

## 干潟・浅場における二枚貝の水質浄化能の推定方法に関する考察 —ろ過速度測定において考慮すべき諸条件—

小関 祥子

### 1. はじめに

東京湾のような内湾域は、陸域から海域への富栄養物質の負荷に伴い、夏季になると赤潮や青潮が発生しやすい。そこで現在注目されているのが、干潟や浅場が持つ水質浄化機能である。干潟には、地形や潮汐などの環境の多様性に伴い、さまざまな生物が生息する。そしてそれらの生物は、食物連鎖などを通じて、環境水中に含まれる栄養塩や有機物の除去に役立っていることが知られている。中でも懸濁物食性二枚貝は、その摂食を通じて植物プランクトンの異常増殖を防いでいるといわれるほど水質の浄化に大きく関与しており (Officer et al., 1982)、アサリやヤマトシジミといった水産有用種も多いため、さまざまな二枚貝においてその水質浄化能が注目されている。そこで今回は、二枚貝のろ過速度の測定方法についてまとめた。

### 2. 干潟・浅場の二枚貝の水質浄化機能とは

陸域における水処理は、水中の有機物の分解除去、さらにそれら処理水からの窒素・リンの除去の2つに分けられ、前者は二次処理、後者は三次処理や高度処理と呼ばれている。鈴木 (2000) は、干潟や浅場における水質浄化機能をこれらの水処理と対比させ整理している。二次処理機能には①ろ過食性マクロベントスによる水中の有機懸濁物の直接除去、②堆積物食性マクロベントス、メイオベントス、バクテリアの摂食・分解による沈降有機物の堆積や水中への再懸濁の防止が相当し、三次処理機能には③脱窒、④漁獲による取り上げ、⑤鳥などによる搬出、⑥深泥への埋没、⑦海藻類による栄養塩の取り込みと干潟などへの一

時的貯留や湾外への流出などが相当する。本稿では二次処理的機能である①のろ過性マクロベントスのうち、特に二枚貝の有機懸濁物のろ過速度について、その測定例と注意点について述べる。

### 3. 二枚貝のろ過速度 (摂食速度) の測定例

#### 1) 実験系の種類

二枚貝がろ過する単位時間あたりの水量を調べるには、ろ過水量を直接測定する直接法と、ある水中の粒子の減少量を測定する間接法の2つがある。直接法には、流速計などを使用して二枚貝のろ過水量を直接測定する手法が用いられている。例えば、Meyhofer (1985) は、小型流速計を二枚貝の水管近くに設置する方法で *Mytilus californianus* のろ過速度を、Famme et al. (1986) は、連結水槽を用いた実験系でムラサキイガイのろ過速度を測定し、間接法による測定結果とほぼ同じ数値を得ている。しかし、これらの方法には、一個体での測定に限られる、実験系が複雑である、曝気や水の攪拌が行えないなどのデメリットがあるため、近年の研究において直接法はほとんど利用されていない。

一方、間接法とは、閉鎖的な実験系内で懸濁物質の濃度変化を測定する方法である。水槽などを用いた小型実験系 (相崎ら, 1998; Nakamura, 2001; Filgueira, 2006)、大型チャンバーやメソコスム (人工の小規模干潟) を用いた大型実験系 (Doering & Oviatt, 1986; Yi et al., 2006)、さまざまな規模の実験系で使用されている。間接法は直接法よりも測定が比較的簡単に行えるため、二枚貝のろ過速度を測定した報告は間接法によるものが多い。

## 2) ろ過速度の算出方法と測定項目

比較的小規模な容器を使用した実験の場合、単位時間における懸濁物質の濃度変化から二枚貝のろ過速度（軟体部乾重量当たり）を算出する際、以下の計算式を用いる（Nakamura et al., 1988）。

$$F = \frac{V}{t} \times \frac{\ln(Co/Ct) - \ln(Co'/Ct')}{S}$$

F：ろ過速度（ $L \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$ ）、V：測定容器の容量（L）、t：測定時間（h）、S：実験に使用した二枚貝の軟体部乾重量（g）、ln：自然対数、Co：実験開始時の懸濁物質質量、Ct：終了時の懸濁物質質量、Co'：コントロール区実験開始時の懸濁物質質量、Ct'：コントロール区の終了時の懸濁物質質量

ろ過速度の測定に用いる懸濁物質の項目にはいくつか挙げられる。たとえば、相崎ら（1998）は、ヤマトシジミのろ過速度をクロロフィルa（Chl-a）、懸濁物質質量（SS）、懸濁態有機リン量（POP）、懸濁態有機窒素量（PON）の4項目から算出し、Chl-aの濃度変化から求めたろ過速度が他の項目を用いた場合に比べて高いこと、呼吸速度と同様の傾向を示すことなどから、Chl-aによる値が最も実際の値に近いであろうと報告している。一方で、濁度の変化量からろ過速度を推算している例もある（Prins et al., 1996; 末光ら, 2001; 石崎ら, 2007）。このようなChl-aや濁度といった懸濁物質の濃度は、測定器を用いることで容易に測定できるため、ろ過速度の測定方法として広く利用されている。しかし、二枚貝が排泄する糞や擬糞が水中に再懸濁すると影響を受ける可能性があることや（Hildreth, 1980）、実験の経過時間とともに懸濁物質の濃度も減少するので、長期にわたる測定には適さないという指摘もある（山室, 1992）

二枚貝のろ過速度は指標とする項目ばかりでなく、測定を行う際の環境条件などによって大きく変化することが知られている。正確なろ過速度の推定のためには、どのような条件が実験対象の二枚貝に影響を与えるか理解しておくことが重要である。そこで次項では、二枚貝のろ過速度に影響を与える条件について述べる。

## 4. 二枚貝のろ過速度に影響を与える条件

### 1) 個体のサイズ

二枚貝の体サイズ（S：軟体部乾重量あるいは殻長・殻高）と個体当たりのろ過速度（ $F : L \cdot ind^{-1} \cdot h^{-1}$ ）との関係は  $F = aS^b$ （a、bは定数）の形で示される場合が多く、Sを軟体部乾重量で表すと、bの値は0.6～0.8になる傾向がある（山室, 1992（表1））。ちなみにこのような式が成り立つのは、鰓の面積と体サイズとの間に同様の関係があるためと考えられている（Walne, 1972; Bayne et al., 1976）。

実際に報告されているろ過速度を種ごとに比較してみると、海産種であるアサリは稚貝で約200～300  $ml \cdot ind^{-1} \cdot h^{-1}$ 、成貝では約1000  $ml \cdot ind^{-1} \cdot h^{-1}$ （Nakamura, 2001）、汽水種であるヤマトシジミは約200  $ml \cdot ind^{-1} \cdot h^{-1}$ （相崎ら, 1998）、淡水に生息するタイワンシジミでは約350  $ml \cdot ind^{-1} \cdot h^{-1}$ （Ronald et al., 1984）である。また、比較的大型のハマグリやムラサキガイではそれぞれ、1200～3800  $ml \cdot ind^{-1} \cdot h^{-1}$ （Nakamura et al., 2005）、1200～4300  $ml \cdot ind^{-1} \cdot h^{-1}$ （Riisgård, 1991; Petersen et al., 2004）と、1個体当たりのろ過速度が比較的高くなる。また、同じ飼育条件下で数種の二枚貝のろ過速度を比較すると、ろ過速度と二枚貝のサイズの間には一定の関係があること、種に関係なくほぼ同じ傾向を示すことが報告されている（図1, Nakamura, 2005; Nakamura et al., 2005; Nakamura & Shinotsuka, 2007）。二枚貝はサイズによって生息できる個体数が変わるため、面積当たりで二枚貝のろ過速度を算出した場合は、小型の二枚貝が高密度に生息している方が値が高くなるケースもある。

### 2) 環境条件

二枚貝のろ過速度には水温や塩分といった環境条件が影響することもよく知られている。たとえば、サルボウガイのろ過速度は水温27°Cで最大、8°Cで最小になること（宮本・初田, 2008）、20°C以下では水温の低下に応じてろ過速度も低下することが報告されており（Nakamura & Shinotsuka, 2007）、カワヒバリガイは25～30°C（Débora et al., 2009）の範囲でろ過速度が上昇することが知られている。ヤマトシジミは10～20°Cまでは一定のろ過速度を保つが、

表1 式:  $F = aW^b$  におけるろ過速度  $F$  ( $L/h^{-1}$ ) と軟体部乾燥重量  $W$  (g) の相関係数  $n$  は標本数、ND は未記載を示す ( $r^2$  の有意水準に関しては特に記述なし)。  
出典: 山室、1992。

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

- 1) Mohlenberg and Riisgård (1979)
- 2) Vahl (1972)
- 3) Griffiths (1980)
- 4) Berry and Schleyer (1983)
- 5) Jordan and Valiela (1982)
- 6) Riisgård (1988)

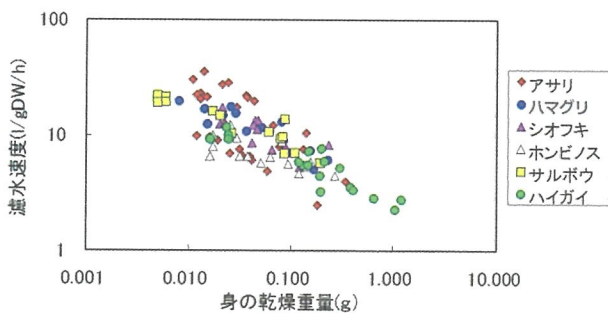


図1 二枚貝のろ過速度の比較  
出典: 中村, 2009。

25°C以上になると値が著しく高くなり (相崎ら, 1998)、30°C以上ではろ過速度が低下すること (Nakamura et al., 1988) が報告されている。また、Aldridge et al. (1995) はカワホトトギスガイのろ過速度が生息環境における最高水温 24.5°C に近い実験区 (20~24°C) で最も早くなることを報告している。以上のことから、生息環境の最高水温付近でろ過速度が最大となる傾向が考えられる。

塩分についてみると、アサリでは塩分 10 以下ではほとんどもろ過せず、塩分 30 に近くなるにつれてろ過速度が最大になるという報告がある (Nakamura, 2001)。付着性二枚貝の *Choromytilus chorus* (ナナイ

ロイガイ) の場合、塩分 30 に向かうにつれてろ過速度も上がることが報告されている (Navarro, 1988)。ただし、ナナイロイガイの大型個体に関しては、塩分 15 以下の低塩分であっても  $0.1 L \cdot DWg^{-1} \cdot h^{-1}$  以上のろ過速度が観察されており、サイズによって塩分とろ過速度との関係が異なることが示唆されている。また、宮本・初田 (2008) は、サルボウガイのろ過速度が中程度の塩分 (塩分 18.8~22) で最大になることを報告している。ヤマトシジミについても、塩分 20 前後でろ過速度が最大になるという例があり (小関, 未発表)、ろ過速度と塩分の関係は種によって異なる。

また、埋在性二枚貝においては、堆積物の有無もろ過速度に影響を与えることが知られている。Mohlenberg & Riisgård (1979) は、二枚貝が堆積物に埋没した自然な状態でろ過速度を測定した結果、堆積物を入れずに行っていた従来の実験に比べて 3~6 倍高い値を得ている。同様に、相崎ら (1998) もヤマトシジミのろ過速度測定において、堆積物がある場合と堆積物がない場合で比較し、堆積物を入れた条件の方でろ過速度が高くなることを報告している。

この他にも、水中に含まれる餌料 (二枚貝が摂食する珪藻など) の量や水流量などが、二枚貝のろ過速度

に影響することが知られている。

餌料とろ過速度の関係については多数報告されており、餌料を多量に与えた方がろ過速度は高くなるが、一定量を超えると変化しなくなる傾向がみられる。たとえば、Pascoe et al. (2009) は、ムラサキイガイを用いてチャンバー実験（培養には成貝3個体を使用）を行い、珪藻10000 cells・ml<sup>-1</sup>まではろ過速度の上昇がみられたが、それ以降は珪藻を10倍近く増量しても変化がなかったと報告している。*Anadara grandis*（ダイオウサルボウ）でも、珪藻量11 DWmg/L<sup>-1</sup>と22.4 DWmg/L<sup>-1</sup>とではろ過速度に2倍近い差がみられるものの、22.4 DWmg/L<sup>-1</sup>以上になるとろ過速度がほとんど変化しないという結果が得られている（Anselmo et al., 2006）。また、Riisgård et al. (2003) は、*Cardium edule*（ザルガイ科）、ムラサキイガイ、オオノガイの3種を用いて1時間ごとに餌料を添加する飼育実験を行い、エサを加えるたびにろ過速度が上がり、時間が経つにつれて低下することを観察している。

流量とろ過速度の関係については、円形チャンバーと四方型チャンバーの2種類の実験系により、さまざまな流量でムラサキイガイのろ過速度を測定したFilgueira et al. (2006) によると、少数の個体を扱う小規模な実験系の場合、流量300～400 ml・min<sup>-1</sup>でろ過速度が最大になり、流量によってチャンバー内の懸濁物（POM）の分布が変わるため、ろ過速度にも影響が出ること示している。

## 5. まとめ

二枚貝のろ過速度は、二枚貝のサイズ、そして水温、塩分、餌料量、流量、底質の有無といった環境条件により左右される。そのため、より正確な評価を行うためには、上述の諸条件を加味してろ過速度を測定する必要がある。例えば、ろ過速度測定の実験計画を立案する場合、二枚貝のサイズを最低でも3段階程度に分けること、水温および塩分は対象生物の生息環境に合わせて設定すること、飼育に使用する水槽等の形や大きさに適した流量に設定すること、埋在性二枚貝を用いる場合は二枚貝が潜れるような底泥を投入することなどが、留意すべき条件として考えられる。

このほかにも、餌料のサイズや二枚貝の生息密度といった条件がろ過速度に影響するという報告もあるため、今後とも情報の収集を継続していきたい。

## 参考文献

- 相崎守弘・森岡美津子・木幡邦夫. 1998. ヤマトシジミを利用した汽水域の水質浄化に関する基礎的研究. 用水と廃水, 40: 142-147.
- Aldridge, D. W., Payne, B. S. and Miller, A. C. 1995. Oxygen consumption, nitrogenous excretion, and filtration rates of *Dreissena polymorpha* at acclimation temperatures between 20 and 32°C Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 5 (2) : 1761-1767.
- Anselmo, M. B., Voltolina, V. and Esquivel, B. C. 2006. Filtration and clearance rates of *Anadara grandis* juveniles (Pelecypoda, Arcidae) with different temperatures and suspended matter concentrations. Revista de Biología Tropical, 54 (3) : 787-792.
- Bayne, B. L., Thompson, R. J. and Widdows, J. 1976. Physiology: I. In: Bayne, B. L. (ed) Marine mussels: their ecology and physiology. Cambridge University Press, London, 121-206.
- Débora, P., Antonio, O., Walter, A. P. B. and Marcio, R. P. 2009. The Effect of Temperature and Body Size on Filtration Rates of *Limnoperna fortunei* (Bivalvia, Mytilidae) under Laboratory Conditions. Brazilian Archives of Biology and Technology, 52: 135-144.
- Doering, P. H. and Oviatt, C. A. 1986. Application of filtration rate models to field populations of bivalves; an assessment using experimental mesocosms. Marine Ecology Progress Series, 31: 265-275.
- Famme, P., Riisgård, H. U. and Jørgensen, C. B. 1986. On direct measurement of pumping rates in the mussel *Mytilus edulis*. Marine Biology, 92: 323-327.
- Filgueira, R., Labarta, U. and Fernandez-Reiriz, M. J. 2006. Flow-through chamber method for clearance rate measurements in bivalves: design and validation of individual chambers and mesocosm. Limnology and Oceanography: Methods, 4: 284-292.
- Hildreth, D. J. 1980. Bioeston production by *Mytilus edulis* and its effect in experimental systems. Marine Biology, 55: 309-315.
- 石崎修造・浦 伸孝・右田雄二. 2007. 池町外による諫早湾干拓調整池の水質浄化に関する研究. 長崎県環境保健研究センター所報, 53: 47-52.
- Meyhofer, E. 1985. Comparative pumping rates in suspension-feeding bivalves. Marine Biology, 85: 137-142.
- 宮本 康・初田亜希子. 2008. 塩分と水温に応じたサルボウ (*Scapharca kagoshimensis*) の濾過速度と生残率の変化. LAGUNA (汽水域研究), 15: 13-18.
- Mohlenberg, F. and Riisgård, H. U. 1979. Filtration rate, using a new indirect technique, in thirteen species of suspension-feeding bivalves. Marine Biology, 54, 143-147.
- Nakamura, M., Yamamuro, M., Ishikawa, M. and Nishimura, H. 1988. Role of the *Corbicula japonica* in the nitrogen cycle in a mesohaline lagoon. Marine Biology, 99: 369-374.
- Nakamura, Y. 2001. Filtration rates of the Manila clam, *Ruditapes philippinarum*: dependence on prey items including bacteria and picocyanobacteria. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 266: 181-192.
- Nakamura, Y. 2005. Suspension feeding of the ark shell *Scapharca subcrenata* as a function of environmental and biological variables. Fisheries Science, 71: 875-883.
- Nakamura, Y., Hashizume, K., Koyama, K. and Tamaki, A. 2005. Effects of salinity on sand burrowing activity, feeding and growth of the clam *Macra veneriformis*, *Ruditapes philippinarum* and *Meretrix lusoria*. Journal of Shellfish Research, 24: 1053-1059.
- Nakamura, Y., and Shinotsuka, Y. 2007. Suspension feeding and

- growth of ark shell *Anadara granosa*: comparison with ubiquitous species *Scapharca subcrenata*. Fisheries Science, 73: 889–896.
- 中村泰男. 2009. 国立環境研究所地域環境研究センター ハマハマ通信. 第4章, ハマグリによる濾水. (URL <http://www.nies.go.jp/chiiiki/kenkyusha/hamahama/04.html>)
- Navarro, J. M. 1988. The effect of salinity on the physiological ecology of *Choromytilus chorus* (Molina, 1782) (Bivalvia: Mytilidae). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 122: 19–33.
- Officer, C. B., Smayda, T. J. and Mann, R. 1982. Benthic filter feeding: A natural eutrophication control. Marine Ecology Progress Series, 9: 203–210.
- Pascoe, P. L., Parry, H. E. and Hawkins, A. J. S. 2009. Observations on the measurement and interpretation of clearance rate variations in suspension-feeding bivalve shellfish. Aquatic Biology, 6: 181–190.
- Petersen, J. K., Bougrier, S., Smaal, C. A., Garen, P., Robert, S., Larsen, J. E. N. and Brummelhuis, E. 2004. Intercalibration of mussel *Mytilus edulis* clearance rate measurements. Marine Ecology Progress Series, 267: 187–194.
- Prins, T. C., Smaal, A. C., Pouwer, A. J. and Dankers, N. 1996. Filtration and resuspension of particulate matter and phytoplankton on an intertidal mussel bed in the Oosterschelde estuary (SW Netherlands). Marine Ecology Progress Series, 142: 121–134.
- Riisgård, H.U. 1991. Filtration rate and growth in the blue mussel, *Mytilus edulis* Linnaeus. 1758: dependence on algal concentration. Journal of Shellfish Research, 10: 29–35.
- Riisgård, H.U., Kittner, C. and Seerup, D.F. 2003. Regulation of opening state and filtration rate in filter-feeding bivalves (*Cardium edule*, *Mytilus edulis*, *Mya arenaria*) in response to low algal concentration. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 284: 105–127.
- Ronald, R. H. Cohen., Paul, V. Dresler., Elizabeth J. P. Phillips. and Robert, L. Cory. 1984. The effect of the Asiatic clam, *Corbicula fluminea*, on phytoplankton of the Potomac River, Maryland. Limnology and Oceanography, 29 (1) : 170–180.
- 末光健治・山口啓子・相崎守弘. 2001. ヤマトシジミの大量へい死機構に関する基礎的研究II. LAGUNA (汽水域研究) , 8: 39–46.
- 鈴木輝明. 2000. 三河湾の干潟域と水質浄化機能. 海洋と生物, 129 (vol.22 no.4) : 315–322.
- Walne, P. R. 1972. The influence of current speed, body size and water temperature on the filtration rate of five species of bivalves. Marine Biological Association of the United Kingdom, 52: 345–374.
- 山室真澄. 1992. 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). 日本ベントス学会誌, 42: 29–38.
- Yi, Z., Hongsheng, Y., Tao, Z., Peibing, Q., Xinling, X. and Fusui, F. 2006. Density-dependent effects on seston dynamics and rates of filtering and biodeposition of the suspension-cultured scallop *Chlamys farreri* in a eutrophic bay (northern China) : An experimental study in semi-in situ flow-through systems. Journal of Marine Systems, 59, Issue 1-2: 143–158.