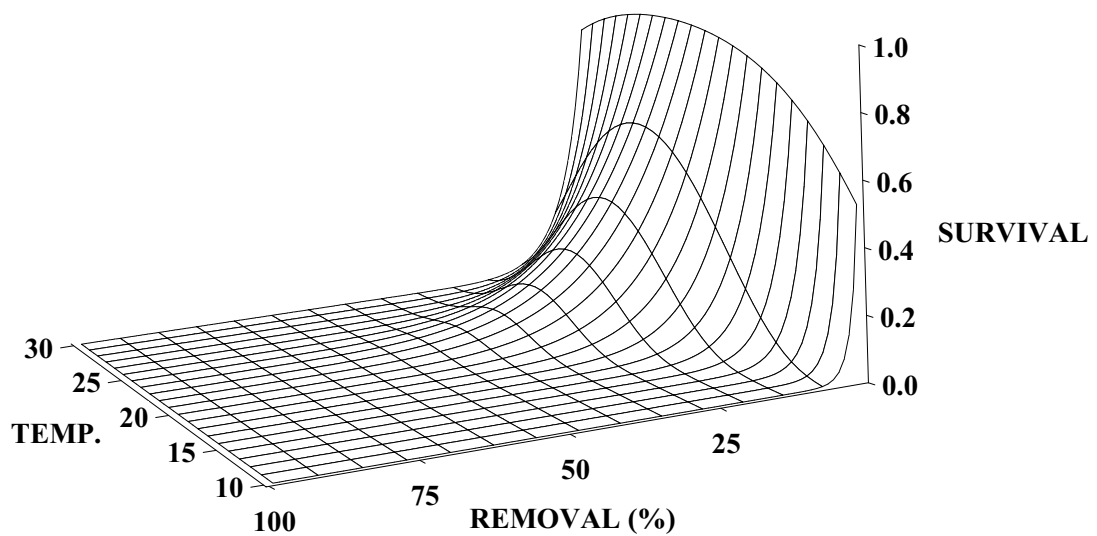


Fig. 5.3. Three axis data plots on water temperature, removal rate and survival rate in the model. Survival means the rate of larvae that remained from birth to settlement.

のうちに行わなければならない高緯度海域では、浮遊幼生型の発生を行う底生動物が減少し、代わりに大卵少産で浮遊期間を全く持たないか、持ったとしてもきわめて短い種が卓越するという仮説を提案している。Ockelmann (1965) は欧州の大西洋岸における二枚貝の種組成を検討し、Thorson の仮説が妥当であることを示した。今回、既往文献から得られた結果でも、高緯度域では夏季以外に産卵期を持つ二枚貝が少なかった点で、彼らの提起した仮説はおおむね支持された。同資料を親貝の採集海域の地形によって整理したところ、外浜海域 open shore や外洋に直接開口する内湾や河口域 open bay and estuary においては夏季に産卵する傾向が強くみられた (Fig.5.4b)。閉鎖的内湾域 closed bay では、産卵期は主に夏であるけれども、冬季にも産卵する種が多く、外浜のように強い傾向はみられなかった。外浜海域や外洋に直接開口する内湾や河口域における夏産卵の傾向は、中緯度～高緯度域における夏産卵の傾向と同等の強さを示しており、海水交換による浮遊幼生の流失が種の産卵期を決定する強い選択圧になり得ることを示唆している。

シズクガイの場合、短命ゆえに特定の季節に産卵を集中して行うことは困難であると考えられる。また、新規加入が周年続いていることが示されたことから、産卵は周年にわたって継続していると考えられる。林ら (未発表) は、舞鶴湾におけるシズクガイ浮遊幼生の個体密度には明らかな季節性があり、4月にきわめて高密度の浮遊幼生が出現し、二枚貝浮遊幼生の大部分を占めることが明らかにしている。このことは1～4月に本種底生個体の個体密度が著しく増加する要因になっていると考えられ、本種の個体群動態を説明する上で重要な知見である。では、なぜ春に本種の浮遊幼生が多数出現するのであろうか。舞鶴湾がきわめて閉鎖性の高い海域であれば、低水温期に浮遊期間が長くなると継続的な放卵によって水柱に浮遊幼生が蓄積し、4月に浮遊幼生の個体密度がピークを示すであろうことは、本研究が示したとおりである。しかし、舞鶴湾における海水交換率の試算結果を浮遊幼生の平均流失率として用いると、冬季における浮遊期間の長期化は浮遊幼生の流失を増やし、冬～春における水柱での浮遊幼生の蓄積はみられないという計算結果を示した。計算結果が現実と対応しなかった原因として、幼生供給数、自然死亡率あるいは被捕食率の季節変動が、浮遊幼生の流失よりも個体群動態の制御要因として支配的である可能性が考えられる。しかし、シズクガイの浮遊幼生は4月に最も多くなるにも関わらず、秋～冬には成熟サイズの個体は少数生息しているのみであり、一度に多数の浮遊幼生を供給することは困難

であると考えられる。高水温期には被捕食を含む死亡による減耗がきわめて大きく、殆どの浮遊幼生は稚貝段階まで生残できないのに対し、低水温期にはそれらの要因による減耗が緩和され、浮遊幼生の流失率の増加を相殺して余りあるのかもしれない。しかし、これもまた、低水温期にはわずかな海水交換であっても着底まで残存する浮遊幼生の数を著しく減少させることから (Fig.5.3)、浮遊幼生を積極的に湾内に滞留させる仕組みがなければ、春季における浮遊幼生の大量出現は実現しないと考えられる。

瀬戸内海の海水交換を試算した結果では、海水の90%が海水交換により外海に出ていくのに要する期間は1.4年と推定されており (藤原, 1983)、1日当たりの交換率に換算すると0.45%になる。このように大きな閉鎖性海域では、浮遊幼生が流れに対して受動的であっても、低水温期におけるシズクガイ浮遊幼生の蓄積がみられるかもしれない。ところが、有明海と東京湾の海水交換率は0.01～0.08 (/d) と推定されており (柳・阿部, 2003; 堀江ら, 1977)、通常規模の内湾では、湾口部の sill など海水交換を抑制する地形構造がない限り、浮遊期間の長期化によって浮遊幼生の蓄積させることは困難と考えられる。底生動物の浮遊幼生では、チマキゴカイ *Owenia fusiformis* 浮遊幼生の発育に伴う鉛直分布パターンの変化に代表されるように、選択的な遊泳行動によって接岸を容易にしている事例が報告されている (Thiebaut *et al.*, 1992)。河口域に生息する二枚貝では、浮遊幼生が塩分を選択して鉛直方向に移動することが知られており (Mann *et al.*, 1991)、ヤマトシジミ浮遊幼生でも塩分勾配のなかで選択的な遊泳行動を示すことが示され (齊藤ら, 未発表), 0.3mm/sec. 程度の遊泳能力でも潮汐を利用して感潮河川を遡上できることが示唆されている (桑原・齊藤, 2003)。シズクガイでは選択的遊泳行動の有無は明らかにされていないが、野外における層別採集から中層以深にパッチ状に分布することが報告されており (今林・岩谷, 1988)、エスチュアリー循環流を利用して湾外へ流出する確率を減少させている可能性がある。したがって、現実の流失率は中性浮遊子を仮定した場合よりもはるかに小さいかもしれない。舞鶴湾及び他の同規模の内湾域におけるシズクガイの加入動態を明らかにするためには、浮遊幼生の自然死亡率と選択的遊泳行動に注目していく必要がある。

第6章 総合考察

寿命が数ヶ月しかないシズクガイは、二枚貝のなかでは非常に特異な生活史特性を持つ存在である。殻長5mm以上の雌は成熟卵を持つことができ、抱卵数で

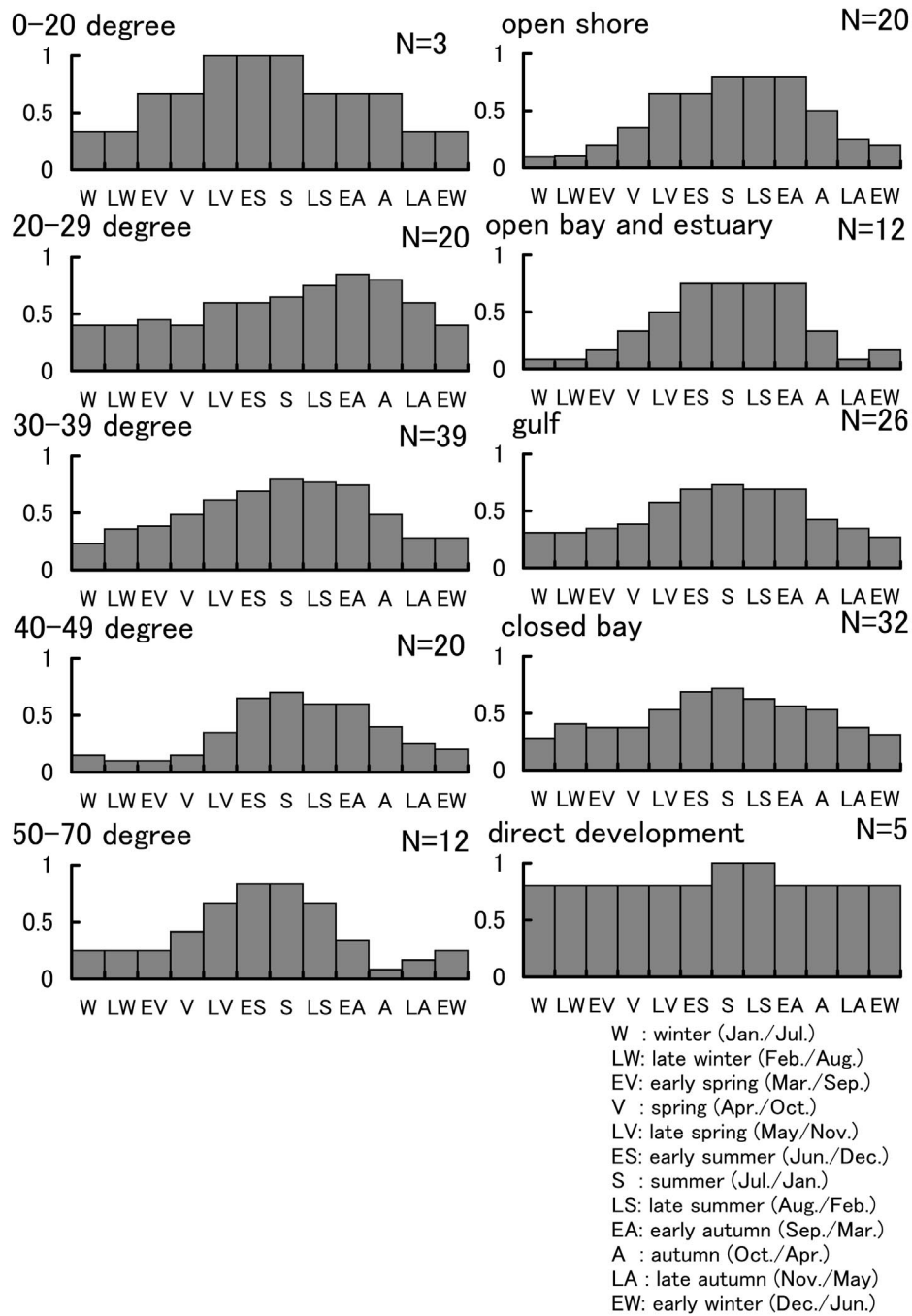


Fig. 5.4. Left array; frequency of references on bivalve species spawning in each month classified with latitudes. Right array; frequency of references on bivalve species spawning in each month classified with habitat types. Months are described as 12 step seasons in northern / southern hemisphere.

は殻長10mm以上の大型個体に比べてかなり少ないものの、小型の時から繁殖に参加していると考えられる。本種は薄い殻しか持たず、捕食に対する防御手段を著しく欠いている。さらに突発的な貧酸素化が起これやすい富栄養環境に生息することから、底生生活において常に高い死亡リスクにさらされている。底生生活の早い時期から繁殖に参加することは、繁殖における重大な失敗、すなわち成熟前に死亡したり捕食されたりすることの回避に貢献していると考えられる。しかし、寿命が3~4ヶ月しかないということは、世代によって経験する生息環境が著しく異なっているということであり、貧酸素化による死亡や被捕食のリスクが小さい冬季には、早い時期から繁殖に参加して寿命を終えることは必ずしも適応的ではなく、季節によって繁殖戦略の変更が可能ならば、むしろ大型に成長して多数の成熟卵を蓄積したほうが、より多くの子孫を残すために有利であると考えられる。本種が底生生活の早期から成熟卵を生産して部分放卵を続けながらも、さらに大きく成長して多数の卵を蓄積する余地を残していることは、死亡リスクの季節的な変動に対して両賭け (bet-hedge) することで、突発的な環境悪化による繁殖前の死亡と生産性の低い早産という、繁殖における重大な失敗を回避していると考えられる。確かに1世代の放卵数が少なくても、世代時間が短かければ高い増殖率を実現できることがあるかもしれない。しかし、シズクガイのように専ら浮遊幼生型発生を行う二枚貝の場合、世代時間が短くなればなるほど、繁殖の成否は浮遊幼生期における減耗に強く支配されるようになる。底生期の死亡リスクが高くないときに、極端に短い周期で世代交代を行うことは、繁殖戦略として効率的とはいえない。第4章で示したように、シズクガイの抱卵数は殻長10mmを境界として飛躍的に増加するため、1個体の雌に期待される産子数で評価するならば、部分的放卵を続けながら大きく成長することの利益は、小型で抱卵数の少ない時にすべての卵を放出して生涯を終える場合よりもはるかに大きい。

第3章に示した殻長組成の変動パターンから、5~7月に中・大型個体が多数出現しているが、それらによる繁殖が多数の稚貝の着底・加入に結びついていないのは不自然に思われる。高水温期には浮遊幼生の発生が速く進み、浮遊期間が短くなるため、海水交換による幼生の逸散が低水温期と比べて少なくなると考えられる。にもかかわらず、幼貝の新規加入が5月以後に減少していくのは、流失以外の要因による浮遊幼生の減耗が低水温期に比べて著しく高くなっていたためではないかと推測されるが、ここで浮遊幼生の減耗要因について特定することはできない。

捕食性マクロベントスの個体密度と分布パターンについて明らかにするため、1997年1月14日、4月10日、7月4日、10月9日及び1998年1月8日にシズクガイの場合と同様の方法で底生動物調査を行い、マクロベントスの種の同定と計数を行ったところ、捕食性マクロベントスであるチロリ *Glycera chirori*、コノハシロガネゴカイ *Nephtys oligobranchia*、キセワタ *Phil-line argentata* が比較的多数採集されたので、それらの個体数を計数し、各種の水平分布パターンを Fig.6.1 に示した。図の円の大きさは個体密度のオーダーに対応している。1997年1月14日と4月10日には、チロリは東支湾全体に生息しており、個体密度は 10^1 ind./m² オーダーで生息していた。7月4日になると東支湾北側を中心に本種がみられなかった定点が増加し、10月9日には東支湾の南側に集中する分布パターンを示した。その後、幼稚体の新規加入があったとみられ、1998年1月8日には東支湾全域に分布を拡大し、前年の1月14日と類似した分布パターンを示した。コノハシロガネゴカイは、1997年1月14日と4月10日に東支湾湾口 (Stn.A) から湾内中央の深所を中心に $8\sim 125$ ind./m²の個体密度で採集されたが、1997年7月4日には4箇所では採集されたのみで、10月9日には全く採集されなくなった。その後、幼稚体の新規加入がみられ、1998年1月8日には深所を中心に採集され、前年1月14日と類似した分布パターンを示した。キセワタは1997年1月14日には東支湾奥部の沿岸4地点で採集されたのみであったが、その後、稚貝の新規加入がみられ、4月10日には東支湾北側の1地点 (Stn.C) を除き、すべての地点で $10^1\sim 10^2$ ind./m²のオーダーで生息が確認された。7月4日には東支湾湾口側 (Stn.A) と南北の湾奥部 (Stns.C, I, Q) では採集されなかったが、東支湾の大部分の地点で採集された。1997年10月9日~1998年1月8日の調査では全く採集されなかった。1997年4月の分布調査ではキセワタが著しく増加する一方、シズクガイは5月以後に減少していることから、キセワタの幼若個体がシズクガイの着底稚貝や幼貝を捕食したのかもしれない。著者はキセワタがシズクガイを捕食することを飼育下で確認したことがある。チロリとコノハシロガネゴカイがシズクガイを捕食しているかは不明である。

舞鶴湾東支湾では1997年10月9日に強い貧酸素化が観測されており、シズクガイも大きく個体密度と分布を縮小させた。この時、チロリが東支湾南部において生き残った他は、シロガネゴカイとキセワタも調査海域から完全に姿を消した。1998年1月8日には、チロリとコノハシロガネゴカイの新規加入がみられたが、キセワタの新規加入はみられなかった。夏~秋に起こ

った貧酸素化によるキセワタ等の著しい減少は、1月に降にシズクガイが再殖民するために好適な条件を整えた可能性がある。ただし、着底後の底生個体に対する捕食者は多岐にわたり、ヨシエビ、テッポウエビ類、イシガニ、ヒトデ類などの大型動物による捕食も無視できないだろう。

貧酸素化は多くの底生動物を死亡させるが、捕食者や競争者を海域から除去するため、シズクガイのように小型で逃避能力が乏しく捕食に対して脆弱な底生動物にとっては、個体群の急激な回復を助けているかもしれない。ただし、貧酸素化によって局所個体群が全滅しては海域内の空白地を有効に利用できないので、貧酸素耐性(玉井, 1993; Tamai, 1996)や近傍の避難地 refuge における生残によって、少数ながらも繁殖可能な底生個体が近傍に確保され、それらが浮遊幼生を放出することで空白地への効率的な再殖民が可能となっていると考えられる。本研究では、東舞鶴港対岸の水深5m未満の浅場においてシズクガイが通年生息している避難地を見出した。本種の避難地は、水深が浅いために貧酸素化の影響が緩和され、河川等からの栄養塩供給によって一次生産が活発であり、本種にとって十分な餌資源(植物プランクトン)の供給がある場所に形成される。このような場所は東舞鶴港以外でも形成される可能性はあるが、富栄養状態であることと貧酸素化の緩和が生じることは対立しており、両方の条件を満たす場所は限定的と考えられる。舞鶴湾東支湾の中でも、特にStn.IやStn.Qといった河口近傍の地点において中・大型個体が多く出現していることから、本種の成長が富栄養環境と密接な関係を持っていることは明らかであろう。

最近まで、シズクガイの食性に関する知見は不足していた。摂餌行動から表層堆積物食者といわれてきたが、実際にどのような種類の有機物が餌として同化されているのかについては、最近まで明らかにされていなかった。Yokoyama and Ishihi (2003)は、炭素・窒素安定同位体比分析によって本種の餌資源の解明に取り組み、植物プランクトンとともに底生珪藻を主たる餌としていることを示唆し、また、各種有機物のシズクガイへの寄与率は生息場所によって異なることを示した。舞鶴湾東支湾で採集されたシズクガイの炭素安定同位体比は、海洋起源の有機物の文献値に近い値を示し、水柱から沈降した植物プランクトンを主要な餌として利用している可能性が高い。雑多な有機物を摂餌した結果、たまたまこのような同位体比を示したのではないかという危惧は残るが、植物プランクトンや底生珪藻等の微細藻類が潤沢に供給される富栄養環境であれば、それらを積極的に利用しているので

あろう。本種が特に高密度でみられるのは、河川流入のある内湾奥部や(横山, 1995; 横山ら, 1996; 林, 1978), 大型河川の河口沖の泥底域で(大嶋, 1998; 横山ら, 1977), 陸水の流入によって多くの栄養塩が供給される場所である。

本種が生命を維持し、多くの卵を持つ成熟個体に成長するには、かなり多くの有機物が供給されることが必要である。第4章で示したように、本種の雌の最小成熟サイズは殻長5mmであり、さらに10000粒以上の卵を持つのは殻長10mmより大きな個体に限られている。一方、アンモニア排出速度と摂餌能力との収支から維持代謝のために必要な有機態窒素の供給量を推定すると、殻長4~8mmの中型個体が最も多くの水柱からの有機物供給を必要とすることが示唆された。この殻長範囲に最小成熟サイズが含まれており、多くの雌を成熟サイズまで成長させられるかどうかは、生息場所における一次生産の活発さと有機物の沈降量によって強く支配されていることになる。本種が河川流入のみられる内湾奥部や河口域において多数生息しているのは、本種の成長が水柱の一次生産の多寡に強く依存しているためであると考えられる。ただし、本種は底生珪藻も摂餌することから、堆積物表層で活発な一次生産がみられる干潟などが付近にあれば、必ずしも水柱における一次生産に個体の成長や個体群動態が支配されとは限らない。舞鶴湾は潮差が小さく干潟が発達しないため、シズクガイは水柱における一次生産と有機物の沈降に強く依存しているのかもしれないが、今後は海底における一次生産も明らかにしていく必要がある。

シズクガイの個体密度が冬~早春に著しく増加することについて、幼生供給の視点から考察を試みた。舞鶴湾の浮遊幼生の種組成を調べた林ら(未発表)は4月にきわめて多数のシズクガイ幼生を採集していることから、底生個体の新規加入量の増加は、基本的には水柱における浮遊幼生の個体数の増加によってもたらされたと考えられる。完全な閉鎖水域であれば、シズクガイのように産卵が周年行われる種の場合、低水温期には浮遊幼生の発生が遅くなり、水柱に浮遊幼生が次第に蓄積されることが考えられるが、海水交換率が0.072(/d)と試算された舞鶴湾では、浮遊幼生が流れに対して受動的であれば、長期にわたって湾内に滞留することはないだろう。稚貝の着底数の変動パターンに浮遊期間の長期化による浮遊幼生の蓄積の効果がみられるのは、浮遊幼生の流失率が0.01(/d)以下の場合に限られ、瀬戸内海のように大きな内海域でなければ、浮遊幼生が水柱に蓄積されとは考え難い。しかし、エスチュアリー循環流と浮遊幼生の選択的遊泳

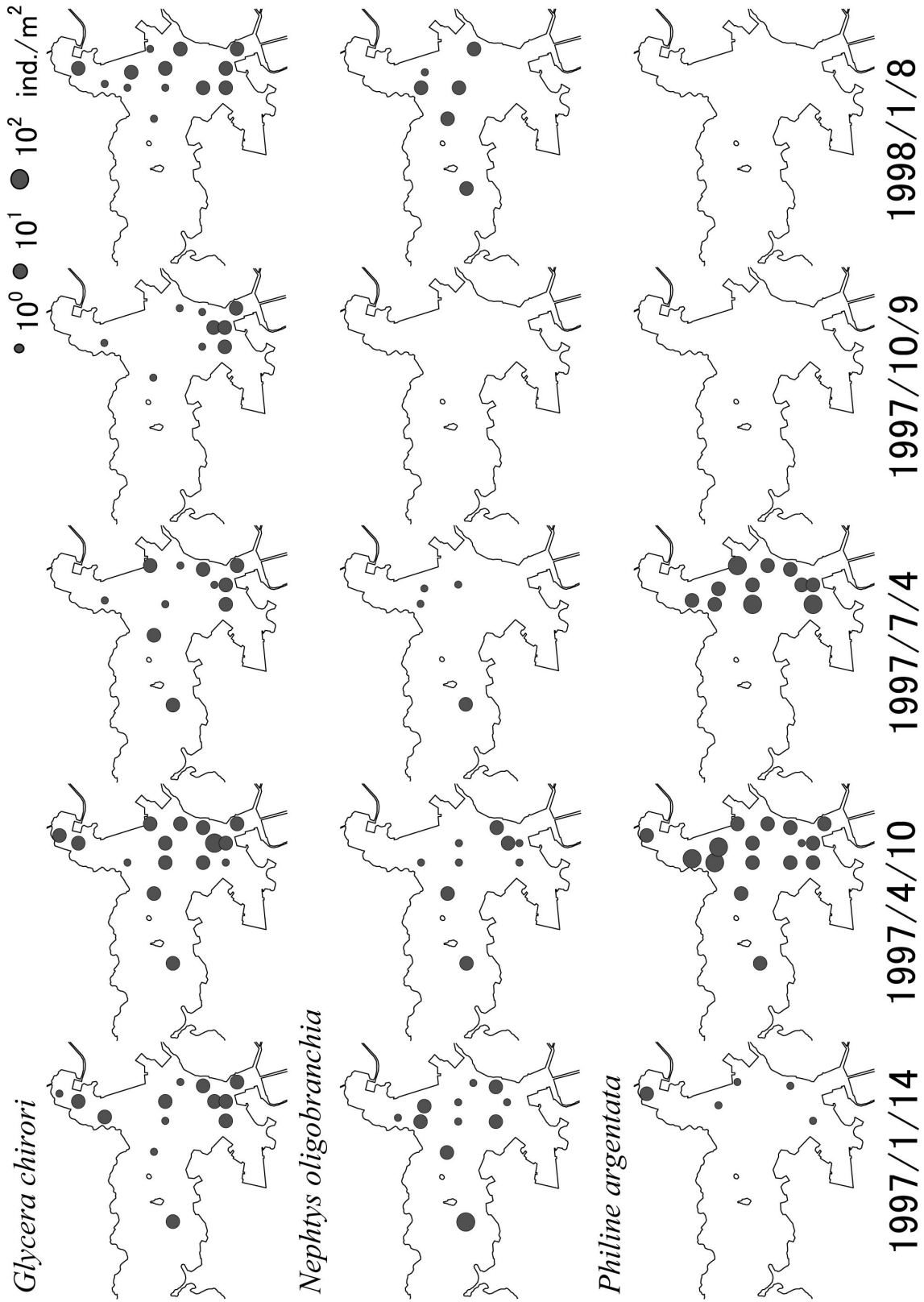


Fig. 6.1. Seasonal change in horizontal distribution patterns of predatory macrobenthos in the eastern Maizuru Bay. Diameter of circles indicate the order of population density.

行動の相互作用によって浮遊幼生が湾奥部に滞留し、蓄積される可能性がある。今林・岩谷 (1988) は、シズクガイ浮遊幼生が中層以深にパッチを形成することを報告しており、本種の浮遊幼生が選択的な遊泳行動をもっていることは十分に考えられる。また、冬～早春に浮遊幼生の個体密度が増加した理由として、季節的な幼生供給量の増加あるいは流失以外の減耗要因の緩和にも注目する必要がある。ただし、前者については秋～冬に成熟サイズの個体がきわめて少なく、いちどに多数の浮遊幼生を供給することは困難であろう。後者については低水温期に被捕食などによる減耗が緩和され、それによる生残率の増加が浮遊幼生の流失を補って余りあることが考えられる。

底生動物の浮遊幼生が着底・変態をするにあたり、環境からの化学的な刺激が作用し、着底を誘発することが知られている。例えばイトゴカイ科多毛類 *Capitella* sp.1 の浮遊幼生は、回流水槽による底質選択実験において、グラスビーズを入れた区画よりも有機物量の多い泥の区画に多く着底する (Butman and Grassle, 1992; Grassle *et al.*, 1992)。二枚貝浮遊幼生においても着底基質を選択することが知られており、アメリカガキ *Crassostrea virginica* の浮遊幼生は、流水中においても溶存化学物質に反応して着底し (Turner, 1994)、特にアルギニンを含むペプチド化合物が着底に強く作用する (Zimmer-Faust and Tamburri, 1994)。埋在性の二枚貝の浮遊幼生でも着底基質の選択性がみられ、砂浜性の *Spisula soldissima* は泥質よりも砂を選択するのに対し (Snelgrove *et al.*, 1998)、*Mya arenaria* の浮遊幼生を用いた飼育実験では、生物を凍結により殺滅した底質を用いると、開放性海域の底質よりも閉鎖性海域の底質を着底基質として選択し、生物を殺滅しなかった閉鎖性海域の底質を用いると、さらに多くの着底がみられた (Snelgrove *et al.*, 1999)。シズクガイでは浮遊幼生を飼育すると、底泥を入れない状態では D 型幼生期までしか生育しないのに対し、底泥を入れた容器ではさらに発生が進むことが報告されている (今林, 1991)。このことから、本種浮遊幼生の発生が着底まで進むためには底泥に含まれる化学物質が必要であり、このような化学物質の濃度変化が稚貝の新規加入量に季節変動をもたらしている可能性が示される。本研究でも示されたように、本種の底生個体の分布パターンは湾奥部に偏っており、このようなパターンの形成に化学物質が関与している可能性がある。本種の着底数を増加させる要因として、水柱に於ける浮遊幼生の絶対数を増加させる要因とともに、興味深い今後の研究テーマとなるだろう。

謝 辞

本研究の遂行と論文の作成にあたり、林勇夫教授(主査)と上野正博助手には全面的な指導と協力を賜った。副査をお引き受けいただいた中原紘之教授・藤原建紀教授には適切な助言を賜った。田中克教授・豊原治彦助教授には在学中、適切な助言を賜った。内湾性底生動物の研究全般に関し、菊池泰二教授(九州ルーテル大学)、堤裕昭教授(熊本県立大学)、横山寿氏(養殖研究所)、風呂田利夫教授(東邦大学)、玉井恭一氏(西海区水産研究所石垣支所)から適切な助言を賜った。調査と分析の遂行にあたり、佐藤一夫氏(緑洋丸)、山口浩志氏・細井公富氏・藤井邦浩氏・佐藤紗也子氏(京都大学・当時)、石樋由香氏(養殖研究所)、木下今日子氏(東邦大学)から貴重な協力を賜った。以上の他にも京都大学舞鶴水産実験所の職員・同僚から数多くの協力を賜った。本論文で掲載できなかったが、クマエビ育成池における底生動物調査では高橋庸一氏・足立純一氏・崎山一孝氏(日本栽培漁業協会・当時)、鈴木豪氏・井口亮氏(京都大学)から多大な協力を賜った。職場においては、萩野静也氏・山本正昭氏・高木伸雄氏(水産工学研究所・当時)、山越康行氏・中村義治氏・桑原久実氏(水産工学研究所)、日向野純也氏(養殖研究所)から、日頃より本論文の完成を強く勧めていただいた。職場における業務を順調に処理しつつ本論文に取り組めたのは、足立久美子氏(北海道開発土木研究所)、名波敦氏(水産工学研究所)、秋田雄大氏・本松敬一郎氏(水産工学研究所研修生)、宮内晴美氏・山口昌代氏・伊藤みち子氏(水産工学研究所非常勤職員)の協力によって業務を円滑に進められたからである。舞鶴湾流入河川の水位等に関するデータは、京都府土木建築部河川課から提供を受けた。すべての方々に心より御礼申し上げる。

引用文献

- Acosta, C.A., 2002: Spatially explicit dispersal dynamics and equilibrium population sizes in marine harvest refuges. *ICES J. Mar. Sci.*, **59**(3), 458-468
- Anderson, T.W., 2001: Predator responses, prey refuges, and density-dependent mortality of a marine fish. *Ecology*, **82** (1), 245-257
- 荒木希世, 1995: 魚類養殖漁業が養殖場およびその周辺海域の海底環境におよぼす影響と底生生物群集の季節変動・魚類養殖漁業がもたらす有機物汚染とその海底に堆積する有機汚泥の浄化の試み, 熊

- 本県立大学卒業論文, 2-46
- Arnold, W., Marelli, D. C., Parker, M., Hoffman, P., Frischer, M. and J. Scarpa, 2002: Enhancing hard clam (*Mercenaria* spp.) population density in the Indian River Lagoon, Florida: A comparison of strategies to maintain the commercial fishery. *J. Shellfish Res.*, **21** (2), 659-672
- Barber, B. J., 1996: Gametogenesis of eastern oysters, *Crassostrea virginica* (Gmelin, 1791), and pacific oysters, *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) in disease-endemic lower Chesapeake Bay. *J. Shellfish Res.*, **15** (2), 285-290
- Baron, J., 1992: Reproductive cycles of the bivalve molluscs *Atactodea striata* (Gmelin), *Gafrarium tumidium* Roding and *Anadara scapha* (L.) in New Caledonia. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, **43**, 393-402
- Baron, P. J. and N. F. Ciocco, 2001: Reproductive cycle of the clam *Tellina petitiana* d' Orbigny, 1846, in Nuevo Gulf (Argentina). *Veliger*, **44** (4), 370-380
- Bayed, A., 1990: Reproduction of *Donax trunculus* along the Moroccan Atlantic coast. *Cah. Biol. Mar.*, **31** (2), 159-170
- Behzadi, S., Pariver, K. and P. Roustaian, 1997: Gonadal cycle of pearl oyster, *Pinctada fucata* (Gould) in northeast Persian Gulf, Iran. *J. Shellfish Res.*, **16** (1), 129-135
- Bigatti, G., Penchaszadeh, P. E. and G. Mercuri, 2001: Aspects of the gonadal cycle in the Antarctic bivalve *Laternula elliptica*. *J. Shellfish Res.*, **20** (1), 283-287
- Bologna, P. A. X., Wilbur, A. E. and W. A. Kenneth, 2001: Reproduction, population structure, and recruitment limitation in a bay scallop (*Argopecten irradians Lamarck*) population from New Jersey, USA. *J. Shellfish Res.*, **20** (1), 89-96
- Boutton, J. C., 1991: Stable carbon isotope ratios of natural materials. II. Atmospheric, terrestrial, marine, and freshwater environments. In: Coleman, D. C. and B. Fry (eds), *Carbon isotope techniques*. Academic Press, San Diego, 173-185
- Bowen, S., 1987: Composition and nutritional value of detritus. In: Moriarty, D and R. Pullin (eds.), *Detritus and microbial ecology in aquaculture*, *Int. Center Living Aquat. Resour. Manage. Conf. Proc.*, **14**, 192-216
- Boyd, S., 1999: The introduced mollusca of Port Phillip Bay. In: Hewitt, C. L., Campbell, M. L., Thresher, R. E. and R. B. Martin (eds), In: *Marine Invasions of Port Phillip Bay, Victoria. CRIMP Technical Report*, **20**, 129-149, CSIRO Marine Research, Tasmania
- Brousseau, D. J., 1995: Gametogenesis and spawning in intertidal oysters (*Crassostrea virginica*) from Western Long Island Sound. *J. Shellfish Res.*, **14** (2), 483-487
- Brown, D., Campos, B. and H. J. Urban, 2002: Reproductive cycle of the bivalve clams *Semele solida* (Gray, 1828) (Semelidae) and *Gari solida* (Gray, 1828) (Psammobidae) from Chile. *J. Shellfish Res.*, **21** (2), 627-634
- Butman, C. A. and J. P. Grassle, 1992: Active habitat selection by *Capitella* sp.I larvae. I. Two-choice experiments in still and flume flows. *J. Mar. Res.*, **50**, 669-715
- Carlton, J. T., 1992: Introduced marine and estuarine mollusks of north America: An end-of-the-20th-century perspective. *J. Shellfish Res.*, **11** (2), 489-505
- Ceballos-Vazquez B. P., Arellano-Martinez, M., Garcia-Dominguez, F. and M. Villalejo-Fuerte, 2000: Reproductive cycle of the rogoose pen shell, *Pinna rugosa* Sowerby, 1835 (Mollusca: Bivalvia) from Bahia Conception, Gulf of California and its relation to temperature and photoperiod. *J. Shellfish Res.*, **19** (1), 95-99
- Chesney, E. and K. Tenore, 1985: Oscillations of laboratory populations of the polychaete *Capitella capitata* (type 1) : Their cause and implications for natural populations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **20**, 289-296
- Chung, E. Y. and D. K. Ryou, 2000: Gametogenesis and sexual maturation of the surf clam *Macrta veneriformis* on the west coast of Korea. *Malacologia*, **42** (1-2), 149-163
- Dauvin, J. C. and F. Gentil, 1989: Long-term changes in population of subtidal bivalves (*Abra alba* and *A. prismatica*) from the Bay of Morlaix (Western English Channel). *Mar. Biol.*, **103**, 63-73
- DeNiro, M. J. and S. Epstein, 1978: Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **42**, 495-506
- DeNiro, M. J. and S. Epstein, 1981: Influence of diet

- on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **45**, 341-351
- Detwiler, P.M., Coe, M.F. and D.M. Dexter, 2002: The benthic invertebrates of the Salton Sea: distribution and seasonal dynamics. *Hydrobiologia*, **473** (1-3), 139-160
- Diatz, R.J., Cutter, G.R., and K.W. Able, 2003: The importance of physical and biogenic structure to juvenile fishes on the shallow inner continental shelf. *Estuaries*, **26**(1), 12-20
- DiBacco, C., Robert, G. and J. Grant, 1995: Reproductive cycle of the sea scallop, *Placopecten magellanicus* (Gmelin, 1791), on northeastern Georges Bank. *J. Shellfish Res.*, **14**(1), 59-69
- Drent, J., 2002: Temperature responses in larvae of *Macoma balthica* from a northerly and southerly population of the European distribution range. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **275**, 117-129
- Ferraro, S. P. and F. A. Cole, 1997: Effects of DDT sediment-contamination on macrofaunal community structure and composition in San Francisco Bay. *Mar. Biol.*, **130**, 323-334
- France, R. L., 1995: Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae: foodweb implications. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **124**, 307-312
- Fry, B. and E.B. Sherr, 1984: $\delta^{13}\text{C}$ measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. *Contrib. Mar. Sci.*, **27**, 13-47
- 藤原建紀, 1983: 瀬戸内海水と外洋水の海水交換. 海と空, **59**(1), 7-17
- 風呂田利夫, 1981: 干潟のマクロベントスの群集構造. 沿岸海洋研究ノート, **18**(2), 78-87
- 風呂田利夫, 2000: 内湾の貝類, 絶滅と保全 - 東京湾ウミナガ類の衰退からの考察. 月刊海洋号外, **20**, 74-82
- Garcia de Severeyn, Y., Severeyn, H., Grant, W. and Y. Reverol, 2000: Effect of water temperature on larval development of the bivalve mollusk *Tivela mactroides*: evaluation in the laboratory and via simulation. *Ecol. Model.*, **129**, 143-151
- Garcia-Dominguez, F., Garcia-Gasca, S. A. and J. L. Castro-Ortiz, 1994: Spawning cycle of the red clam *Megapitaria aurantiaca* (Sowerby, 1831) (Veneridae) at Isla Espiritu Santo, Baja California Sur, Mexico. *J. Shellfish Res.*, **13**(2), 417-423
- Garcia-Dominguez, F., Ceballos-Vazquez, B. P. and A. T. Quezada, 1996: Spawning cycle of the pearl oyster, *Pinctada mazatlanica* (Hanley, 1856), (Pteriidae) at Isla Espiritu Santo, Baja California Sur, Mexico. *J. Shellfish Res.*, **15**(2), 297-303
- Garcia-Dominguez, F., Ceballos-Vazquez, B. P., Villalejo-Fuerte, M. and M. Arellano-Martinez, 1998: Reproductive cycle of the giant reef clam *Periglypta multicostata* (Sowerby, 1835) (Pelecypoda: Veneridae) at Isla Espiritu Santo, Baja California Sur, Mexico. *J. Shellfish Res.*, **17**(4), 1009-1013
- Gaspar, M. B. and C. C. Monteiro, 1999: Gametogenesis and spawning in the subtidal white clam *Spisula solida*, in relation to temperature. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **79**, 753-755
- Gearing, J. N., Gearing, P. J., Rudnick, D. T., Requejo, A. G. and M. J. Hutchins, 1984: Isotopic variability of organic carbon in a phytoplankton-based, temperate estuary. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **48**, 1089-1098
- Gibbs, P. E., 1984: The population cycle of the bivalve *Abra tenuis* and its mode of reproduction. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **64**, 791-800.
- Giguere, M., Cliche, G. and S. Brulotte, 1994: Reproductive cycles of the sea scallop, *Placopecten magellanicus* (Gmelin), and the Iceland scallop, *Chlamys islandica* (O. F. Muller), in Iles-De-La-Madeleine, Canada. *J. Shellfish Res.*, **13**(1), 31-36
- Grant, C. M. and R. G. Creese, 1995: The reproductive cycle of the Tuatua-*Paphies subtriangulata* (Wood, 1828), in New Zealand. *J. Shellfish Res.*, **14**(2), 287-292
- Grassle, J. F. and J. P. Grassle, 1974: Opportunistic life histories and genetic systems in marine benthic polychaetes. *J. Mar. Res.*, **32**(2), 253-284
- Grassle, J. P., Butman, C. A. and S. W. Mills, 1992: Active habitat selection by *Capitella* sp. I larvae. II. Multiple-choice experiments in still and flume flows. *J. Mar. Res.*, **50**, 717-743
- Gremare, A., 1994: What describes fecundity of *Capitella* sp. I better: macro- or micronutrient availability?. *Mar. Biol.*, **119**, 367-374
- Gribben, P. E., Creese, R. G. and S. H. Hooker, 2001: The reproductive cycle of the New Zealand venus clam *Ruditapes largillierti*. *J. Shellfish Res.*, **20**(3), 1101-1108
- Hanski, I., 1999: *Metapopulation Ecology*, Oxford Univ. Press, Oxford, NY

- 長谷川夏樹・矢島孝昭, 2000: 同所的に生息するナミノリソコエビ sp. とフジノハナガイの生活史. のと海洋ふれあいセンター研究報告, **6**, 19-26
- Hayashi, I., 1978: Ecological distribution of macrobenthic animals on the level bottom in Tsuruga Bay, *Mem. Coll. Agric., Kyoto Univ.*, **112**, 1-28
- 林 勇夫, 1978: 舞鶴湾の平坦底における底生動物の生態的分布 -I. 春季層. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **34**(1), 24-35
- Hayashi, I., 1983: Distribution of macrobenthic animals on the flat bottom in Obama Bay. *Bull. Japanese Soc. Sci. Fish.*, **49**, 1765-1775
- 林 勇夫・井口洋平・吉田俊憲・高橋稔彦, 1992: 七尾湾のマクロベントス群集に関する研究. 沿岸海洋研究ノート, **30**(1), 91-107
- Heffernan, P. B., Walker, R. L. and J. L. Carr, 1989a: Gametogenic cycles of three bivalves in Wassaw Sound, Georgia: I. *Mercenaria mercenaria* (Linnaeus, 1758). *J. Shellfish Res.*, **8**(1), 51-60
- Heffernan, P. B., Walker, R. L. and J. L. Carr, 1989b: Gametogenic cycles of three bivalves in Wassaw Sound, Georgia: II *Crassostrea virginica* (Gmelin, 1791). *J. Shellfish Res.*, **8**(1), 61-70
- Heffernan, P. B. and R. L. Walker, 1989: Gametogenic cycles of three bivalves in Wassaw Sound, Georgia: III. *Geukensia demissa* (Dillwyn, 1817). *J. Shellfish Res.*, **8**(2), 327-334
- Hily, C. and H. Le Bris, 1984: Dynamics of an *Abra alba* population (bivalve-scrobiculariidae) in the Bay of Brest. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.*, **19**, 463-475
- Holbrook, S.J. and R.J. Schmitt, 2002: Competition for shelter space causes density-dependent predation mortality in damselfishes, *Ecology*, **83**(10), 2855-2868
- Hooker, S. H. and R. G. Creese, 1995: The reproductive biology of pipi, *Paphies australis* (Gmelin, 1760) (Bivalvia: Mesodesmatidae). II. Spatial patterns of the reproductive cycle, *J. Shellfish Res.*, **14**(1), 17-24
- 堀江 毅・村上和男・亀出 豊・入尾野幸雄, 1977: 水理模型実験による海水交換率の算定. 第24回海岸工学論文集, 491-495
- 細井公富, 1998: 舞鶴湾東支湾における底層水の貧酸素化, 京都大学農学部卒業論文
- Hovel, K.A. and R.N. Lipcius, 2001: Habitat fragmentation in a seagrass landscape: Patch size and complexity control blue crab survival, *Ecology*, **82**(7), 1814-1829
- Hutchinson, G. E., 1957: Concluding remarks. *Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology*, **22**, 415-427
- 伊賀秀美・近藤康生, 1993: 二枚貝を主な指標とした高知県浦ノ内湾の戦後約50年間 (1943-1992) の環境変化. *Bull. Mar. Sci. Fish., Kochi Univ.*, **13**, 11-19
- Ikeno, H., Miwa, H. and A Daido, 2000: Numerical analysis of tidal current and water quality in Maizuru Bay. *Proc. 4th Internat. Conf. Hydrosci. Engineering*, CD-ROM
- Imabayashi, H. and S. Tsukuda, 1984: A population ecology of the small bivalve *Theora lubrica* in northern Bingo-Nada, *Bull. Japanese Soc. Sci. Fish.*, **50**(11), 1855-1862
- Imabayashi, H. and T. Endo, 1985: Succession of the benthic animal community in Hiuchi-nada of the Seto Inland Sea in relation to diminished oxygen level. *Spec. Publ. Mukaishima Mar. Biol. St.*, 193-198
- Imabayashi, H., 1986: Effect of oxygen-deficient water on the settled abundance and size composition of the bivalve *Theora lubrica*. *Bull. Japanese Soc. Sci. Fish.*, **5**(3), 391-397
- 今林博道・岩谷照義, 1988: 浮遊期シズクガイの成長と分布 (予報). 日本ベントス研究会誌, **33/34**, 17-24
- 今林博道, 1989: 富栄養海域における底生動物群集と貧酸素水塊の相互作用. 沿岸海洋研究ノート, **26**(2), 119-128
- 今林博道・岩谷照義, 1990: シズクガイの着底期における生残率の推定. 日本ベントス研究会誌, **38**, 19-25
- 今林博道, 1991: 貧酸素化富栄養海域におけるシズクガイの着底過程. 月刊海洋, **23**(10), 656-661
- Imabayashi, H. and M. Wakabayashi, 1992: Production and respiration of a bivalve *Theora lubrica* in northern Bingo-Nada, the Seto Inland Sea. *J. Fac. Appl. Biol. Sci., Hiroshima Univ.*, **31**, 45-57
- Ishii, R., Kawakami, S., Sekiguchi, H., Nakahara, Y. and Y. Jinnai, 2001: Larval recruitment of the mytilid *Musculista senhousia* in Ariake Sound, southern Japan. *Venus*, **60**(1-2), 37-55
- Jaramillo, R. and J. Navarro, 1995: Reproductive cycle of the Chilean ribbed mussel *Aulacomya ater*

- (Molina, 1782), *J. Shellfish Res.*, **14**(1), 165-171
- Jeffs, A. G., Creese, R. G. and S. H. Hooker, 1996: Annual pattern of brooding in populations of Chilean oysters, *Tiostrea chilensis*, (Philippi, 1845) from northern New Zealand. *J. Shellfish Res.*, **15**(3), 617-622
- Jeffs, A. G., Hooker, S. H. and R. G. Creese, 1997: Annual pattern of settlement in population of Chilean oysters *Tiostrea chilensis* (Philippi, 1845) from northern New Zealand. *J. Shellfish Res.*, **16**(1), 91-95
- Jones, D. S., 1981: Reproductive cycles of the Atlantic surf clam *Spisula solidissima* and the ocean quahog *Arctica islandica* off New Jersey. *J. Shellfish Res.*, **1**(1), 23-32
- Joseph, M. M. and M. N. Madhyastha, 1984: Annual reproductive cycle and sexuality of the oyster *Crassostrea madrasensis* (Preston). *Aquaculture*, **40**, 223-231
- Kang, C-K., Park, M. S., Lee, P-Y., Choi, W-J. and W-C. Lee, 2000: Seasonal variations in condition, reproductive activity, and biochemical composition of the pacific oyster, *Cressostrea gigas* (Thunberg), in suspended culture in two coastal bays of Korea. *J. Shellfish Res.*, **19**(2), 771-778
- 環境省地球環境局, 2002; 京都生態区分, 脆弱沿岸海域図, 環境省ホームページ (<http://www.env.go.jp/earth/esi/kyoto/eco.html>)
- Kanti, A., Heffernan, P. b. and R. L. Walker, 1993: Gametogenetic cycle of the southern surfclam, *Spisula solidissima similis* (Say, 1822), from St. Catherines Sound, Georgia. *J. Shellfish Res.*, **12**(2), 255-261
- Karr., J.R., 1991: Biological integrity: a long-neglected aspect of water resources management. *Ecological Applications*, **1**, 66-84
- Kautsky, N., 1982: Quantitative studies on gonad cycle, fecundity, reproductive output and recruitment in a Balthic *Mytilus edulis* population. *Mar. Biol.*, **68**, 143-160
- Kawai, K., Goshima, S. and S. Nakao, 1993: Reproductive cycle and shell growth of the *Tellina Nitidotellina nitidula* (Dunker) in Hakodate Bay. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, **44**(3), 105-115
- 菊地泰二・田中雅生, 1976: シズクガイ *Theora lata* (Hinds) の生態的特性, 殊に生活史の特徴と非調和性環境への適応性について. *生理生態*, **17**, 261-271
- Kikuchi, T. and M. Tanaka, 1978: Ecological studies on benthic macrofauna in Tomoe Cove, Amakusa. I. Community structure and seasonal change of biomass. *Publ. Amakusa Mar. Biol. Lab.*, **4**(3), 189-213
- Kim, B. K., Ko, T. S., Song, H. I., Lee, S. D. and S. Y. Kim, 1985: Studies on the spawning and growth of hen clam, *Macra sulcataria* (Reeve). *Bull. Fish. Res. Dev. Agency, Busan*, **34**, 157-164
- King, P. A., McGrath, D. and E. M. Gosling, 1989: Reproduction and settlement of *Mytilus edulis* on an exposed rocky shore in Galway Bay, west coast of Ireland. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **69**, 355-365
- 桑原久実・齊藤 肇, 2003: 下流潤沼川におけるヤマトシジミ幼生の挙動特性. *海岸工学論文集*, **50**, 1106-1110
- Lagbouri, A. and A. Moukrim, 1999: Contribution to the study of the biology of *Donax trunculus* (Mollusca, Bivalvia) in Agadir bay, Southern Morocco. *Haliotis*, **28**, 45-55
- Laureta V. L. and E. T. Marasigan, 2000: Habitat and reproductive biology of angelwings, *Pholas orientalis* (Gmalin). *J. Shellfish Res.*, **19**(1), 19-22
- Lee, J.-Y., Park, Y.-J. and Y.-J. Chang, 1999: Gonadal development and reproductive cycle of *Gomphina melanaegis* (Bivalvia: Veneridae). *J. Korean Fish. Soc.*, **32**(2), 198-203
- Lewin, R., 1986: Supply-side ecology. *Science*, **234**, 25-27
- Liao, C. Y., Xu, Y. F. and Y. L. Wang, 1983: Reproductive cycle of the scallop *Chlamys farreri*, (Jones et Preston) at Qingdao. *J. Fish. China*, **7**(1), 1-13
- Lucas, C. H., Banham, C. and P. M. Holligan, 2001: Benthic-pelagic exchange of microalgae at a tidal flat. 2. Taxonomic analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **212**, 39-52
- Luna-Gonzalez, A., Caceres-Martinez, C., Zuniga-Pacheco, C., Lopez-Lopez, S. and B. P. Ceballos-Vazquez, 2000: reproductive cycle of *Argopecten ventricosus* (Sowerby 1842) (Bivalvia: Pectinidae) in the Rada del Puerto de Pichilingue, B. C. S., Mexico and its relation to temperature, salinity, and food. *J. Shellfish Res.*, **19**(1), 107-112
- Mann, K., 1988: Production and use of detritus in

- various freshwater, estuarine, and coastal marine ecosystems. *Limnol. Oceanogr.*, **33**, 910-930
- Mann, R., Campos, B.M. and M.W. Luckenbach, 1991: Swimming rate and response of larvae of three mactrid bivalves to salinity discontinuities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **68**, 257-269
- Mariotti, A., Lancelot, C. and G. Billen, 1984: Natural isotopic composition of nitrogen as a tracer of origin for suspended organic matter in the Scheldt estuary. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **48**, 549-555
- Marsh, A. G. and K. R. Tenore, 1990: The role of nutrition in regulating the population dynamics of opportunistic, surface deposit feeders in a mesohaline community. *Limnol. Oceanogr.*, **35** (3), 710-724
- Marsh, A. G., Gremare, A. and K. R. Tenore, 1989: Food type and food ration effects on growth of juvenile *Capitella* sp.1 (Annelida: Polychaeta) : Macro- vs. micro-nutrients. *Mar. Biol.*, **102**, 519-527
- MacArthur, R. H. and E. O. Wilson, 1967: *The theory of island biogeography*, Princeton Univ. Press, Princeton, NJ
- McGreer, E. R., 1983: Growth and reproduction of *Macoma balthica* (L.) on a mud flat in the Fraser River estuary, British Columbia. *Can. J. Zool.*, **61**, 887-894
- Minagawa, M. and E. Wada, 1984: Stepwise enrichment of $\delta^{15}\text{N}$ along food chains: further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **48**, 1135-1140
- Miyadi, D., 1941a: Marine communities of the Ise-wan and the Mikawa-wan. *Mem. Imp. Mar. Obs.*, **7** (4), 503-524
- Miyadi, D., 1941b: Ecological survey of the benthos of the Ago-wan. *Annot. Zool. Jap.*, **20** (3), 169-180
- Miyadi, D., 1941c: Marine benthic communities of the Beppu-ean. *Mem. Imp. Mar. Obs.*, **7** (4), 483-502
- 宮地傳三郎・増井哲夫, 1942: 鹿児島湾及び山川港の底棲群集に就いて, 海洋時報, **13**, 271-281
- 宮地傳三郎・増井哲夫・松永 保, 1942: 福岡湾の底棲群集の定量的研究. 空と海, **22** (7), 232-251
- 宮地傳三郎・波部忠重・今泉 正・天野 宏・山根謹爾, 1944a: 浦ノ内湾に於ける内湾度と潮間帯並びに底棲群集との関係. 日本海洋学会誌, **3**, 207-215
- 宮地傳三郎・増井哲夫・波部忠重, 1944b: 内湾度と内湾の生物群集型に就いて. 生理生態業績, **3**, 1-20
- 宮地傳三郎・波部忠重・川口正雄・山路 勇, 1950a: 舞鶴湾の水産の海洋生物學的基礎. 水産動物の研究 (1) 別冊, **4** (30), 33-43
- 宮地傳三郎・波部忠重・山路勇, 1950b: 非調和型の内湾及び潟とその改善 (附) 久美浜湾に就いて. 岡田弥一郎 (編), 水産動物の研究, 25-32
- 宮地傳三郎・波部忠重, 1951: 英虞湾の真珠漁場に関する研究, 第6報, 貝類分布より見たる英虞湾深谷水道の影響に就いて. 京大・生理生態業績, **74**, 32-34
- Morton, B., 1995: The population dynamics and reproductive cycle of *Septifer virgatus* (Bivalvia: Mytilidae) on an exposed rocky shore in Hong Kong. *J. Zool. Lond.*, **235**, 485-500
- Mukai, H., 1974: Ecological studies on distribution and production of some benthic animals in the coastal waters of central Inland Sea of Japan. *J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B, Div. 1*, **25**, 1-82
- Myrand, B., Guderley, H. and J. H. Himmelman, 2000: Reproduction and summer mortality of blue mussels *Mytilus edulis* in the Magdalen Islands, southern Gulf of St. Lawrence. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **197**, 193-207
- Narvarte, M. and M. Kroeck, 2002: Intraspecific variation in the reproductive cycle of the tehuelche scallop *Aequipecten tehuelchus* (Pelecypoda, Pectinidae), in San Matias Gulf, Patagonia, Argentina. *J. Shellfish Res.*, **21** (2), 571-576
- Nichols, F. H. and J. K. Thompson, 1982: Seasonal growth in the bivalve *Macoma balthica* near the southern limit of its range. *Estuaries*, **5** (2), 110-120
- O' Beirin, F. X., Walker, R. L. and P. B. Heffernan, 1996: Enhancement of subtidal eastern oyster, *Crassostrea virginica*, recruitment using mesh bag enclosures. *J. Shellfish Res.*, **15** (2), 313-318
- Ockelmann, K.W., 1965: Development types in marine bivalves and their distributions along the Atlantic coast of Europe. *Proc. Europ. Malac. Congr.*, **1962**, 25-35
- Okubo, A., 1994: The role of diffusion and related physical processes in dispersal and recruitment of marine populations. In: Sammarco, P.W and M.L. Heron (eds), *The bio-physics of marine lar-*

- val dispersal*, 5-32
- Okuda, T., 1960: Metabolic circulation of phosphorus and nitrogen in Matsushima Bay (Japan) with special reference to the exchange of these elements between sea water and sediments. *Trabalhos Inst. Biol. Mar. Oceanogr.*, **2**, 7-154
- 大嶋和雄, 1998: 浅海堆積物. 平野敏行・監修, 「沿岸の環境圏」, フジ・テクノシステム, 東京, 78-97
- Owens, N. J. P., 1987: Natural variations in ^{15}N in the marine environment. *Adv. Mar. Biol.*, **24**, 389-451
- Park, M. S., Kang, C-K. and P-Y. Lee, 2001: Reproductive cycle and biochemical composition of the ark shell *Scapharca broughtoni* (Schrenck) in a southern coastal bay of Korea. *J. Shellfish Res.*, **20**(1), 177-184
- Pearson, T.H. and R. Rosenberg, 1978: Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **16**, 229-311
- Pianka, 1970: On *r*- and *K*- selection. *Am. Natur.*, **102**, 592-597
- Poore, G. C. B and S. Rainer, 1974: Distribution and abundance of soft-bottom molluscs in Port Phillip Bay, Victoria, Australia. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, **25**, 371-411
- Poore, G. C. B and J. D. Kudenov, 1978a: Benthos of the port of Melbourne: The Yara River and Hobsons Bay, Victoria. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, **29**, 141-155
- Poore, G. C. B and J. D. Kudenov, 1978b: Benthos around an outfall of the Werribee sewage-treatment farm, Por Phillip Bay, Victoria. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, **29**, 157-167
- Poore, G. C. B and S. Rainer, 1979: A three-year study of benthos of muddy environments in Port Phillip Bay, Victoria. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.*, **9**, 477-497
- Power, A. J. and R. L. Walker, 2002: Growth and gametogenic cycle of the blood ark, *Anadara ovalis* (Bruguere, 1789) in coastal Georgia. *J. Shellfish Res.*, **21**(1), 157-162
- Rainer, S. F. and R. C. Fitzhardinge, 1981: Benthic communities in an estuary with periodic deoxygenation. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, **32**, 227-243
- Rainer, S. F., 1985: Population dynamics and production of the bivalve *Abra alba* and implications for fisheries production. *Mar. Biol.*, **85**, 253-262
- Roberts, C.M., Bohnsack, J.A., Gell, F., Hawkins, J.P. and R. Goodrudge, 2001: Effects of marine reserves on adjacent fisheries. *Science*, **294**(5548), 1920-1923
- Rodwell, L.D., Barbier, E.B., Roberts, C.M. and T.R. McClanahan, 2003: The importance of habitat quality for marine reserve fishery linkages. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **60**(2), 171-181
- Rose, R. A., Dybdahl, R. E. and S. Harders, 1990: Reproductive cycle of the western Australian silverlip pearl oyster *Pinctada maxima* (Jameson) (Mollusca: Pteriidae). *J. Shellfish Res.*, **9**(2), 261-272
- Rosenberg, R., Nilsson, H.C. and J. Diaz, 2001: Response of benthic fauna and changing sediment redox profiles over a hypoxic gradient. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.*, **53**, 343-350
- Rosenberg, R., Agrenius, S., Helman, B., Nilsson, H.C. and K. Norling, 2002: Recovery of marine benthic habitats and fauna in a Swedish fjord following improved oxygen conditions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **234**, 43-53
- Saito, H. Ueno, M. and I. Hayashi, 1998: Temporal fluctuation in the abundance of a semelid bivalve, *Theora fragilis* (A. Adams) in Maizuru Bay, Sea of Japan. *Hydrobiologia*, **375/376**, 151-163
- 櫻井 泉・蔵田 護・宮本建樹, 1992a: 苦小牧におけるバカガイの産卵期について. 日水誌, **58**(7), 1279-1283
- 櫻井 泉・宮本建樹・蔵田 護, 1992b: 苦小牧および静内におけるホッキガイの産卵期について. 北水試研報, **39**, 45-52
- 讃岐田訓・岡本弘子・人見宗男, 1981: 内湾性指標種の季節変動について. *Bull. Japanese Soc. Sci. Fish.*, **47**(7), 863-869
- Saucedo, P. and M. Monteforte, 1997: Breeding cycle of pearl oysters *Pinctada mazatlanica* and *Pteria sterna* (Bivalvia: Pteridae) at Bahia de la Paz, Baja California Sur, Mexico. *J. Shellfish Res.*, **16**(1), 103-110
- Saucedo, P., Racotta, L., Villarreal, H. and M. Monteforte, 2002: Seasonal changes in the histological and biochemical profile of the gonad, digestive gland, and muscle of the Calafia Mother-of-

- Pearl oyster, *Pinctada mazatlanica* (Hanley, 1856) associated with gametogenesis. *J. Shellfish Res.*, **21** (1), 127-135
- Seapy, R., 1974: The introduced semelid bivalve *Theora (Endopleura) lubrica* in bays of southern California. *Veliger*, **16** (4), 385-387
- Seitz, R.D., R.N. Lipcius, Hines, A.H. and D.B. Eggleston, 2001: Density-dependent predation, habitat variation, and the persistence of marine bivalve prey. *Ecology*, **82** (9), 2435-2451
- Sephton, T. W., 1987: The reproductive strategy of the Atlantic surf clam, *Spisula solidissima*, in Prince Edward Island, Canada. *J. Shellfish Res.*, **6** (2), 97-102
- Shaffer, G. P. and M. J. Sullivan, 1988: Water column productivity attributable to displaced benthic diatoms in well-mixed shallow estuaries. *J. Phycol.*, **24**, 132-140
- 鹿谷麻夕, 2000: 沖縄島東海岸の砂浜潮間帯におけるナミノコガイ *Donax cuneatus* の加入と繁殖パターン。沖縄生物学会誌, **38**, 33-40
- Siddon, C. E. and J. D. Witman, 2003: Influence of chronic, low-level hydrodynamic forces on subtidal community structure. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **261**, 99-110
- Smith, R.D., Ammann, A., Bartoldus, C. and M.M. Brinson, 1995: *An approach for assessing wetland functions using hydrogeomorphic classification, reference wetlands, and functional indices*. Technical Report EWP-DE-9, US Army Engineer Waterways Experiment Station, Vicksburg, MS
- Snelgrove, P. V. R., Grassle, J. P. and C. A. Butman, 1998: Sediment choice by settling larvae of the bivalve, *Spisula solidissima* (Dillwyn), in flow and still water. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **231**, 171-190
- Snelgrove, P. V. R., Grant, J. and C. A. Pilditch, 1999: Habitat selection and adult-larvae interaction in settling larvae of soft-shell clam *Mya arenaria*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **182**, 149-159
- Soria, R. G., Pascual, M. S. and V. H. F. Cartes, 2002: Reproductive cycle of the Cholga paleta, *Atrina seminuda* Lamarck, 1819 (Bivalvia: Pinnidae) from northern Patagonia, Argentina. *J. Shellfish Res.*, **21** (2), 479-488
- Sudet, J. H. and J. B. Lee, 1984: Seasonal variations in gamete development in the Iceland scallop, *Chlamys islandica*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **64** (2), 411-416
- Supan, J. and C. A. Wilson, 2001: Analyses of gonadal cycling by oyster broodstock, *Crassostrea virginica* (Gmelin), in Louisiana. *J. Shellfish Res.*, **20** (1), 215-220
- 鈴木輝明・青山裕晃・中尾 徹・今尾和正, 2000: マクロベントスによる水質浄化機能を指標とした底質基準試案-三河湾浅海部における事例研究-。沿岸海洋研究, **64** (2), 85-93
- 高島葉二, 2001: 鹿島灘はまぐりの産卵期 - II 卵巣の季節的変化と産卵期の変動。茨城水試研報, **39**, 7-14
- 玉井恭一, 1993: シズクガイの貧酸素耐性。日本水産学会誌, **59** (4), 615-620
- Tamai, K., 1996: Temporal tolerance of larval *Theora fragilis* (Bivalvia: Semelidae) to hypoxic conditions. *Fish. Sci.*, **62** (6), 996-997
- Tenore, K., 1983: What controls the availability to animals of detritus derived from vascular plants: Organic nitrogen enrichment or caloric availability? *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **10**, 307-309
- Tettelbach, S. T., Smith, C. F., Smolowitz, R., Tetrault, K. and S. Dumais, 1999: Evidence for fall spawning of northern bay scallops *Argopecten irradians irradians* (Lamarck 1819) in New York. *J. Shellfish Res.*, **18** (1), 47-58
- Thiebaut, E., Dauvin, J.-C. and Y. Lagadeuc, 1992: Transport of *Owenia fusiformis* larvae (Annelida: Polychaeta) in the bay of Seine. I. Vertical distribution in relation to water column stratification and ontogenic vertical migration. *Mar. Eco. Prog. Ser.*, **80** (1), 29-39.
- Thorson, G., 1950: Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biol. Rev.*, **25**, 1-45
- Tirado, C. and C. Salas, 1998: Reproduction and fecundity of *Donax trunculus* L., 1758 (Bivalvia: donacidae) in the littoral of Malaga (southern Spain). *J. Shellfish Res.*, **17** (1), 169-176
- Tirado, C. and C. Salas, 1999: Reproduction of *Donax venustus* Poli 1795, *Donax semistriatus* Poli 1795 and intermediate morphotypes (Bivalvia: Donacidae) in the littoral of Malaga (southern Spain). *Mar. Ecol.*, **20** (2), 111-130
- Trotta, P. and C. A. Cordisco, 1998: Gonadal maturation, conditioning, and spawning in the labora-

- tory and maturation cycle in the wild of *Cerastoderma glaucum* Bruguiere. *J. Shellfish Res.*, **17** (4), 919-923
- Tsutsumi, H. and T. Kikuchi, 1984: Study of the life history of *Capitella capitata* (Polychaeta: Capitellidae) in Amakusa, south Japan including a comparison with other geographical regions. *Mar. Biol.*, **80**, 315-321
- Tsutsumi, H., 1987: Population dynamics of *Capitella capitata* (Polychaeta Capitellidae) in an organically polluted cove. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **36**, 136-149
- Tsutsumi, H., 1990: Population persistence of *Capitella* sp. (Polychaeta Capitellidae) on a mud flat subject to environmental disturbance by organic enrichment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **63**, 147-156
- Tsutsumi, H., 1995: Impact of fish net pen culture on the benthic environment of a cove in south Japan. *Estuaries*, **18** (1A), 108-115
- Tsutsumi, H. and M. Fukuyama, 1996: Nutritional conditions influence the larval development in a capitellid polychaete, *Capitella* sp.1. *5th Int. Polychaete Conf.*
- Turner, E. J., Zimmer-Faust, R. K., Palmer, M. A., Luckenbach, M. and N. D. Pentcheff, 1994: Settlement of oyster (*Crassostrea virginica*) larvae: Effects of water flow and a water-soluble chemical cue. *Limnol. Oceanogr.*, **39** (7), 1579-1593
- Underwood and Keough, 2001: Supply-side ecology. The nature and consequences of variations in recruitment of intertidal organisms. In: Bartness, M. D., Gaines, S. D. and M. E. Hay (eds), *Marine community ecology*, 183-200
- Ursin, E., 1963: On the incorporation of temperature in the von Bertalanffy growth equation. *Medd. Dan. Fisk.- Havunders.*, **4**, 1-16
- US Fish and Wildlife Service, 1980: *Habitat evaluation procedures (HEP)*
- Vandermeer, J. H. and D. E. Goldberg, 2003: *Population ecology*, Princeton Univ. Press, Princeton, NJ
- Villalejo-Fuerte, M., Garcia-Dominguez, F. and R. I. Ochoa-Baez, 1995: Reproductive cycle of *Glycymeris gigantea* (Reeve, 1843) (Bivalvia: Glycymerididae) in Bahia Concepcion, Baja California Sur, Mexico. *Veliger*, **38** (2), 126-132
- Villalejo-Fuerte, M., Ceaballos-Vazquez, B. P. and F. Garcia-Dominguez, 1996: Reproductive cycle of *Laevicardium elatum* (Sowerby, 1833) (Bivalvia: Cardidae) in Bahia Concepcion, Baja California Sur, Mexico. *J. Shellfish Res.*, **15** (3), 741-745
- Villalejo-Fuerte, M. and F. Garcia-Dominguez, 1998: Reproductive cycle of *Spondylus leucacanthus* Broderip, 1833 (Bivalvia: Spondylidae) at Isla Danzante, Gulf of California. *J. Shellfish Res.*, **17** (4), 1037-1042
- Villalejo-Fuerte, M., Arellano-Martinez, M., Ceaballos-Vazquez, B. P. and F. Garcia-Dominguez, 2002: Reproductive cycle of *Spondylus callicifer* Carpenter, 1857 (Bivalvia: Spondylidae) in the Bahia de Loreto National Park, Gulf of California, Mexico. *J. Shellfish Res.*, **21** (1), 103-108
- Von Oertzen, J. A., 1972: Cycles and rates of reproduction of six Balthic Sea bivalves of different zoogeographical origin. *Mar. Biol.*, **14**, 143-149
- Wada, E. and A. Hattori, 1991: *Nitrogen in the sea: forms, abundances, and rate processes*. CRC Press, Boca Raton, FL
- Walker, R. L. and P. B. Heffernan, 1994: Temporal and spatial effects of tidal exposure on the gametogenic cycle of the northern quahog, *Mercenaria mercenaria* (Linnaeus, 1758), in coastal Georgia. *J. Shellfish Res.*, **13** (2), 479-486
- Walker, R. L. and A. J. Power, 2001: Growth and gametogenic cycle of the crested oyster, *Ostrea equestris* (Say, 1834), in coastal Georgia. *J. Shellfish Res.*, **20** (3), 945-949
- Wei, L., Shu, Y., Guan, F., Han, Y. and Z. Yu, 1982: A preliminary survey on the biology of *Saxidomus purpuratus*. *J. Fish. China*, **6** (1), 1-8
- Weisberg, S.B., Ranasinghe, J.A., Schaffner, L.C., Diaz, R.J., Dean, D.M. and J.B. Frithsen, 1997: An estuarine benthic index of biotic integrity (B-IBI) for Chesapeake Bay. *Estuaries*, **20** (1), 149-158
- Willan, R. C., 1985: Successful establishment of the Asian mussel *Musculista senhousia* in New Zealand. *Records of the Auckland Institute and Museum*, **22**, 85-96
- Willis, T. J. and M.J. Anderson, 2003: Structure of sryptic reef fish assemblages: relationship with habitat characteristics and predator density. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **257**, 209-221
- Wilson, R. S., Heislars, S. and G. C. B. Poore, 1998: Changes in benthic communities of Port Phil-

- lip Bay, Australia, between 1969 and 1995. *Mar. Freshwater Res.*, **49**, 847-861
- Xie, Q. and G. M. Burnell, 1994: A comparative study of the gametogenic cycles of the clam *Tapes philippinarum* (A. Adams and Reeve 1850) and *Tapes decussatus* (Linnaeus) on the south coast of Ireland. *J. Shellfish Res.*, **13**(2), 467-472
- Yamada, H. and M. Kayama, 1987: Liberation of nitrogenous compounds from bottom sediments and effect of bioturbation by small bivalve, *Theora lata* (Hinds). *Estuar. Coast. Shelf. Sci.*, **24**, 539-555
- 山田一裕, 2000: 貝類の水質浄化作用に及ぼす感潮域の環境因子. 河川環境管理財団編, 感潮河川の水環境特性に関する研究, 119-130
- Yamasaki, M., 1993: Reproductive Cycle of the bivalve *Barnea dilatata* in Ariake Bay. *Bull. Seikai. Natl. Fish. Res. Inst.*, **71**, 17-31
- 柳 哲雄・阿部良平, 2003: 有明海の塩分と河川流量から見た海水交換の経年変動, 海の研究, **12**(3), 269-275
- 安永義暢, 1980: 日本海産コタマガイの資源生物学的研究. 日水研報告, **31**, 87-113
- 横山 寿・林 勇夫・浜中雄一, 1977: 若狭湾由良川沖海域における底生動物の分布について - 春季相 -, 京都府立水産試験場報告, 昭和50年度, 53-65
- Yokoyama, H., 1991: *Ecological studies on the pollution-indicator species of the spionid polychaete*. Kytoto Univ. Ph.D thesis
- Yokoyama, H., 1995: Effects of fish farming on macroinvertebrates: Comparison of three localities suffering from hypoxia. *UJNR Tech. Rep.*, **24**, 17-24
- 横山 寿, 1995: 大村湾のマクロベントス群集 - II 種組成と水域区分. 養殖研報, **24**, 55-72
- 横山 寿・杜多哲・阿保勝之・山本茂也, 1996: 五ヶ所湾のマクロベントス相: 1993年と1941年の比較. 養殖研報, **25**, 23-42
- Yokoyama, H. and Y. Ishihi, 2003: Feeding of the bivalve *Theora lubrica* on benthic microalgae: isotopic evidence. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **255**, 303-309
- Zajac, R. N. and R. B. Whitlatch, 1982: Responses of estuarine infauna to disturbance. I. Spatial and temporal variation of initial recolonization. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **10**, 1-14
- Zimmer-Faust, R. K. and M. Tamburri, 1994: Chemical identity and ecological implications of a waterborne, larval settlement cue. *Limnol. Oceanogr.*, **39**(5), 1075-1087