懸濁物食性二枚貝と植物プランクトンを通じた 窒素循環に関する従来の研究の問題点 (総説)

山 室 真 澄

(工業技術院地質調査所)

Problems in Studying Nitrogen Cycling through Filter-Feeding Bivalve and Phytoplankton: A Review.

MASUMI YAMAMURO

Abstract

YAMAMURO, MASUMI (Geological Survey of Japan). 1992. Problems in Studying Nitrogen Cycling through Filter-Feeding Bivalve and Phytoplankton: A Review. *Benthos Research*, 42: 29-38.

This article reviews recent studies on filtration and ammonium excretion rates of filter-feeding bivalves. Many of the studies emphasized the controlling role of filter-feeding bivalves in material cycling between the water column and the sediments. However, the application of metabolic rates measured *in vitro* to *in situ* nitrogen cycling includes some problems. For example, measurements of metabolic rate without sediments cause an artificial stress on infaunal bivalves. Concentration of suspended materials also affects the rates of filtration and ammonium excretion of filter-feeding bivalves. Constructing a desirable apparatus for measuring bivalve metabolism therefore requires considerable effort to simulate *in situ* environment. From this point of view, batch type experiments are not suitable because they require a measurable change in concentration of the objectives in a closed system, which usually induces artificial stress on bivalves. Continuous incubation technique in an open system is presumed to create less stress, and it also enables the repeated measurement with same animal. Another problem in recent works is that they mostly concentrated on the effect of bivalves on either taking up or supplying nutrients to phytoplankton. Since both effects take place simultaneously, studies must pay attention the concomitant analysis of both effects in the natural environment.

はじめに

アサリやカキ・ムラサキイガイなどの懸濁物食性二枚貝は、ラグーンや内湾のような、閉鎖的であるため

に富栄養化しやすい沿岸域で優占することが多い。一部の水域ではその生物量が非常に大きいために、摂食を通じて植物プランクトンが異常増殖するのを防いでいる可能性が指摘されている (OFFICER *et al.*, 1982)。しかし一方では二枚貝によるアンモニアやリン酸態リンなどの栄養塩類の排出量も大きいため、富栄

1991年1月28日受付: 1991年9月27日受理

養水域で植物プランクトンが活発な一次生産を維持する上で、重要な役割を果たしているとの指摘もなされている (KAUTSKY & WALLENTINUS, 1980; PROSCH & MCLACHLAN, 1984)。このように、懸濁物食性二枚貝は摂食と排泄を通じて、植物プランクトンの存在量や生産速度に何らかの影響を及ぼしていると推測されている。

沿岸域での窒素循環における懸濁物食性二枚貝の役割を考えると、まず二枚貝は濾過によって水中の懸濁

態窒素を摂取する (Fig. 1, Filtration)。摂取した懸濁態窒素の一部は消化管から吸収され、残りは糞や偽糞の形で排出される (Fig. 1, Egestion)。吸収された窒素の一部は溶存態の形で排出され (Fig. 1, Excretion)、残りは体組織となる。さらに個体の一部は生殖物質として最終的には外部に放出され、また個体そのものも他の動物によって捕食されて食物連鎖系に入るか、死後、腐食連鎖系に入る。このように懸濁物食性二枚貝をめぐる窒素循環は、摂取・排泄に伴う循環と、体組

Fig. 1 Schematic diagram showing the nitrogen cycle in shallow water areas. Dark arrows specify nitrogen flux through filter-feeding bivalves. (PON : particulate organic nitrogen DIN : dissolved inorganic nitrogen DON : dissolved organic nitrogen)

織として同化されてからの循環とに大きく分かれるが、摂食と排泄に伴う循環は一次生産者である植物プランクトンと直接関わることから、水域での物質循環を考える上で極めて重要である。そこで本稿では懸濁物食性二枚貝の摂食・排泄に関する従来の報告から、特に窒素について、定量的に検討する上での問題点を指摘する。

1. 懸濁物食性二枚貝による窒素の摂取

1-1 摂食の仕組み

二枚貝類は鰓の形態によって原鰓類（ソデガイ・クルミガイなど）・糸鰓類（ムラサキイガイ・アカガイなど）・真弁鰓類（アサリ・シジミ・ハマグリなど）・隔鰓類（シャクシガイなど）に分類できる。そのうち、懸濁物食を行うのは主として糸鰓類と真弁鰓類である。前者は水管を形成せず、殻を半開して濾過を行い、表在性のものが多い。これに対して後者は水管を形成し、そこから水を取り入れて外套腔内で濾過を行い、内在性のものが多い。

懸濁物食性の二枚貝は、環境水を鰓で濾過することによって、そこに懸濁している粒子を捕捉する。鰓は酸素を取り込む器官でもあるが、通常は摂取のために、酸素の取り込みに必要な量よりも遙かに多くの水を濾過している（JØRGENSEN *et al.*, 1986）。濾過によって二枚貝が粒子を捕捉する方法について、かつては鰓によって単純に篩い分けられると考えられていたが（DRAL, 1967; MOORE, 1971）、最近の研究では繊毛は篩としてよりはむしろ水流を起こす機能を果たし（JØRGENSEN, 1981a）、粒子の捕捉はこの繊毛が流れを調節して行っていると考えられている（JØRGENSEN, 1981b, 1983; LABARBERA, 1984）。

1-2 濾過速度の測定方法と変化の要因

濾過する水流の速度（水量・時間⁻¹）を調べるには、流量を直接測定する方法（COUGHLAN & ANSELL, 1964; DRINNAN, 1964; FAMME *et al.*, 1986; MEY-HÖFER, 1985）と、特定の粒子の捕捉率を100%として、その減少を測定する間接法とがある。間接法は直接法よりも測定が簡便に行えるので、二枚貝の濾過速度を測定した報告は間接法によるものが多い。しかし実際には粒子の捕捉率は100%とは限らない。例えば粒径が変化すると捕捉率も変わることが、複数の種について報告されている（VAHL, 1972; MØHLENBERG & RIISGÅRD, 1978; BERRY & SCHLEYER, 1983;

WRIGHT *et al.*, 1982; LUCAS *et al.*, 1987; RIISGÅRD, 1988）。従ってある粒子の減少を用いて得られた濾過速度が、他の粒子を用いて得られた濾過速度と一致しないこともある。ただし個体のサイズが異なっても、各粒径での捕捉効率ほぼ同じであることが複数種について報告されている（MØHLENBERG & RIISGÅRD, 1978; LUCAS *et al.*, 1987）。

また間接法による濾過速度の測定の大部分は、閉鎖系の中に動物を入れて、その中の粒子の濃度の減少を測定する方法を用いている（以後このように、閉鎖系内での濃度変化からフラックスを求める方法を「バッチ式」と呼ぶ）。このような方法では動物が糞を出す誤差の原因になり（HILDRETH, 1980）、また経過時間と共に粒子の濃度が減少するので、長期にわたる測定はできないという欠点がある。

濾過速度（ F : 濾過量・時間⁻¹）は個体の条件と環境の条件とによって変化する。このうち個体側の条件として体サイズ（ S : 軟体部乾重量か殻長・殻高）と濾過速度との関係は、

$$F = aS^b \quad (a, b \text{ は定数}) \dots\dots\dots \textcircled{1}$$

の形で近似できる場合が多い。①式で F を $l \cdot h^{-1}$ で、 S を軟体部乾重量（ g ）で表すと、 b の値は0.6~0.8になる傾向がある（Table 1）。このような関係が体サイズと濾過速度との間に成り立つのは、鰓の面積と体サイズ S との間に aS^b の関係が成り立つためであると考えられている（WALNE, 1972; BAYNE *et al.*, 1976a）。

ただし S を軟体部乾重量で表す場合、種類によっては放卵・放精の前後で軟体部乾重量が数割以上異なることから、比較する際には注意を要する。例えば *Corbicula japonica* ヤマトシジミの場合は夏季に産卵が行われると考えられているが（川島・後藤, 1988）、それに対応して総重量（湿重量）に対する軟体部乾重量が大幅に減少し、6月には4.2%であったのが7月には3.1%、8月には2.2%であった（島根県水産試験場, 1984）。

濾過速度に影響する環境側の条件としては、懸濁物の濃度と水温とがあげられる。まず懸濁物の濃度については、ある限度までは影響を与えないが、その濃度を超えると濾過速度が減少することが複数種について報告されている（SANINA, 1975; GRIFFITHS, 1980a）。また *Mercenaria mercenaria* ホンビノスガイについては、鉍物質の懸濁物が44mg/l⁻¹以上になると濾過速度が減少するために有機物の取り込み量も減り、引いては成長量も減少することが指摘されている（BRICELJ

Table 1 Coefficient of correlation (r^2) between filtration rate F ($l\ h^{-1}$) and dry flesh weight w (g) as described by the equation $F=aW^b$. Number of samples is given in n . Level of significance for r^2 is not described in most studies. "ND" denotes not described

Species	Weight (g)	Temperature ($^{\circ}C$)	n	a	b	r^2
<i>Cardium echinatum</i> ¹⁾	0.080-2.130	10-13	10	4.22	0.62	0.99
<i>Cardium edule</i> ¹⁾	0.028-0.173	10-13	9	11.6	0.70	0.97
²⁾	0.02-0.5	10	16	2.00	0.58	ND
<i>Mytilus edulis</i> ¹⁾	0.011-1.361	10-13	6	7.45	0.66	0.99
<i>Choromytilus meridionalis</i> ³⁾	0.02-3.2	18	18	5.37	0.60	0.86
<i>Perna perna</i> ⁴⁾	0.003-3.416	20	97	8.85	0.66	0.97
<i>Geukensia demissa</i> ⁵⁾	0.1-1.1	ND (Summer)	18	3.48	0.39	0.41
⁶⁾	0.009-1.039	28	18	6.15	0.83	0.95
<i>Modiolus modiolus</i> ¹⁾	0.058-1.555	10-13	7	6.00	0.75	0.99
<i>Arctica islandica</i> ¹⁾	0.011-1.310	10-13	7	5.55	0.62	0.99
<i>Crassostrea virginica</i> ⁶⁾	0.063-0.994	28	10	6.79	0.73	0.76
<i>Mercenaria mercenaria</i> ⁶⁾	0.017-2.387	28	6	1.24	0.80	0.98

¹⁾ MØHLENBERG and RIISGARD (1979)

²⁾ VAHL (1972)

³⁾ GRIFFITHS (1980)

⁴⁾ BERRY and SCHLEYER (1983)

⁵⁾ JORDAN and VALIELA (1982)

⁶⁾ RIISGARD (1988)

et al., 1984a). しかしそれぞれの種にとって生息場所における通常の懸濁物の濃度は、濾過速度の減少を引き起こすレベルより低いと考えられている (JØRGENSEN, 1975).

水温については、*Ostrea edulis* イタボガキ類のように温度が高い時期ほど濾過速度が大きいもの (WALNE, 1972) と、*Choromytilus meridionalis* イガイ類のように季節変化にともなう水温の変化に影響されないもの (GRIFFITHS, 1980a) とがある。しかし前者に当たる種類でも、それまでに順化していた水温との差が大きい場合には、高い水温で逆に低い濾過速度を示すことがある (例えば *Mytilus edulis* ムラサキイガイについて、BAYNE *et al.*, 1976a)。従って水温と濾過速度との関係を調べるには、少なくとも5週間は温度順化させるべきであるとの報告もある (MCLUSKY, 1973)。これらの環境条件以外にも、塩分の急激な変化が濾過速度に影響することが *Mytilus edulis* について指摘されている (BAYNE *et al.*, 1976a)。

このように濾過速度は環境の様々な要因の影響を受けるので、生息場所での濾過による懸濁物取り込み速度を正確に見積もるには、現場における個々の環境要因の値が不可欠となる。また二枚貝は環境の変化に敏感なものが多く、同一条件での実験においてさえ測定

値の変動が大きいことが、表在性の *Mytilus edulis* について指摘されている (JØRGENSEN, 1975)。内在性の種の場合はさらに堆積物の有無が濾過速度に影響するため、一層の困難が予想される。例えば MØHLENBERG & RIISGARD (1979) は、内在性二枚貝の濾過速度を動物が堆積物に埋没した自然な状態でバッチ式の間接法で測定した。その結果、動物を堆積物から取り出してバッチ式の間接法で測定した従来の報告より3~6倍高い値を得ており、この原因として堆積物の有無による動物の反応の違いを指摘している。また DOERING & OVIATT (1986) は沿岸環境を模倣した大規模な実験水槽「メソコスム」(252m²×5m, うち堆積物の深さは37 cm) で¹⁴Cを用いて *Mercenaria mercenaria* による biodeposition 速度を測定した。その結果を、堆積物を用いないバッチ式の間接法で測定した濾過速度から見積られた値と比較したところ、濾過速度から見積られた値は、メソコスムでの観測値より10倍以上大きかった。

1-3 二枚貝による懸濁物の摂取が沿岸域での物質循環に与える影響

以上に述べた理由から、生息場所での二枚貝による懸濁物取り込み速度の推定値には、現段階では不確定

要素が多いと考えられる。しかしながら、二枚貝の濾過による懸濁物の摂取が水域の物質循環に大きな影響を与えていると推測する研究は少なくない。CLOERN (1982) は栄養塩が十分にある南サンフランシスコ湾での植物プランクトン濃度が予測される濃度より低いことを指摘し、計算の結果から、動物プランクトンによる摂取や水流による運搬は濃度低下の原因ではないとした。さらに、湾内に生息する二枚貝 *Musculus senhousia* ホトトギスガイ、*Tapes japonica* アサリ、*Gemma gemma* マメツブガイによる 1 日当りの濾水量の推測値が湾内の全水量に匹敵することを指摘し、これらの二枚貝による摂取効果によって植物プランクトンの濃度が少なく抑えられている可能性が最も高いと報告している。同様に COHEN *et al.* (1984) はポトマック川の下流域において、内在性二枚貝 *Corbicula fluminea* タイワンシジミの侵入にともなって夏季における植物プランクトン濃度が減少したことを報告し、その原因が *C. fluminea* による摂取効果である可能性を指摘している。また CARLSON *et al.* (1984) は間口の狭い入り江で満潮時と干潮時の植物プランクトン濃度を測定し、入江から出てくる水での植物プランクトン濃度の減少の 50% は、入江内に生息する二枚貝 *Mytilus edulis* と *Mya arenaria* オオノガイ類による濾過で説明できると推測している。さらに DOERING & OVIATT (1986) はメソコスムを用いた実験から、*Mercenaria mercenaria* の有無によって粒子の堆積速度が 58% 異なり、その原因は *M. mercenaria* による biodeposition 作用であるとしている。

2. 懸濁物食性二枚貝による窒素の同化と排泄

2-1 同化

二枚貝は捕捉した粒子を消化管に送る前に、一部を偽糞として体外に出す。その際に粒子の質による選択を行っているという指摘が一部の種について成されているが (KJØRBOE & MØHLENBERG, 1981)、その選択機構については不明であるとしている。

消化管に送られた有機物のうち、どのくらいの割合が同化されるかについては種によって大きく異なる (BAYNE & NEWELL, 1983)。また同種であっても粒子の質によって異なる。例えば与えた植物プランクトンの種類の違いによって成長率が 4 倍程度異なること (WALNE, 1970)、軟体部の窒素：グルコース比が変化すること (WALNE, 1973)、同化効率が 82% と高い藻類は、そうでない藻類より腸内での滞留時間が 10 倍以上

大きいこと (BRICELJ *et al.*, 1984b) などが報告されている。珪藻類と緑藻類では前者を摂取した方が高い成長率を示すことが淡水産の *Corbicula fluminea* で報告されているが (LAURITSEN, 1985)、珪藻類は他の藻類よりもリピッドの含有率が高く (TENORE, 1988)、このことが二枚貝の成長に有利に働くと考えられている (PEIRSON, 1983)。

バクテリアに関しても同化効率は一様ではなく、*Mytilus edulis* によるバクテリアの摂取を放射性同位体を用いて測定した報告では、バクテリアの種類によって消化管内で分解されるものと全く分解されないものとが存在した (BRIKBECK & MCHENERY, 1982)。

さらに、同じ個体が同じ種類の粒子を摂取しても水中での濃度によって同化効率が異なることが *Mytilus edulis* (FOSTER-SMITH, 1975) や *Choromytilus meridionalis* (GRIFFITHS, 1980a) について指摘されている。これらの実験では食物として植物プランクトンを与えているが、その濃度がある限度に達するまでは同化効率は 80% 前後であるのに対し、限度を超えるに従って減少した。これについて両報告とも、次のように解釈している。即ち、水中での食物の濃度が増加してもある限度までは濾過速度が一定であるため、一定時間に消化管に送られる食物の量は増加する。一方、一定時間に消化管が吸収する有機物量は一定であるため、結果として食物の濃度がある程度以上になると、同化効率は減少する。

このように粒子の種類や濃度によって同化される割合は変化し、さらに野外の生息場所では生物・非生物を含めた様々な有機物が懸濁している。従って、現場でどの程度の同化効率を示すのかは、その二枚貝が生育している現場の水を用いて測定することが望ましい。実際に野外に存在する懸濁物をどの程度同化するのかを測定した例では、表在性の懸濁物食性二枚貝 *Choromytilus meridionalis* に、約 3 割 (体積比) が植物プランクトンよりなる環境水を与えた際の同化効率は 40% であった (GRIFFITHS, 1980b)。また、同じく表在性の懸濁物食性二枚貝 *Perna perna* ペルナイガイについて、環境水と動物を同時に採集して糞を排出させ、年間を通じた同化効率を CONOVER (1966) の方法で調べた例では、同化率は 40~70% の値を示すことが多かった (BERRY & SCHLEYER, 1983)。

2-2 排泄

消化管まで送られた有機物のうち未消化物は糞として排出され、吸収されたものの一部も溶存態の形で排

出される。

糞・偽糞の排出速度 (E : 排出量 $\cdot$ 時間 $^{-1}$) については、一部の種については軟体部乾重量 (*Geukensia demissa* スジヒバリガイ について JORDAN & VALIELA, 1982) や殻長 (*Perna perna* について BERRY & SCHLEYER, 1983) などの体サイズ (S) との間に $E = aS^b$ の関係が見いだされている。しかしこの現象については前述の濾過速度と異なり、動物の代謝機構に基づいた説明は成されていない。

二枚貝が排出する溶存態窒素のうち特に無機態のものは、一次生産に直接寄与することから窒素循環を考慮する上で重要になる (Fig. 1)。二枚貝が排出する無機態の溶存態窒素の大部分はアンモニアである (BAYNE *et al.*, 1976b)。懸濁物食性二枚貝が排出するアンモニアが水域の窒素循環に大きな影響を与えているとする指摘は多く、バッチ式の実験から排出速度を見積もって、二枚貝の個体群からの排出が底生藻類の要求量に匹敵するという報告や (KAUTSKY & WALLENTINUS, 1980)、水柱のアンモニアの現存量を維持しているという報告 (PROSCH & MCLACHLAN, 1984) がある。

アンモニアの排出速度も濾過速度同様、様々な要因によって変化する。このうち個体側の条件としては、アンモニアの排出速度 (Y : 量 $\cdot$ 時間 $^{-1}$) と体サイズ (S) との関係を $Y = aS^b$ の形で表現できることが経験的に知られている (Table 2)。しかしその原因について代謝機構に基づいた説明はされておらず (BAYNE *et al.*, 1976b)、種類によっては体サイズとの関係が認められないものもある (例えば *Siliqua patula* ダイコクオオミゾガイ について, LEWIN *et al.*, 1979)。また飢餓によるストレスもアンモニアの排出速度に影響する (BAYNE *et al.*, 1976b)。

二枚貝のアンモニア排出速度に影響を及ぼす環境側の条件としては、水温や塩分の急激な変化が排出速度を増加させる (SRNA & BAGGALEY, 1976; LIVINGSTONE *et al.*, 1979)。さらに濾過速度同様、堆積物の有無 (PROSCH & MCLACHLAN, 1984) や実験開始からの時間 (LEWIN *et al.*, 1979) によって同一個体のアンモニア排出速度に有意な差がある。

このように二枚貝のアンモニア排出速度は外界の影響を受けやすく、実験環境そのものがストレスの原因となることから、バッチ式実験での測定値から野外での影響を見積ることを困難にしている。そこで DOERING *et al.* (1987) は二枚貝入りのメソコスムと入れないメソコスムを使用して、内在性の懸濁物食性二枚貝のアンモニア排出速度を、その二枚貝の生息場所での自然環境に近い状態で測定することを試みた。彼らは上記2種類のメソコスムの堆積物からの溶出速度をチェンバーを用いて測定した結果、堆積物から溶出するアンモニアの40%が、現場に高密度に生息する二枚貝 *Mercenaria mercenaria* の寄与であるとした。また MURPHY & KREMER (1985) は *M. mercenaria* が高密度に生息する堆積物上にチェンバーを設置してアンモニアの溶出速度を測定し、二枚貝の生物量と溶出速度との関係を一次近似した結果から *M. mercenaria* の寄与を推測した。その結果、堆積物から溶出するアンモニアに対する *M. mercenaria* の寄与は約80%であるとした。ただしこれらの報告はチェンバー内の懸濁態物質の濃度を同時に測定していないため、実験中に懸濁態物質の濃度が不自然に低下して、二枚貝が飢餓によるストレスの影響を受けていなかったかについては検討していない。

Table 2 Coefficient of correlation (r^2) between ammonium excretion rate E ($\mu\text{g atom N h}^{-1}$) and dry flesh weight W (g) as described by the equation $E = aW^b$. Number of samples is given in n . Level of significance for r^2 is not described in any studies. "ND" denotes not described.

Species	Weight (g)	Temperature ($^{\circ}\text{C}$)	n	a	b	r^2
<i>Mytilus edulis</i> ¹⁾	ND	17	ND	1.0	0.72	ND
<i>Geukensia demissa</i> ²⁾	0.1-1.1	ND (Summer)	20	34	0.47	0.89
<i>Mercenaria mercenaria</i> ³⁾	0.7-4.6	20	60	0.8	0.87	0.82
<i>Corbicula fluminea</i> ⁴⁾	0.002-0.004	23	90	4.4	0.48	0.83

¹⁾ BAYNE *et al.* (1976b)

²⁾ JORDAN and VALIELA (1982)

³⁾ SRNA and BAGGALEY (1976)

⁴⁾ LAURITSEN (1985)

3. 懸濁物食性二枚貝が窒素循環に与える影響を検討する際の問題点

以上検討したように、懸濁物食性二枚貝は摂食・排泄ともに、実験環境によるストレスの影響を受けやすい。また従来の研究では代謝速度を実験的に求める際に、生息場所での水や堆積物を用いることが少なかった。しかし、たとえストレスを受けていなくても現場環境との違いが有意な差を招くことは、例えば粒子の質によって同化効率が異なることから指摘できる。従って、懸濁物食性二枚貝が摂取・排泄を通じて現場の物質循環に与える影響を実験室での測定結果から評価する為には、従来検討されていなかった以下の事項について留意すべきである。

まず、動物が摂取・排泄を行っている現場の水（内在性の場合には堆積物直上水）の水質、特に懸濁物の量と質について、経時変化も含めて知見を得た上で、それに可能な限り近い状態で測定することが望ましい。測定方法についても、バッチ式の測定では経過時間にもなつて懸濁物濃度が減少するなど、実験環境によるストレスの影響が大きいと考えられる。従ってバッチ式以外の方法も用いて結果を比較すべきであろう。バッチ式以外の測定方法として望ましいのは、開放系にした連続インキュベーション式の方法（VAHL, 1972）のように、同一個体の代謝速度をある程度の期間測定できる方法であると考えられる。

さらに従来の研究では、懸濁物食性二枚貝が水域の物質循環に果たす役割を検討する際に、懸濁物摂取による影響か、栄養塩類排泄による影響のどちらかのみを検討することが多かった。また双方を同時に検討した研究でも、代謝を測定した実験は個々に行っている（例えば JORDAN & VALIELA, 1982; LAURITSEN, 1985; NAKAMURA *et al.*, 1988）。この理由の一つとして、栄養塩類の排出の測定時には、その栄養塩を取り込むもの（例えば植物プランクトン）が実験系内に無いことが望ましいことがあげられる。しかし実際の現場では、植物プランクトンを含む粒子がある程度存在する条件下で二枚貝による栄養塩の排出が行われており、懸濁物濃度が不自然に少ないことは、実験が与えるストレスという点でも好ましくない。

またこのような操作上の問題だけでなく、懸濁物食性二枚貝が植物プランクトンに対して捕食者であると同時に栄養塩の供給者でもあることを留意していなければ、現実の物質循環とかけ離れた判断を下す危険がある。例えば、二枚貝の濾過によって植物プランクト

ンの平均濃度は減少するとしても、同時に排泄される栄養塩類によって、一次生産速度はかえって高められている可能性がある。

この可能性を支持する現象として、二枚貝が排出する栄養塩類と堆積物から溶出する栄養塩類とでは窒素とリンの比が異なることがあげられる。一般に植物プランクトンの体成分での窒素とリンの比は16:1(atom)とされている。一方、堆積物から溶出する栄養塩類の窒素とリンの比は6:1(atom)であることから、一次生産が窒素の不足によって制限される可能性が指摘されている（HARRISON, 1980）。これに対し、懸濁物食性二枚貝が排出する栄養塩類の窒素とリンの比は、淡水性の *Corbicula fluminea* で年間を通じて19~52である（LAURITSEN, 1985）。また DOERING *et al.* (1987) がメソコスムの堆積物上にチェンバーを置いて、堆積物から供給される栄養塩類のフラックスを測定した結果では、*Mercenaria mercenaria* が高密度に生息する堆積物からはリン酸態リンの溶出が認められなかった。このように二枚貝を通じて排出される栄養塩類での窒素とリンの比は、溶出によるものと比べて窒素が相対的に高い。従って同じ量の植物プランクトンが水柱から堆積物に取り込まれる場合、その無機化が二枚貝によって為される方がそうでない場合よりも、相対的に窒素分が多い栄養塩として再生産されるため、一次生産者にとって好ましいことになる。

おわりに

以上から、今後、懸濁物食性二枚貝の代謝が一次生産を含めた現場での窒素循環に与える影響を検討するには、まず生息場所の環境条件について調査を行うことが不可欠である。そして現場に近い状態で、摂取から排泄までを同時に測定できる実験系を工夫し、総合的な効果を議論することが望ましい。その際、従来の生理学的な知見を得るために行われた代謝実験にとらわれて、その分野での精度を求める必要はない。あくまでも現場での影響を正確に測定することを目的とする視点に立てば、現場環境（例えば堆積物や現場水）を実験系に取り入れるることによる、ある程度の精度の低下は許容されると考える。

文 献

- BAYNE, B. L. and R. C. NEWELL, 1983. Physiological energetics of marine molluscs. In, *The*

- Mollusca, Vol. 4, Physiology, Part 1*, eds. by A. S. M. SALEUDDIN and K. M. WILBUR, Academic Press, pp. 407-515.
- BAYNE, B. L., J. C. WIDDOWS and R. J. THOMPSON, 1976a. Physiology: I. In, *Marine mussels*, ed. by B. L. BAYNE, Cambridge University Press, pp. 121-206.
- BAYNE, B. L., J. C. WIDDOWS and R. J. THOMPSON, 1976b. Physiology: II. In, *Marine mussels*, ed. by B. L. BAYNE, Cambridge University Press, pp. 207-260.
- BERRY, P. F. and M. H. SCHLEYER, 1983. The brown mussel *Perna perna* on the Natal coast, South Africa: Utilization of available food and energy budget. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 13: 201-210.
- BRICELJ, V. M., R. E. MALOUF and C. DE QUILLFELDT, 1984a. Growth of juvenile *Mercenaria mercenaria* and the effect of resuspended bottom sediments. *Mar. Biol.*, 84: 167-173.
- BRICELJ, V. M., A. E. BASS and G. R. LOPEZ, 1984b. Absorption and gut passage time of microalgae in a suspension feeder: An evaluation of the ^{51}Cr : ^{14}C twin tracer technique. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 17: 57-63.
- BRICKBECK, T. H. and J. G. MCHENERY, 1982. Degradation of bacteria by *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.*, 72: 7-15.
- CARLSON, D. J., D. W. TOWNSEND, A. L. HILYARD and J. F. EATON, 1984. Effect of an intertidal mudflat on plankton of the overlying water column. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 41: 1523-1528.
- CLOERN, J. E., 1982. Does the benthos control phytoplankton biomass in South San Francisco Bay? *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 9: 191-202.
- COHEN, R. R., P. V. DRESLER, E. J. P. PHILLIPS and R. L. CORY, 1984. The effect of the Asiatic clam *Corbicula fluminea* on phytoplankton of the Potomac River, Maryland. *Limnol. Oceanogr.*, 29: 170-180.
- CONOVER, R. J., 1966. Assimilation of organic matter by zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 11: 338-345.
- COUGHLAN, J. and A. D. ANSELL, 1964. A direct method for determining the pumping rate of siphonate bivalves. *J. Cons. Perma. Int. Explor. Mer.*, 29: 205-214.
- DOERING, P. H. and C. A. OVIATT, 1986. Application of filtration rate models to field populations of bivalves: An assessment using experimental mesocosms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 31: 265-275.
- DOERING, P. H., J. R. KELLY, C. A. OVIATT and T. SOWERS, 1987. Effect of the hard clam *Mercenaria mercenaria* on benthic fluxes of inorganic nutrients and gases. *Mar. Biol.*, 94: 377-383.
- DRAL, A. D. G., 1967. The movements of the latero-frontal cilia and the mechanism of particle retention in the mussel (*Mytilus edulis* L.). *Neth. J. Sea Res.*, 3: 391-422.
- DRINNAN, R. E., 1964. An apparatus for recording the water-pumping behaviour of lamelli-branchs. *Neth. J. Sea Res.*, 2: 223-232.
- FAMME, P., H. U. RIISGÅRD and C. B. JØRGENSEN, 1986. On direct measurement of pumping rates in the mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.*, 92: 323-327.
- FOSTER-SMITH, R. L., 1975. The effect of concentration of suspension and inert material on the assimilation of algae by three bivalves. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 55: 411-418.
- GRIFFITHS, R. J., 1980a. Filtration, respiration and assimilation in the black mussel *Choromytilus meridionalis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 3: 63-70.
- GRIFFITHS, R. J., 1980b. Natural food availability and assimilation in the bivalve *Choromytilus meridionalis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 3: 151-156.
- HARRISON, W. G., 1980. Nutrient regeneration and primary production in the sea. In, *Primary productivity in the sea*, ed. by P. G. FALKOWSKI, Plenum Press, pp. 433-460.
- HILDRETH, D. I., 1980. Bioeston production by *Mytilus edulis* and its effect in experimental systems. *Mar. Biol.*, 55: 309-315.
- JORDAN, T. E. and I. VALIELA, 1982. A nitrogen budget of ribbed mussel, *Geukensia demissa*, and its significance in nitrogen flow in a New England salt marsh. *Limnol. Oceanogr.*, 27:

- 75-90.
- JØRGENSEN, C. B., 1975. Comparative physiology of suspension feeding. *Ann. Rev. Physiol.*, 37: 57-79.
- JØRGENSEN, C. B., 1981a. A hydromechanical principle for particle retention in *Mytilus edulis* and other ciliary suspension feeders. *Mar. Biol.*, 61: 277-282.
- JØRGENSEN, C. B., 1981b. Feeding and cleaning mechanisms in the suspension feeding bivalve *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.*, 65: 159-163.
- JØRGENSEN, C. B., 1983. Fluid mechanical aspects of suspension feedings. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 11: 89-103.
- JØRGENSEN, C. B., F. MØHLENBERG and O. STEN-KNUDSEN, 1986. Nature of relation between ventilation and oxygen consumption in filter feeders. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 29: 73-88.
- KAUTSKY, N. and I. WALLENTINUS, 1980. Nutrient release from a Baltic *Mytilus*-red algal community and its role in benthic and pelagic productivity. *Ophelia*, 1: 17-30.
- 川島隆寿・後藤悦郎, 1988. 宍道湖におけるヤマトシジミ D 型幼生の出現時期について. 島根県水産試験場研究報告, 5: 103-112.
- KIØRBOE, T. and F. MØHLENBERG, 1981. Particle selection in suspension-feeding bivalves. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 5: 291-296.
- LABARBERA, M., 1984. Feeding currents and particle capture mechanisms in suspension feeding animals. *Amer. Zool.*, 24: 71-84.
- LAURITSEN, D. D. 1985. Filter-feeding, food utilization, and nutrient remineralization by *Corbicula fluminea* (Bivalvia) and its contribution to nutrient cycling in a North Carolina River. Doctoral Dissertation, North Carolina State University, 130pp.
- LEWIN, J., J. E. ECKMAN and G. N. WARE, 1979. Blooms of surf-zone diatoms along the coast of the Olympic Peninsula, Washington. XI. Regeneration of ammonium in the surf environment by the Pacific razor clam *Siliqua patula*. *Mar. Biol.*, 52: 1-9.
- LIVINGSTONE, D. R., J. WIDDOWS and P. FIETH, 1979. Aspects of nitrogen metabolism of the common mussel *Mytilus edulis*: Adaptation to abrupt and fluctuating changes in salinity. *Mar. Biol.*, 53: 41-55.
- LUCAS, M. I., R. C. NEWELL, S. E. SHUMWAY, L. J. SEIDERER and R. BALLY, 1987. Particle clearance and yield in relation to bacterioplankton and suspended particulate availability in estuarine and open coast populations of the mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 36: 215-224.
- MCLUSKY, D. S., 1973. The effect of temperature on the oxygen consumption and filtration rate of *Chlamys (Aequipecten) opercularis* (L.) (Bivalvia). *Ophelia*, 10: 141-154.
- MEYHÖFER, E., 1985. Comparative pumping rates in suspension-feeding bivalves. *Mar. Biol.*, 85: 137-142.
- MØHLENBERG, F. and H. U. RIISGÅRD, 1978. Efficiency of particle retention in 13 species of suspension feeding bivalves. *Ophelia*, 17: 239-246.
- MØHLENBERG, F. and H. U. RIISGÅRD, 1979. Filtration rate, using a new indirect technique, in thirteen species of suspension-feeding bivalves. *Mar. Biol.*, 54: 143-147.
- MOORE, H. J., 1971. The structure of the latero-frontal cirri on the gills of certain lamellibranch molluscs and their role in suspension feeding. *Mar. Biol.*, 11: 23-27.
- MURPHY, R. C. and J. N. KREMER, 1985. Bivalve contribution to benthic metabolism in a California Lagoon. *Estuaries*, 8: 330-341.
- NAKAMURA, M., M. YAMAMURO, M. ISHIKAWA and H. NISHIMURA, 1988. Role of the bivalve *Corbicula japonica* in the nitrogen cycle in a mesohaline lagoon. *Mar. Biol.*, 99: 369-374.
- OFFICER, C. B., T. J. SMAYDA and R. MANN, 1982. Benthic filter feeding: A natural eutrophication control. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 9: 203-210.
- PEIRSON, W. M., 1983. Utilization of eight algal species by the bay scallop, *Argopecten irradians concentricus* (Say). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 68: 1-10.
- PROSCH, R. M. and A. MCLACHLAN, 1984. The regeneration of surf-zone nutrient by the sand

- mussel, *Donax serra* RÖDING. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 80: 221-233.
- RIISGÅRD, H. U., 1988. Efficiency of particle retention and filtration rate in 6 species of North-east American bivalves. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 45: 217-223.
- SANINA, L. V., 1975. Rate and intensity of filtration of some bivalved mollusks of the Caspian Sea. *Okeanologiya*, 15: 496-498.
- 島根県水産試験場, 1984. 昭和58年度赤潮対策技術開発試験報告書, 島根県, 島根, 87pp.
- SRNA, R. F and A. BAGGALEY, 1976. Rate of excretion of ammonia by the hard clam *Mercenaria mercenaria* and the American oyster *Crassostrea virginica*. *Mar. Biol.*, 36: 251-258.
- TENORE, K. R., 1988. Nitrogen in benthic food chains. In, *Nitrogen cycling in coastal marine environment*, eds. by T. H. BLACKBURN and J. SØRENSEN, Wiley & Sons, pp. 191-206.
- VAHL, O., 1972. Porosity of the gill, oxygen consumption and pumping rate in *Cardium edule* (L) (Bivalvia). *Ophelia*, 10: 109-118.
- WALNE, P. R., 1970. Studies on the food value of nineteen genera of algae to juvenile bivalves of the genera *Ostrea*, *Crassostrea*, *Mercenaria* and *Mytilus*. *Fish. Invest. London, Ser. II*, 26, 5: 1-62.
- WALNE, P. R., 1972. The influence of current speed, body size and water temperature on the filtration rate of five species of bivalves. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 52: 345-374.
- WALNE, P. R., 1973. Growth rates and nitrogen and carbohydrate contents of juvenile clams, *Saxidomus giganteus*, fed three species of algae. *J. Fish. Res. Bd, Can.*, 30: 1825-1830.
- WRIGHT, R. T., B. R. COFFIN, C. P. ERSING and D. PEARSON, 1982. Field and laboratory measurements of bivalve filtration of natural marine bacterioplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 27: 91-98.

305 つくば市東1-1-3
地質調査所海洋地質部
山室真澄