

浜名湖におけるカンザシゴカイ類の分布と
群居性に関する研究

Studies on the distribution of serpulid polychaetes in
Hamana Bay and its gregarious settlement

岡 本 研

①

浜名湖におけるカンザシゴカイ類の分布と
群居性に関する研究

Studies on the distribution of serpulid polychaetes in
Hamana Bay and its gregarious settlement

岡 本 研

目 次

I. 緒言	1
II. 浜名湖におけるカンザシゴカイ類の付着生態	3
1. 庄内湾におけるカンザシゴカイ類の付着生態	4
1.1 方法	4
1.2 結果	4
1.2.1 環境	4
1.2.2 付着生物相	5
(1) 1 カ月板	5
(2) 3 カ月板	5
(3) 付着生物相の特性	6
1.2.3 2 種のカンザシゴカイ類の付着期	7
1.3 考察	8
2. 庄内湾における付着生物相の最近 20 年間の変化	9
2.1 比較の方法	9
2.2 結果	10
2.2.1 多毛類	10
2.2.2 コケムシ類	11
2.2.3 付着性二枚貝類	11
2.2.4 フジツボ類	12
2.3 考察	12
3. 浜名湖本湖におけるカンザシゴカイ類の付着生態	13
3.1 方法	14
3.2 結果	14
3.2.1 環境	14
3.2.2 採集調査	14
3.2.3 3 カ月浸漬基盤に出現した付着生物相とその特徴	15
3.3 考察	15
III. カンザシゴカイ類の低塩分, 無酸素, 干出に対する耐性	42
1. 方法	42
2. 結果	43
2.1 低塩分に対する耐性	43
2.2 無酸素に対する耐性	44
2.3 干出に対する耐性	44
3. 考察	45

IV. 庄内湾におけるカニヤドリカンザシ <i>Ficopomatus enigmaticus</i> の生活史	57
1. 方法	57
1.1 幼虫の加入期	57
1.2 付着個体の成長	57
1.3 付着個体の成熟度の推移	58
1.4 現場におけるカンザシゴカイ幼生の出現	59
1.5 カンザシゴカイ幼生の飼育	59
2. 結果	60
2.1 幼虫の加入期	60
2.2 スライドガラスに付着させた個体の成長	60
2.3 付着個体の成熟度の推移	61
2.4 現場におけるカンザシゴカイ幼生の出現	62
2.5 飼育実験によるカンザシゴカイ幼生の発生	62
2.5.1 カニヤドリカンザシ <i>Ficopomatus enigmaticus</i> の幼生の発生	62
2.5.2 エゾカサネカンザシ <i>Hydroides ezoensis</i> の幼生の発生	63
3. 考察	63
V. カンザシゴカイ類の群居性と化学因子	81
1. エゾカサネカンザシ <i>Hydroides ezoensis</i> 棲管中に含まれる幼生の 変態誘起物質の探索	82
1.1 予備検討	83
1.1.1 材料と方法	83
1.1.2 結果と考察	84
1.2 エゾカサネカンザシ <i>Hydroides ezoensis</i> の棲管抽出物からの幼生の 変態誘起物質の精製	85
1.2.1 方法	86
1.2.2 結果と考察	88
2. 高度不飽和脂肪酸と脂肪酸モノグリセリドのエゾカサネカンザシ <i>Hydroides ezoensis</i> 幼生に対する影響およびエゾカサネカンザシ <i>Hydroides ezoensis</i> 棲管抽出物中に含まれる脂肪酸誘導体含有量の検討	90
2.1 方法	91
2.1.1 実験に用いた幼生	91
2.1.2 被験試薬	91
2.1.3 アッセイ方法	92
2.1.4 棲管抽出物に含まれる脂肪酸、脂肪酸誘導体の検討	92
2.1.5 標準物質を指標とした棲管抽出物中の脂肪酸、脂肪酸誘導体 含有量の検討	93

2.2 結果	94
2.2.1 高度不飽和脂肪酸および脂肪酸モノグリセリドによる幼生の 変態誘起試験	94
2.2.2 棲管抽出物に含まれる脂肪酸, 脂肪酸誘導体の検討	94
2.2.3 標準物質を指標とした棲管抽出物中の脂肪酸と脂肪酸誘導体 含有量の検討	94
2.3 考察	95
3. 神経伝達物質による幼生の変態の誘起	96
3.1 方法	96
3.1.1 実験生物	96
3.1.2 用いた神経伝達物質	96
3.1.3 アッセイ方法	96
3.1.4 実験の配置	97
3.2 結果	98
3.2.1 神経伝達物質と関連物質に対するカンザシゴカイ幼生の反応	98
3.2.2 DOPA による幼生の変態誘起の濃度依存性	99
3.2.3 幼生の変態誘起に対する dopamine の無効性	99
3.2.4 幼生の加令に伴う変態誘起率の変化	100
3.3 考察	100
4. カンザシゴカイ類の群居性と化学因子に関する考察	102
VI. 総括	139
謝辞	144
引用文献	145
付表	151

I. 緒言

付着生物は海中構造物に着生して群集を作る場合には汚損生物と呼ばれ、産業的な障害となる場合がある。付着生物の多くは着底後は棲息場所の移動が不可能であるが、同じ種類がかたまつて付着することで個体の生残や生殖などが保障されるものと考えられる。このような特異な生活形態のみならず、その防除が産業的にも重要であるため、付着生物は海洋生物生態学の中で重要な研究対照となってきた。

付着生物のうち、管棲多毛類は海中の基盤表面に石灰質の棲管を分泌して付着する定在性のゴカイであり、カンザシゴカイ科 *Serpulidae* とウズマキゴカイ科 *Spirorbidae* の2科が含まれる(今島, 1986)。特にカンザシゴカイ類はウズマキゴカイ類に比較して大型で群居することも多く、汚損生物として重要である。広島湾では1969~70年にかけてカサネカンザシゴカイ *Hydroides elegans* が大量発生し、養殖カキに30億円以上の損害を与えた事例もある(今島, 1986)。本研究を行った浜内湖の支湾、庄内湾の湾奥部でもカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* がしばしば大量に発生し、カキ筏の竹などに塊状に付着する光景が観察される。

カンザシゴカイ類の生態に関する研究は初期生活史、付着量の季節変動と防除(荒川・久保田, 1973; 荒川, 1973a, b)、野外でのカンザシゴカイ類の成長・成熟(Straughan, 1972; Dixon, 1981; 三浦・梶原, 1983; Miura and Kajihara, 1984)、実験室内での成長・成熟(松尾・高, 1981; 松尾・吉越・高, 1985)、室内での幼生飼育による初期生活史(Wisely, 1958; Crisp, 1977; 木下・平野, 1977; 松尾・高, 1981; Miura and Kajihara, 1981)などについて知見が蓄積されてきた。しかしその一方で、成体の分布や出現量を決定する大きな要因の一つである幼生の加入過程に関する知見は必ずしも多くはない。これは野外でのカンザシゴカイ類の幼生の同定がきわめて困難で、また実験室内での幼生飼育がおもに初期生活史の記載にとどまっていたため、浮遊幼生期の生態と浮遊幼生期から幼虫への移行期、すなわち着底時の実態が不明であったためと考えられる。海産無脊椎動物の幼生は適当な基盤に遭遇するまで着底を遅延させることが知られており(Williams, 1964; Bayne, 1965; Birkeland *et al.*, 1971; Pechenik, 1980; Coon *et al.*, 1990)、幼生の着底を誘起する因子は加入過程の中でも重要な要因となるものと考えられる。管棲多毛類の幼生の着底を誘起する要因としては、カンザシゴカイ類では微生物フィルム(Straughan, 1972; Miura and Kajihara, 1984)、原生動物(上村ら, 1992)、ウズマキゴカイ類では微生物フィルム(Kirchman *et al.*, 1982)、海藻(De Silva, 1962; Gee, 1963; Williams, 1964)などが

知られている。しかしカンザシゴカイ類、あるいは付着生物の特性とも言える、同じ種類が固まって付着する群居性について、幼生の着底を誘起する要因を検討した例は数が限られる (Straughan, 1972; Crisp, 1977; Scheltema *et al.*, 1981)。カンムリゴカイ科の多毛類 *Phragmatopoma californica* は砂粒や貝殻の破片を集めて棲管を作り、著しい群居性を示すために棲管からなる礁を形成する種類である。棲管を構成する砂粒や貝殻を接着するセメント物質が同種の幼生の着底、変態を誘起する、すなわち群居性の根拠となっていることが報告されている (Jensen and Morse, 1984; Jensen, 1992)。群居性を示すカンザシゴカイ類においても幼生の着底を誘起する因子は、加入過程を解析する上で重要な要因となるものと考えられる。

本研究を実施した浜名湖は富栄養化した内湾であり、多数の付着生物が棲息している。東京大学農学部付属水産実験所が現在の弁天島に移転して以来、浜名湖の付着生物の生態に関する研究はカンザシゴカイ類、付着性二枚貝類、フジツボ類など、多岐にわたって行われてきた。しかしカンザシゴカイ類については、他の生物群に比較して生態学的知見の蓄積が少ない。そのため本研究ではカンザシゴカイ類の生態について、分布と付着期といった付着生態、好適環境条件、現場における成長・成熟などの生活史、幼生の発生の初期生活史などについて調べ、大量発生機構と関連を検討した。また幼生の加入過程の中で重要な要因である幼生の着底を誘起する因子についても、カンザシゴカイ類が示す群居性に着目し、化学的手法を用いてアプローチすることを試みた。

II. 浜名湖におけるカンザシゴカイ類の付着生態

浜名湖において試験基盤を一定期間浸漬し、出現する付着生物について調査した例は、1972～1973 年にかけて行われた Kajihara *et al.* (1976) の報告が最初のものと思われる。以来何度かの中断はあったものの、付着生物の生態に関する研究は今日まで続けられており、その間対象とされた付着生物は、付着性二枚貝類（ホトトギスガイ *Musculista senhousia*、コウロエンカワヒバリガイ *Limnoperna fortunei kikuchii*）、管棲多毛類（カニヤドリカンザシ *Ficopomatus* (= *Mercierella*) *enigmaticus*）、フジツボ類（タテジマフジツボ *Balanus amphitrite*）など多岐にわたる。

浜名湖における付着生物の生態に関する研究はおもに東側の支湾である庄内湾で行われ、湾口から湾奥部にかけて形成される環境傾斜と、各種の出現状況との関連について論議した報告が多い。平野（1977）はスライドガラスに付着させたカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* の成長量が湾奥から湾口に向かって段階的に減少したことを報告している。木下・平野（1977）は庄内湾湾奥部で優占するカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* について、その初期生活史を明らかにした。千葉（1977）は庄内湾におけるホトトギスガイ *Musculista senhousia* の分布を調べ、湾中央部から湾奥部にかけてがホトトギスガイ *Musculista senhousia* の産卵、生残、成長に好適な海域であると結論している。また広松・平野（1981）は水温と塩素量の特性から庄内湾を湾奥部、湾央内部、湾央外部、湾口部の4水域に分類した上で、3日間浸漬したスライドガラスに出現する付着珪藻の組成が、湾奥部・湾央内部と湾央外部・湾口部で異なるパターンを示すことを報告している。Abdel-Razek *et al.* (1993a, b) はコウロエンカワヒバリガイ *Limnoperna fortunei kikuchii* について庄内湾における分布と生活史について明らかにした。Anil *et al.* (1990) は湾口から湾奥部にかけて設けた5カ所の定点に出現した付着生物相の類似度についてクラスター分析を行い、夏期を中心とした春～秋期には、白州から奥部とそれ以南の湾口部では付着生物相が異なり、冬期にはその違いが小さくなることを報告している。

本研究では浜名湖に出現する付着生物のうち、分布、付着時期などの知見の蓄積が少ないカンザシゴカイ類に注目し、その付着生態について調査した。

1. 庄内湾におけるカンザシゴカイ類の付着生態

1.1 方法

庄内湾の湾口から湾奥にかけて、Anil (1990) と同じ場所に5カ所の定点を設け、湾口からそれぞれ St. A、St. B、St. C、St. D、St. E とした (図 2-1)。各定点で表面下 50 cm (表層)、底上 50 cm (底層)、潮間帯 (干潮時に干出する水位に固定) の3層に付着基盤を垂下した。付着基盤としては、15 cm x 15 cm x 5 mm に切断したスレート板を用いた。調査期間は 1989 年 6 月～1990 年 12 月の 18 カ月間で、浸漬期間は 1 カ月および 3 カ月とした。但し事情により 1989 年 7 月は欠測となり、最初の浸漬期間は 2 カ月および 3 カ月となった。

浸漬基盤の交換時には水温、塩分、溶存酸素量、クロロフィル量などの環境要因について測定した。水温は現場でサーミスタ温度計で測定し、塩分は採水後持ち帰り卓上型デジタル塩分計 (鶴見精機 E-202) で測定した。溶存酸素量は Winkler 法に則り現場で固定した後、滴定によってもとめた。酸素飽和度については水温と塩分から Fox の式にしたがって算出した。クロロフィル量は一定量の試水をガラス繊維濾紙 (Whatman GF/C) 上に濾別した後、90% アセトンで抽出し、Lorenzen (1967) に従って吸光度法で分析した。

1.2 結果

1.2.1 環境

調査期間中の各調査点の環境要因を付表 1～5 にまとめた。湾口部と湾奥部の代表的な調査点として、St. A と St. D の表層と底層の水温、塩分、酸素飽和度、クロロフィル量をそれぞれ図 2-2 ～ 2-5 に示した。湾奥部では水深が浅いため水温は気温の影響を強く受け、St. D では最高 32.0℃ (1989 年 8 月)、最低 4.3℃ (1990 年 1 月) の間で変動した。St. A では水温の変動の幅は湾奥部に比較して小さく、最高 28.5℃ (1989 年 8 月および 1990 年 7 月)、最低 8.4℃ (1990 年 1 月) の間で変動した。塩分については湾奥部から花川、伊佐地川の流入があるため、湾奥から湾口にかけて水平的な塩分傾斜が形成される。湾奥部では河川水の流入により塩分が低下すると共に大きく変動する。大雨の直後には塩分が著しく低下し、1990 年 2 月と 4 月には例外的な低塩分が観測された。St. D の塩分は 5 月から 10 月にかけては、表層で 20 前後、底層で 25 前後で変動し、10 月から 1 月までは表層、底層共に 25 前後で変動した。湾口部の St. A では塩分は比較的安定しており、30 前後で変動した。湾奥部の St. D の溶存酸素は

夏季を中心として表層で過飽和（最高 1990 年 5 月の 157.3%）、底層で貧酸素状態（最低 1990 年 8 月の 13.5%）となった。St. A では溶存酸素の変動は小さく、ほぼ飽和状態で変動した。湾奥部の表層での高い酸素飽和度は 5 月から 11 月にかけて頻発する赤潮によるものであり、50 $\mu\text{g/l}$ 以上の高いクロロフィル量の赤潮状態が度々観察された。St. A のクロロフィル量ははるかに少なく、最高でも 1990 年 9 月に観察された 23.69 $\mu\text{g/l}$ であった。

1.2.2 付着生物相

(1) 1 カ月板

1 カ月間の浸漬期間中に出現した付着生物の種類と被覆度について、付表 6 ~ 10 に示した。また 1 カ月間の浸漬期間中に出現した各種類について、調査期間中を通して、各調査点 3 層での出現有無を表 2-1 にまとめた。アオサ *Ulva* sp.、アカフジツボ *Megabalanus rosa* は湾口部の St. A, B でのみ出現した。フサコケムシ *Bugula neritina*、エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* は湾口部から湾奥部にかけて出現したが、湾奥部の St. E では出現しなかった。それに対し、コウロエンカワヒバリガイ *Limnoperna fortunei kikuchii* は湾奥部の St. D, E でのみ出現した。湾口部の St. A, B では、ウズマキゴカイが 5 ~ 9 月にかけて卓越する場合が多かった。湾奥部の St. C, D, E では、アメメコケムシの一種 *Membranipora* sp.、カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus*、アメリカフジツボ *Balanus eburneus*、タテジマフジツボ *Balanus amphitrite* 等が卓越した。特にカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* は 4 ~ 6 月と 9 ~ 11 月にきわめて大量に付着し、付着基盤上の生物相が本種単一であった場合もあった。

(2) 3 カ月板

3 カ月間の浸漬期間中に出現した付着生物の種類と被覆度について、付表 11 ~ 15 に示した。また 3 カ月間の浸漬期間中に出現した各種類について、1989 年 6 月 ~ 9 月、1989 年 9 月 ~ 12 月、1989 年 12 月 ~ 1990 年 3 月、1990 年 3 月 ~ 6 月の各期間中の、各調査点での出現状況を表 2-2 にまとめた。表中、各期間、各調査点での 3 層の被覆率の平均値について、75% < : xx (abundant), 50 - 75% : x (common), 25 - 50% : + (present), 25% > : - (rare) と表示した。出現種は 1 カ月盤に比較して多く、ヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii*、ナギサコケムシ *Bugula californica*、チゴケムシ *Watersipora subovoidea*、コブコケムシの一種 *Celleporina* sp.、ムラサキイ

ガイ *Mytilus galloprovincialis*、マガキ *Crassostrea gigas*、サンカクフジツボ *Balanus trigonus*、群
体ボヤは3カ月盤でのみ出現した。湾口部の St. A, B ではこれらの種類のほとんどが出現した
のに対し、湾奥部、特に St. D, E では出現種が少なく、カニヤドリカンザシ *Ficopomatus*
enigmaticus、アミメコケムシの一種 *Membranipora* sp.、コウロエンカワヒバリガイ *Limnoperna*
fortunei kikuchii、アメリカフジツボ *Balanus eburneus*、タテジマフジツボ *Balanus amphitrite* が卓
越した。

(3) 付着生物相の特性

庄内湾に形成される環境傾斜と出現する付着生物の対応を明らかにするために、1989年6
月から1990年6月までの期間中の3カ月間の浸漬基盤に出現した種類の出現の有無について、
付着期間と付着場所のユークリッド距離を類似度として算出し、最短距離法でクラスター分析
を行った結果が図2-6である。アミメコケムシの一種 *Membranipora* sp.、カニヤドリカンザシ
Ficopomatus enigmaticus、アメリカフジツボ *Balanus eburneus*、タテジマフジツボ *Balanus*
amphitrite、コウロエンカワヒバリガイ *Limnoperna fortunei kikuchii* 等が一つのクラスターを形
成し、これらの種類が汽水性が強い庄内湾湾奥部に多く出現する種類であると考えられる。そ
れに対し、エゾカサネカンザシ *Hydroides exoensis*、アカフジツボ *Megabalanus rosa*、サンカクフ
ジツボ *Balanus trigonus*、シロスジフジツボ *Balanus albicostatus*、フサコケムシ *Bugula neritina*、
マガキ *Crassostrea gigas*、ムラサキイガイ *Mytilus galloprovincialis*、ヤッコカンザシ *Pomatoleios*
kraussii、ナギサコケムシ *Bugula californica*、コブコケムシの一種 *Celleporina* sp.、ノリ
Enteromorpha sp. から形成されるクラスターは、湾口部に比較的多い種類と考えられる。種類
に関するクラスター分析の結果を表2-3にまとめた。

次に浸漬期間と浸漬場所について、出現した種類の類似度を同様に計算し、クラスター分析
を行った結果が図2-7である。St. A(SEP.-DEC.)とSt. A(JUN.-SEP.)がレベル5のクラスター
IIを、St. A(MAR.-JUN.)、St. B(MAR.-JUN.)、St. B(SEP.-DEC.)がレベル4のクラスターIIIを、
St. A(DEC.-MAR.)、St. B(DEC.-MAR.)、St. C(SEP.-DEC.)、St. C(DEC.-MAR.)、St. D(SEP.-DEC.)、
St. E(DEC.-MAR.)、St. D(DEC.-MAR.)、St. D(MAR.-JUN.)、St. E(SEP.-DEC.)、St. C(JUN.-SEP.)、
STD(JUN.-SEP.)、St. C(MAR.-JUN.)、St. E(MAR.-JUN.)、St. E(JUN.-SEP.)がレベル4のクラス
ターIVを形成し、St. B(JUN.-SEP.) (クラスター1) はこれらのクラスターとはややかき離れて

いる。クラスター IV のうち、St. E(DEC.-MAR.), St. D(DEC.-MAR.), St. D(MAR.-JUN.), St. E(SEP.-DEC.), St. C(JUN.-SEP.), St. D(JUN.-SEP.), St. C(MAR.-JUN.), St. E(MAR.-JUN.), St. E(JUN.-SEP.) は特にレベル 1 で、類似性が高い。すなわち、湾奥部の St. D と St. E および 3 月～9 月の St. C に出現した付着生物相はきわめて類似性が高い。湾口部の St. A と St. B に出現する付着生物相は湾奥部の付着生物相とはかなり異なるものの、12 月～3 月にかけては湾奥部との違いは比較的小さくなることを示している。

1.2.3 2 種のカンザシゴカイ類の付着期

図 2-8 に 1990 年 5 月から 6 月の 1 カ月間の浸漬によって付着したエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* とカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* の各調査点底層での被覆率を示した。エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* は湾口部の St. A, B でのみ出現したが、被覆率は 10% 以下で少ない。カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* は St. B から奥部で出現し、特に湾奥部の St. C, D, E で卓越した。図 2-9 に 1 カ月間の浸漬による St. A, B, D の底層でのカンザシゴカイ 2 種の出現状況を示した。湾口部の St. A では、カンザシゴカイの出現量自体が少なく、5 月～8 月と 10 月～11 月におもにエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* が最高 20% 程度出現した。St. B ではカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* が優占する場合(1989 年 6 月～8 月、1990 年 4 月～5 月)もあったが、全体的にはエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* が多かった。エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* の付着は、6、7 月を中心とする 5 月～8 月と 10 月を中心とする 9 月～11 月の 2 回のピークが認められた。St. D ではカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* のみが出現したが、その出現量はきわめて多かった。St. D におけるカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* の付着時期は、5 月を中心とする 4 月～8 月と、10 月～11 月の年 2 回認められた。図 2-10 と図 2-11 にそれぞれ St. B と St. D における 1990 年 1 月から 1990 年 12 月までの間、1 カ月間の浸漬期間中に出現したエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* とカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* の浸漬深度別の付着量の月変化を示した。St. B におけるエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* の付着は、付着量が多い場合には表層でも認められたものの、通常底層で最も多かった。St. D におけるカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* の付着は、やはり底層で多い傾向がみられたが、付着量がきわめて多かった 1990 年 4 月～6 月にかけては、潮間帯でも多量の付着がみられた。

1.3 考察

出現した2種類のカンザシゴカイのうち、庄内湾湾奥部で卓越したカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* は、同じ種類がかたまって付着する性質、「群居性」を強く示した。群居性は、特に付着量が多い時期に強い傾向があるように思われた。カンザシゴカイ類の群居性については、梶原(1964)が行った大村湾の付着調査では、フジツボ類ほどには強くないことが報告されている。しかし、着底期の幼生を用いた着底実験、すなわち既に着底した個体の存在が他の幼生の着底を促進する性質は、カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* (Straughan, 1972)、ヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii* (Crisp, 1977)、カサネカンザシの一種 *Hydroides dianthus* (Scheltema et al., 1981) 等で示されている。実際、次節で述べる浜名湖本湖周辺部での採集調査では、カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* 以外でも、エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* では浜名湖本湖奥部の栈橋などの橋脚部分に塊状に付着しており、またヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii* では浜名湖南部の潮間帯に帯状に固まって付着していた。したがって今回出現したカンザシゴカイ3種はいずれも群居性を示すものと考えられた。

図2-8に示したように、エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* は主に庄内湾湾口部に、カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* は主に庄内湾湾奥部に多く出現した。庄内湾は湾口から湾奥部にかけて塩分の環境傾斜が形成され、その環境傾斜にしたがって出現する付着生物相が変化することが既に報告されている。カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* は汽水性が強い湾奥部に特徴的な種類の一種と考えられる。カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* は浜名湖の他に日本国内では、岡山県の児島湾、隅田川河口、石垣島の川平湾等から報告されており、世界的には温熱帯海域に分布する種類である(今島, 1986)。Straughan (1972) はオーストラリアのBrisbane Riverで、本種が河口から32マイル(51.5 km)上流の地点まで分布していることを報告している。これらの分布からも本種が汽水域に特徴的な種類であることが推測される。またこのことから、本種が低塩分や塩分の変動に強い耐性を備えていることも推察される。

図2-10, 11に示されるように、出現した2種のカンザシゴカイはいずれも底層に多く付着する傾向がみられた。庄内湾湾奥部では、夏期を中心として底層に貧〜無酸素層が形成される。調査期間中でも酸素飽和度が50%以下の貧酸素状態がしばしば観察された(図2-4)。このような貧酸素状態でもカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* は大量に付着している(付

表 9) このことから本種は、代謝量を極端に低下させるか、無気呼吸をするかなどの方法により、低酸素条件に強い耐性を備えているものと推測される。

2. 庄内湾における付着生物相の最近 20 年間の変化

本研究以前に庄内湾の付着生物相について調査した報告としては、1972~73 年に行われた Kaji-hara *et al.* (1976)、1980~81 年に行われた Abdel-Razek *et al.* (1993a)、1987~88 年に行われた Anil (1990) が挙げられる。各調査は 7~8 年の間隔をおいて行われたものであるため、付着生物相の相違を比較することで、比較的長い時間をかけて起こった種の湾内への侵入、あるいは消滅と言った変遷をみるができるものと考えられる。Kaji-hara *et al.* (1976) 以来約 20 年間に起こった庄内湾の付着生物相の変遷をまとめた。

2.1 比較の方法

上述した浜名湖庄内湾の付着生物相に関する調査では、湾口部から湾奥部にかけて 4~5 定点を設けている (図 2-12、Kaji-hara *et al.* (1976): KA~KD, E, Abdel-Razek *et al.* (1993a): FB~FD, E, Anil (1990) および本研究: AA~AD, E)。それらは湾口部 (Kaji-hara *et al.* (1976), Anil (1990), 本研究)、雄踏沖、白州沖、平松沖、最奥部に配置されており、各報告とも比較的近接している。Kaji-hara *et al.* (1976) の調査では、塩ビパイプを付着基盤として用い、出現種の付着状況については 3 カ月間の浸漬結果について、被覆重量の割合にしたがって、abundant (75% 以上)、common (50~74%)、present (25~49%)、rare (24% 以下)、で表している。1 年を通じての出現状況を総合的に評価するために、abundant: 4, common: 3, present: 2, rare: 1, の評価値を与え、その 1 年間の平均値を算出した。Abdel-Razek *et al.* (1993a) については、付着基盤がロープであり、1 カ月間の浸漬結果のみである、多毛類、コケムシ類、フジツボ類については十分な分類がなされていないと言った違いがあるが、出現状況について abundant, common, present, で表しているため、評価値をそれぞれ 4, 2.5, 1 と変え、12 カ月間の平均値を算出した。Anil (1990) では塩ビパイプの 3 カ月間の浸漬結果について、各水深の被覆面積を Kaji-hara *et al.* (1976) と同様の基準で求め、平均値として算出しているため、Kaji-hara *et al.* (1976) の場合と同様の評価値を用いて 1 年間の平均値を算出した。本研究ではスレート板の 3 カ月間の浸漬結果について被覆面積の全面積に対する割合を測定したため、潮間帯、表層、底層の 3 層の被覆率

の平均値について、0.75 以上: 4, 0.5~0.74: 3, 0.25~0.49: 2, 0.24 以下: 1 の評価値を与え、12 カ月間の平均値を算出した。表 2-4 に各調査の付着基盤、評価基準などについてまとめた。各調査について算出した評価値の平均値を、湾口部 (A)、雄踏沖 (B)、白州沖 (C)、平松沖 (D)、最奥部 (E) のそれぞれの付着生物について表 2-5 に示した。

2.2 結果

松田 (1995) が示した浜名湖本湖湖心底層に蓄積される $\text{PO}_4\text{-P}$ の 49 カ月移動平均による経年変化では、1953 年から減少の一途をたどり、1972 年~73 年にかけて急減した後、ほぼ横ばい状態となっている。これは 1954 年から行われてきた今切口の固定、渚の浚渫などの工事の影響と考えられるが、工事に伴う環境の変化が平衡に達したのが 1972 年~73 年頃であることを示すものと考えられる。付着基盤の浸漬調査では浸漬場所付近で再生産している種類が対象となるため、過去数カ月から数年間の期間の付着生物相が反映されるものと考えられる。

Kajihara *et al.* (1976) の調査は 1972 年~73 年にかけて行われているため、工事に伴う変化が平衡に達する直前の庄内湾の付着生物相を反映したものと考えられる。それに対し、Abdel-Razek *et al.* (1993a), Anil (1990), および本研究の結果は、変化が平衡に達した後の付着生物相と考えられる。付着生物相の内、種の同定がなされている多毛類、コケムシ類、二枚貝類、フジツボ類について、出現量の評価値の平均 (表 2-5) を基に、出現種の変遷を以下にまとめた。

2.2.1 多毛類

Kajihara *et al.* (1976), Anil (1990), および本研究で、カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* が湾奥部で優占した。Abdel-Razek *et al.* (1993a) には本種の記載はないものの、Abdel-Razek (1983) の付着状況を示す写真には本種の特徴ある棲管の塊が撮影されており、本種の付着期である 5~11 月に湾奥部で定在類として記載されたものの一部が本種に相当するものと考えられた。したがってカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* は 1977 年頃一部減少した (黒倉私信) もの、湾奥部で優占し続けていると考えられた。エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* は Abdel-Razek *et al.* (1993), Anil (1990) には記載されていないが、Kajihara *et al.* (1976) と本研究では、湾口部のほぼ同じ場所に出現した。ヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii* は本研究でのみ出現したことから近年になって湾口部に侵入した種類であると推測された。ウ

ズマキゴカイは、本研究では特に湾口部で多数の付着が認められた。Kajihara *et al.* (1976), Abdel-Razek *et al.* (1993) には記載されていないものの、千葉 (私信) によれば、Kajihara *et al.* (1976) による 1972~73 年の調査時にも出現していたことが知られている。出現量の評価の基準が重量であったために、小型のウズマキゴカイは対象となりえなかったものと推測された。

2.2.2 コケムシ類

コケムシ類に関する記載がある Kajihara *et al.* (1976), Anil (1990), 本研究に共通して出現する種類は、フサコケムシ *Bugula neritina* とチゴケムシ *Watersipora subovoidea* である。またホソフサコケムシ *Tricellaria occidentalis* は Kajihara *et al.* (1976) と Anil (1990) に、ナギサコケムシ *Bugula californica* は Kajihara *et al.* (1976) と本研究で共通して出現している。これら 4 種の出現状況については大きな変化はなかったものと考えられた。一方、Kajihara *et al.* (1976) に記載されていたシロアミメコケムシ *Conopeum reticulum* は、Anil (1990) と本研究では認められず、替わってアミメコケムシの一種 *Membranipora* sp. が多く出現している。この 2 種は両種とも薄く偏平な形態をしているため、混同された可能性もある。またコブコケムシの一種 *Celleporina* sp. は Anil (1990) と本研究でのみ記載されており、近年になって湾口部に移入した種類であると考えられた。

2.2.3 付着性二枚貝類

1972~73 年に行われた調査では湾央部から湾奥部にかけてホトトギスガイ *Musculista senhousia* が多く出現したが (Kajihara *et al.*, 1976; 千葉, 1977)、1980~81 年に行われた付着生物調査ではコウロエンカワヒバリガイ *Limnoperna fortunei kikuchii* が優占した。コウロエンカワヒバリガイ *Limnoperna fortunei kikuchii* は 1974~79 年の間に庄内湖に侵入し、ホトトギスガイ *Musculista senhousia* を駆逐するような形で増殖したものと考えられたが (Abdel-Razek *et al.*, 1993a)、現在では両種は同所的に混在している (木村, 1994a)。これは両種の好適塩分はほぼ同様と考えられるものの (Abdel-Razek *et al.*, 1993a)、ホトトギスガイ *Musculista senhousia* はおもに泥底に、コウロエンカワヒバリガイ *Limnoperna fortunei kikuchii* はおもに転石に付着するという付着基盤の嗜好性の違いによるものと考えられる。またムラサキイガイ *Mytilus galloprovincialis* は Kajihara *et al.* (1976) と本研究で、マガキ *Crassostrea gigas* は Kajihara *et al.*

(1976), Anil (1990) および本研究で出現しており、この2種については出現状況に大きな変化はなかったものと考えられた。ナミマガシワガイ *Anomia chinensis* は Kajihara *et al.* (1976) でのみ出現しており、近年の調査では認められていないことから、庄内湾からは消滅したものと考えられた。

2.2.4 フジツボ類

アカフジツボ *Megabalanus rosa*、サンカクフジツボ *Balanus trigonus*、シロスジフジツボ *Balanus albicostatus* については、Kajihara *et al.* (1976), Anil (1990)、および本研究で湾口部を中心としたほぼ同様の海域で出現が認められた。それに対し、サラサフジツボ *Balanus reticulatus*、ドロフジツボ *Balanus kondakovi*、ヨーロッパフジツボ *Balanus improvisus* の3種は近年の調査では出現していない。特にサラサフジツボ *Balanus reticulatus* は 1972~73 年には湾奥部で優占していたが、現在湾奥部ではタテジマフジツボ *Balanus amphitrite* あるいはアメリカフジツボ *Balanus eburneus* が優占している。タテジマフジツボ *Balanus amphitrite* は 1972~73 年当時は湾口部のみ分布していたものが、最近の20年間で湾奥部にまで急速にその分布を拡大したものと考えられた。アメリカフジツボ *Balanus eburneus* は Kajihara *et al.* (1976) には記載されていないため、庄内湾には 1974 年以降に侵入し、湾奥部を中心として分布を急速に拡大したものと考えられた。ヨーロッパフジツボ *Balanus improvisus* は浜名湖には 1962 年までに侵入したとされている (小坂, 1985)。その後 Kajihara *et al.* (1976) による付着生物調査では出現しているものの、最近の調査では確認されておらず、一旦浜名湖内に侵入したものの、定着には失敗したものと考えられた。

以上の最近20年間にみられた庄内湾の付着生物相の変化を表2-6にまとめた。

2.3 考察

移入種のうち、コウロエンカワヒバイガイ *Limnoperna fortunei kikuchii* は、1981年にカワヒバリガイ *Limnoperna fortunei* の亜種として記載された種類である。それ以前の1970年代の終わりから貝類同好会誌に採集記録が報告されており、現在では東京湾以西の内湾、河口域、汽水域に広く分布している (木村, 1994b)。浜名湖への侵入は 1974 年~79 年の間と考えられており (Abdel-Razek *et al.*, 1993a)、日本沿岸での出現時期とほぼ同様と考えられる。フジツボ

類については、日本沿岸では1930年代から1960年代の間に、それまで優占していたサラサフジツボ *Balanus reticulatus* にかわってタテジマフジツボ *Balanus amphitrite* が優占種の地位を占めるようになったと考えられているが(小坂, 1985)、庄内湾においても同じ現象が遅れて、しかしより短期間の内に進行したものと考えられる。ヨーロッパフジツボ *Balanus improvisus* が日本に移入したのは1950年代初頭と考えられ、浜名湖には1962年までに侵入したとされる(小坂, 1985)。その後、1972年〜73年の調査では出現しているものの、最近の調査では確認されておらず、いったん浜名湖内に侵入したものの、定着には失敗したものと考えられる。ヨーロッパフジツボ *Balanus improvisus* は河口域に生息する種類であるため、今切口の固定、作渚などによる湖内環境の高塩分化により消滅した可能性もあると考えられる。アメリカフジツボ *Balanus eburneus* は1964年に日本で初めて報告された後、1960年代末には日本沿岸に広く分布するようになったが(小坂, 1985)、浜名湖へはやや遅れて1974年以降に侵入したものと推測される。本種は湾奥部に多く分布し、強内湾性種であるという清水港での観察結果とも一致している(小坂・石橋, 1979)。

これらの移入種が浜名湖に移入したのは、概して日本沿岸で一般化した時期からやや遅れる傾向があるように思われる。これは湖南部が浅く、また湖南部にある弁天島と舞阪町、新居町の兩岸を結ぶ橋があるために、大型船が湖奥部にまで入れず、船舶による外来種の供給が湖南部に限られることが考えられる。また幼生として湖内に侵入する場合でも、入り口が今切口だけに限られることも遅れの要因の一つと考えられる。これらの要因は浜名湖の地形的な特徴に基づくものであり、今後新たな種類が侵入する場合でも、同様な現象が見られるものと考えられる。

3. 浜名湖本湖におけるカンザシゴカイ類の付着生態

前述した通り、浜名湖における従来の付着生物調査はおもに庄内湾で行われてきた。浜名湖本湖には松見ヶ浦、猪鼻湖、引佐細江などの支湾が接続し、多様な環境が形成されているものと考えられるが、付着生物相などに関する知見は少ない。浜名湖本湖周辺部の付着生物相の特性と出現するカンザシゴカイ類の付着生態を明らかにする目的で試験基盤の浸漬調査と採集調査を行った。

3.1 方法

浜名湖本湖周辺部6カ所(図2-13), すなわち入出, 松見ヶ浦, 猪鼻湖, 三ヶ日, 引佐細江, 村櫛で, 庄内湾で用いたものと同様のスレート板を付着基盤として浸漬した。浸漬した水深は表層のみとした。調査期間は1990年4月から1991年10月までで, 浸漬期間は3カ月間とした。調査期間中毎月1回, 各定点で表層の環境要因として, 水温, 塩分, クロロフィル量の測定を行った。分析方法については庄内湖の調査で採用した方法と同様である。また6カ所の定点以外にも, 随時浜名湖周辺部でカンザシゴカイ類の採集調査を行った。

3.2 結果

3.2.1 環境

調査期間中の各調査点の環境要因について, 付表16と図2-14~2-16に示した。水温の変動幅は庄内湾に比較して小さく, 最高32.2℃(1990年7月, 三ヶ日), 最低6.5℃(1990年1月, 猪鼻湖)の間で変動した。塩分は湾口部の村櫛では比較的高く, 25~30程度で変動し, 比較的安定していた。湾奥部の調査点では降雨の影響による突発的な塩分の低下が観察される場合があったが(1990年9月, 1991年6, 7月), 一般的に20~30の間で変動した。猪鼻湖では冬期を除いて25以下であり, 他の調査点に比較して低塩分であった。クロロフィル量は各調査点で不規則に変動したが, 村櫛では調査期間中を通じて低く, 最高でも14.11 $\mu\text{g/l}$ であった。入出(1991年6月), 猪鼻湖(1990年9月, 1991年10月), 引佐細江(1991年6月)では, 50 $\mu\text{g/l}$ を越すクロロフィル量が観察された。

3.2.2 採集調査

採集調査の結果, 浜名湖本湖周辺では3種のカンザシゴカイ類, すなわちヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii*, エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis*, カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* が採集された(図2-17)。このうちヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii* は雄踏沖, 弁天島周辺, 新居等の浜名湖南部でのみ採集された。それに対しエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* は浜名湖本湖周辺のほぼ全域で採集された。カニヤドリカンザシ *Ficopomatus*

enigmaticus は村櫛で採集された例はあるものの、松見ヶ浦、猪鼻湖、三ヶ日、引佐細江、内浦といった湖奥部で主に採集された。

3.2.3 3カ月浸漬基盤に出現した付着生物相とその特徴

表 2-7 に浜名湖本湖周辺部の 6カ所で、1990 年 4 月から 1991 年 4 月までの間、3 カ月間浸漬した基盤に出現した付着生物とその頻度を示した。各種の被覆率については、付表 17~22 に示した。猪鼻湖、引佐細江などの湾奥部の支湾ではカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* が優占する場合が多かったが、湾奥部でも松見ヶ浦、三ヶ日などではエゾカサネカンザシ *Hydroides exoensis* の方が多かった。ヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii* は湾口に最も近い村櫛でのみ出現した。コケムシ類ではアメコケムシの一種 *Membranipora* sp. が松見ヶ浦、引佐細江で多かったが、湾奥部では他の種類は出現しなかった。村櫛では各種の出現量は少ないものの、今回出現した 5 種のコケムシがすべて出現した。フジツボ類では、アメリカフジツボ *Balanus eburneus*、タテジマフジツボ *Balanus amphitrite* が三ヶ日、引佐細江などで多く出現したのに対し、村櫛ではアメリカフジツボ *Balanus eburneus*、タテジマフジツボ *Balanus amphitrite*、シロスジフジツボ *Balanus albicostatus*、サンカクフジツボ *Balanus trigonus* の 4 種が少数出現した。二枚貝類で多く出現したのはマガキ *Crassostrea gigas* であった。

調査点と調査期間について、各出現種の有無から類似度のユークリッド距離を算出し、最短距離法でクラスター分析を行ったものが図 2-18 である。庄内湾の場合に比較して類似度は高く、出現種は比較的似通っていることを示している。これは調査点が、庄内湾の場合のように環境傾斜に従って配置されていないことによるものと考えられた。ただし湾口に最も近い村櫛では 4 月~7 月、7 月~10 月、10 月~1 月の間は他の調査点とは異なる（それぞれレベル 7, 4, 3）付着生物相となり、その違いは冬期（1 月~4 月）には小さくなることが示された。

3.3 考察

出現した 3 種のカンザシゴカイ類の内、カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* は湾奥部の猪鼻湖、引佐細江などで卓越した。これは庄内湾の場合と同様にこれらの支湾の汽水性が他の調査点に比較して高いことの反映であると考えられた。エゾカサネカンザシ *Hydroides exoensis* は庄内湾の場合とは異なり、6カ所全てで出現した。それに対しヤッコカンザシ

Pomatoleios kraussii の分布は湾口部に近い海域に限られた。ヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii* は低塩分あるいは塩分の変動に対して耐性が低い可能性も考えられる。また垂直的には、エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* とカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* が大潮干潮線付近に多いのに対し、ヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii* は干潮時には干出する水位あたりに多く、干出耐性が強い種類であるものと考えられる。

表 2-1. 庄内湾 1 カ月浸漬基盤に出現した付着生物相.

	A	B	C	D	E
Algae					
<i>Enteromorpha</i> sp.	+	+			+
<i>Ulva</i> sp.	+	+			
Bryozoa					
<i>Membranipora</i> sp.	+	+	+	+	
<i>Bugula neritina</i>	+	+	+		
Polychaeta					
Spirorbidae	+	+	+	+	+
<i>Ficopomatus enigmaticus</i>		+	+	+	+
<i>Hydroides exoensis</i>	+	+	+	+	+
Cirripedia					
<i>Balanus eburneus</i>	+	+	+	+	+
<i>Balanus amphitrite</i>	+	+	+	+	+
<i>Balanus albicostatus</i>	+	+	+	+	+
<i>Megabalanus rosa</i>	+	+			
Bivalvia					
<i>Limnoperna fortunei kikuchii</i>				+	+

表 2-2. 庄内湾 3 カ月浸漬基盤に出現した付着生物とその出現頻度

period; 1: JUN '89 - SEP '89, 2: SEP '89 - DEC '89, 3: DEC '89 - MAR '90, 4: MAR '90 - JUN '90

frequency; xx: 75% <, x: 50 - 75%, +: 25 - 50%, -: 25% >

Species	stations period	A				B				C				D				E			
		1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
Algae																					
<i>Enteromorpha</i> sp.		+				-															
<i>Ulva</i> sp.		-	-	-	-	-	-	+	+												
Porifera		-				-	-	+	+												
Polychaeta																					
Spirorbidae		xx	+	+	xx	+	+	+	+												
<i>Ficopomatus enigmaticus</i>		-				+	-	+	+	-	-	-	x	-	x	xx	xx	+	+	+	xx
<i>Hydroides exoensis</i>		-				-	-	-	-												
<i>Pomatoleios kraussi</i>		-																			
Bryozoa																					
<i>Membranipora</i> sp.						-	-	-	-		+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bugula neritina</i>		-				-	-	-	-												
<i>Bugula californica</i>																					
<i>Watersipora subovoidea</i>		-																			
<i>Celleporina</i> sp.		-	-	-	-	-															
Bivalvia																					
<i>Limnoperna fortunei kikuchii</i>						-				-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Mytilus galloprovincialis</i>																					
<i>Crassostrea gigas</i>		-				-															
Cirripedia																					
<i>Megabalanus rosa</i>		-				-	-	-	-												
<i>Balanus eburneus</i>		-				x	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Balanus amphitrite</i>		-				-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Balanus albicostatus</i>		-				-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Balanus trigonus</i>		-				-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ascidacea																					
Compound ascidians		-				-															

表 2-3. クラスタ分析によって分類された生物群の代表的な種類と主な出現場所

グループ	代表的な種類	主な出現場所
I	カニヤドリカンザシ <i>Ficopomatus enigmaticus</i> タテジマフジツボ <i>Balanus amphitrite</i> アメリカフジツボ <i>Balanus eburneus</i>	湾奥部で優占
IIa	チゴケムシ <i>Watersipora subovoidea</i> ウズマキゴカイの一種 <i>Spirorbidae</i>	湾口～湾中央に出現
IIb	エゾカサネカンザシ <i>Hydroides ezoensis</i> ヤッコカンザシ <i>Pomatoleios kraussii</i> シロスジフジツボ <i>Balanus albicostatus</i> アカフジツボ <i>Megabalanus rosa</i>	湾口部に比較的多く出現

表 2-4. Kajihara *et al.* (1976)、Abdel-Razek *et al.* (1993a)、Anil (1990)、および本研究の調査方法、調査期間

	Kajihara <i>et al.</i> (1976)	Abdel-Razek <i>et al.</i> (1993a)	Anil (1990)	本研究
付着基盤	塩ビパイプ (5 cm ϕ) 3 ヶ月	クレモナローブ (1 cm ϕ) 1 カ月	塩ビパイプ (5 cm ϕ) 3 カ月	スレート板 (15 cm x 15 cm x 0.5 cm) 3 ヶ月
浸漬期間	Nov. 1972 - Nov. 1973	May 1980 - Apr. 1981	May 1987 - Apr. 1988	Jun. 1989 - Dec. 1990
調査地点	5 カ所	4 カ所	5 カ所	5 カ所
出現量の評価の基準	重量	容積	被覆面積	被覆面積
出現量の評価	abundant, common, present, rare	abundant, common, present	abundant, common, present, rare	abundant, common, present, rare

表 2-5. これまでの付着生物相調査と本研究で浜名湖庄内湾に出現した付着生物
調査年: Kallihara et al. (1976): 1972 - 73, Abdel-Razek et al. (1993a): 1980 - 81,
Anil (1990): 1987 - 88, 本研究: 1989 - 90

調査地点: A: 濱口部, B: 雄踏沖, C: 白州沖, D: 平松沖, E: 最表部

Species	Kallihara et al. (1976)					Abdel-Razek et al. (1993a)					Anil (1990)					present study				
	A	B	C	D	E	A	B	C	D	E	A	B	C	D	E	A	B	C	D	E
Porifera	0.25	0.25									0.10	0.30								
Hydrozoa	0.25	0.25			0.25						0.55	0.60	1.33	1.27	0.50					1.25
Actiniaria			0.25											0.08	0.08					
Turbellaria	0.25	0.50			0.25															
Polychaeta																				
Errantia	0.25	0.25	0.50	0.50	0.50															
Sedentaria																				
Sporobidae											0.53	0.45				3.00	1.25	0.50		
Hydroids sp.	0.25	1.50	0.75													0.75	0.75	0.25		0.25
<i>Fricoponatus enigmaticus</i>						0.46	0.08	0.21	0.38							0.25	1.25	1.00	2.00	2.00
<i>Pomatilotes kraussii</i>						0.21	1.00	0.42	0.33							0.25				
Bryozoa																				
<i>Membranipora</i> sp.											0.13	0.70	0.94	1.25	1.56	0.25	0.75	1.25	0.75	0.75
<i>Conopeum reticulatum</i>																				
<i>Bugula neritina</i>											0.10	0.30				0.50	0.75			
<i>Bugula californica</i>	0.25																			
<i>Tricellaria occidentalis</i>											0.13									0.25
<i>Watersipora subovoidea</i>	0.25	0.25			0.25						0.28					1.00	0.25			
<i>Colleperina</i> sp.											0.18						0.25			
Bivalvia																				
<i>Musculista senhousia</i>																				
<i>Limnoperna fortunei kikuchii</i>																				
<i>Mitilus galloprovincialis</i>	0.25	0.25				0.83	1.25	1.25	1.08							0.25	0.75	0.50	0.75	
<i>Anomia chinensis</i>	0.25	0.25	0.50																	
<i>Crasostrea gigas</i>	0.25	0.25	0.25																	
Cirripedia																				
<i>Megabalanus rosa</i>	2.50	0.25														0.50	0.25			
<i>Balanus amphitrite</i>	1.25	0.25														0.50	0.75			
<i>Balanus trigonus</i>	0.75	0.50														1.25	1.00	0.75	0.75	1.00
<i>Balanus albicostatus</i>	0.25															0.75	0.75			
<i>Balanus reticulatus</i>																0.75	0.75			
<i>Balanus condakovii</i>																0.75	0.75			
<i>Balanus improvisus</i>																0.75	0.75			
<i>Balanus thurneae</i>																0.75	0.75			
Amphipoda																				
Ascidacea																				
Compound ascidians	0.75	0.50	0.25	0.25	0.25	1.88	1.46	1.29	1.00							1.00	1.25	1.25	1.25	0.75
Solitary ascidians																				
<i>Styela</i> sp.																				
<i>Styela plicata</i>	0.25															0.25	0.50	0.25	0.25	

表 2-6. 最近 20 年間にあった浜名湖庄内湾の付着生物相の変化

多毛類			
ヤッコカンザシ	<i>Pomatoleios kraussii</i>	: 湾口部に侵入	
コケムシ類 Bryozoa			
シロアミメコケムシ	<i>Conopeum reticulatum</i>	: 消滅	
アミメコケムシの一種	<i>Membranipora</i> sp.	: 侵入、湾奥部で優占	
コブコケムシの一種	<i>Celleporina</i> sp.	: 湾口部に侵入	
二枚貝類 Bivalvia			
ホトトギスガイ	<i>Musculista senhousia</i>	: 減少	
コウロエンカワヒバリガイ	<i>Limnoperna fortunei kikuchii</i>	: 侵入、湾奥部で優占	
ナミマガシワガイ	<i>Anomia chinensis</i>	: 消滅	
フジツボ類 Cirripedia			
タテジマフジツボ	<i>Balanus amphitrite</i>	: 湾奥部で優占	
アメリカフジツボ	<i>Balanus eburneus</i>	: 侵入、湾奥部で優占	
サラサフジツボ	<i>Balanus reticulatus</i>	: 消滅	
ドロフジツボ	<i>Balanus kondakovi</i>	: 消滅	
ヨーロップフジツボ	<i>Balanus improvisus</i>	: 消滅	

表 2-7. 浜名湖本湖3カ月浸漬基盤に出現した付着生物相
period; 1: APR. '90 - JUL. '90, 2: JUL. '90 - OCT. '90, 3: OCT. '90 - JAN. '91, 4: JAN. '91 - APR. '91
frequency; xx: 75% \leq , x: 50 - 75%, +: 25 - 50%, -: 25% $<$

Species	入出				松見ヶ浦				猪鼻				三ヶ日				引佐細江				村郷			
	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
Algae																								
<i>Enteromorpha</i> sp.																								
<i>Ulva</i> sp.																								
Bryozoa																								
<i>Membranipora</i> sp.																								
<i>Bugula neritina</i>																								
<i>Bugula californica</i>																								
<i>Watersipora subovoides</i>																								
<i>Celleporina</i> sp.																								
Polychaeta																								
Spirorbidae																								
<i>Ficopomatus enigmaticus</i>	xx								xx	xx							xx				xx			
<i>Hydroides exoensis</i>																								
<i>Pomatoleios kraussii</i>																								
Cirripedia																								
<i>Balanus eburneus</i>																								
<i>Balanus amphitrite</i>																								
<i>Balanus albicostatus</i>																								
<i>Balanus trigonus</i>																								
Bivalvia																								
<i>Limnoperna fortunei kikuchii</i>																								
<i>Mytilus galloprovincialis</i>																								
<i>Crassostrea gigas</i>																								



図 2-1. 浜名湖庄内湾に設けた付着生物調査定点

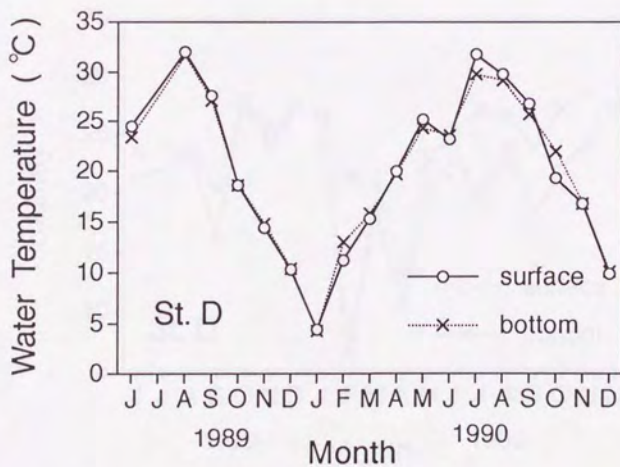
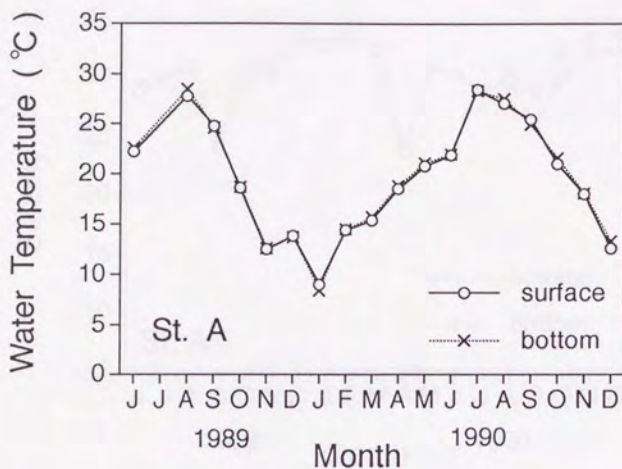


図 2-2. 調査期間中の St. A (上) と St. D (下) の
表層と底層の水温の変動

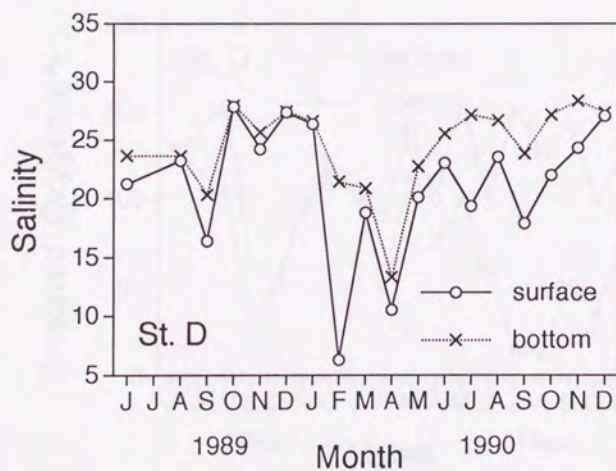
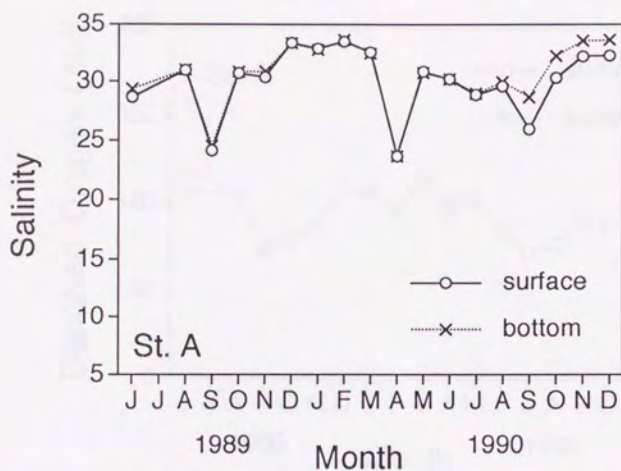


図 2-3. 調査期間中の St. A 〔上〕と St. D 〔下〕の
表層と底層の塩分の変動

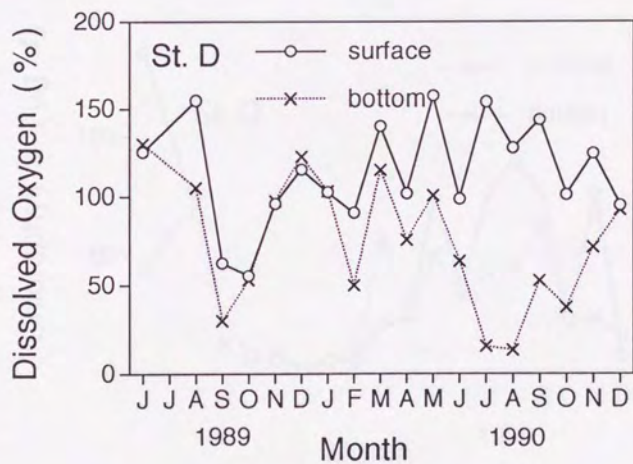
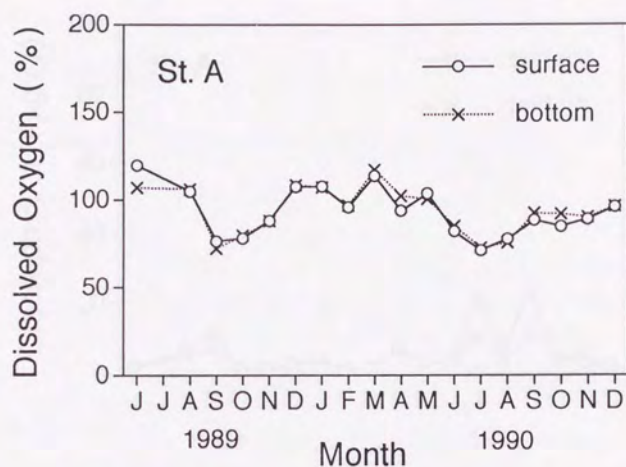


図 2-4. 調査期間中の St. A (上) と St. D (下) の
表層と底層の酸素飽和度の変動

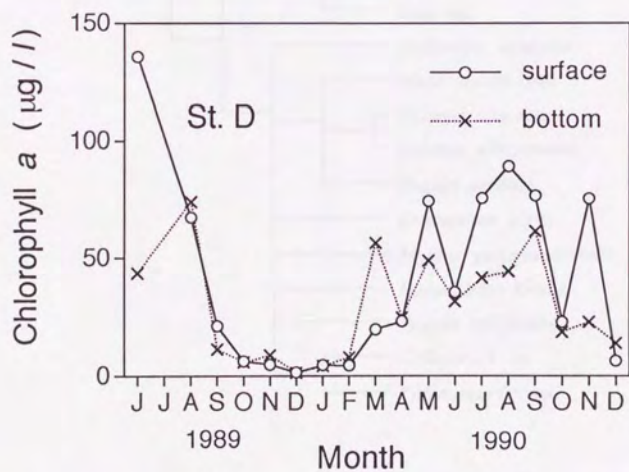
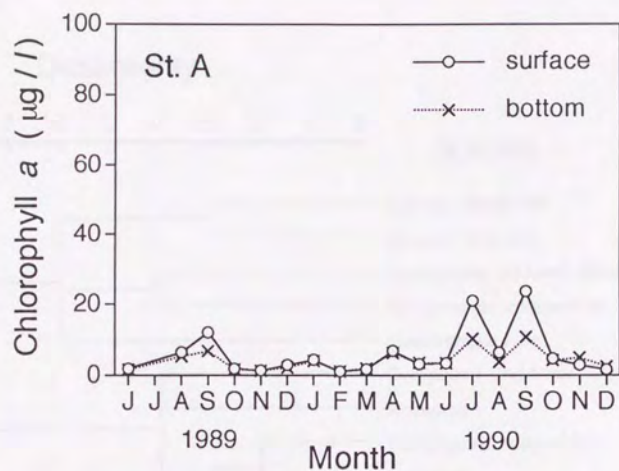


図 2-5. 調査期間中の St. A 〔上〕 と St. D 〔下〕 の
 クロロフィル量の変動

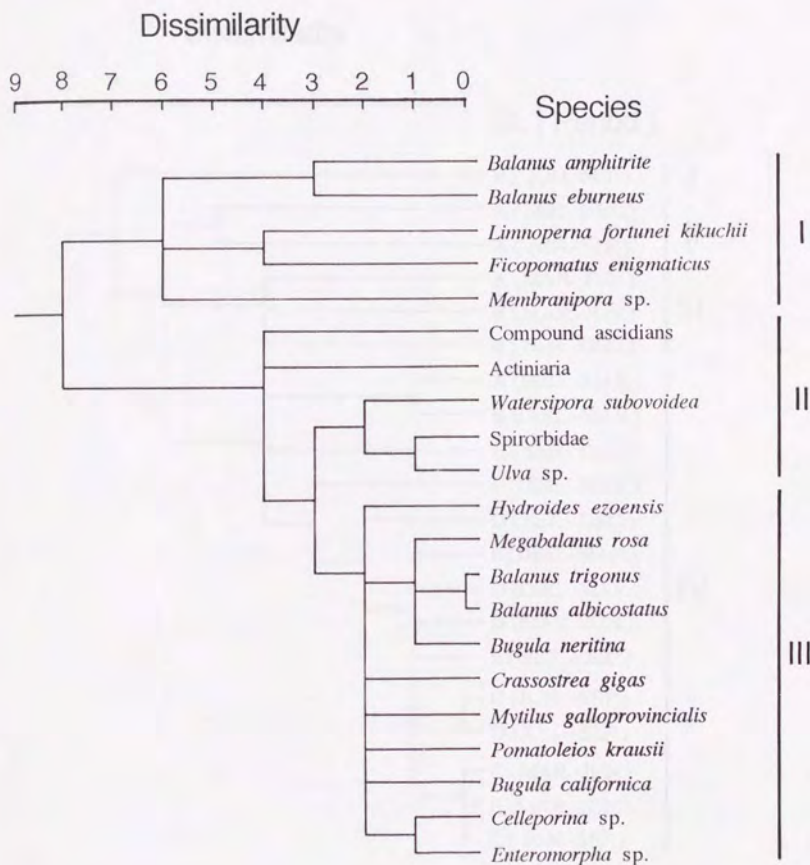


図 2-6. 1989 年 6 月～1990 年 6 月の期間中，3 カ月間の浸漬基盤に出現した付着生物の種類に関するクラスター分析結果。
それぞれの種類について，付着期間と付着場所のユークリッド距離を算出し，最短距離法でデンドログラムを作成した。

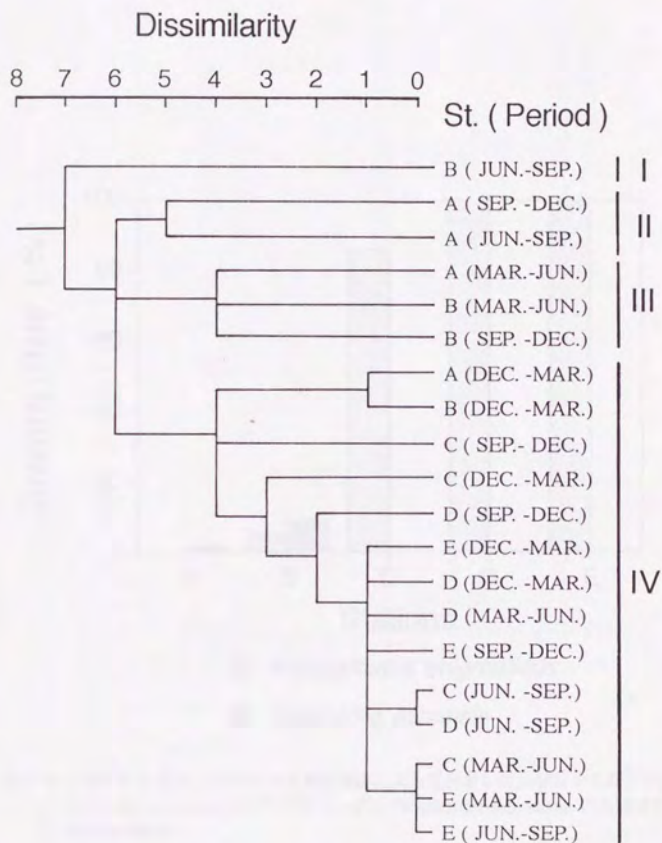


図 2-7. 1989 年 6 月～1990 年 6 月の期間中，出現場所と付着期間に関するクラスター分析結果。

3 カ月間の浸漬基盤に出現した付着生物の種類についてユークリッド距離を算出し，最短距離法でデンドログラムを作成した。

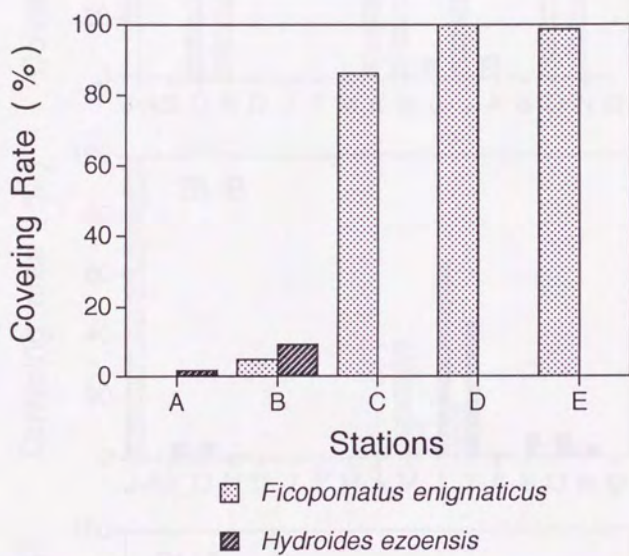


図 2-8. 1990 年 5 月～6 月の一カ月間の浸漬によって付着したエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* とカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* の各調査定点での被覆率

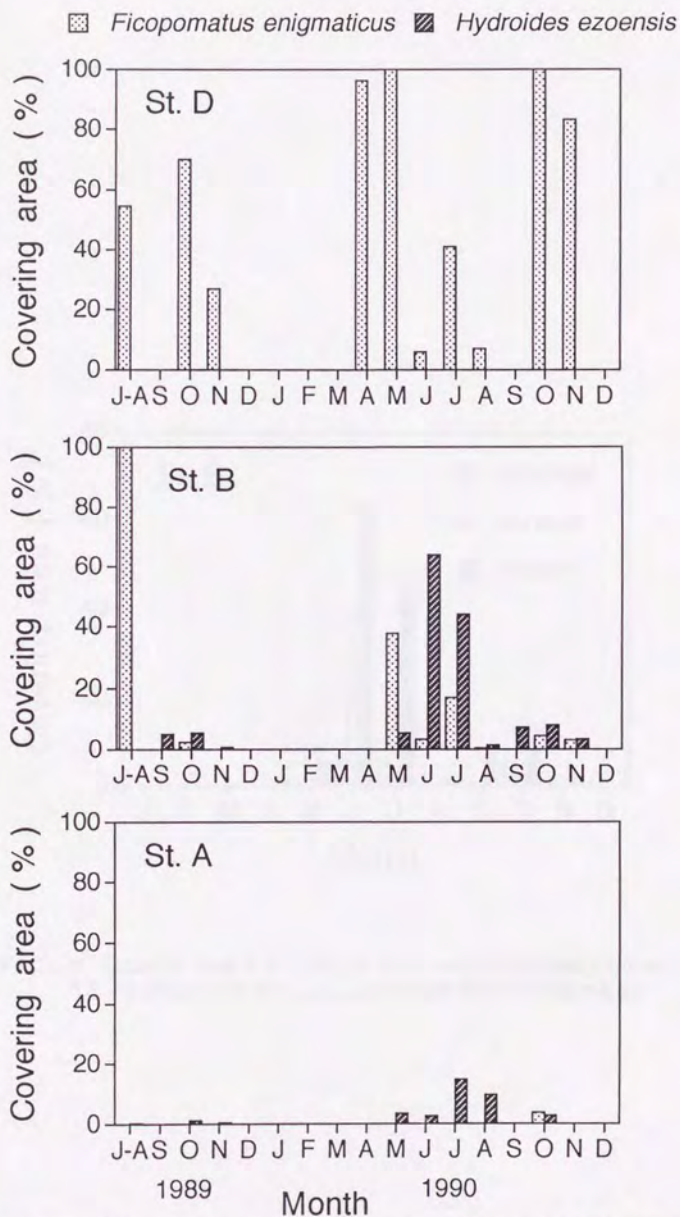


図 2-9. 1 カ月間の浸漬による St. A, B, D の底層でのカンザシゴカイ 2 種の出現状況

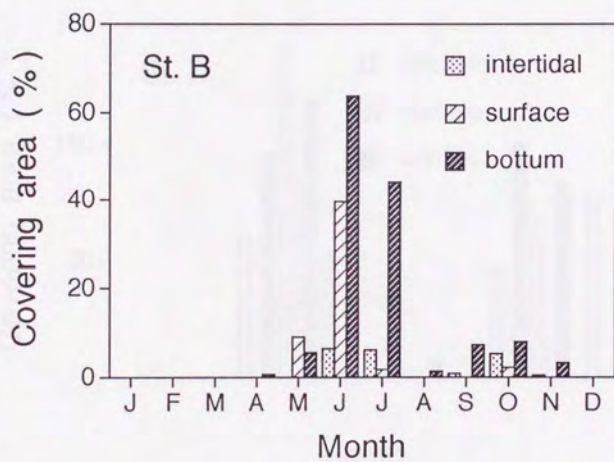


図 2-10. St. B において 1990 年 1 ～ 1990 年 2 月の一カ月間の浸漬期間中に出現したエゾカサネカンザシ *Hydroides ezsoensis* の浸漬深度別の附着量の月変化

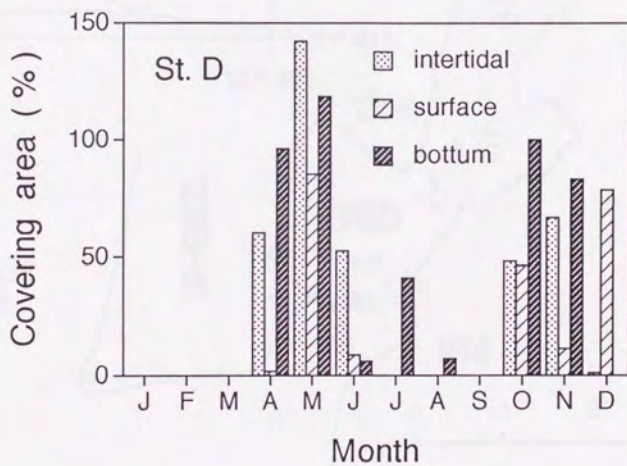


図 2-11. St. D において 1990 年 1 ～ 1990 年 2 月の一カ月間の浸漬期間中に出現した
カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* の浸漬深度別の付着量の月変化



図 2-12. 浜名湖庄内湾で行なわれた付着生物相に関する研究の調査定点。
 Kajihara *et al.* (1976): KA ~ KD, E (1972 ~ 1973), Abdel-Razek *et al.*
 (1993a): FB ~ FD, E, (1980 ~ 1981), Anil (1990) および本研究:
 AA ~ AD, E (1987 ~ 1988, および 1989 ~ 1990).



図 2-13. 浜名湖本湖周辺部で行なった付着基盤の浸漬調査の6定点.
調査期間は1990年4月～1991年10月で、浸漬間は3カ
月とした。

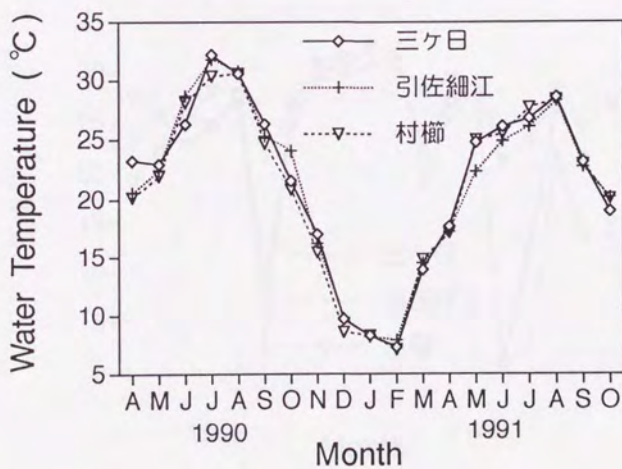
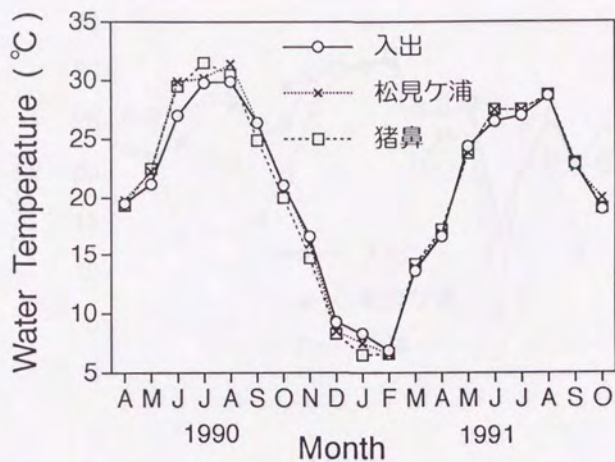


図 2-14. 調査期間中の浜名湖周辺部の各定点での水温の変動

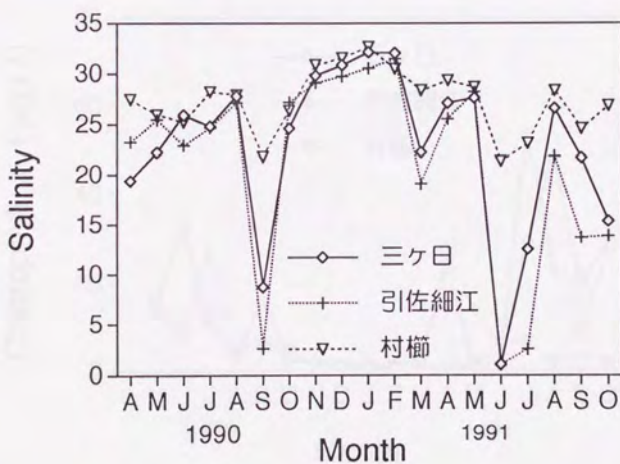
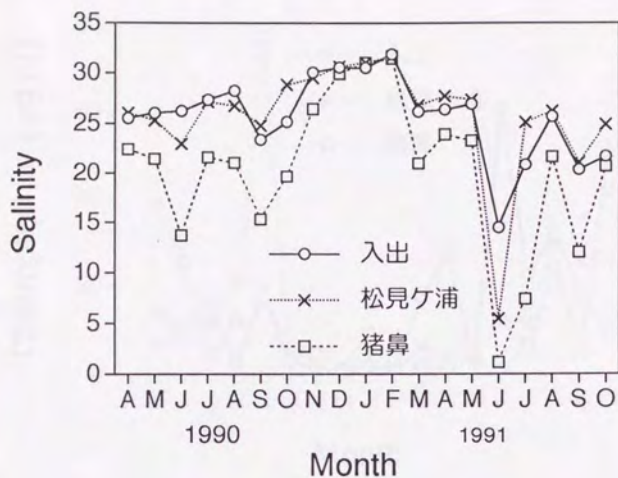


図 2-15. 調査期間中の浜名湖周辺部の各定点での塩分の変動

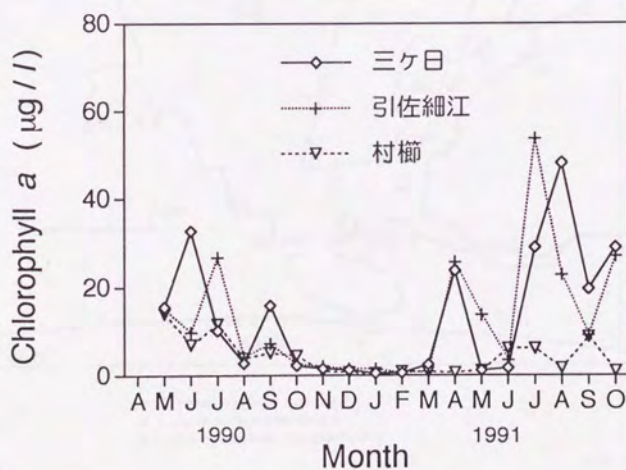
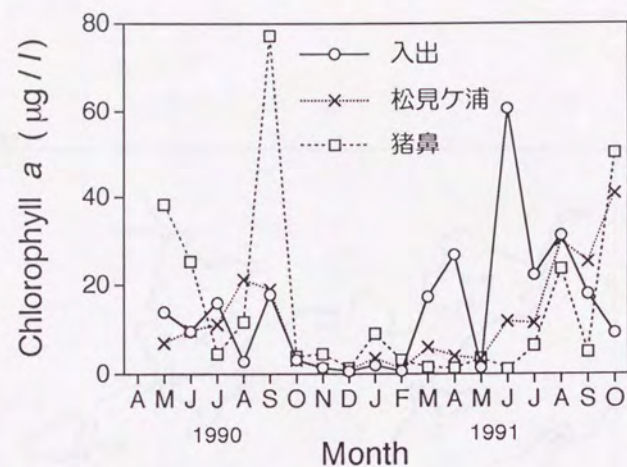


図 2-16. 調査期間中の浜名湖周辺部の各定点のクロロフィル量の変動

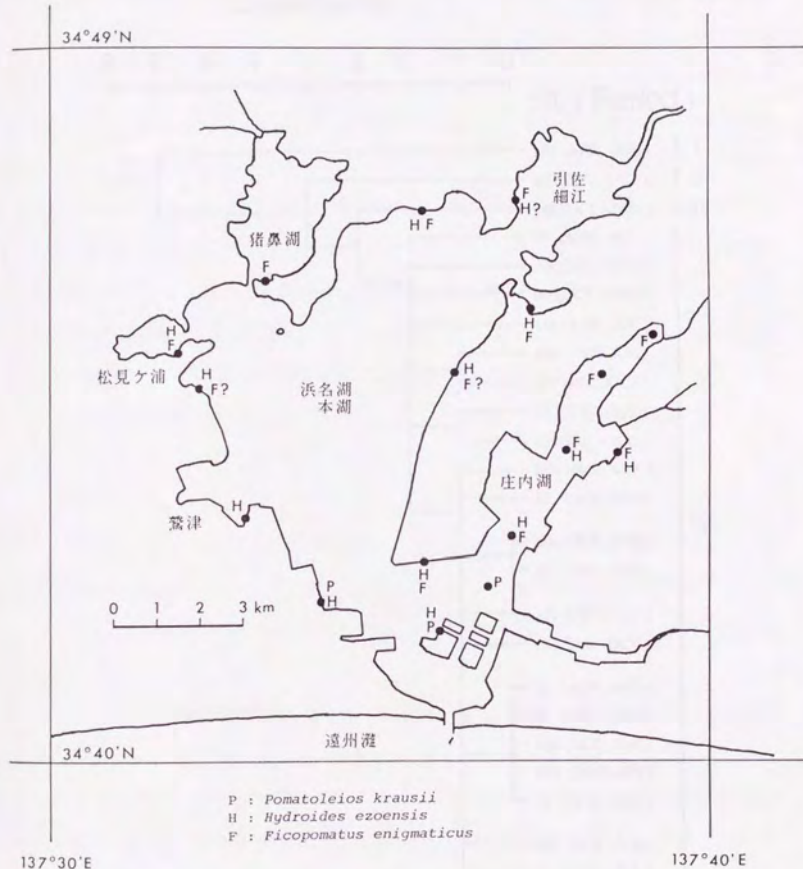


図 2-17. 浜名湖周辺部で採集された 3 種のカンザシゴカイの出現状況.

P: ヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii*
H: エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis*
F: カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus*

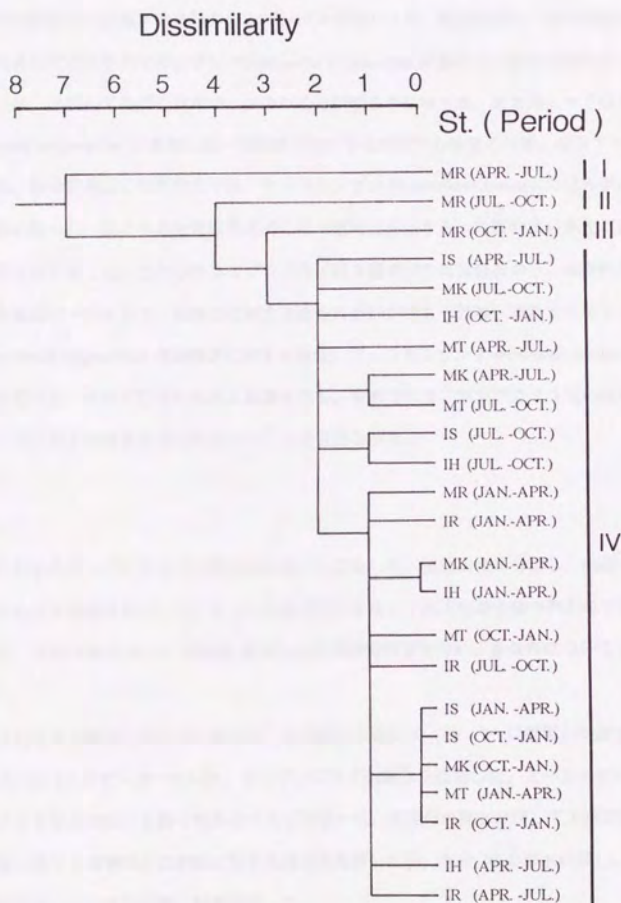


図 2-18. 1990 年 4 月～1991 年 4 月の期間中，出現場所と付着期間に関するクラスター分析結果。

3 カ月間の浸漬基盤に出現した付着生物の種類についてユークリッド距離を算出し，最短距離法でデンドログラムを作成した。定点略号；IR: 入出，MT: 松見ヶ浦，IH: 猪鼻湖，MK: 三ヶ日，IS: 引佐細江，MK: 村郷。

III. カンザシゴカイ類の低塩分、無酸素、干出に対する耐性

前章では浜名湖に出現する3種のカンザシゴカイ類のうち、塩分が低く、また変動も激しい庄内湾湾奥部にカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* が優占し、他の2種はまったく出現しないか、出現してもごく僅かでしかないことが明らかになった。またカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* は夏期に低〜無酸素状態になる底層でも活発に付着、成長することも判明した。浜名湖周辺の採集調査では、ヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii* の分布が水平的には湖南部に限られ、またその分布は垂直的には干潮時に干出する、比較的高い水位に付着することが明らかになった。これらのカンザシゴカイ類3種のマクロな分布から、水平的な住分けを決める要因の一つとして、低塩分に対する耐性の違いが考えられる。またカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* の低酸素に対する耐性、ヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii* の干出に対する耐性も、それぞれ高いものと推測される。本章ではカンザシゴカイ3種の低塩分、無酸素、干出に対する特性を明らかにすることを目的とした。

1. 方法

実験に用いたカンザシゴカイ3種は浜名湖から採集した。玉状の塊を分解し、数個〜10個体程度からなる群体に分け、ピンセットと歯ブラシを用いて他の付着生物や汚れをできる限り除去した。実験は温度25℃、照度約3000 luxの連続照明下で行い、各条件について5例ずつ行った。

低塩分に対する耐性実験では、脱イオン水を用いて塩分3, 10, 20に調製した濾過海水約150 mlを200 ml容ビーカーにいれ、カンザシゴカイの群体を収容した。ビーカーの口は水分の蒸発による塩分の変化を防ぐためにラップで覆った。低塩分の海水に移して1時間後、1日後に鰓冠の様子と衝撃などの刺激に対する反応を観察した後、塩分30の海水に戻し、その直後、1時間後、1日後に同様の観察を行った。

無酸素に対する耐性実験では、塩分30の濾過海水に窒素ガスを20〜30分通気して酸素飽和度を0%とし、酸素瓶に満たしてカンザシゴカイの群体を収容し、密栓をした。栓の部分から空気が混入しないよう、酸素瓶を5 l容のポリカーボネイト製のビーカーに満たした水中に沈

めた。この状態で放置し、時間の経過に伴う鰓冠の様子、衝撃などの刺激に対する反応の変化を随時観察した。

干出に対する耐性実験では、ワイバーで拭いて周囲の水分を除いた群体をプラスチック容器中に収容し、口をラップで覆って行った。1、2、3、5日間干出させた後、群体を塩分 30 の海水中に戻し、直後、1時間後、1日後の様子を観察した。

2. 結果

2.1 低塩分に対する耐性

塩分 20、10、3 の低塩分に対するカンザシゴカイ 3 種の耐性を表 3-1 ~ 3-3 に示した。塩分 20 では、3 種とも通常通り鰓冠を開き、衝撃などの刺激に対してもすばやく棲管内に収縮する、正常な反応を示した。

塩分 10 では、カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* のみが通常通り鰓冠を開き、刺激に対する正常な収縮反応を示した。エゾカサネカンザシ *Hydroides exoensis* では、塩分 10 に移した直後は棲管内に収縮した状態になり、1 日後には鰓冠を開いたものの、衝撃などの刺激に対する反応は鈍かった。また塩分 30 の海水中に戻した後、正常にすばやく収縮する反応を示したのは 1 日後であった。また塩分 10 に移して 1 日後、塩分 30 に戻して 1 時間後と 1 日後には放卵、放精がみられた場合があり、塩分変動が放卵、放精刺激となりうることが示された。ヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii* は、塩分 10 では 1 日後も棲管内に収縮した状態か体前部に伸長する殻蓋をのぞかせた状態で、衝撃に対しても当然それ以上の収縮はみられなかった。また塩分 30 の海水に戻した場合には、1 時間で鰓冠を開き、衝撃に対する正常な収縮反応を示した。

塩分 3 では、やはりカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* のみが通常通り鰓冠を開き、刺激に対する正常な収縮反応を示した。エゾカサネカンザシ *Hydroides exoensis* は塩分 3 の海水に移して 1 日後には鰓冠を出したものの、刺激に対する反応はなく、また塩分 30 の海水中に戻した後も刺激に対して反応せず、最終的に全個体死亡した。ヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii* は塩分 10 の海水の場合と同様に、1 日後でも棲管中に収縮したままか、殻蓋をのぞかせた状態であったが、塩分 30 の海水中に戻した場合、1 日で通常通り鰓冠を開き、衝撃に対

する正常な収縮反応を示した。

表 3-4 に、カンザシゴカイ 3 種の低塩分耐性をまとめた。表中、左側の "+" あるいは "-" が、各塩分下で鰓冠を開いて正常な収縮反応を示すか否かを、右側の "+" あるいは "-" が、それぞれの塩分の海水中に 1 日曝された後、塩分 30 の海水中に戻した場合、生存が認められたか否かを示した。

2.2 無酸素に対する耐性

表 3-5 にカンザシゴカイ 3 種の無酸素条件に対する反応をまとめた。3 種とも死亡個体が少数みられるものの、ほとんどの場合無酸素状態に移した直後から鰓冠を開き、刺激に対しても正常な収縮反応を示した。エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* では、無酸素状態に移してから 5 日目に死亡した実験区、棲管内に収縮した状態になり刺激に対して反応しない実験区が出現したが、カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus*、ヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii* では、無酸素状態で 5 日間の生存が可能であった。

2.3 干出に対する耐性

表 3-6 ~ 3-9 に、それぞれ 1、2、3、5 日間干出させた後、通常の高水中に戻した場合のカンザシゴカイ 3 種の反応をまとめた。ヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii* については、2 日間の干出実験は行わなかった。

1 日の干出では、一部に死亡個体が見られたものの、3 種とも通常の高水に戻して 1 時間後には鰓冠を開き、刺激に対しても正常な収縮反応を示した。

2 日間の干出では、カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* は高水に戻して 1 時間後には鰓冠を開き、刺激に対して正常な収縮反応を示したのに対し、エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* では、高水に戻して 1 時間後に鰓冠を出したものの、刺激に対する反応がなく、翌日死亡が確認された。また両種で、高水に戻した直後に放精がみられ、干出が放卵、放精刺激となりうることを示された。

3 日間の干出では、カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* は 5 例中 4 例で全個体が死亡し、高水に戻した後に正常に回復したのは 1 例のみであった。エゾカサネカンザシ

Hydroides ezoensis は当然のことながら、3 日間の干出で全個体死亡した。それに対しヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii* では 3 日間の干出でも海水中に戻した場合、棲管から鰓冠を出し、刺激に対して正常な収縮反応を示した。

5 日間の干出では、カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus*、エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* の両種は全個体死亡した。ヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii* では、5 例中 4 例で死亡個体があったものの、5 例全てで海水中に戻して 1 日後には鰓冠を開き、刺激に対して正常な収縮反応を示した。

表 3-10 に、1、2、3、5 日間の干出に対するカンザシゴカイ 3 種の耐性をまとめた。表中 "+" は干出後も生残可能、"- " は干出後死亡したことを示した。

3. 考察

低塩分に対する耐性で、カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* は、塩分 3、10、20 全てで棲息可能で低塩分にきわめて順応した種類であると考えられる。平均的な塩分濃度が低く、また塩分濃度の変動が激しい庄内湾湾奥部、猪鼻湖で優占する本種の分布を説明しうるものと考えられる。本種は日本国内では隅田川河口、児島湾などに出現し（今島、1986）、河口域、汽水域に特徴的な種類と考えられる。エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* とヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii* は、塩分 10 以下では棲管中に虫体が収縮したままで、摂餌が困難になることを考えれば、実質的にはそのような低塩分の環境中では棲息できないものと考えられる。このような低塩分に対する耐性の低さが、エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* とヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii* の庄内湾湾奥部への進出を阻む要因の一つとなっているものと考えられる。

無酸素状態に対しては 3 種とも高い耐性を示し、3 日以上正常な状態で棲息が可能であった。一般的にゴカイ類は貧酸素状態に遭遇する可能性が高い場所に棲息し、また貧～無酸素状態でもかなりの期間棲息が可能である。無酸素条件下でのカンザシゴカイ類の生存が、代謝量を低下させることによって可能となっているのか、あるいはエネルギーの生産を好気的なものから無気呼吸に転換することによって可能となっているのかは不明である。他のゴカイ類では貧～無酸素条件下で無気呼吸をする例が知られており（Warren, 1981; Schottler, 1983）、カンザシゴカイ類については今後の課題と考えられる。

表 3-10 に示すように、大部分の個体が生残可能な干出日数は、カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* では 2 日、エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* では 1 日であったのに対し、ヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii* では 3 日以上であった。予備的な実験によれば、7 日間の干出後も生残個体があり、全個体が死亡するためには 10 日程度の干出が必要であった。本種は干出にきわめて強い耐性を持ち、干潮時に干出する比較的高い水位に多く付着する本種の生態を説明しうるものと考えられた。荒川 (1973b) は広島湾に大量発生したカサネカンザシゴカイ *Hydroides elegans* について干出実験を行い、3 時間程度の直射日光下での干出処理で、90% 以上のカサネカンザシ *Hydroides elegans* が斃死したことを報告している。エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* やカサネカンザシ *Hydroides elegans* はフジツボ類などに比較して干出に対する耐性が低いものと考えられた。

表 3-1. カンザンゴカイ 3 種の低塩分 (S = 20) に対する耐性

	S=20 に移して 1 時間後	S=20 に移して 1 日後
カニヤドリカンザシ <i>Ficopomatus enigmaticus</i>	虫体の状態 刺激に対する反応 鰓冠を開く 正常	鰓冠を開く 正常
エゾカサネカンザシ <i>Hydroides ecoensis</i>	虫体の状態 刺激に対する反応 鰓冠を開く 正常	鰓冠を開く 正常
ヤッコカンザシ <i>Pomatolepis kraussii</i>	虫体の状態 刺激に対する反応 鰓冠を開く 正常	鰓冠を開く 正常

括弧内の数字は 5 回の繰返しのうち、その状態が観察された例数を示す。

表 3-2. カンザシゴカイ 3 種の低塩分 (S = 10) に対する耐性

	虫体の状態 刺激に対する反応	S=10 に移して 1 時間後		S=10 に移して 1 日後		S=30 に戻した 直後		S=30 に戻して 1 時間後		S=30 に戻して 1 日後	
		鰓冠を開く		鰓冠を開く		-		-		-	
カニヤドリカンザシ <i>Ficopomatus enigmaticus</i>	刺激に対する反応	正常		正常		-		-		-	
エノカサネカンザシ <i>Hydroides eroensis</i>	虫体の状態	椀管内に収縮 (3/5) 殻蓋を出す (2/5)		鰓冠を開く (4/5)		殻蓋を出す (2/5) 鰓冠を出す (2/5)		鰓冠を開く		鰓冠を開く	
	刺激に対する反応	なし		鈍い反応 (4/5) 放卵放精 (4/5)		鈍い反応 (2/5) 放精 (3/5)		鈍い反応 放卵放精 (2/5)		正常	
ヤッコカンザシ <i>Pomatoleios kraussii</i>	虫体の状態	椀管内に収縮		殻蓋を出す (4/5) 椀管内に収縮 (1/5)		鰓冠を開く		鰓冠を開く		鰓冠を開く	
	刺激に対する反応	なし		なし		鈍い反応		正常		正常	
				一部死亡 (1/5)						一部死亡 (1/5)	

括弧内の数字は 5 回の繰返しのうち、その状態が観察された例数を示す。

表 3-3. カンザシゴカイ 3 種の低塩分 (S=3) に対する耐性

		S=3 に移して 1 時間後	S=3 に移して 1 日後	S=30 に戻した 直後	S=30 に戻して 1 時間後	S=30 に戻して 1 日後
カニヤドリカンザシ <i>Ficopomatus enigmaticus</i>	虫体の状態	鰓冠を開く (2/5) 棲管内に収縮 (3/5)	鰓冠を開く	-	-	-
	刺激に対する反応	正常 (2/5) なし (3/5)	正常	-	-	-
エゾカサネカンザシ <i>Hydroides ezoensis</i>	虫体の状態	棲管内に収縮 (4/5) 鰓蓋を出す (1/5)	鰓冠を出す	鰓冠を出す	-	-
	刺激に対する反応	なし	なし	なし	-	-
					死亡 (5/5)	
ヤッコカンザシ <i>Pomatoleios kraussii</i>	虫体の状態	棲管内に収縮	棲管内に収縮 (4/5) 鰓蓋を出す (1/5)	棲管内に収縮 (4/5)	鰓蓋を出す	鰓冠を開く
	刺激に対する反応	なし	なし	なし	鈍い反応	正常
						一部死亡 (5/5)

括弧内の数字は 5 回の繰返しのうち、その状態が観察された例数を示す。

表 3-4. カンザシゴカイ 3 種の低塩分に対する耐性

	塩分		
	3	10	20
カニヤドリカンザシ <i>Ficopomatus enigmaticus</i>	+/+	+/+	+/+
エゾカサネカンザシ <i>Hydroides exoensis</i>	-/-	-/+	+/+
ヤッコカンザシ <i>Pomatoleios kraussii</i>	-/+	-/+	+/+

左側の "+" あるいは "-" は、各塩分下で鰓冠を開いて正常な収縮反応を示すか否かを、右側の "+" あるいは "-" が、それぞれの塩分の海水中に 1 日曝された後、塩分 30 の海水中に戻した場合の生存の有無を示した。

表 3-5. カンザンゴカイ 3 種の無酸素素に対する耐性

		無酸素状態に移してから時間				
		1 時間後	1 日後	2 日後	3 日後	5 日後
カニヤドリカンザシ <i>Ficopomatus enigmaticus</i>	虫体の状態	鰓冠を開く	鰓冠を開く (4/5)	鰓冠を開く	鰓冠を開く	鰓冠を開く
	刺激に対する反応	正常	正常	正常	正常	正常
		一部死亡 (1/5)				
エゾカサネカンザシ <i>Hydroides ezoensis</i>	虫体の状態	鰓冠を開く	鰓冠を開く	鰓冠を開く	鰓冠を開く	瘻蓋を出す (2/5) 棲管内に収縮 (2/5)
	刺激に対する反応	正常	正常	正常	正常 (4/5) なし (1/5)	正常 (2/5) なし (2/5)
		一部死亡 (1/5)				
ヤッコカンザシ <i>Pomatoleios kraussii</i>	虫体の状態	鰓冠を開く	鰓冠を開く	鰓冠を開く	鰓冠を開く	鰓冠を開く
	刺激に対する反応	正常	正常	正常	正常	正常
		一部死亡 (2/5)				

括弧内の数字は 5 回の繰返しのうち、その状態が観察された例数を示す。

表 3-6. 1 日の干出に対するカンザシゴカイ 3 種の耐性

	海水に戻した 直後	海水に戻して 1 時間後	海水に戻して 1 日後
カニヤドリカンザシ <i>Ficopomatus enigmaticus</i>	虫体の状態 刺激に対する反応	鰓冠を開く 正常	鰓冠を開く 正常
エゾカサネカンザシ <i>Hydroides exoensis</i>	虫体の状態 刺激に対する反応	鰓冠を開く 正常	鰓冠を開く 正常 一部死亡 (2/5)
ヤッコカンザシ <i>Pomatoleios kraussii</i>	虫体の状態 刺激に対する反応	鰓冠を開く 正常	鰓冠を開く 正常 一部死亡 (1/5)

括弧内の数字は 5 回の繰返しのうち、その状態が観察された例数を示す。

表 3-7. 2 日間の干出に対するカンザシゴカイ 3 種の耐性

	海水に戻した 直後	海水に戻して 1 時間後	海水に戻して 1 日後
カニヤドリカンザシ <i>Ficopomatus enigmaticus</i>	虫体の状態 刺激に対する反応 棲管中に収縮 なし 死亡 (1/5)/放精 (1/5)	鰓冠を開く 正常	鰓冠を開く 正常
エゾカサネカンザシ <i>Hydroides exoensis</i>	虫体の状態 刺激に対する反応 殻蓋を出す なし 放精 (5/5)	鰓冠を出す なし	- - 死亡 (5/5)

括弧内の数字は 5 回の繰返しのうち、その状態が観察された例数を示す。

表 3-8. 3日間の干出に対するカンザンゴカイ 3種の耐性

	海水に戻した 直後	海水に戻して 1時間後	海水に戻して 1日後
カニヤドリカンザシ <i>Ficopomatus enigmaticus</i>	虫体の状態 刺激に対する反応	殻蓋を出す なし	鰓冠を開く 鰓冠を開く (1/5) なし 正常 (1/5) 死亡 (4/5)
エゾカサネカンザシ <i>Hydroides exoensis</i>	虫体の状態 刺激に対する反応	殻蓋を出す なし 放精 (3/5)	- - 死亡
ヤッコカンザシ <i>Pomatolecos kraussii</i>	虫体の状態 刺激に対する反応	鰓冠を開く 正常	鰓冠を開く 正常 正常

括弧内の数字は5回の繰返しのうち、その状態が観察された例数を示す。

表 3-9. 5日間の干出に対するカンザシゴカイ 3 種の耐性

	海水に戻した 直後	海水に戻して 1 時間後	海水に戻して 1 日後
カニヤドリカンザシ <i>Ficopomatus enigmaticus</i>	虫体の状態 棲管内に収縮 (4/5) 殻蓋を出す (1/5)	棲管内に収縮 (3/5) 殻蓋を出す (2/5)	-
	刺激に対する反応 なし	なし	-
			死亡
エゾカサネカンザシ <i>Hydroides ezoensis</i>	虫体の状態 棲管内に収縮	棲管内に収縮	-
	刺激に対する反応 なし	なし	-
			死亡
ヤッコカンザシ <i>Pomatoleios kraussii</i>	虫体の状態 鰓冠を開く	鰓冠を開く	鰓冠を開く
	刺激に対する反応 鈍い反応	正常 (3/5) 鈍い反応 (2/5)	正常
	一部死亡 (1/5)		一部死亡 (4/5)

括弧内の数字は 5 回の繰返しのうち、その状態が観察された例数を示す。

表 3-10. カンザシゴガイ 3 種の干出に対する耐性

干出時間	1 日	2 日	3 日	5 日
カニヤドリカンザシ <i>Ficopomatus enigmaticus</i>	+	+	-/+	-
エソカサネカンザシ <i>Hydroides ezoensis</i>	-/+	-	-	-
ヤッコカンザシ <i>Pomatoleios kraussii</i>	+	+	+	-/+

"+" は干出後、海水中に戻した場合に生存可能, "-" は干出後、海水に戻した場合に死亡したことを示す。

IV. 庄内湖におけるカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* の生活史

II 章では浜名湖にはおもに3種のカンザシゴカイが出現するものの、汽水性が強い庄内湾湾奥部ではカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* が優占し、他の2種はまったく出現しないか、出現してもごく希であることが明らかになった。III 章では、これら3種のカンザシゴカイのマクロな分布を支配する要因の一つとして、低塩分に対する耐性の違いがあり、塩分が低く変動も激しい庄内湾湾奥部ではカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* 以外の2種の棲息は困難であることが示唆された。しかしこのことは庄内湾湾奥部でのカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* の大量発生のための環境要因の側からみた必要条件であり、大量発生機構の解明、あるいは大量発生時に塊状に付着する群居性については、世代時間の短さ、浮遊幼生期の期間の短さ、あるいは幼生の着底を積極的に誘起する要因などについて明らかにしていく必要があるものと考えられる。本章では、庄内湖におけるカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* の大量発生に結びつく、成長速度、成熟、幼生の浮遊期の期間などの生物学的要因を明らかにすることを目的とした。

1. 方法

付着基盤の浸漬、着底個体の成長の測定、付着個体の成熟度の測定などは、カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* が優占する庄内湾湾奥部の定点 St. D (図 2-1) とその周辺で行った。

1.1 幼虫の加入期

幼虫の加入期をより詳細に把握するため、1990年4月26日から1週間毎に付着基盤を入れ換え、その間に基盤に付着した幼虫の個体数を測定した。付着基盤を浸漬した水深は、表層(水深 50 cm)と底層(底上 50 cm)とした。また基盤を入れ換える際に、表層と底層の水温、塩分、溶存酸素量、クロロフィル量などの環境要因についても同時に測定した。

1.2 付着個体の成長

庄内湾湾奥部の St. D の表層(水深 50 cm)と底層(底上 50 cm)に、試験管立てに収容し

たスライドガラスを垂下し、カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* を付着させた。1991年6月25日～7月2日の間に付着した個体のうち、スライドガラス1枚当たり1～10個体を残し、各個体について1週間毎に殻長を測定した。殻長の測定はリパーサルフィルムで撮影後、投影して棲管を糸でなぞって長さを測り、スライドガラスの長辺(76 mm)の投影時の長さから、測定値を実際の殻長に換算した。毎週 St. D から回収したスライドガラスはゴミや他の付着生物を除去した後、写真撮影を行い、水産実験所蛇口海水中に流水下で収容した。翌日、干出しないように海水をはったバケツ中にスライドガラスを収容して St. D まで輸送し、再び同じ水深に垂下した。個体毎の殻長の成長の測定は1991年6月25日～7月2日の間に付着した個体について、9月17までの12週間行った。またスライドガラスに付着した状態で随時サンプリングを行い、10%ホルマリン中に保存、5%酢酸中で脱灰して、虫体長、成熟度の測定を行った。

1.3 付着個体の成熟度の推移

天然個体の成熟度の推移を見るために、1991年4月26日から10月22日までの間、1週間毎に St. D 付近のカキ棚に付着しているカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* の塊を採集し、10%ホルマリン中に保存した。この固定した塊を5%酢酸中で脱灰し、虫体の体長、成熟度を測定した。成熟度の判定は以下の方法で、顕微鏡下で卵、あるいは精子を確認して行った。本種は一般的には尾部の方から成熟が進む(成熟卵あるいは精子が確認できる)傾向があるため(図4-1)、腹部前部、腹部中央部、尾部の3カ所から数mmづつ組織を採取し、スライドガラス上に水と柄付針を用いて展開し、カバーガラスをかけて顕微鏡下で観察した。腹部のいずれかの部位に卵(図4-2A)、あるいは精子(図4-2B)が確認できた個体を成熟個体、腹部が卵、あるいは精子で満たされている個体を完熟個体とした。また腹部のいずれの部位にも卵、精子が確認できなかった個体(図4-2C)を未熟個体とした。また採集時には St. D において、表層と底層の水温、塩分、溶存酸素量、クロロフィル量などの環境要因についても同時に測定した。

1.4 現場におけるカンザシゴカイ幼生の出現

1989 年 6 月～1990 年 12 月に実施した付着生物調査の際に、各定点において現場の表面海水 100 l をバケツで採水し、プランクトンネット (NXXX25, 目合 40 μ m) で動物プランクトンを採集した。サンプルは 25% グルタルアルデヒド溶液を試料の 1/10 (v/v) 加え固定した。この固定試料中には、図 4-3 に示すような、繊毛冠 (cb: ciliary band), 折り畳まれた衿 (cp: collar pocket), 3 対の剛毛 (ca: capillary seta) を備えた、カンザシゴカイ類の幼生に特徴的な形態を示す個体がみられた。浜名湖に多く出現するスピオ類、あるいはイトゴカイ *Capitella capitata* などの幼生はまったく異なる形態であること、また庄内湾湾奥部でのカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* の優占状況から、図 4-3 に示したような個体をカンザシゴカイ類の幼生とみなした。固定試料は 40 ml に濃縮後、適当量を分取し、界線入計算盤でカンザシゴカイ類の幼生の個体数を計数し、現場での出現量を算出した。

1.5 カンザシゴカイ幼生の飼育

幼生の形態、浮遊期の期間、着底条件などを明らかにするために、カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* とエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* の幼生を実験室内で飼育した。飼育の方法はこれまでのカンザシゴカイ類幼生の飼育例に準じた (荒川: 1973a, 木下・平野: 1977, 松尾・高: 1981, Miura and Kajihara: 1981)。虫体を棲管から傷つけないように引きずり出し、時計皿に収容した後濾過海水を注ぐことにより、成熟個体の場合には放卵、放精がみられる。放精後 30 分程度で精子が賦活し、活発に運動するようになる。このような精子の懸濁液を、卵を収容した時計皿に数滴滴下して人工受精を行った。受精が完了した後、受精卵を目合 100 μ m のフルイ (フィルムケースの蓋と底をくり抜き、目合 100 μ m のプランクトンネット地を挟み込んだもの、目合 40 μ m のフルイも同様) を通して大型のゴミを除き、濾過海水で目合 40 μ m のフルイ上に集めた。集めた受精卵は 0.5 ～ 1 l 容のピーカー中の 0.4 ～ 0.8 l の濾過海水 (Whatman GF/C あるいは GF/F) に収容した。正常に発生が進んだ場合、翌日には活発に遊泳するトロコフォア幼生となった。受精の翌日から 1 日 1 回の飼育水の交換と投餌を続けた。飼育水の交換には 40 μ m のフルイを用い、幼生をフルイ上に集めて飼育水を捨て、集めた幼生を新たな濾過海水中に収容した。幼生には餌として珪藻の *Chaetoceros calcitrans* を 2×10^5 cells/ml の密度となるよう与えた。*Chaetoceros calcitrans* は温度約 25℃、塩分約 28、照度

約 3000 lux 連続照明の条件下、K 培地 (Keller and Guillard, 1985) で培養したものをを用いた。幼生の飼育容器は幼生の分散を目的として、バスツールビペットで緩やかに通気、攪拌した。幼生の飼育は温度約 25℃、塩分がカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* の場合 20、エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* の場合 30、照度約 3000 lux の連続照明下で行った。

2. 結果

2.1 幼虫の加入期

図 4-4 に 1990 年 4 月 26 日から 1 週間毎に基盤を入れ替え、その間に基盤に付着した個体数を測定した結果を示した。また期間中の環境要因については、付表 23 にまとめた。4 月 26 日から 5 月 1 日までの浸漬では表層で 450 cm² 当り 6 個体、底層で 28 個体の付着が認められた。それ以降付着数は急激に増加し、5 月 8 日～5 月 16 日の浸漬では底層で 450 cm² 当り 7200 個体以上の多量の付着が記録された。6 月には付着量は一旦減少したが、7 月 10 日～7 月 17 日の浸漬では底層で 500 個体近い付着が記録された。それ以後、8 月の中旬に少量の付着が認められたものの、7 月末から 9 月中旬までは幼虫の加入は低調であった。9 月 18 日以降、付着は再び活発になり、9 月 25 日から 10 月 9 日の間は 1 週間当り底層で 1000 個体近い付着が観察された。10 月末以後は付着は減少し、あったとしてもごく少量であった。全体的に付着数は表層よりも底層で多かった。

2.2 スライドガラスに付着させた個体の成長

庄内湾の湾奥部の St. D の表層（水深 0.5 m）と底層（底上 0.5 m）に浸漬したスライドガラスに付着した個体の殻長の 12 週間の成長をそれぞれ図 4-5 と図 4-6 に示した。また 1991 年 4 月 16 日から 9 月 24 日まで行なった 1 週間毎の調査時の環境要因については付表 24 にまとめた。殻長は付着後 3 週間で表層 11.3 mm、底層 10.5 mm、4 週間で表層 17.5 mm、底層 19.7 mm と急速に伸長した後、成長速度はやや鈍り、12 週間では S 字状の成長曲線となった。また 12 週間での最大殻長は 56.6 mm に達した。表層および底層の殻長の定差図を図 4-7 と図 4-8 に示した。TL(x) と TL(x+1) の関係は、以下のように 1 次回帰が可能であった。

$$\text{表層: } TL(x+1) = 0.931 \times TL(x) + 5.059$$

$$r = 0.979$$

$$n = 188$$

$$\text{底層: } TL(x+1) = 0.939 \times TL(x) + 5.631$$

$$r = 0.968$$

$$n = 1095$$

したがって殻長の成長は Bertalanffy の成長曲線で近似することが可能であると考えられた。それぞれの回帰直線の y 切辺と傾きから、殻長の成長は以下の式で近似された。

$$\text{表層: } TL = 72.61 \times (1 - e^{(0.04269 - 0.07239 \times x)})$$

$$\text{底層: } TL = 92.49 \times (1 - e^{(0.03893 - 0.06282 \times x)})$$

また図 4-9 に示すように、殻長 TL (mm) と虫体長 BL (mm) の間には、 $TL = 6.3 - 53.3$ mm の範囲で

$$BL = 0.331 \times TL + 2.663$$

$$r = 0.840$$

の関係がみられた。近似した成長曲線から計算した推定殻長と、殻長と虫体長の関係から計算した推定虫体長を表 4-1 に示した。

2.3 付着個体の成熟度の推移

調査期間中の採集虫体の成熟度の推移を図 4-10 に示した。観測を開始した 1991 年 4 月 16 日には、天然個体の半数が卵も精子も持たない未熟個体であったが、その後成熟が急激に進み、5 月 7 日～5 月 28 日にかけては腹部全体が卵あるいは精子で満たされている完熟個体が 80% 程度に達した。その後 10 月末まで完熟雌個体の割合は変動するものの、全個体の約半数が腹部の一部に卵を持つ成熟雌個体あるいは完熟雌個体であった。それに対し成熟雄個体および完

熟雄個体の割合は急激に低下し、多い場合でも 30% 以下、多くは 20% 以下で推移した。

また卵あるいは精子を有する最小形は雌 6 mm、雄 8 mm であった。

2.4 現場におけるカンザシゴカイ幼生の出現

図 4-11 に 1989 年 6 月～1990 年 12 月に実施した付着生物調査の際の St. A と St. D の表層の動物プランクトンサンプル中に出現したカンザシゴカイ類の幼生の個体数を示した。St. A では、6 月から 9 月にかけて幼生が観察され、最高 6 個体/l 出現した。St. D では、4 月から 6 月と 9 月から 11 月にかけて幼生が出現したが、出現量はネクトキータ幼生で 0.4 個体/l と少なかった。

2.5 飼育実験によるカンザシゴカイ幼生の発生

2.5.1 カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* の幼生の発生

棲管から引き出した成熟個体は腹部が雌は薄い橙色、雄は白色に近い褐色を呈した。成熟卵は直径約 45 μm 程度のいびつな球形で、中央に卵核胞が認められた。受精後約 1 日で活発に遊泳するトロコフォア幼生となった（図 4-12A）。このトロコフォア幼生は体長 62～83 μm 、体幅 55～73 μm 程度で、前体部は半球形で眼点が認められ、後体部は円錐形で前体部に比較して小さかった。受精後 3 日目には後体部が発達し、体幹部原基が形成されたメタトロコフォア幼生となった。メタトロコフォア幼生は体長 88～103 μm 、体幅 78～88 μm 程度の大きさで 1 対の眼点を有していた。受精後 5 日目には後体部が伸長して 3 対の剛毛 (ca: capillary seta) を有するネクトキータ幼生が出現した（図 4-12B）。受精後 6 日目のネクトキータ幼生は体長 125～230 μm 、体幅 110～140 μm 程度で、発達した繊毛冠 (cb: ciliary band) を備え、その後方には杓が折り畳まれていた (cp: collar pocket)。カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* の幼生の発生、あるいは各発生段階の幼生の大きさは後に述べるエゾカサネカンザシ *Hydroides exoensis* の幼生の場合に比較してばらつきが大きいに思われた。幼生の加齢に伴う体長の変化を図 3-13 に示した。その後飼育を続けると、繊毛冠が収縮し飼育容器の底を匍匐する個体が出現した。残餌、幼生のフン等の飼育容器の汚れがある場合には、受精後 9 日目に幼生が着底・変態し、石灰質の棲管 (ct: calcareous tube) を形成する場合があった（図 4-12C）。着底・

変態個体は頭部が鰓 (b: branchia) に分岐し、棲管を形成するための襟 (c: collar) が張り出していた。通常の毎日の換水と投餌を続けた場合には、着底・変態個体は出現しなかった。

2.5.2 エゾカサネカンザシ *Hydroides exoensis* の幼生の発生

棲管から引き出した成熟個体は腹部が雌は橙色、雄は白色に近い褐色を呈した。成熟卵は直径約 55 μm 程度のいびつな球形で、中央に卵核胞が認められた。受精後約 1 日で活発に遊泳するトロコフォア幼生となった。このトロコフォア幼生は体長 98~123 μm 、体幅 88~113 μm 程度で、縦長のソロバン玉型をしており、前体部は一個の眼点が認められた。受精後 3 日目には後体部が発達し、体幹部原基が形成されたメタトロコフォア幼生となった (図 4-12D)。メタトロコフォア幼生は体長 138~175 μm 、体幅 110~170 μm 程度の大きさで前体部に 1 対の眼点を有するとともに、腹部には疣足原基 (pr: parapodial rudiment) が発達していた。受精後 5 日目には後体部が伸長して 3 対の剛毛 (ca: capillary seta) を有するネクトキータ幼生が出現した (図 4-12E)。受精後 6 日目のネクトキータ幼生は体長 195~294 μm 、体幅 105~150 μm 程度で、発達した繊毛冠 (cb: ciliary band) を備え、その後方には襟が折り畳まれていた (cp: collar pocket)。幼生の加齢に伴う体長の変化を図 3-13 に示した。その後飼育を続けると、繊毛冠が収縮し飼育容器の底を匍匐する個体が出現した。残餌、幼生のフン等の飼育容器の汚れがある場合には、受精後 6~9 日目に幼生が着底・変態し、石灰質の棲管を形成する場合があった。着底・変態個体は頭部が鰓原基に分岐し、棲管を形成するための襟が張り出していた。通常の毎日の換水と投餌を続けた場合には、着底・変態個体は出現しなかった。

カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* とエゾカサネカンザシ *Hydroides exoensis* では、幼生は同じ日令では前種の方が小さい傾向がみられたが (図 4-13)、眼点、繊毛冠の位置、ネクトキータ幼生の 3 対の剛毛の形態などに大差はなく、両種の幼生を明確に判別する形態的特性はみられなかった。

3. 考察

1 カ月間の浸漬期間の調査結果では、庄内湾湾奥部でのカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* の付着期は 5 月を中心とする 4 月~8 月と、10 月~11 月の年 2 回あることが明か

となった。年度によって成体の成熟度の進行状況、幼生の加入期には当然ずれがあると考えられるが、1週間単位で詳細に付着期を観察した結果、これら2回の付着のピークの中でも5月上旬～5月中旬および9月下旬～10月上旬にきわめて集中的に付着が起こっていることが明らかとなった。成熟度との関連から言えば、5月上旬は虫体の成熟が急激に進んだ時期である。本種の浮遊幼生期の期間は後述するように飼育条件によって変動するものの、6日～9日程度であることから、この時期に産出された幼生がその後の集中的な加入群として参加したものと考えられた。5月下旬以降、特に成熟した雄の割合が急激に低下するが、これは放精後の spent の状態になったものと推測され、減少した成熟雄個体の割合に代わって増加した未熟個体がそれに相当するものと考えられる。

付着後の本種の成長速度はきわめて速い。近似した成長速度から殻長、虫体長を推定すると、表4-1に示した通り、底層では付着後4週間で推定殻長17.7 mm、推定虫体長8.5 mmに達する。これは卵、あるいは精子を持つ最小形に相当する値である。実際、スライドガラスに付着させて殻長の成長を測定する際に一部抜き取ってサンプリングした個体でも、付着後4週間で成熟個体が認められた。したがって5月上旬～5月中旬に付着した個体は1カ月後の6月上旬～6月中旬には成熟個体となり、それ以後の付着の産卵群、すなわち10月を中心とした秋期の付着期の産卵群として参加しうるものと考えられた。このような速い成長と小型個体での成熟といった世代時間の短さが、本種の大量発生を招く生物学的要因であるものと考えられる。

庄内湾湾奥部の St. D 表層でのカンザシゴカイ類幼生の出現期は、4月～6月と9月～11月で付着期とほぼ一致した。しかし幼生の出現量は0.4 個体/l と少なかった。フジツボ類では、同じ定点で Anil (1990) が1987年～1989年に行った調査では、5月～9月の付着期にはほぼ1 個体/l 以上、最高32.8 個体/l の幼生が出現している。この値と比較した場合、カンザシゴカイ類幼生の出現量は付着量と比べてはるかに少なく、カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* が示す群居性を説明するためには、同種の幼生の着底を積極的に誘起する要因を想定する必要があるものと考えられる。

幼生の発生速度、すなわち受精後、トロコフォア幼生、ネクトキータ幼生になるまでの時間、あるいは着底個体が出現するまでの時間を、カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus*、エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 両種について、これまでの研究例と比較したものが表3-2

である。カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* では、木下・平野 (1977) と本研究を比較した場合、餌の種類が異なるものの、トロコフォア幼生、ネクトキータ幼生になるまでの時間には大差ない。その一方で着底個体が出現するまでの日数は、木下・平野 (1977) では 6 日目、すなわちネクトキータ幼生に発達した翌日であるのに対し、本研究では 9 日目と遅い。エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* では、本研究での飼育温度が他の 2 例に比較してやや高い、Miura and Kajihara (1981) では餌の種類が異なると共に 2 種類の餌を混ぜて与えている、といった違いがある。各飼育例で、トロコフォア幼生になるまでの時間には大きな違いはないものの、ネクトキータ幼生に発達するまでの時間は、飼育温度が高くなるほど短くなる傾向がみられる。しかし着底個体が出現するまでの時間は、飼育温度が高くなっても必ずしも短くはなっていない。着底期の幼生であるネクトキータ幼生に発達してから着底個体が出現するまでの時間を、各飼育例で比較すると、カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* では 1~4 日、エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* では 1~5 日と違いが大きい。他の海産無脊椎動物幼生、例えばマガキ *Crassostrea gigas* では、着底期の幼生は適当な着底基盤に遭遇するまで着底、変態を遅らせることが知られている (Coon *et al.*, 1990)。本研究の飼育結果で、飼育容器を清浄な状態で飼育を続けた場合には着底個体がみられず、残餌、幼生のフンなどの汚れがある場合に着底個体が出現すること、および着底期の幼生であるネクトキータ幼生になってから着底個体が出現するまでの時間に飼育例間で違いがあることから、カンザシゴカイ類でも着底期の幼生の着底、変態には適当な刺激が環境中にあることが必要であると推測される。またこのような刺激が幼生の選択的な着底をもたらし、結果的にカンザシゴカイ類が示す群居性に結びつくものと考えられる。

表 4-1. 近似した成長曲線から計算される推定殻長の成長と、殻長と虫体長の関係から算出した推定虫体長の成長

表層			底層		
時間 (週)	推定殻長 (mm)	推定虫体長 (mm)	時間 (週)	推定殻長 (mm)	推定虫体長 (mm)
1	2.12		1	2.18	
2	7.05	4.99	2	7.68	5.20
3	11.63	6.51	3	12.85	6.91
4	15.88	7.92	4	17.70	8.52
5	19.85	9.23	5	22.25	10.02
6	23.53	10.45	6	26.53	11.44
7	26.96	11.58	7	30.54	12.77
8	30.15	12.64	8	34.31	14.02
9	33.11	13.62	9	37.86	15.19
10	35.87	14.53	10	41.18	16.29
11	38.43	15.38	11	44.31	17.33
12	40.83	16.17	12	47.24	18.30

表 4-2. 本研究およびこれまでに報告された研究におけるカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* と
エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* の幼生の飼育条件と発生速度

	Temperature (°C)	food species	food density (cells/ml)	trochophore (days)	nectochaeta (days)	settlement (days)
カニヤドリカンザシ						
<i>Ficopomatus enigmaticus</i>						
本研究	24-25	<i>Chaetoceros calcitrans</i>	2×10^5	1	5-7	9
木下・平野 (1977)	24-25	<i>Chlamydomonas</i> sp.	2×10^5	0.8	5	6
エゾカサネカンザシ						
<i>Hydroides ezoensis</i>						
本研究	24-25	<i>Chaetoceros calcitrans</i>	2×10^5	1	4-5	6-9
松尾・高 (1981)	19-23	<i>Chaetoceros calcitrans</i>	2×10^5	0.6	5	7
Miura & Kajihara (1981)	20	<i>Dunaliella tertiolecta</i> <i>Phaeodactylum tricornutum</i>	2×10^5	0.8-1	6-7	8-10

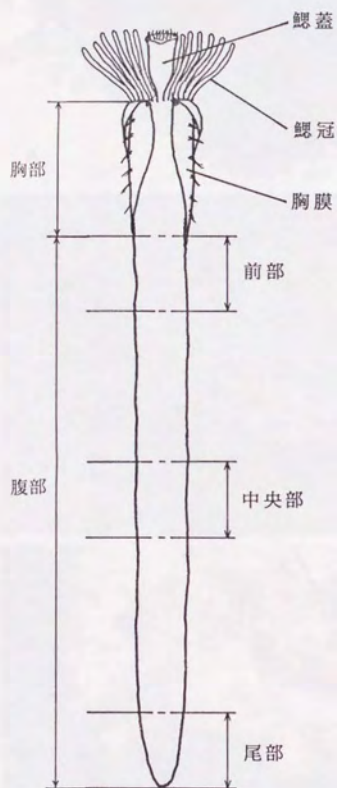


図 4-1. カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* の体制と成熟度を判定する試料の採集部位

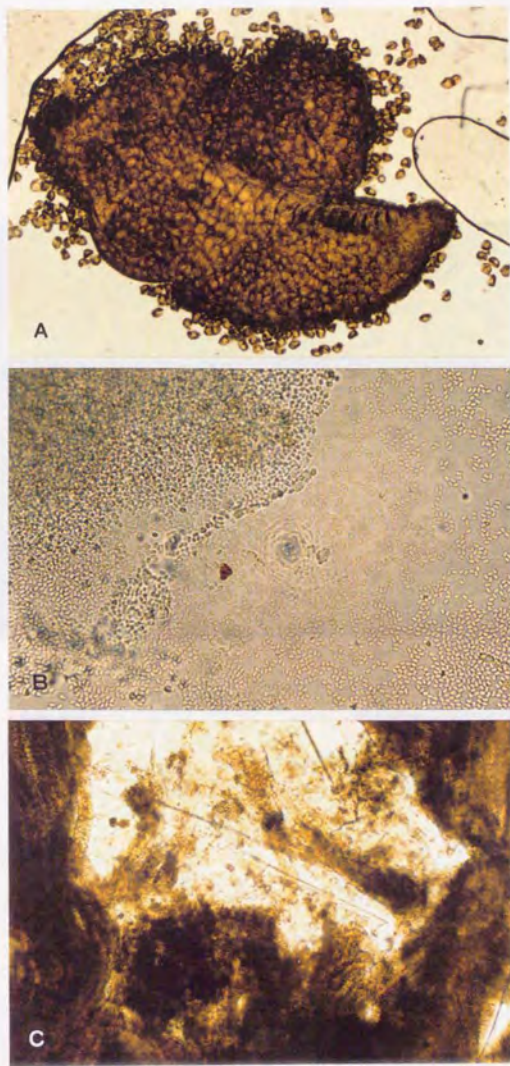


図 4-2. カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* の成熟度の判定法。
 腹部前部，腹部中央部，尾部から組織を採取し，スライドガラス上に展
 開した。
 A: 卵を持つ成熟雌，B: 精子を持つ成熟雄，C: 卵も精子も持たない未熟個体

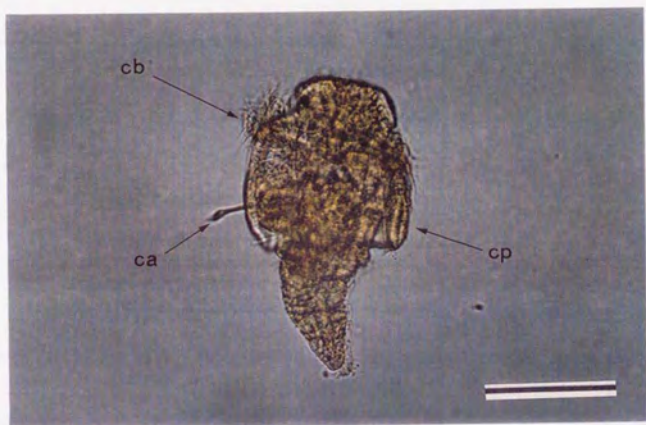


図 4-3. 現場の表層のプランクトンサンプル中出现したカンザシゴカイのネク
トキータ幼生。

繊毛冠 (cb: ciliary band), 折り畳まれた衿 (cp: collar pocket), 3 対の剛毛
(ca: capillary seta) を備え, カンザシゴカイ類の幼生に特徴的な形態を示し
た。スケールバー = 50 μm 。

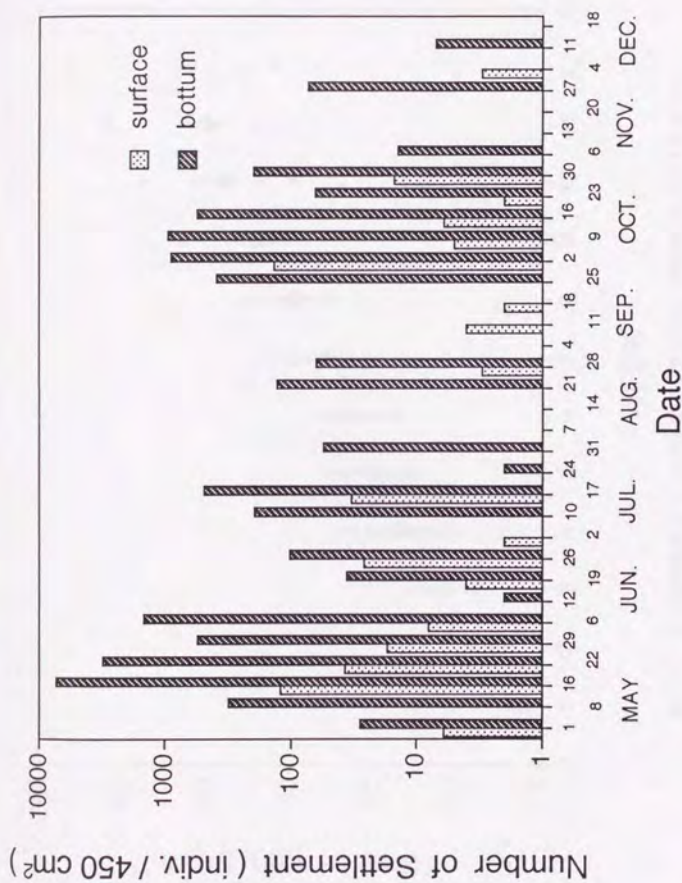


図 4-4. 1990 年 4 月～12 月にかけての庄内湾湾奥の St. D における 1 週間毎のカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* の付着数。
付着基盤の両面の面積 450 cm² 当たりの付着個体数で表した。

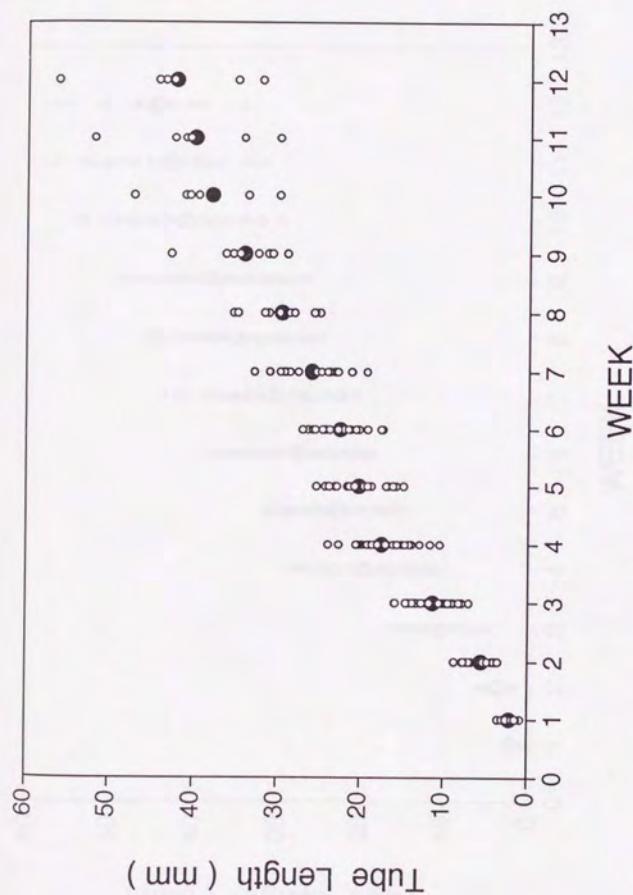


図 4-5. 庄内湾湾奥部の St. D の表層 (水深 0.5 m) に浸漬したスライドガラスに付着したカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* の殻長の 12 週間の成長。
1991 年 6 月 25 日～7 月 2 日の間にスライドガラス上に付着した個体を用いた。○は各測定値を, ●は平均値を表す。

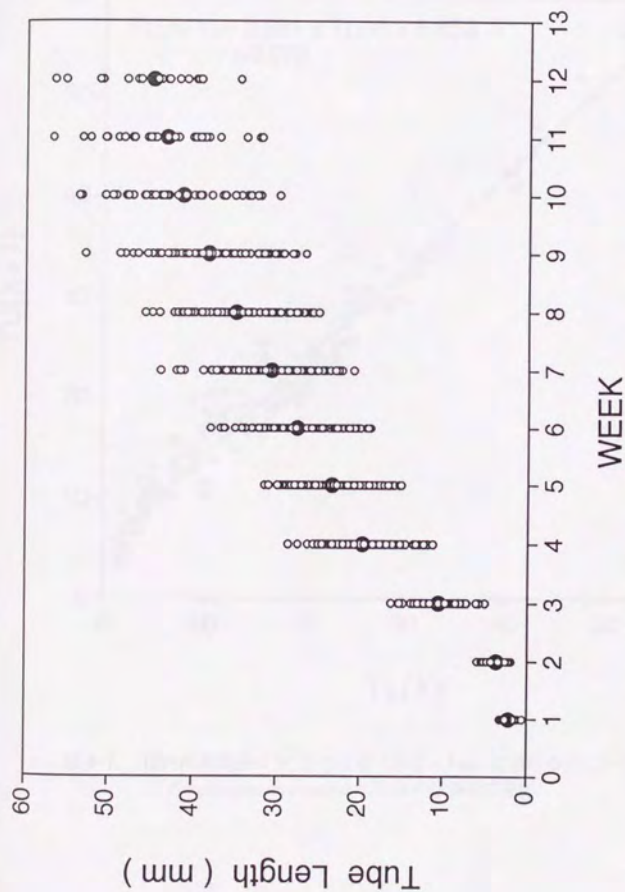


図 4-6. 庄内湾湾奥部の SLD の底層 (底上 0.5 m) に浸漬したスライドガラスに付着したカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* の最長の 12 週間の成長。
1991 年 6 月 25 日～7 月 2 日の間にスライドガラス上に付着した個体を
用いた。○は各測定値を、●は平均値を表す。

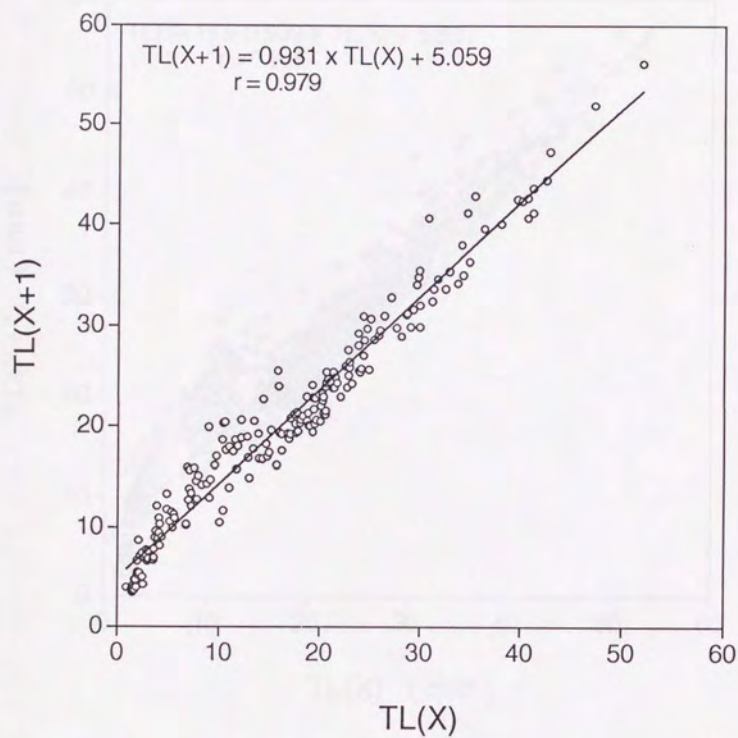


図 4-7. 庄内湾湾奥部の St. D の表層（水深 0.5 m）におけるカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* の殻長の成長の定差図。

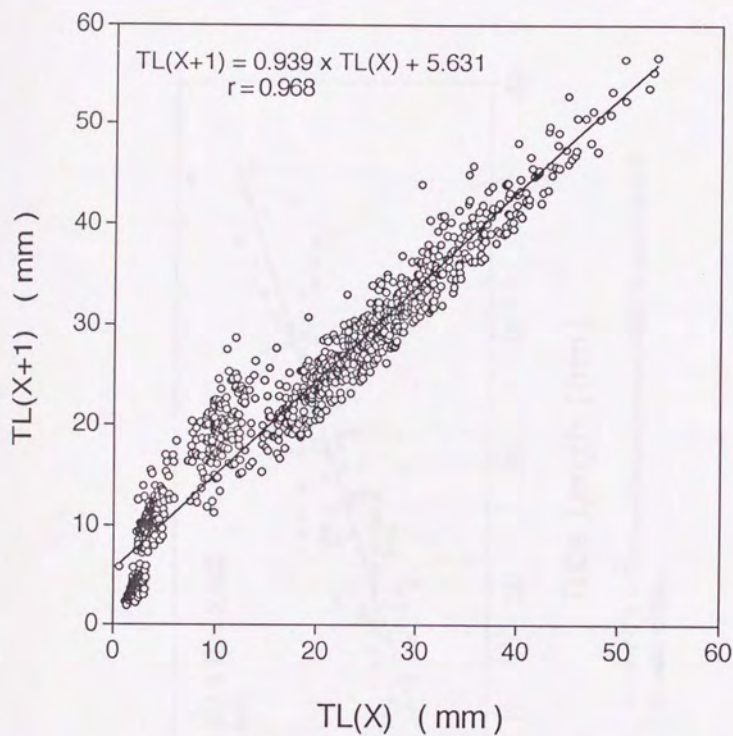


図 4-8. 庄内湾湾奥部の St. D の底層（底上 0.5 m）におけるカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* の殻長の成長の定差図。

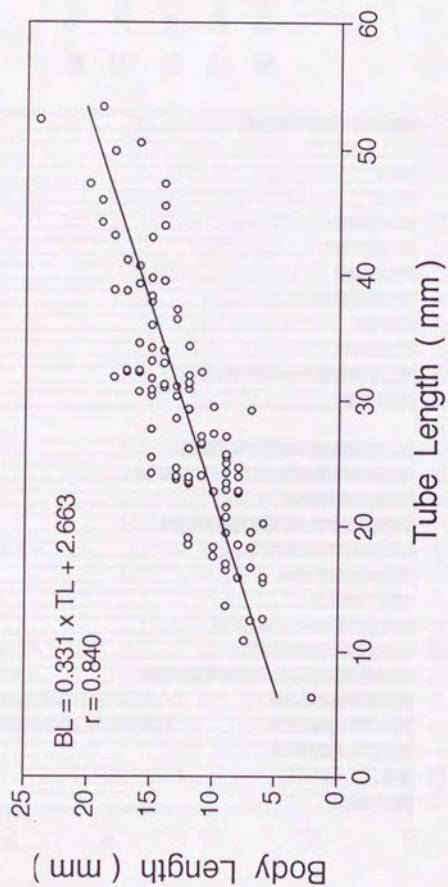


図 4-9. カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* の殻長 TL (mm) と虫体長 BL (mm) の関係.

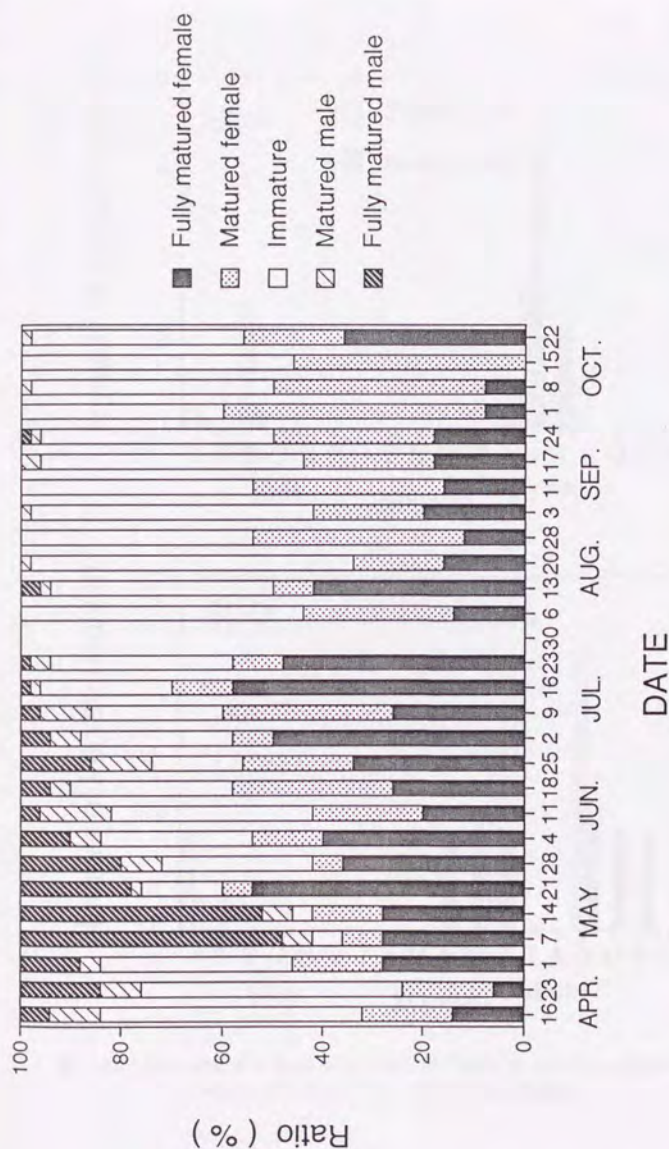


図 4-10. 1991 年 4 月～10 月にかけて庄内湾奥部の St. D 付近から採集した力ニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* の虫体の成熟度の推移。

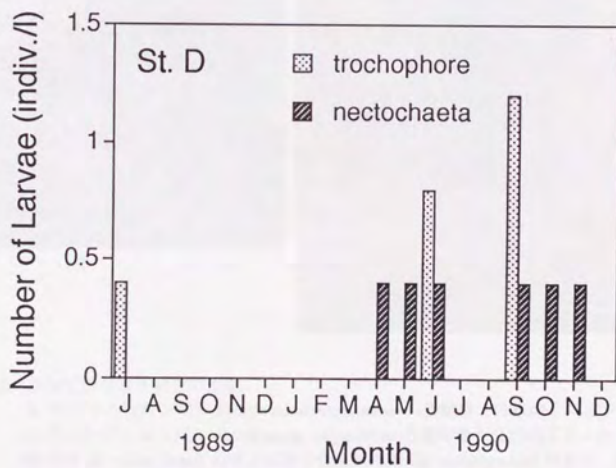
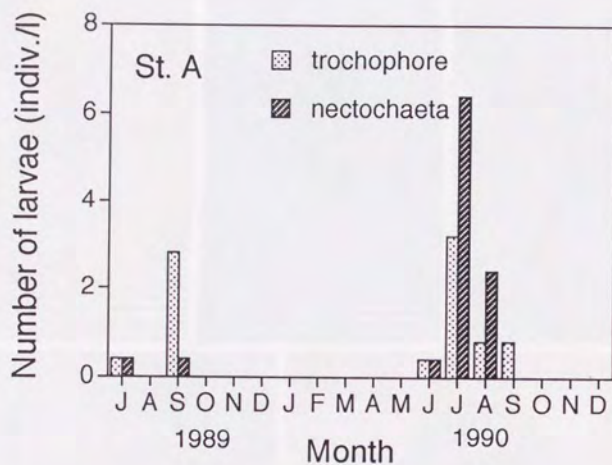


図 4-11. 1989 年 6 月～1990 年 12 月にかけての St. A と St. D の現場表層プランクトンサンプル中のカンザシゴカイ幼生の出現量.

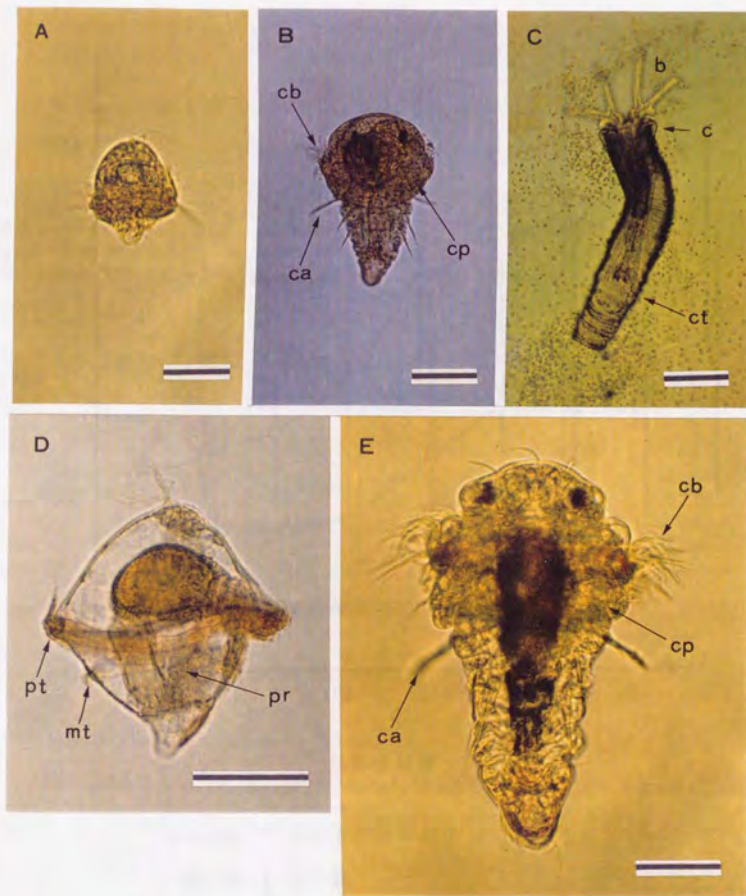
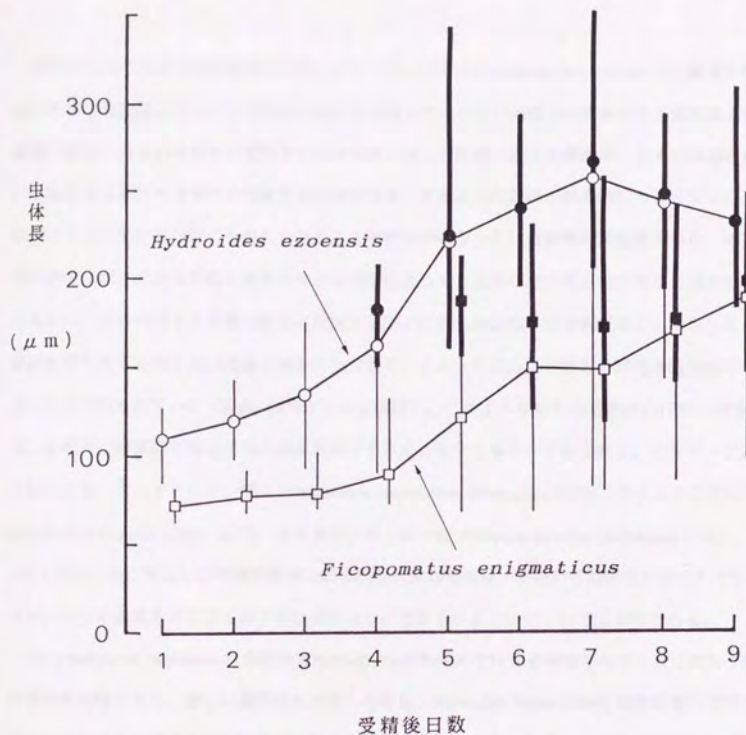


図 4-12. カンザシゴカイ幼生の形態。

A: カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* の受精後 1 日目のトロコフォア幼生。
 B: カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* の受精後 5 日目のネクトキータ幼生。纖毛冠 (cb: ciliary band) の後方に折り畳まれた衿 (cp: collar pocket) があり、腹部に 3 対の剛毛 (ca: capillary seta) を備える。C: カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* の着底個体。頭部が鰓 (b: branchia) に分化するとともに衿 (c: collar) が張りだし、石灰質の棲管 (ct: calcareous tube) を形成する。D: エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* の受精後 3 日目のトロコフォア幼生。口前纖毛冠 (pt: prototroch) と口後纖毛冠 (mt: metatroch) を備え、腹部には疣足原基 (pr: parapodial rudiment) が発達する。E: エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* の受精後 6 日目のネクトキータ幼生。纖毛冠 (cb: ciliary band) の後方に折り畳まれた衿 (cp: collar pocket) があり、腹部に 3 対の剛毛 (ca: capillary seta) を備える。スケールバー = 50 μ m。



幼生全体 ネクトキータ幼生

最大値 最大値

 ● 平均値

平均値 ○ 最小値

最小値 最小値

図 4-13. カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* とエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* の幼生の発生に伴う体長の変化。

○と□が幼生全体の平均値を表し、●と■がネクトキータ幼生の平均値を表す。誤差棒は最大と最小を表し、幼生全体の誤差棒を細線で、ネクトキータ幼生の誤差棒を太線で表した。

V. カンザシゴカイ類の群居性と化学因子

前章では浜名湖庄内海湾奥部でのカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* の大量発生機構の生物学的要因として、世代時間の短さを指摘した。しかし現場での浮遊幼生の出現量と付着量の関係、あるいは幼生の室内での飼育実験から、着底期の幼生を積極的、あるいは選択的に着底させる要因を環境中に想定する必要があり、そのような要因が結果的にカンザシゴカイ類が示す群居性に結び付くと考えられることが明らかになった。海産無脊椎動物の場合、着底期の幼生のパッチネスや負の走光性などの走性によっても見かけ上の群居性が生じる場合もあるものの、既に存在する同種の個体に付随する因子に幼生が反応して着底することによって、群居性がもたらされる例が数多く報告されており、そのうちのかなりのものが化学的な因子であることが知られている (Burke (1986) による総説)。このような幼生の着底時の行動の特性は、結果的に将来の個体の生残と成長を保証することになるものと考えられる。カンザシゴカイ類のうち、カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* (Straughan, 1972)、ヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii* (Crisp, 1977)、カサネカンザシの一種 *Hydroides dianthus* (Scheltema *et al.*, 1981) では、既に着底した同種の個体による幼生の着底の促進、すなわち群居性が知られているが、幼生の着底を誘起する因子が化学的なものであるかどうかについては不明である。

Phragmatopoma californica は砂粒や貝殻の破片などを集めて棲管を形成するカンムリゴカイ科の管棲多毛類である。著しい群居性を示すことから、Jensen and Morse (1984) は実験室内でガラスビーズを与えて形成させた棲管が、幼生の着底、変態を誘起する活性を示すことを見だし、その棲管に含まれる変態誘起因子は、熱によって不活性化すること、幼生によるその因子の認識は接触に依存することなどから、化学的なものであることを示唆した。その後、Pawlik (1986) は同種の棲管の有機溶媒抽出物中に幼生の変態誘起活性を見だし、それが eicosapentaenoic acid (20:5, >20%), palmitic acid (16:0, >14%), palmitoleic acid (16:1, >12%) などを主成分とする遊離の高度不飽和脂肪酸の混合物であることを報告した。それに対し Jensen *et al.* (1990) は、洗浄したガラスビーズを成体を与えて棲管を形成させることにより、幼生の変態を誘起する接着物質を部分的にはあるが精製した。この接着物質はおもにタンパク質で構成されており、脂肪酸はほとんど含まれていなかったことから、Jensen *et al.* (1990) は、Pawlik (1986) が単離した高度不飽和脂肪酸は、天然で幼生の着底、変態を誘起する因子ではないと反

論してゐる。この接着物質は複数のタンパク質から構成されており、絹繊維の外側を取り巻く粘着性のタンパク質にアミノ酸組成が類似し、また 3,4-dihydroxyphenylalanine (DOPA) を含んでいた (Jensen and Morse, 1988)。このように *Phragmatopoma californica* では、幼生の着底、変態を誘起する因子が同種の棲管に含まれる化学的なものであり、それが群居性をもたらすことが明らかとなっているものの、その同定は未だなされていない。

一方アミノ酸から誘導される神経伝達物質による海産無脊椎動物幼生の着底、変態の誘起についても近年多く報告されている。表 5-1 にこれまで知られている神経伝達物質とその関連物質による海産無脊椎動物幼生の着底、変態の誘起の例をまとめた。これらのうち、マガキ *Crassostrea gigas* では、L-DOPA や epinephrine, norepinephrine は幼生の体内の神経系に作用して、変態を誘起すると考えられている (Coon *et al.*, 1990)。現在ではそれぞれの神経伝達物質についてアゴニスト、アンタゴニスト、あるいは特異的な阻害剤などが各種あるため、幼生の変態誘起機構を解明するための有力なツールとなりうるものと考えられる。

本章では、カンザシゴカイ類の群居性をもたらす要因として、着底個体の棲管中に幼生の着底、変態を誘起する要因を想定し、化学的手段によって解明することを試みた。また、カンザシゴカイ類幼生の着底、変態を誘起する化学因子として、神経伝達物質とその関連物質についても検討した。

1. エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 棲管中に含まれる幼生の変態誘起物質の探索

II 章で示されたように、付着基盤の浸漬調査の際、浜名湖庄内湾湾奥部で卓越したカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* は、同じ種類がかたまつて付着する性質、「群居性」を強く示した。また浜名湖周辺部での採集調査でも、カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* やエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* がカキ棚や栈橋の橋脚部分に塊となって付着している様子が観察された。そこでこれらのカンザシゴカイ類の群居性をもたらす、既に着底した個体が他の幼生の着底・変態を積極的に促進する要因を棲管中に想定し、化学的手法を用いてアプローチすることを試みた。エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* を対象としたのは、浜名湖に出現する他の 2 種類のカンザシゴカイに比較して成熟卵を入手しうる期間が 6 月～11 月と比較的長く、また幼生の発生がカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* に比較してより同調

的で、より明瞭な解析が可能であるためである。

1.1 予備検討

エゾカサネカンザシ *Hydroides exoensis* 棲管の MeOH 抽出物を直接幼生に与えた場合には 0.1 g eq./well の濃度で 5% 程度の変態が誘起されたものの、顕著な変態誘起活性は示さなかった(図 5-1)。しかしながら抽出物に含まれる夾雑物の影響によって変態誘起活性がマスクされた可能性があるため、棲管抽出物を Sephadex LH-20 (MeOH) カラムクロマトに供し、精製を進めた段階で変態に対する影響を検討し、変態誘起物質の探索を行った。

1.1.1 材料と方法

エゾカサネカンザシ *Hydroides exoensis* は 1993 年 6 月～7 月に浜名湖湾奥部の松見ヶ浦、引佐郡三ヶ日町で採集し、その棲管を MeOH 抽出した。残ったものをストックし、適時に受精させた。人工受精の方法、幼生の飼育方法などは、IV 章の幼生の飼育方法とまったく同一である。通常のアッセイでは、受精後 8, 9 日目のネクトキータ幼生を実験に用いた。

棲管抽出物の変態誘起効果を検討するアッセイは、すべて 10 ml 容のバイレックスビーカーを用いて行った。棲管抽出物の分画物を種々の濃度となるようビーカーにチャージし、溶媒を蒸発させた。このビーカーに塩分 30 の濾過海水 5 ml を加え、ネクトキータ幼生 5 個体を入れた。対照としては通常の濾過海水を、また positive control として 3×10^{-6} M と 1×10^{-5} M の L-DOPA を含む濾過海水を設定した(後述)。実験は 25℃、照度 3000 lux、連続照明下で行い、24 時間後と 48 時間後に幼生の状態(遊泳、匍匐、変態、死亡)を観察した。各試験は 4 例ずつ行った。

採集したエゾカサネカンザシ *Hydroides exoensis* の棲管の比較的汚染されていない先端部分をピンセットで集め、MeOH 抽出した。この MeOH 抽出物を濃縮した際に生じた不溶物をデカンテーションによって可溶物と分離した。この不溶物は変態に対してまったく影響がないことを確認した後、可溶物を Sephadex LH-20 カラムクロマト (MeOH) に供した。得られたフラクション F1～F5 の試料を、0.03, 0.1, 0.3 g eq./well に設定して、幼生の変態に対する影響を検討した。

変態誘起活性を示したフラクション F1, F2 を合わせ、シリカゲルカラムクロマト (CHCl_3 -

MeOH) に供し、得られたフラクションを、0.1, 0.3, 0.5 g eq/well に設定して、幼生の変態に対する影響を検討した。図 5-2 にこれらの分画の過程を示した。

<Sephadex LH-20 カラムクロマトグラフィー>

Sephadex LH-20 カラム (φ 18 mm x 610 mm, $V_t = 155$ ml) を MeOH で平衡下、エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 棲管の MeOH 抽出物 (32 g eq.) をチャージした。溶出は 100% MeOH で行い、50 ml を三角フラスコにとった後、10 ml ずつ分取した。溶出画分は、TLC (MERCK Kiesel gel 60 F-254 No. 5715, solvent: CHCl_3 - MeOH = 10 : 1) 上のスポット (UV 254 nm における各画分の吸収、 H_2SO_4 噴霧、加熱による発色) を指標として、F1 ~ F5 に分画した。

<シリカゲルカラムクロマトグラフィー>

シリカゲルクロマト (φ 10 x 130 mm, $V_t = 12$ ml) を CH_2Cl_2 で平衡下、棲管抽出物活性画分 F1 と F2 を合わせたもの (20 g eq.) をチャージした。ステップワイズ法 (CHCl_3 - MeOH = 1 : 0, 20 : 1, 10 : 1, 7 : 1, 5 : 1, 3 : 1, 1 : 1, 各 12 ml; 0 : 1, 20 ml)、フラッシュクロマトグラフィーにより 2 ml ずつ分取した。溶出画分は TLC (MERCK Kiesel gel 60 F-254 No. 5715, solvent: CHCl_3 - MeOH = 10 : 1) 上のスポット (UV 254 nm における各画分の吸収、 H_2SO_4 噴霧、加熱による発色) を指標として、M1 ~ M11 に分画した。

1.1.2 結果と考察

棲管抽出物あるいは後述する神経伝達物質によって変態を誘起された個体は、遊泳しているネクトキータ幼生とは形態的に明瞭に区別された (図 5-3)。変態した個体 (図 5-3B) では、遊泳しているネクトキータ幼生 (図 5-3A) で発達している繊毛冠 (cb: ciliary band) が収縮し、頭部と腹部を分けるくびれ (rc: reduced ciliary band) となった。繊毛冠が収縮する結果幼生は遊泳力を失い、ピーカーの底に沈んだ。また頭部は鰓原基 (br: branchial rudiment) に発達し、繊毛冠の後方にそれまでたたまれていた襟 (cp: collar pocket) が伸長し、張り出した (c: collar)。棲管抽出物の分画物による変態誘起では、通常の付着の際にみられる棲管の形成は行われなかった。

ここでは纖毛冠が収縮し、頭部が鰓原基に発達した個体を変態個体として計数した。

Sephadex LH-20 (MeOH) カラムクロマトにより部分精製後、得られた各フラクション F1 ~ F5 による幼生の変態誘起を検討した結果を図 5-4 に示した。F1 および F2 が 0.3 g eq./well で変態を誘起する活性を示した。フラクション F1, F2 による幼生の変態誘起は、L-DOPA による変態誘起よりも反応が遅く、24 時間後よりも 48 時間後の方が高い誘起率を示した。フラクション F5 も若干の変態誘起活性を示したが、フラクション F1, F2 の場合に比べて鰓原基の発達が不完全であった。フラクション F1, F2 は、 $V_e/V_t \leq 0.9$ であったことから、このフラクションに DOPA ($V_e/V_t = 0.8 \sim 1.4$) が含まれている可能性は低いと考えられる。

このフラクション F1, F2 を合わせ、さらにシリカゲルクロマト (CHCl_3 -MeOH) に供し、得られたフラクション M1 ~ M11 による幼生の変態誘起を検討した結果を図 5-5 と図 5-6 に示した。混合フラクション M 3+4+5+6 が 0.5 g eq./well で幼生の変態を誘起する活性を示した (図 5-5)。この混合フラクションの内、フラクション M5 が 1 g eq./well でほとんどの幼生を変態させた (図 5-6)。フラクション M5 による変態誘起も、分画前のフラクション F1, F2 による場合と同様、L-DOPA と比較して反応が遅く、24 時間後よりも 48 時間後の方が高い変態誘起率を示した。またフラクション M5 によっても棲管の形成は行われなかった。フラクション M5 はシリカゲルカラムから CHCl_3 -MeOH = 10:1 で溶出したもので、TLC (CHCl_3 -MeOH = 10:1) 上、 $R_f = 0.24$ に UV 吸収 (254 nm) を示し、かつ H_2SO_4 噴霧、加熱によって単一の茶色のスポットを与えた。

集めた棲管が湿重量で 40g と少なかったため、これ以上の分画、精製は行わなかった。 V_e/V_t 比の違いから、エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 棲管中に DOPA とは異なる、幼生の変態誘起物質が含まれていることが示された。このことはエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* が示す群居性をもたらす要因が化学的なものであることを示すものと考えられた。

1.2 エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* の棲管塊抽出物からの幼生の変態誘起物質の精製

前節でエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 棲管中に DOPA とは異なる、幼生の変態誘起物質が含まれていることが示唆されたため、大量の棲管を抽出し、精製をさらに進めることを試みた。

1.2.1 方法

アッセイに用いた幼生の飼育方法、あるいはアッセイの方法は前節とまったく同様である。

エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 棲管からの MeOH 抽出は、棲管の塊 7 kg (虫体、棲管、砂などを含む) を適当に粉砕して MeOH 5 l に浸漬した後、抽出液を濾過した。MeOH 抽出物からの変態誘起物質の精製過程を図 5-7 に示した。各分画条件について以下に示した。

<シリカゲルクロマトグラフィー>

シリカゲルカラム (φ 40 x 130 mm, Vt = 180 ml) を CHCl_3 で平衡化させ、エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 棲管塊 MeOH 抽出物 7 kg eq. をチャージし、ステップワイズ法 (CHCl_3 : MeOH = 1 : 0, 20 : 1, 10 : 1, 7 : 1, 5 : 1, 3 : 1, 1 : 1, 各 180 ml, 0 : 1, 120 ml)、フラッシュクロマトグラフィーにより 30 ml ずつ分取した。溶出画分は TLC (MERCK Kiesel gel 60 F-254 No. 5715, solvent; CHCl_3 : MeOH = 10 : 1) 上のスポット (UV 254 nm における各画分の吸収、 H_2SO_4 噴霧、加熱による発色) を指標として、L1 ~ L8 に分画した。

<HPLC-1>

ODS カラムを 75% MeCN で平衡化させ、変態誘起活性が認められたフラクション L3 を 21.3 mg (1.3 kg eq.) / ml (75% MeCN) に調製し、この 1.5 ml を注入した。以下に記述した条件で溶出し、UV 254 nm の吸収に基づき L3-a ~ L3-e に分画した。最後に 100% MeOH で溶出させて L3-f を得た。

HPLC condition:

Column: YMC-Pack ODS S-343 I-15

Column size: φ 20 x 250 mm

Mobile phase: 75% MeCN

Flow rate: 8.0 ml / min.

Detector: UV 254 nm (UVI-DEC C-100-III)

Column temp.: room temp.

Pump: JASCO TWINCLE

Integrator: HITACHI D-2500 Chromato-Integrator

<HPLC-2>

ODS カラムを 80% MeCN で平衡化させ、変態誘起活性が認められたフラクション L3-e を 1.3 kg eq. / ml (80% MeCN) に調製し、この 1.5 ml を注入した。以下に記述した条件で溶出し、UV 210 nm の吸収に基づき L3-e-1 ~ L3-e-5 に分画した。最後に 100% MeOH で溶出させて L3-e-6 を得た。

HPLC condition:

Column: YMC Pack ODS S-343 I-15
Column size: ϕ 20 x 250 mm
Mobile phase: 80% MeCN
Flow rate: 8.0 ml / min.
Detector: UV 210 nm (UVIDEC-100-III)
Column temp: 50 °C
Column oven: JASCO 860-CO
Pump: JASCO TWINCLE
Integrator: HITACHI D-2500 Chromato-Integrator

<HPLC-3>

ODS カラムを 75% MeCN で平衡化させ、変態誘起活性が認められたフラクション L3-e-2 を 1.75 kg eq. / ml (75% MeCN) に調製し、この 1.0 ml を注入した。以下に記述した条件で溶出し、UV 210 nm の吸収に基づき L3-e-2-a ~ L3-e-2-c に分画し、L3-e-2-c 以降に溶出してきた画分は再び HPLC にて分画し、L3-e-2-d ~ L3-e-2-h を得た。

HPLC condition (L3-e-2-a~L3-e-2-c)

Column: YMC-Pack ODS AM-323 120A
Column size: ϕ 10 x 250 mm
Mobile phase: 75% → 85% MeCN
Flow rate: 3.5 ml / min.
Detector: UV 210 nm
Column temp.: 50 °C

Column oven: JASCO 860-CO

Pump: JASCO 880-PU x 2

Integrator: HITACHI D-2500 Chromato-Integrator

HPLC condition (L3-e-2-d ~ L3-e-2-h)

Column: YMC-Pack ODS AM-323 120A

Column size: f 10 x 250 mm

Mobile phase: 70% → 80% MeCN

Flow rate: 3.5 ml / min.

Detector: UV 210 nm

Column temp.: 50 °C

Column oven: JASCO 860-CO

Pump: JASCO 880-PU x 2

Integrator: HITACHI D-2500 Chromato-Integrator

1.2.2 結果と考察

エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* の棲管塊 7 kg を MeOH 抽出後、濾過し、濾液を減圧濃縮後シリカゲルクロマト (CHCl_3 - MeOH, ϕ 40 x 130 mm) に供し、フラクション L1 ~ L8 を得た。これらのフラクションの幼生に対する影響を検討した結果を図 5-8 に示した。フラクション L3 が棲管 1 g eq. / well で幼生の変態を誘起する活性を示した。このフラクション L3 による幼生の変態は、鰓原基の発達が明瞭であったが、L-DOPA による変態誘起に比べて反応が遅く、24 時間後よりも 48 時間後に変態誘起率が高くなった。このフラクション L3 によって変態が誘起された個体は、L-DOPA による変態誘起の場合と同様に石灰質の棲管の形成はみられなかった。フラクション L5 と L6 を混合したものと、フラクション L7 と L8 を混合したのも、変態を誘起する活性を示したが、誘起された変態個体が奇形であったこと、またフラクション L5、L6、L7、L8 単独では活性を示さなかったことから、フラクション L3 に含まれる変態誘起物質の精製を進めた。

フラクション L3 を HPLC (75% MeCN) に供して、フラクション L3-a ~ L3-F を得た。HPLC

でのクロマトグラム、分画方法を図 5-9 に示した。得られたフラクションの幼生に対する影響を検討した結果を図 5-10 に示した。フラクション L3-e が棲管 1 g eq./well で、幼生の変態を誘起する活性を示した。フラクション L3-f も高い割合で幼生の変態を誘起したが、変態した個体は腹部の膨満、繊毛冠の過度の収縮などの奇形が見られたため、フラクション L3-e について精製を進めた。

フラクション L3-e を HPLC (80% MeCN) に供して、フラクション L3-e-1 ~ L3-e-6 を得た。HPLC でのクロマトグラム、分画方法を図 5-11 に示した。得られたフラクションの幼生に対する影響を検討した結果を図 5-12 に示した。フラクション L3-e-2 が棲管 1 ~ 3 g eq./well で幼生の変態を誘起する活性を示した。フラクション L3-e-1, L3-e-3 も棲管 3 g eq./well で、変態を誘起する活性を示した。図 5-11 に示されるように、クロマトグラム上のピークがかなり重なりあっており、分画操作によって活性物質がこれらの前後のフラクションに分かれ、そのため変態を誘起する活性を示すのに必要な投与量が増加したものと考えられた。したがって活性が高かったフラクション L3-e-2 の精製を進めた。

フラクション L3-e-2 を HPLC (75 → 85% MeCN グラジエント) に供して、フラクション L3-e-2-a ~ L3-e-2-c を得た。さらに L3-e-2-c 以降の溶出部分を再び HPLC (75 → 85% MeCN グラジエント) に供して、フラクション L3-e-2-d ~ L3-e-2-h を得た。HPLC でのクロマトグラム、分画方法を図 5-13 に示した。得られたフラクションによる幼生の変態誘起活性を検討した結果を図 5-14 ~ 図 5-17 に示した。これらのフラクションは棲管 1 g eq./well では幼生の変態を誘起しなかったため、フラクション L3-e-2-a ~ L3-e-2-h を混合して分画前のフラクション L3-e-2 と活性の比較を行った（繰り返し 2 回のみ）。混合フラクション L3-e-2-a ~ h は 3 g eq./well で幼生の変態を誘起し、フラクション L3-e-2 の 1 g eq./well と同程度の活性を示した（図 5-14）。これはフラクション L3-e-2 には複数の幼生変態誘起物質が含まれていて、これらの一部が分画操作の際カラムに吸着して溶出されず、変態を誘起する濃度以下になったためと考えられた。また活性物質が失活した可能性も考えられた。そのためサンプルの供試量を増やして活性の検討を行った。各フラクションは棲管 3, 6 g eq./well ではほとんど活性を示さなかったが（図 5-15）、フラクション L3-e-2-f が単独で 9 g eq./well で幼生の変態を誘起する活性を示した（図 5-16）。このフラクション L3-e-2-f は、18 g eq./well で 80% 程度の高い割合で幼生の変態を誘起

した(図 5-17)。

エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 幼生の変態を誘起する活性を示したフラクション L3-e-2f は HPLC 上でほぼ単一のピークを与え、TLC 上で 1 スポットを与えた。そこで $^1\text{H-NMR}$, $^{13}\text{C-NMR}$, MS 等の機器分析に供し、フラクションに含まれる変態誘起物質の構造解析を行った結果、平面構造を (4Z,7Z,10Z,13Z,16Z,19Z)-Docosahexaenoic acid のモノグリセリドである、1-(4Z,7Z,10Z,13Z,16Z,19Z)-Docosahexaenoyl-X-glycerol と決定した(図 5-18)。この化合物は新規化合物であり、今後この化合物の絶対構造の決定が必要である。また合成品による幼生の変態誘起試験も今後必要である。

カンムリゴカイ科の多毛類 *Phragmatopoma californica* では遊離の高度不飽和脂肪酸によって幼生の着底、変態が誘起されることが知られているが(Pawlik, 1986; Pawlik and Faulkner, 1986), 脂肪酸のグリセリドによる幼生の変態誘起はヒドロ虫 (*Hydractinia echinata*; Leitz and Muller, 1987) とホヤ (*Ciona intestinalis*; Berking and Herrmann, 1990; *Holocynthia roretzi*; Tsukamoto *et al.*, 1994) で知られているのみで、多毛類では初めての例である。またフラクション L3-e-2-f によって変態を誘起された幼生は、通常の着底過程で観察される石灰質の棲管の形成を行なわなかったことから、棲管の形成を誘起する他の因子が存在することが考えられた。DHA-glycerol による幼生の変態誘起メカニズムの解明が今後の課題と考えられた。

前述したようにフラクション L3-e-2 には複数の変態誘起物質、例えば単離した脂肪酸グリセリドの類縁体や他の不飽和脂肪酸が含まれている可能性が考えられるため、エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 棲管抽出物に含まれる脂肪酸含量と、エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 幼生に対する脂肪酸の影響を検討した。

2. 高度不飽和脂肪酸と脂肪酸モノグリセリドのエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 幼生に対する影響およびエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 棲管抽出物に含まれる脂肪酸誘導体含有量の検討

前節ではエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 棲管抽出物から幼生の変態を誘起する高度不飽和脂肪酸のモノグリセリドを単離した。そこでエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 幼生に対する高度不飽和脂肪酸および不飽和脂肪酸のモノグリセリドの影響を検討した。また棲管抽

出物の活性フラクション L3-e-2f を GC 分析に供し、そのクロマトグラムと不飽和脂肪酸を比較した。標準物質として、海洋生物の体内では作りにくいとされる C_{15} 脂肪酸 (Pentadecanoic acid) を指標として GC 分析に供し、棲管抽出物に含まれるモノアシルグリセロールの含有量を検討した。

2.1 方法

2.1.1 実験に用いた幼生

エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* は浜名湖湾奥部の松見ヶ浦、引佐郡三ヶ日町で採集し、ストックしたものを用いた。人工受精の方法、幼生の飼育法などは、IV 章の幼生の飼育方法とまったく同一である。通常のアッセイでは、受精後 8, 9 日目のネクトキータ幼生を実験に用いた。

2.1.2 被験試薬

以下の物質について、エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 幼生の変態を誘起する活性を検討した。また脂肪酸類の構造を図 5-19 に示した。

L-DOPA (L-3,4-Dihydroxyphenylalanine; Wako, 048-06563)

Linoleic acid (9Z,12Z-Octadecadienoic acid; $C_{18}H_{32}O_2$; Sigma, L1376)

Linolelagic acid (9E,12E-Octadecadienoic acid; $C_{18}H_{32}O_2$; Sigma, L2126)

Linolenic acid (9Z,12Z,15Z-Octadecatrienoic acid; $C_{18}H_{30}O_2$; Sigma, L2376)

γ -Linolenic acid (6Z,9Z,12Z-Octadecatrienoic acid; $C_{18}H_{30}O_2$; Sigma, L2378)

6Z,9Z,12Z,15Z-Octadecatetraenoic acid ($C_{18}H_{28}O_2$; Sigma, O4880)

IPA (5Z,8Z,11Z,14Z,17Z-Icosapentaenoic acid; $C_{20}H_{30}O_2$; Sigma, E2011)

DHA (4Z,7Z,10Z,13Z,16Z,19Z-Docosahexaenoic acid; $C_{22}H_{32}O_2$; Sigma, D2534)

Monolinolenoyl-*rac*-glycerol (1-Mono(9Z,12Z,15Z-Octadecatrienoyl)-*rac*-glycerol; $C_{21}H_{36}O_4$; Sigma, M8390)

2.1.3 アッセイ方法

上記の脂肪酸および脂肪酸モノグリセリドの濃度は $1 \times 10^{-4} \text{ M}$ ~ $1 \times 10^{-7} \text{ M}$ に設定した。各試薬は $2 \times 10^{-2} \text{ M}$, $2 \times 10^{-4} \text{ M}$ の MeOH 溶液に調製し、目的の最終濃度になるようにこれらの MeOH 溶液を 10ml ビーカーに加え、溶媒を蒸発させた後、濾過海水とエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 幼生 5 個体を入れた。またコントロールとして通常の濾過海水 (5 ml) を、ポジティブコントロールとして $3 \times 10^{-6} \text{ M}$, $1 \times 10^{-5} \text{ M}$ の濃度の L-DOPA を含む濾過海水 (5 ml) を設定し、それぞれ実験区と同様に幼生を 5 個体収容した。各試験は 2 例ずつ行った。実験は温度 25°C で、連続照明下で行い、実験開始から 24 時間後と 48 時間後に幼生の状態と形態を実体顕微鏡、倒立顕微鏡で観察した。

2.1.4 棲管抽出物に含まれる脂肪酸、脂肪酸誘導体の検討

エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 棲管抽出物の活性フラクション L3-e-2, L3-e-2-f, および幼生の変態誘起試験に用いた脂肪酸について GC 分析を行い、活性フラクション中の脂肪酸、脂肪酸誘導体含有量を検討した。GC 分析にあたり、活性フラクションと Monolinolenoyl-*rac*-glycerol をメタノリシス化、脂肪酸はメチルエステル化した。

活性フラクション L3-e-2-f 125 g eq. を試験管にとり、 N_2 気流下で溶媒を除去した。これに乾燥ベンゼンを加えてサンプルを溶解させた後、0.5 M NaOMe (ナトリウムメトキシド) の MeOH 溶液を 100 μl 加え、密栓して 80°C (オイルバス) で 15 ~ 20 min. 反応させた。室温に戻した後、水 500 μl と Et_2O 500 μl を加えて溶媒分画し、水層を除去した後、再び水 500 μl を加えて溶媒分画を行った。分取した Et_2O 層を Na_2SO_4 にて脱水後、綿濾過し、 N_2 気流下でサンプルを 25 g eq./ μl に濃縮して、1 μl ずつを GC 分析に供した。フラクション L3-e-2 25 eq. および Monolinolenoyl-*rac*-glycerol (1 mg) も同様の操作により 5 g eq./ μl および 10 $\mu\text{g}/\mu\text{l}$ に調製し、1 μl ずつを GC 分析に供した。

脂肪酸 1 mg (CH_2Cl_2 溶液) を試験管にとり、 N_2 気流下で溶媒を除去した。これに過剰の CH_2N_2 の Et_2O 溶液を加えて 30 ~ 40 min. 放置した後、 N_2 気流下で過剰の CH_2N_2 と溶媒を除去した。MeOH を 100 μl と脂肪酸重量に対して 0.1% の 2,6-di-*tert*-butyl-4-methylphenol (DBMP) を加えて 10 $\mu\text{g}/\mu\text{l}$ の溶液に調製し、この 1 μl (10 μg) を GC 分析に供した。

脂肪酸メチルエステルの GC 分析条件は以下の通り。

GC condition:

GC: HITACHI 263-30 Gas-Chromatograph
Column: PEG-HT (i.d. 0.25 mm x 50 m)
Detector: FID
Temp.: column 160 °C → 270 °C (+3 °C / min.)
Injector 270 °C
Detector 270 °C
Carrier gas: N₂ (0.7 kgf / cm²)
Splitting ratio: 1:100
Integrator: HITACHI D-2500 Chromato-Integrator

2.1.5 標準物質を指標とした棲管抽出物中の脂肪酸、脂肪酸誘導体含有量の検討

標準物質として C₁₅ 脂肪酸 (Pentadecanoic acid) を指標として、棲管抽出物中に含まれるモノアシルグリセロールの含有量を検討した。Pentadecanoic acid は上述の脂肪酸のメチル化を行って 10 μg/μl に調製した上で、L3-e-2-f とほぼ同様な分析条件にするために、さらに以下のような操作を行った。

Et₂O 100 μl を試験管にとり、これに乾燥ベンゼンを加えた後、0.5 N NaOMe (ナトリウムメトキシド) の MeOH 溶液を 100 μl 加え、密栓して 80 °C (オイルバス) で 15 ~ 20 min. 反応させた。室温に戻した後、水 500 μl と Et₂O 500 μl および標準物質 10 μl (100 μg) を加え溶媒分画し、水層を除去した後、再び水 500 μl を加えて溶媒分画を行った。分取した Et₂O 層を Na₂SO₄ にて脱水後、綿濾過し、N₂ 気流下でサンプルを 25 μg/μl に濃縮して、その 1 μl を GC 分析に供した。GC 分析条件は以下の通り。

GC condition:

GC: HITACHI 263-30 Gas Chromatograph
Column: PEG-HT (i.d. 0.25 mm x 50 m)
Detector: FID
Temp.: Column 160 °C → 270 °C (+3 °C / min.)

Injector 270 °C
Detector 270 °C
Carrier gas: N₂ (1.0 kgf / cm²)
Splitting ratio: 1:100
Integrator: HITACHI D-2500 Chromato-Integrator

2.2 結果

2.2.1 高度不飽和脂肪酸および脂肪酸モノグリセリドによる幼生の変態誘起試験

高度不飽和脂肪酸および不飽和脂肪酸モノグリセリドがエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 幼生に及ぼす影響を検討した結果を、図 5-20 に示した。Linoleic acid, γ -Linolenic acid, Octadecatetraenoic acid は 10^{-5} M で幼生が匍匐状態となったが、変態は誘起されなかった。Linoleladic acid は試験した濃度ではいずれでも、幼生に対して何の影響も及ぼさなかった。Linoleic acid は 1×10^{-5} M, IPA, DHA は $1 \times 10^{-7} \sim 1 \times 10^{-5}$ M, Monolinolenoyl-*rac*-glycerol は 1×10^{-5} M $\sim 1 \times 10^{-4}$ M で、幼生の変態を誘起した。Linoleic acid, Linolenic acid, *g*-Linolenic acid, Octadecatetraenoic acid, IPA, DHA では、 1×10^{-4} M の濃度で幼生は全個体が死亡した。

2.2.2 棲管抽出物に含まれる脂肪酸、脂肪酸誘導体の検討

エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 棲管抽出物の活性フラクション L3-e-2-f および L3-e-2, 幼生の変態誘起試験に用いた不飽和脂肪酸の GC 分析から得られたクロマトグラムを図 5-21 に示した。フラクション L3-e-2-f 中には DHA と同じ t_R (37.6 min.) のピークがあり、フラクション L3-e-2-f の主要成分が DHA-glycerol であることを示唆している。

またフラクション L3-e-2 と L3-e-2-f のクロマトグラムを比較すると、 t_R (37.6 min.) のピークと t_R (40.2 min.) では面積比が逆転していることが観察された。この t_R (40.2 min.) のピークは、¹H-NMR スペクトル中に検出された小さなピークを与え、DHA-glycerol に似た構造を持つ、フラクション中に微量に含まれる未同定のアシルグリセロールであると推測された。

2.2.3 標準物質を指標とした棲管抽出物中の脂肪酸と脂肪酸誘導体含有量の検討

標準物質である Pentadecanoic acid の GC 分析から得られたクロマトグラムを図 5-22 に示した。

このクロマトグラムから、フラクション L3-e-2-f 1 g eq. 中に、DHA-glycerol は $0.254 \mu\text{g}$ 含まれていることが計算された。また、 t_R (40.2 min.) の未同定のアシルグリセロールの含有量は、フラクション L3-e-2-f 1 g eq. 中 $0.114 \mu\text{g}$ と計算された。

2.3 考察

今回試験した 8 種類の高度不飽和脂肪酸と不飽和脂肪酸モノグリセリドのうち、ある種の不飽和脂肪酸不飽和脂肪酸モノグリセリドはエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 幼生の変態を誘起した。脂肪酸のうちでは、炭素鎖が長い不飽和脂肪酸 (IPA, DHA) の方が高い割合で幼生の変態を誘起する傾向がみられた。脂肪酸の不飽和度と幼生の変態誘起についての明瞭な傾向はみられなかった。また 1 種類の試薬について検討しただけであるが、二重結合が E-型の不飽和脂肪酸 (Linoleic acid) は幼生に何の影響も及ぼさず、脂肪酸の結晶が析出した実験区 ($1 \times 10^{-5} \text{ M}$ と $1 \times 10^{-4} \text{ M}$; 図中右側の **) でも幼生は遊泳していた。これに対して、二重結合が Z-型の不飽和脂肪酸の場合には、結晶が析出した実験区 (Linoleic acid と Linolenic acid の $1 \times 10^{-4} \text{ M}$) では幼生はすべて死亡した。このことから、不飽和脂肪酸の立体構造が幼生の変態誘起発現に関与していることが推察された。今回試験した脂肪酸の水に対する溶解度の違いを考慮すると、溶解度が小さい Linoleic acid では水層中の濃度が低いために幼生の変態を誘起しなかった可能性も考えられるが、幼生は実験容器内を活発に遊泳しており、脂肪酸が析出している容器壁面と接触する機会があるため、溶解度よりも脂肪酸の立体構造が幼生の変態誘起発現に関して重要であると考えられた。これらの点については、今回の試験の繰り返しが 2 回のみで、設定した濃度段階も十分細かいものではなかったため、今後さらに確認する必要があるものと考えられる。

フラクション L3-e-2-f は 9 g eq./well 以上で幼生の変態を誘起する活性を示した (図 5-16, 17)。フラクション L3-e-2-f 1 g eq. 中には DHA-glycerol は $0.254 \mu\text{g}$ 含まれていたことから、これは 5.6 nmol ($2.28 \mu\text{g}$) に相当し、最終濃度では $1.13 \times 10^{-6} \text{ M}$ であった。また 80% 程度の高い割合で幼生の変態を誘起した 18 g eq./well は、最終濃度では $2.27 \times 10^{-6} \text{ M}$ に相当した。これは IPA, DHA が比較的高い割合で幼生の変態を誘起した濃度 ($1 \times 10^{-5} \text{ M}$, 図 5-20) の約 1/5 の濃度であり、DHA-glycerol の変態誘起活性が高いことを示している。

3. 神経伝達物質による幼生の変態の誘起

3.1 方法

3.1.1 実験生物

実験に用いた3種のカンザシゴカイは、すべて浜名湖から採集した。カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* は庄内湾湾奥部の St. C, D (図 2-1) 付近のカキ棚から、エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* は浜名湖湖奥部の松見ヶ浦、あるいは引佐郡三ヶ日町の海岸沿いの栈橋の橋脚などから、塊状に付着しているものを採集した。ヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii* は弁天島周辺部の栈橋の橋脚などに付着しているものをスクレーパーではぎ取り、採集した。採集したカンザシゴカイは、海水を流水で供給した実験室内の水槽中にストックし、随時実験に用いた。人工受精の方法、幼生の飼育方法などは、IV 章の幼生の飼育方法とまったく同一である。通常のアッセイでは、受精後 8, 9 日目のネクトキータ幼生を実験に用いた。

3.1.2 用いた神経伝達物質

他の海産無脊椎動物幼生の変態を誘起することが知られている(表 5-1) 以下の神経伝達物質について、カンザシゴカイ幼生の変態誘起作用の有無を検討した。すなわち、L-3,4-dihydroxyphenylalanine (L-DOPA), D-3,4-dihydroxyphenylalanine (D-DOPA), dopamine hydrochloride, (±)-epinephrine, (±)-norepinephrine hydrochloride, γ -aminobutyric acid (GABA), acetylcholine chloride, serotonin-creatinine sulfate の8種である。このうち、D-DOPA, (±)-norepinephrine hydrochloride は Research Biochemical Inc. のものであり、その他の6種は和光純薬製である。これらの神経伝達物質と関連物質の化学構造を図 5-23 に示した。

3.1.3 アッセイ方法

実験はすべて 10 ml 容のバイレックスビーカーで行った。Epinephrine 以外の神経伝達物質は再蒸留水を用いて 1×10^{-2} M の原液を作り、この原液を再蒸留水で希釈して 1×10^{-4} M の希釈原液を作成した。Epinephrine は水に対する溶解性が低いため、dimethylsulfoxide (DMSO) を用いて 1×10^{-2} M の原液と希釈原液を作成した。種々の容量 (1.5 ~ 150 μ l) の原液と希釈原液を実験ビーカーにいれ、5 ml の海水を加えて最終的な実験濃度とした。対照としては通常の濾過海水を用いたが、epinephrine の場合には DMSO を 2% 含む濾過海水も対照に加えた。各ビーカ

ーには幼生を5個体収容した。実験期間中、植物プランクトンがもたらす不確定要素を排除するため、幼生に餌は与えなかった。

実験開始後24時間後と48時間後に、幼生の状態（遊泳、匍匐、変態、死亡など）を観察した。結果には24時間後と48時間後のうち、高い方の変態率を表したが、2回の観察結果が大きく異なることはなかった。

エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 幼生の変態誘起が L-/D-DOPA の濃度に依存することを確認する実験では、平均変態誘起率を L-/D-DOPA の濃度の対数に対してプロットし、最小二乗法で以下の式で表されるロジスティック曲線に近似した：

$$\text{変態率 (\%)} = \frac{R_{\max}}{1 + e^{-(A + B \times C)}}$$

ただし R_{\max} : 最高変態率 (定数)

A, B: 定数

C: L-/D-DOPA の濃度の対数

また R_{\max} の 1/2 を与える濃度 (ED_{50}) についても、有効濃度の指標として算出した。ヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii* については、L-DOPA の濃度の対数に対する変態誘起率を直線回歸し、実際の最高変態誘起率を R_{\max} とした。

3.1.4 実験の配置

神経伝達物質によるカンザシゴカイ幼生の変態誘起に関しては、3種類の実験を行った。最初の実験はスクリーニング・テストである。エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis*、ヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii* については、前述の8種類の神経伝達物質と関連物質の変態誘起効果を検討した。カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* については、L-/D-DOPA および dopamine について、変態誘起効果を検討した。各物質は $3 \times 10^{-7} \text{ M} \sim 3 \times 10^{-4} \text{ M}$ の濃度範囲で試験し、試験は2例ずつ行った。2番目の実験では、L-/D-DOPA、および dopamine の変態誘起濃度について詳細に検討した。変態誘起率と濃度の関係は、エゾカサネカンザシ *Hydroides*

ezoensis では L-/D-DOPA について、ヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii* では L-DOPA について、 $1 \times 10^{-6} \text{ M} \sim 1 \times 10^{-4} \text{ M}$ の濃度範囲で検討した。Dopamine が幼生の変態を誘起しないことの確認は、エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* では $2 \times 10^{-6} \text{ M} \sim 2 \times 10^{-5} \text{ M}$ 、ヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii* では $3 \times 10^{-6} \text{ M} \sim 1 \times 10^{-4} \text{ M}$ の濃度範囲で検討した。L-/D-DOPA, dopamine の濃度と変態誘起率については、一回の試験で各濃度について4例ずつ行い、それを2～3回繰り返した。第三の実験では、L-DOPA によるエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 幼生の変態誘起が、幼生の日令に伴ってどのように変化するかについて検討した。この実験では一回の試験で $3 \times 10^{-6} \text{ M}$ と $1 \times 10^{-5} \text{ M}$ の濃度の L-DOPA について4例ずつ行い、2回の試験を繰り返した。

3.2 結果

3.2.1 神経伝達物質と関連物質に対するカンザシゴカイ幼生の反応

表 5-2、5-3、5-4 に各種神経伝達物質と関連物質に対するエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis*、ヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii*、カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* 幼生の反応をそれぞれ示した。結果は1個体でも変態した場合に "+" (変態) と示した。エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* とヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii* では、L-DOPA、D-DOPA、epinephrine および norepinephrine が幼生の変態を誘起したが、dopamine では幼生の変態は誘起されなかった。エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 幼生の変態は L-DOPA では、 $3 \times 10^{-6} \text{ M} \sim 1 \times 10^{-5} \text{ M}$ の濃度範囲で誘起され、D-DOPA、epinephrine、norepinephrine ではその10～30倍程度の濃度範囲で誘起された。ヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii* では L-/D-DOPA による変態誘起は $3 \times 10^{-5} \text{ M} \sim 1 \times 10^{-4} \text{ M}$ 程度の濃度範囲でみられ、epinephrine、norepinephrine の誘起濃度はその3倍程度であった。カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* でも L-/D-DOPA によって幼生の変態が誘起されたが、dopamine では変態は誘起されなかった。L-/D-DOPA によるカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* 幼生の変態誘起濃度はエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* とほぼ同様であった。また L-DOPA や epinephrine、norepinephrine によって、カンザシゴカイ幼生は確実に変態を誘起されるものの、通常の幼生の着底時に観察される石灰質の棲管の形成はほとんどの場合みられなかった。これらの L-/D-DOPA およびカテコールアミン類は低濃度側では幼生の匍匐行動を誘起し、高濃度側では幼生を死亡させた。今回試験した他の神経

伝達物質ではエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* とヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii* 幼生の変態は誘起されなかった。

3.2.2 DOPA による幼生の変態誘起の濃度依存性

図 5-24A に L/DOPA の濃度とエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 幼生の変態誘起率の関係を示した。L-DOPA の濃度の対数に対する変態誘起率は、L-DOPA では 1×10^{-5} M 以下で、D-DOPA では 3×10^{-5} M 以下で、S 字状となった。これらの S 字状のプロットをロジスティック曲線に回帰し、得られた R_{\max} と ED_{50} を表 5-5 に示した。L-DOPA による幼生の変態誘起率は 1×10^{-5} M 以上では低下したが、これは L-DOPA の酸化・重合物が示す毒性によって幼生の死亡率が高くなったためと考えられた。D-DOPA の ED_{50} は L-DOPA の約 6 倍高く、また R_{\max} も L-DOPA の場合に比較して 2/3 程度と低かった。

図 5-24B に L-DOPA の濃度とヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii* 幼生の変態誘起率の関係を示した。この種類では L-DOPA の濃度の対数と変態誘起率の関係は S 字状にはならなかったため、 1×10^{-5} M ~ 3×10^{-5} M の間で L-DOPA の濃度の対数と変態誘起率の関係を 1 次回帰し、実際の変態誘起率の最大値 (43.6%) を R_{\max} と見なした。計算結果は表 5-5 に示した。ヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii* の ED_{50} は 1.8×10^{-5} M で、エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* の約 10 倍であった。また R_{\max} もエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* に比較して低い値であった。 3×10^{-5} M 以上の濃度では変態誘起率は急激に低下したが、これはエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* の場合と同様に、幼生の死亡率が増加したためであった。

3.2.3 幼生の変態誘起に対する dopamine の無効性

スクリーニングテストの結果、dopamine は 3 種いずれに対しても幼生の変態を誘起しなかった。試験例数を増やしたところ、dopamine はごく低い割合で幼生の変態を誘起することが判明した (エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* については図 5-25A、ヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii* については図 5-25B)。Dopamine によって誘起される幼生の変態の割合は、エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* の場合 1~3%、ヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii* の場合 3~8% 程度にすぎず、L-DOPA による幼生の変態誘起率に比較してはるかに低い値であった。

3.2.4 幼生の加齢に伴う変態誘起率の変化

図 5-26A に受精後の日令に伴うエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 幼生の発達段階の変化を示した。受精後 3 日で約半分の幼生が後体部に疣足原基を備えたメタトロコフォアとなった。受精後 4 日目にはネクトキータ幼生が出現し、受精後 5 日目にはほぼ半分の幼生がネクトキータ幼生となった。図 5-26B には幼生の日令に伴う、L-DOPA による変態誘起率の変化を示した。受精後 3 日目の幼生はメタトロコフォア幼生であり、受精後 4、5 日目の幼生はメタトロコフォア幼生と、ネクトキータ幼生であった。メタトロコフォア幼生、あるいは受精後 4 日目の初期のネクトキータ幼生は変態が誘起されなかった。L-DOPA による幼生の変態誘起は受精後 5 日目に初めて観察された。変態誘起率は受精後 5~6 日目に最初のピークを示し、7~8 日目に一旦低下した後、9~11 日目に再度増加する傾向が見られた。 1×10^{-5} M の濃度の場合、受精後 7, 8 日目の変態誘起率は受精後 5 日目の変態誘起率に比較して有意に低かった (ANOVA, 受精後 7, 8 日目でそれぞれ $p = 0.036, 0.023$)。

3.3 考察

実験に用いたカンザシゴカイは 3 種とも、L-DOPA によって変態が誘起されたが、dopamine では変態は誘起されなかった。このような定性的な結果は違いはないものの、変態誘起率は幼生のロットによって大きく変動し、L-DOPA によるエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 幼生の変態誘起では、標準誤差は平均値の 10~20% にも達した。このようなばらつきの要因の一つとして、幼生の日令の違いが考えられる。図 5-26B に示したように、8 日令の幼生の変態誘起率は一般的に 9 日令の幼生の変態誘起率に比較して低くなっていることが、ばらつきの要因の一つと考えられる。考えられる他の要因としては、ロットの違いによる幼生の発達速度の違いが挙げられる。発達速度の速いロットでは受精後 5 日目には 80% 以上の個体がネクトキータ幼生に達していたのに対し、発生速度が遅いロットの幼生では同じ受精後 5 日目にネクトキータ幼生になっていたのは 40% 以下であった。実験は受精後 8, 9 日目に行ったため、幼生がネクトキータ幼生に達してから経過した時間が、発生速度が速いロットと遅いロットでは異なっていたことが変態誘起率の違いに影響したのではないかと推測される。

L-DOPA は数種の軟体動物 (Coon *et al.*, 1985; Coon *et al.*, 1990; Cooper, 1982; Cooper, 1983; Chevrolat *et al.*, 1991) とカンムリゴカイ科の多毛類 (Pawlik, 1990) で、幼生の変態を誘起する

ことが知られている(表 5-1)。またカシバンの一種、*Dendroaster excentricus* では、dopamine あるいは L-DOPA が幼生の変態誘起の過程で伝達物質として作用していることが示されている(Burke, 1983)。カンムリゴカイ科の多毛類 *Phragmatopoma californica* では、Jensen and Morse (1990) は DOPA analog と考えられる 2,6-di-*tert*-butyl-4-methylphenol (DBMP) が幼生の体表の化学受容器に作用し、変態を誘起するものと考えた。しかし Pawlik (1990) が指摘したように、L-DOPA による幼生の変態誘起には、palmitoleic acid、eicosapentaenoic acid などの天然から分離された変態誘起物質に比較して時間がかかることから、*Phragmatopoma californica* では L-DOPA は体表の化学受容器に作用しているのではないと考えられる。

エゾカサネカンザシ *Hydroides exoensis* において、L-DOPA が直接体表の化学受容器に作用しているとすれば、きわめて迅速に変態が誘起される、すなわち、L-DOPA への暴露が短時間でも変態が誘起されるものと考えられる。そこで $1 \times 10^{-6} \text{ M} \sim 3 \times 10^{-4} \text{ M}$ の濃度の L-DOPA を含む濾過海水中にエゾカサネカンザシ *Hydroides exoensis* 幼生を 1 時間収容した後、濾過海水で幼生を洗浄し、通常の濾過海水中に収容して、24、48 時間後の変態誘起率を観察した。図 5-27 にその結果を示した。L-DOPA への 1 時間の暴露による幼生の変態誘起率は 2.5~20% 程度に低下し、また濃度と変態誘起率との関係も不明瞭であった。このように変態誘起に時間が必要であることから、L-DOPA は体表の化学受容器に作用しているのではなく、体内に取り込まれた後、変態誘起の情報伝達経路のいずれかに作用しているものと推測された。

L-DOPA が神経伝達物質の dopamine の前駆体であること、光学異性体の D-DOPA の活性が L-体に比較して低いこと、濃度の対数に対する変態誘起率が S 字状になることなどから、L-DOPA による幼生の変態誘起の過程に神経伝達物質の受容器が関与している可能性が推察される。Dopamine が幼生の変態を誘起しなかったことから、関与しているのが dopamine 受容器であるかどうかは不明である。しかしほ乳類の脳の血液脳関門 (blood-brain barrier) で知られているように、外部から投与された場合、DOPA と dopamine では作用部位への到達の有無あるいは経路が異なるため、dopamine が幼生の変態を誘起しなかったことが、dopamine 受容器が関与していないことの根拠とはならない。実際、マガキ *Crassostrea gigas* では外部から投与された dopamine は幼生の変態を誘起しないが、L-DOPA は幼生に取り込まれた後幼生の体内で dopamine に変換され、dopamine 受容器に作用して幼生の変態を誘起することが知られている(Coon and Bonar, 1987)。エゾカサネカンザシ *Hydroides exoensis* の場合、L-DOPA は体内に取

り込まれた後、変態誘起の情報伝達過程のいずれかに作用しているものと考えられるが、どのような種類の受容体が関与しているかについては、種々のアゴニストおよびアンタゴニストを用いてさらに詳しく検討する必要がある。

4. カンザシゴカイ類の群居性と化学因子に関する考察

これまで述べたようにエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* の棲管塊の MeOH 抽出物から幼生の変態を誘起する DHA-glycerol を単離した。今回用いた MeOH 抽出物はエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* の棲管塊を抽出したものであるため、他の付着生物、付着藻類、あるいは棲管に付着していた微生物の成分も抽出されていた可能性もあると考えられる。しかし棲管のみを抽出したものにも幼生の変態を同様に誘起する活性画分が見いだされた (1.1 予備検討のフラクション M5) ことから、エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* の棲管、あるいはその周辺に同種幼生の変態を誘起する要因、すなわち群居性の根拠が存在するものと推測される。今後合成品によるエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 幼生の変態誘起試験が必要であるとともに、DHA-glycerol による幼生の変態誘起の種特異性についても検討する必要があるものと考えられる。

DHA-glycerol の関連物質として試験したいくつかの高度不飽和脂肪酸と不飽和脂肪酸モノグリセリドのうち、ある種の脂肪酸は幼生の変態を誘起し、炭素鎖が長い不飽和脂肪酸の方が高い割合で幼生の変態を誘起する傾向が示唆された。また不飽和脂肪酸の立体構造も幼生の変態誘起発現に関与している可能性も示された。カンムリゴカイ科の多毛類 *Phragmatopoma californica* では数種の不飽和脂肪酸が幼生の着底、変態を誘起することが報告されているが、その活性はアシル基の長さや立体構造に依存することが知られている。すなわち最も高い変態誘起活性を示した palmitoleic acid (16:1) と比較した場合、(1)アシル基の長さが長くなるにつれて活性が低下した、(2)E-型の二重結合を持つ palmitelaidic acid (16:1) では変態は誘起されなかった、(3)不飽和度の高い脂肪酸では、幼生は異常な変態をするか死亡した、(4)末端のカルボキシル基をモノグリセリド、アルコール、エステルなどに変えた場合には活性は消失した、などの特性が知られている (Pawlik and Faulkner, 1986)。*Phragmatopoma californica* 幼生の変態誘起と今回の結果を比較した場合、エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* の幼生の変態誘起では、E-型

の二重結合を持つ脂肪酸では変態が誘起されないことは同様であったが、アシル基の長さと変態誘起活性の高さの関係は逆で、また DHA-glycerol が高い活性を示したことから末端のカルボキシル基の存在が必須ではないと考えられた。同じ多毛類の中でも変態誘起に関わる化学因子は種によって特異的であることを示唆するものと考えられた。

脂肪酸およびその関連物質による海産無脊椎動物幼生の着底、変態の誘起は、広い範囲の分類群で知られている。腔腸動物ではヒドロ虫の *Hydractinia echinata* 幼生の変態が 2.5×10^{-6} M の 1,2-sn-dioctanoylglycerol によって誘起されることが知られている (Leitz and Muller, 1987; Leitz and Klingmann, 1990)。多毛類では、カンムリゴカイ科の *Phragmatopoma californica* の幼生が遊離の高度不飽和脂肪酸によって着底、変態を誘起されることが知られているほか (Pawlik, 1986; Pawlik and Faulkner, 1986)、イトゴカイ *Capitella capitata* sp.1 の幼生の着底、変態が幼若ホルモン JH I, JH III (それぞれ $EC_{50} = 2.5 \times 10^{-5}$ M, 1.2×10^{-5} M)、あるいは幼若ホルモンと同様の活性を示す高度不飽和脂肪酸 (11,14-eicosadienoic acid, $EC_{50} = 2.4 \times 10^{-5}$ M; 5,8,11-eicosatrienoic acid, $EC_{50} = 1.0 \times 10^{-5}$ M; 5,8,11,14-eicosatetraenoic acid (arachidonic acid), $EC_{50} = 7.0 \times 10^{-5}$ M) によって誘起されることが報告されている (Biggers and Laufer, 1992)。幼若ホルモンの類似物である ZR-512 (ethyl-3,7,11-trimethyldodeca-2,4-dienoate), ZR-515 (isopropyl-11-methoxy-3,7,11-trimethyldodeca-2,4-dienoate) はフジツボ *Balanus galeatus* 幼生の変態を誘起することも知られている (Gomez et al., 1973)。棘皮動物ではウニ類の *Pseudocentrotus depressus* と *Anthodidaris crassipina* の幼生が高度不飽和脂肪酸の arachidonic acid (20:4), eicosapentaenoic acid (20:5) によって変態が誘起されることが報告されている (Kitamura et al., 1993)。原索動物ではホヤ類の *Ciona intestinalis* の幼生では、ヒドロ虫の *Hydractinia echinata* 幼生の変態を誘起するジアシルグリセロールである 1,2-dicapryloylglycerol によって変態が誘起されたが、モノアシルグリセロールの 1-monocapryloylglycerol では幼生の変態が誘起されなかった (Berking and Herrmann, 1990)。また同じホヤ類の *Halocynthia roretzi* の幼生では、複合脂質の sulfoquinovosyl diacylglycerol によって変態が誘起されることが報告されている (Tsukamoto et al., 1994)。これらの脂肪酸および脂肪酸関連物質による幼生の変態誘起のメカニズムについては十分な検討はなされていない。多毛類の *Capitella capitata* sp.1 では、幼若ホルモン関連物質は幼生の体表に分布する受容体に結合し、second messenger の生産を含むカスケード反応を引き起こす可能性が示唆されているものの、その根拠は示されていない (Biggers and Laufer, 1992)。またホヤ類の *Ciona intestinalis* では、モノア

シルグリセロールの 1-monocapryloylglycerol では幼生の変態が誘起されなかったことから、変態誘起発現過程で second messenger のジアシルグリセロールの生産と protein kinase C の活性化が含まれていることが示唆されたが、十分な生化学的根拠は示されていない(Berking and Hermann, 1990)。体制が単純なヒドロ虫類では、種々の陽イオンによる幼生の変態誘起が早くから知られていた(Spindler and Muller, 1972; Muller and Buchal, 1973; Berking, 1988) ことに加え、近年では *Hydractinia echinata* において、パナジウム酸塩(Leitz and Wirth, 1991)、ジアシルグリセロール(Leitz and Muller, 1987; Leitz and Klingmann, 1990)、発ガンプロモーター(Muller, 1985)、アミロライド(Berking, 1988) なども変態誘起物質として知られるようになり、生化学的手法などによって幼生の変態誘起過程が明らかにされつつある(Leitz, 1993)。 *Hydractinia echinata* のプラヌラ幼生の変態を誘起するジアシルグリセロールは second messenger として作用しているものと考えられている(Leitz and Muller, 1987; Leitz and Klingmann, 1990)が、他の種類で幼生の変態誘起が知られている脂肪酸、あるいはエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 幼生の変態を誘起する物質として単離されたモノアシルグリセロールである DHA-glycerol がどの様に幼生に作用しているのかは、現時点では不明である。

エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 棲管抽出物から単離された幼生の変態誘起物質である DHA-glycerol は構造的に L-DOPA とは類似性はない。また L-DOPA による幼生の変態は、多くの個体で 24 時間以内に誘起されるのに対し、活性があったフラクションによる幼生の変態誘起では、24 時間後よりも 48 時間後の方が誘起率が高くなっており、L-DOPA と DHA-glycerol では、幼生に対する作用が異なっていることを示唆するものと考えられる。エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* の棲管塊の MeOH 抽出物をシリカゲルクロマトに供して分画したフラクションのうち、幼生の変態を誘起する活性があったフラクション L3 について、幼生の加令に伴う変態誘起率の変化を検討した結果を図 5-28 に示した。実験は幼生の加令と L-DOPA による変態誘起率の変化を検討した際に同時に行い、実験条件などはまったく同様としたが、フラクション L3 の濃度は 1 g eq./well に設定した。L-DOPA による幼生の変態誘起では、変態誘起率は受精後 5~6 日目に最初のピークを示し、7~8 日目に一旦低下した後、9~11 日目に再度増加する傾向を示した。前述の通り、 1×10^{-5} M の濃度での受精後 7, 8 日目の変態誘起率は 5 日目の値に比較して有意に低かった。それに対し、フラクション L3 による幼生の変態誘起で

は、受精後 5~7 日目まで増加した後、10 日目まで一旦低下したものの、低下の程度は L-DOPA による変態誘起の場合に比較して小さかった。受精後 8 日目では、 1×10^{-5} M の濃度の L-DOPA とフラクシオン L3 による幼生の変態誘起率は有意に異なった(ANOVA, $p < 0.05$)。フラクシオン L3 による幼生の変態誘起は、受精後 6 日目以降、概ね 50% 前後で変動した。幼生の加齢に伴う変態誘起率の変化の違いからも、L-DOPA とフラクシオン L3 は幼生に対する作用が異なっていることが示唆された。

L-DOPA と今回単離した DHA-glycerol はともにエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 幼生の変態を誘起し、作用は異なっていることが示唆されたものの、それらによる変態誘起過程は不明である。海産無脊椎動物幼生の変態誘起機構については、*Hydractinia echinata* (ヒドロ虫、Leitz, 1993)、マガキ *Crassostrea gigas* (二枚貝類、Coon *et al.*, 1990)、アカネアワビ *Haliotis rufescens* (腹足類、Baxter and Morse, 1987) などについて、変態誘起刺激の受容とそれに続く情報伝達に関する仮説が作られているが、ヒドロ虫の *Hydractinia echinata* 以外では、生化学的、細胞学的に十分な根拠が示されているとは言い難い。これは変態という、新しい器官の形成、古い器官の消失、あるいは細胞の再配置と言った複雑な現象に対して、幼生の体全体に外部から薬剤を投与するというアッセイ方法から生じる限界であるものと考えられる。すなわち生理活性物質について Pawlik (1990) が指摘したように、外部から幼生の体全体に投与された薬剤は本来作用する部位以外の部分にも当然影響するため、投与した物質と得られた結果の間の因果関係が明確でないために生じた限界であるものと考えられる。今後は生化学的、細胞学的手法に合わせ、外部の変態誘起刺激を受容する受容器を単離し、その膜電位を測定するといった神経生理学的手法をも併用する必要があるものと考えられる。

表 5-1. 神経伝達物質と関連物質による海産無脊椎動物幼生の鎮静. 実験の要記

種別	物質	濃度 (M)	鎮静率 (%)	EC ₅₀	文献
環形動物 Annelida 多毛類 Polychaeta	イトゴカイ				
	<i>Capitella capitata</i> sp.1	serotonin		3.2×10^{-4}	Biggers and Laufer (1992)
		dopamine		1.0×10^{-3}	Biggers and Laufer (1992)
	カンムリカイの一様	L-DOPA	15		Pawlik (1990)
	ニジカサキカンザシ	L-DOPA	67 (実験のみ)		Okamoto et al. (1995)
節足動物 Arthropoda	甲殻類 Crustacea	epinephrine	60 (実験のみ)		Okamoto et al. (1995)
	カサジマツツボ	dopamine	3-12		Konya and Endo (1995)
軟体動物 Mollusca	多層綱 Polyplacophora	L-DOPA	10		Konya and Endo (1995)
	腹足綱 Gastropoda	GABA	-		Morse et al. (1979)
	アカネアワビ	GABA			Morse et al. (1979)
	タカセガイ	GABA	99-	1×10^{-4}	Tamashiro et al. (1993)
	ユキノカサガイの一様	GABA	67		Morse et al. (1984)
	mud snail	serotonin	80-100		Levantine and Bonar (1986)
	ウミウシの一様	methacholine	80-100		Levantine and Bonar (1986)
		muscarinic choline	2-42		Bonar (1976)
	ウミウシの一様	choline	69		Hirata and Hadfield (1986)
		succinylcholine	42-61		Harrigan and Alkon (1978)
	ウミウシの一様	choline	100	1.5×10^{-3}	Todd et al. (1991)
二枚貝綱 Bivalvia	ムラサキイガイ	L-DOPA	37		Cooper (1982)
	日本産ムラサキイガイ	epinephrine			Gleits (1994)
	イタヤガイの一様	L-DOPA	6		Chevrolat et al. (1991)
	マガキ	epinephrine	12		Chevrolat et al. (1991)
		L-DOPA	64		Coon et al. (1985)
		epinephrine	89 (実験のみ)		Coon et al. (1985)
	アイリカガキ	epinephrine	60		Coon et al. (1985)
	angelwing clam	epinephrine	96		Gustafson et al. (1991)
棘皮動物 Echinodermata	ウニ綱 Echinoidea				
	エノハワウニ	L-glutamine	100		Naidenko (1991)
	アカウニ	GABA	72		Pearce and Schenling (1990)
	カシノガイの一様	L-glutamine	100		Yasuki and Harashima (1994)
	ハスノハカシハシ	dopamine	25		Burke (1983)
		L-glutamine	50		Naidenko (1991)

表 5-2. エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 幼生に対する各種の神経伝達物質と関連物質による変態誘起効果.

Compounds	Concentration (M)							
	3 x 10 ⁻⁷	1 x 10 ⁻⁶	3 x 10 ⁻⁶	1 x 10 ⁻⁵	3 x 10 ⁻⁵	1 x 10 ⁻⁴	3 x 10 ⁻⁴	
L-DOPA	-	-	+	+	D/-	D	D	
D-DOPA	-	-	-	-	+	D	D	
Dopamine	-	-	-	-/D	D	D	D	
Epinephrine	-	-	-	-	+	D	X	
Norepinephrine HCl	-	-	-	-	-	+	+	
GABA	-	-	-	-	-	-	-	
Acetylcholine Cl	-	-	-	-	-	-	-	
Serotonine creatinine SO ₄	-	-	-	-	-	-	-	

- : no effect, + : metamorphosed, D : dead, X : not assayed.

- : no effect, + : metamorphosed, D : dead, X : not assayed.

表 5-3. ヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii* 幼生に対する各種の神経伝達物質と関連物質の変態誘起効果.

Compounds	Concentration (M)						
	3 x 10 ⁻⁷	1 x 10 ⁻⁶	3 x 10 ⁻⁶	1 x 10 ⁻⁵	3 x 10 ⁻⁵	1 x 10 ⁻⁴	3 x 10 ⁻⁴
L-DOPA	-	-	-	-	+	D	D
D-DOPA	-	-	-	-	+	+D	D
Dopamine	-	-	-	-	-D	D	D
Epinephrine	-	-	-	-	-	+	X
Norepinephrine HCl	-	-	-	-	-	+	+
GABA	-	-	-	-	-	-	-
Acetylcholine Cl	-	-	-	-	-	-	-
Serotonine creatinine SO ₄	-	-	-	-	-	-	-

- : no effect, + : metamorphosed, D : dead, X : not assayed.

- : no effect, + : metamorphosed, D : dead, X : not assayed.

表 5-4. カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* 幼生に対する各種の神経伝達物質と関連物質による変態誘起効果.

Compounds	Concentration (M)						
	3×10^{-7}	1×10^{-6}	3×10^{-6}	1×10^{-5}	3×10^{-5}	1×10^{-4}	3×10^{-4}
L-DOPA	-	-	+	D/-	D	D	D
D-DOPA	-/D	-/D	-	+	+	D	D
Dopamine	-	-	-	-/D	D	D	D

- : no effect, + : metamorphosed, D : dead, X : not assayed.

表 5-5. 最高変態誘起率 (R_{\max}) の推定値と R_{\max} の 50% を与える濃度 (ED_{50}).

Species chemicals	R_{\max} (%)	ED_{50} (M)
<i>Hydroides ezoensis</i>		
L-DOPA	66.3	1.8×10^{-6}
D-DOPA	45.6	1.1×10^{-5}
<i>Pomatoleios kraussii</i>		
L-DOPA	43.6	1.8×10^{-5}

エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* では L-/D-DOPA の対数に対する変態誘起率をロジスティック曲線*に近似した。ヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii* では L-DOPA の対数に対する変態誘起率を1次回歸し、実際の最高変態誘起率を R_{\max} と見なした。

$$R_{\max}$$

$$*: \text{変態誘起率} = \frac{R_{\max}}{1 + \exp \{ -(A + B \times C) \}}$$

R_{\max} , A , B : 定数

C : L-/D-DOPA の濃度

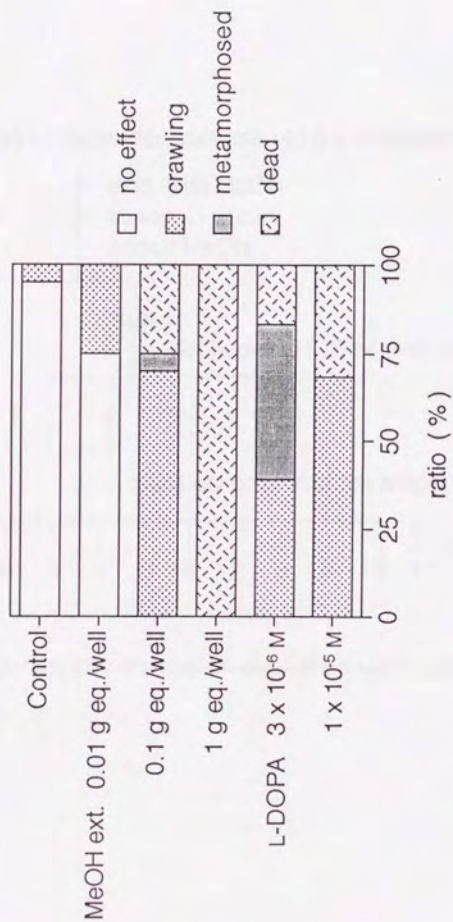


図 5-1. エゾカサネカンザシ *Hydroides eoensis* 棲管の MeOH 抽出物が幼生に及ぼす影響、48 時間後の結果について示した。

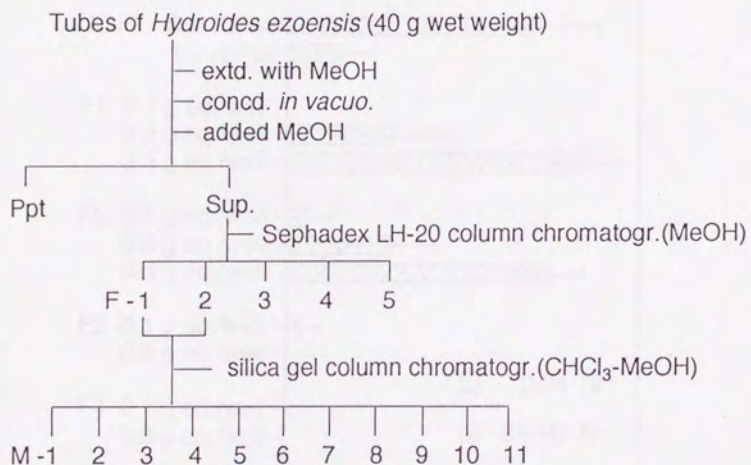


図 5-2. エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 棲管の MeOH 抽出物の分画過程.

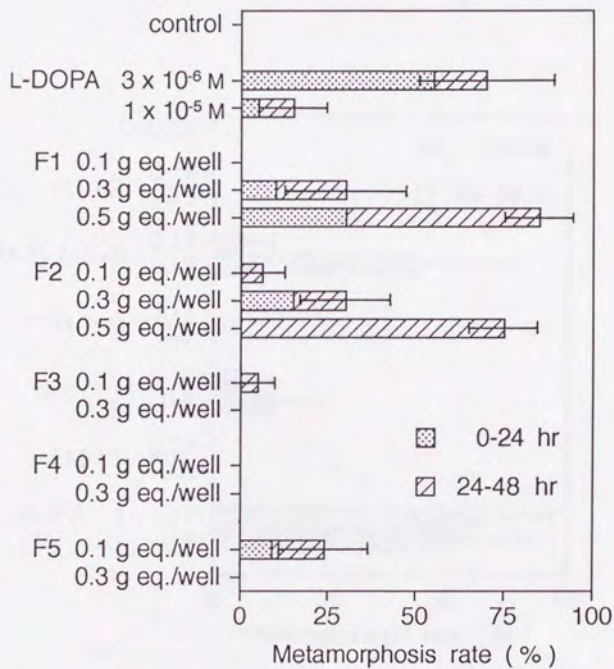


図 5-4. エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 棲管の MeOH 抽出物の Sephadex LH-20 カラムクロマト分画物による幼生の変態誘起。
誤差棒は 48 時間後の結果の平均値の標準誤差 (S.E.) を示す。

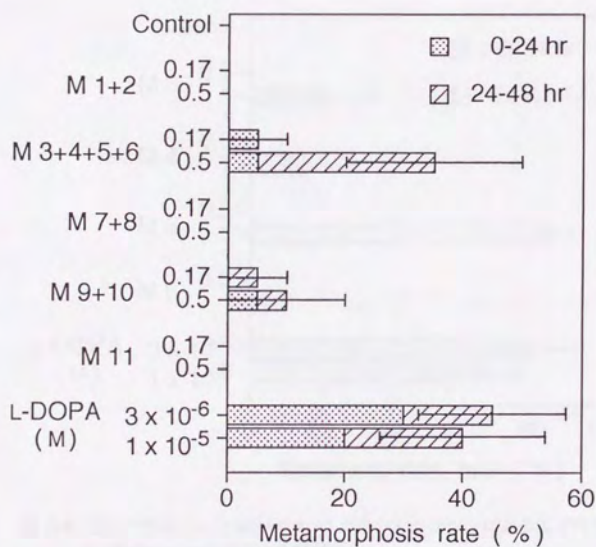


図 5-5. フラクシオン F1 と F2 を合わせたもののシリカゲルクロマト分画物によるエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 幼生の変態誘起。

混合フラクシオン M1+2, M3+4+5+6, M7+8, M9+10, M11 について試験した。誤差棒は 48 時間後の結果の平均値の標準誤差 (S.E.) を示す。

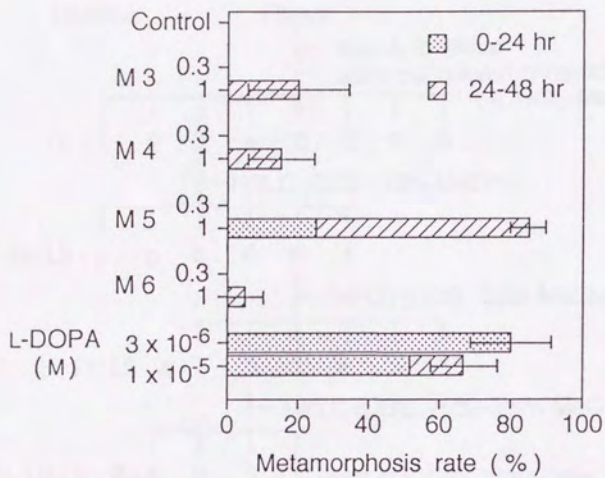


図 5-6. 混合フラクション M3+4+5+6 の各フラクションによるエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 幼生の変態誘起。
誤差棒は 48 時間後の結果の平均値の標準誤差 (S.E.) を示す。

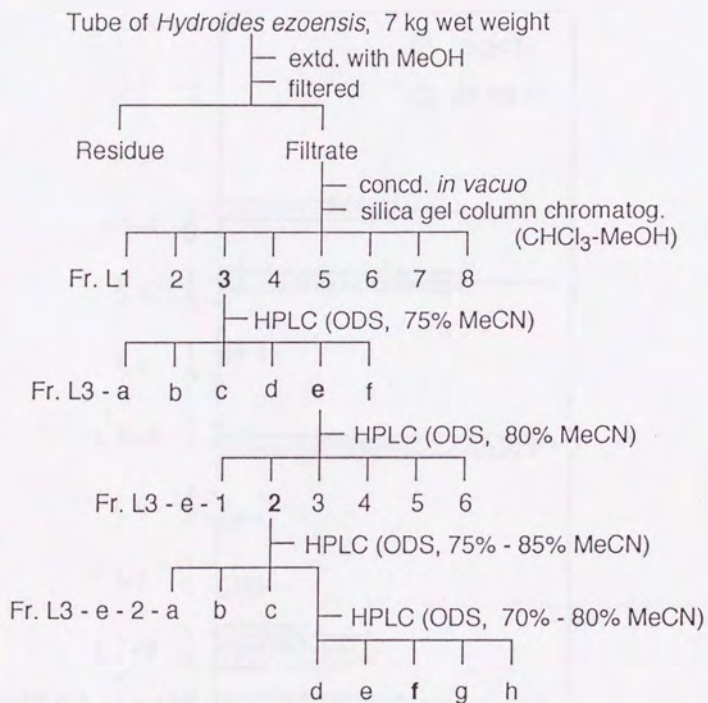


図 5-7. エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 棲管塊のMeOH 抽出物の分画過程.

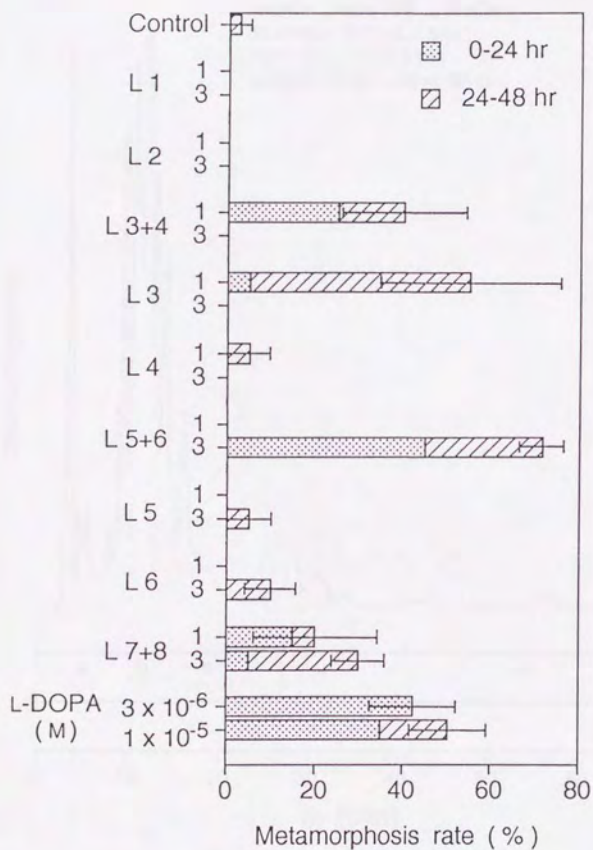


図 5-8. エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 棲管塊の MeOH 抽出物のシリカゲルクロマト画物による幼生の変態誘起。
誤差棒は 48 時間後の結果の平均値の標準誤差 (S.E.) を示す。

HPLC condition :

column : YMC-Pack ODS S-343 I-15 ($\varnothing 20 \times 250$ mm)

mobile phase : 75 % MeCN

flow rate : 8.0 mL / min

detector : UV 254 nm

column temp. : room temp.

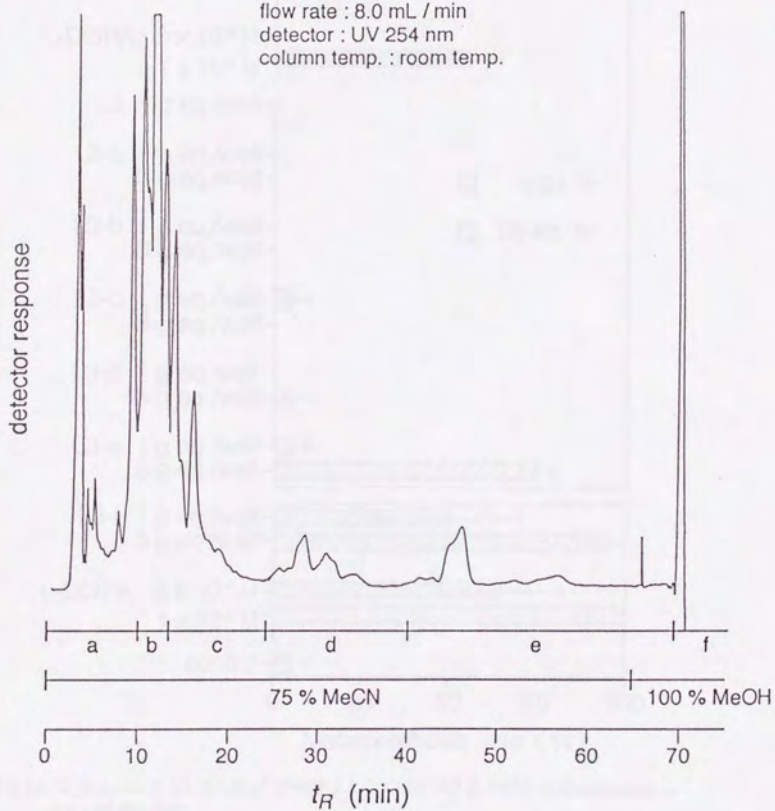


図 5-9. フラクション L3 の HPLC クロマトグラムと分画方法.

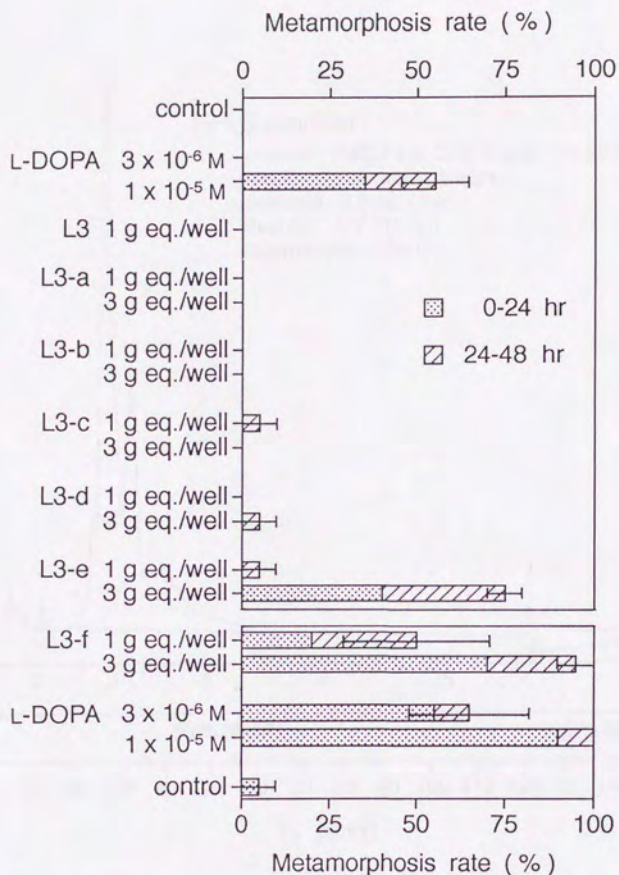


図 5-10. フラクション L3 の HPLC 分画物によるエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 幼生の変態の誘起。
誤差棒は 48 時間後の結果の平均値の標準誤差 (S.E.) を示す。

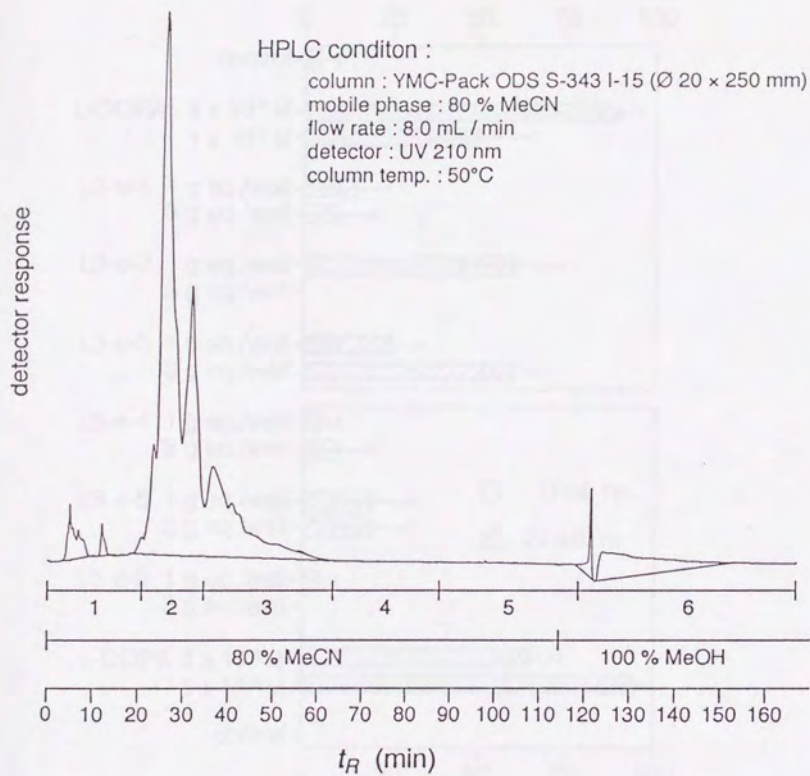


図 5-11. フラクシオン L3-e の HPLC クロマトグラムと分画方法.

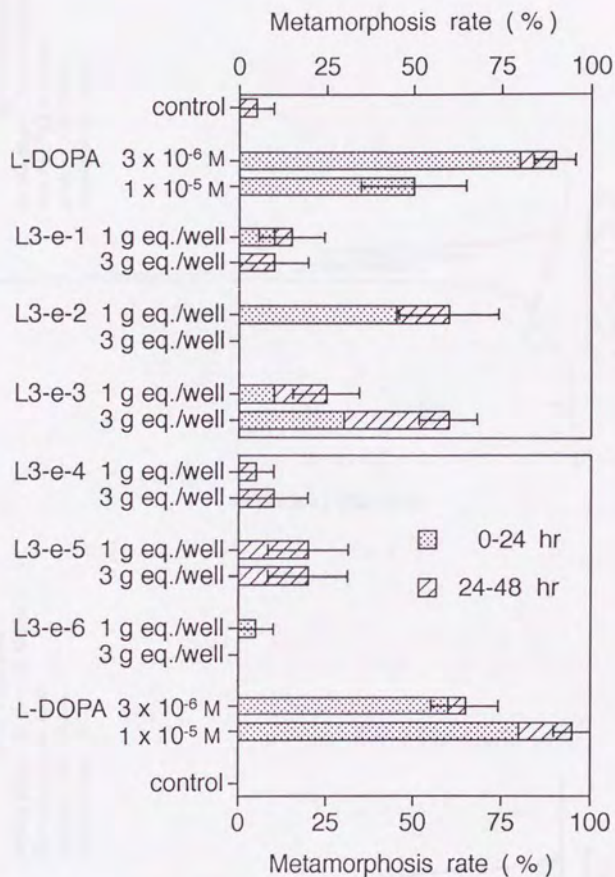


図 5-12. フラクシオン L3-e の HPLC 分画物によるエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 幼生の変態の誘起。

誤差棒は 48 時間後の結果の平均値の標準誤差 (S.E.) を示す。

HPLC condition :

column : YMC-Pack ODS AM-323 120A
(\varnothing 10 x 250 mm)

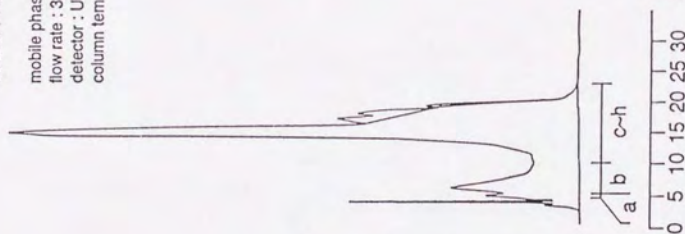
mobile phase : 75 % \rightarrow 85 % MeCN

flow rate : 3.5 mL / min

detector : UV 210 nm

column temp. : 50°C

detector response



t_R (min)

HPLC condition :

column : YMC-Pack ODS AM-323 120A
(\varnothing 10 x 250 mm)

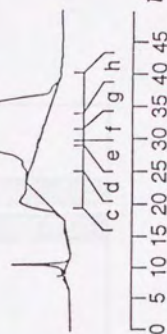
mobile phase : 70 % \rightarrow 80 % MeCN

flow rate : 3.5 mL / min

detector : UV 210 nm

column temp. : 50°C

detector response



t_R (min)

図 5-13. フラクシオン 13-e-2 の HPLC クロマトグラムと分画方法.

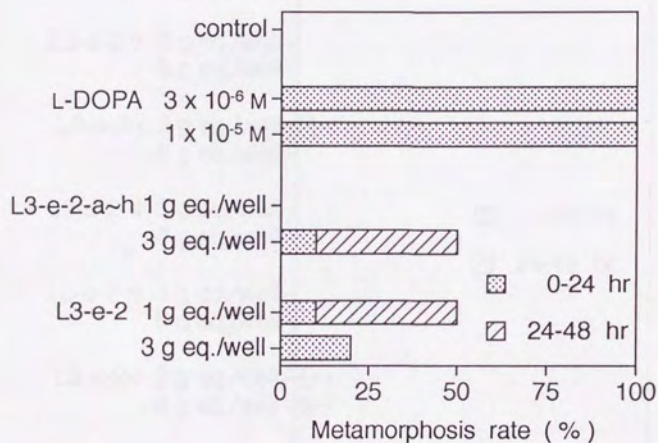


図 5-14. フラクシオン L3-e-2 およびその HPLC 分画物の L3-e-2-a~h の混合物によるエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 幼生の変態の誘起。

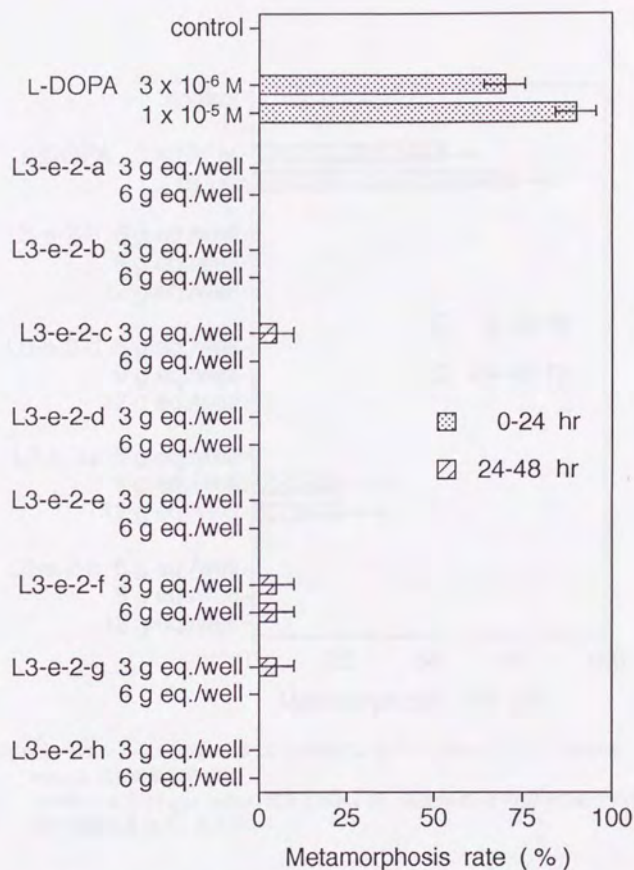


図 5-15. フラクシオン L3-e-2 の HPLC 分画物によるエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 幼生の変態の誘起。

分画物は 3, 6 g eq./well の濃度で試験した。誤差棒は 48 時間後の結果の平均値の標準誤差 (S.E.) を示す。

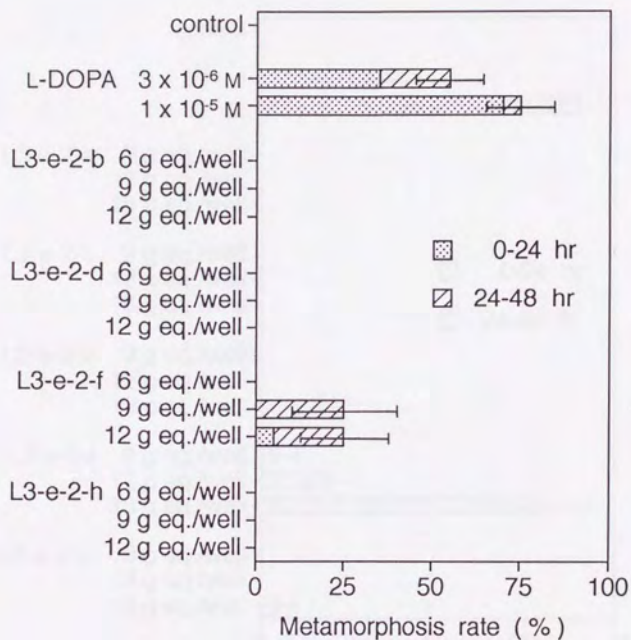


図 5-16. フラクシオン L3-e-2 の HPLC 分画物によるエゾカサネカンザシ *Hydroides exoensis* 幼生の変態の誘起。
分画物は 6, 9, 12 g eq./well の濃度で試験した。誤差棒は 48 時間後の結果の平均値の標準誤差 (S.E.) を示す。

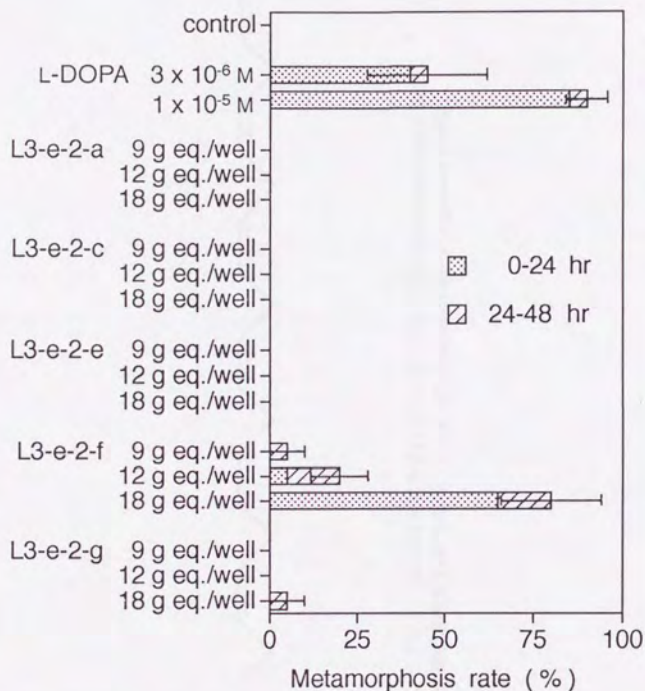
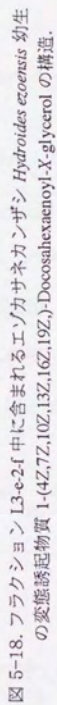
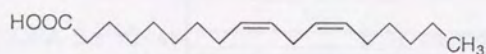


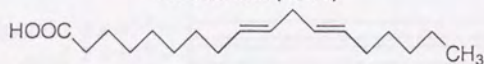
図 5-17. フラクシオン L3-e-2 の HPLC 分画物によるエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 幼生の変態の誘起.

分画物は 9, 12, 18 g eq./well の濃度で試験した. 誤差棒は 48 時間後の結果の平均値の標準誤差 (S.E.) を示す.





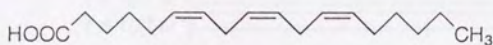
Linoleic acid (18 : 2)



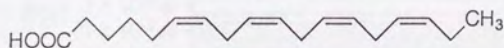
Linoleladic acid (18 : 2)



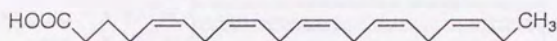
Linolenic acid (18 : 3)



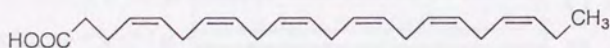
γ - Linolenic acid (18 : 3)



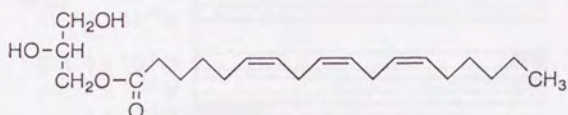
6,9,12,15-Octadecatetraenoic acid



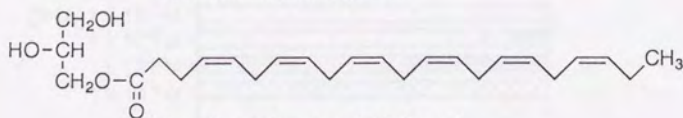
IPA; Icosapentaenoic acid (20 : 5)



DHA; Docosahexaenoic acid (22 : 6)



Monolinolenoyl-*rac*-glycerol



Monodocosahexaenoyl-X-glycerol
(Main composition of fr. L3-e-2-f)



Pentadecanoic acid (15 : 0)

図 5-19. 高度不飽和脂肪酸と脂肪酸モノグリセリドの構造。

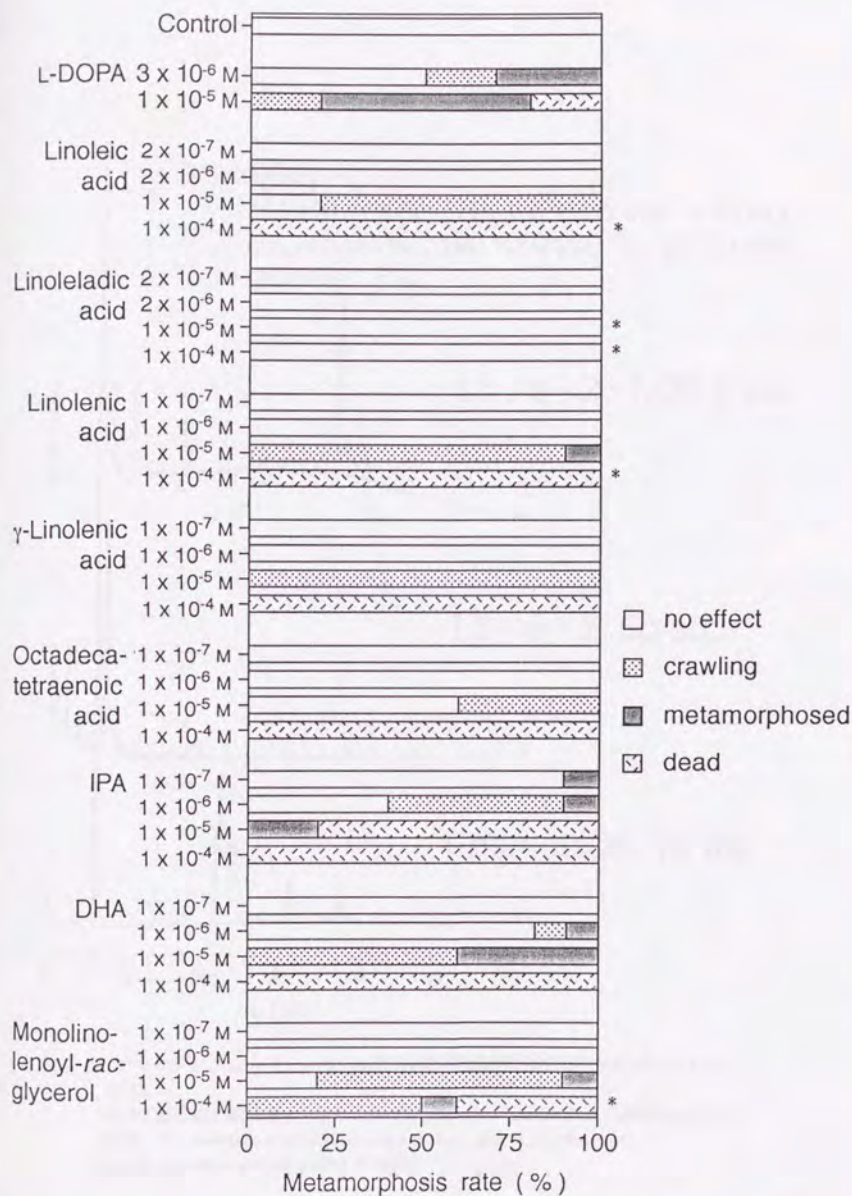


図 5-20. 高度不飽和脂肪酸と脂肪酸モノグリセリドのエゾカサネカンザシ *Hydrades ezoensis* 幼生に対する影響。

図の右側の “*” は実験容器内で脂肪酸の結晶が析出したことを表す。

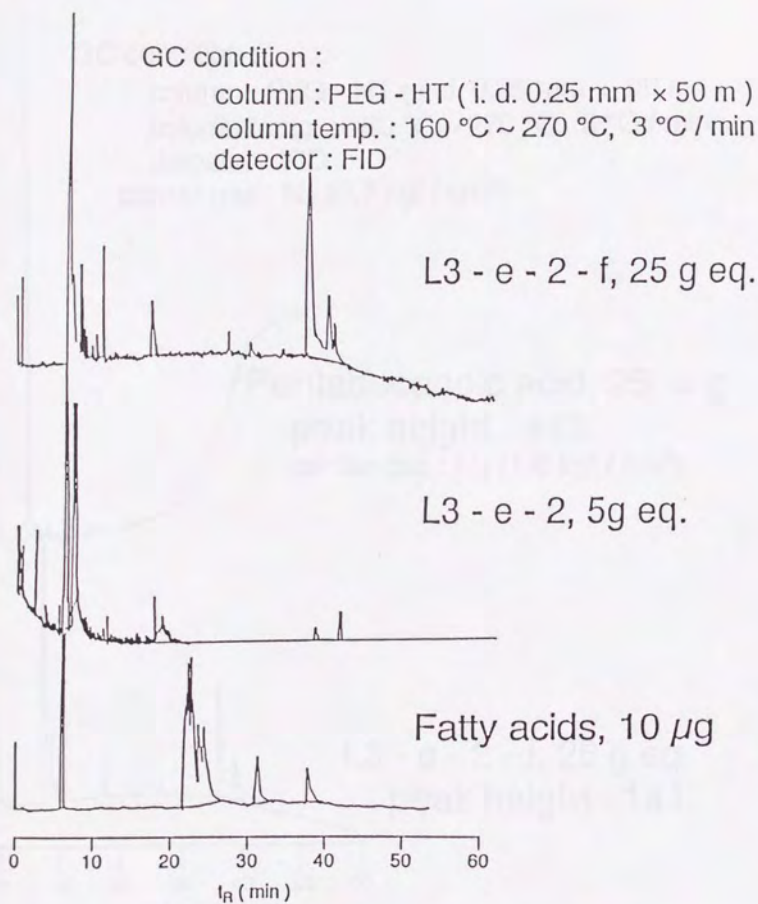


図 5-21. フラクション L3-e-2, L3-e-2-f および高度不飽和脂肪酸の混合物の GC クロマトグラム.

高度不飽和脂肪酸はエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 幼生の変態誘起試験に使用した Linoleladic acid, Linoleic acid, Linolenic acid, γ -Linolenic acid, Octadecatetraenoic acid, IPA, DHA を用いた.

GC condition :

column : PEG - HT (i. d. 0.25 mm × 50 m)

column temp. : 160 °C ~ 270 °C, 3 °C / min

detector : FID

carrier gas : N₂ (0.7 kgf / cm²)

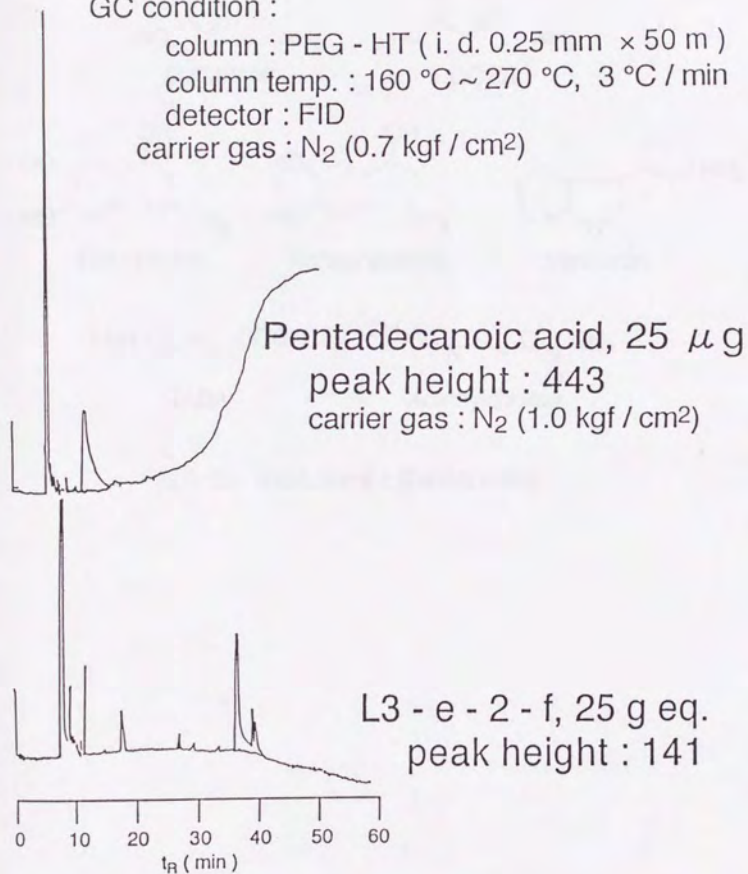


図 5-22. Pentadecanoic acid と L3-e-2-f の GC クロマトグラム.

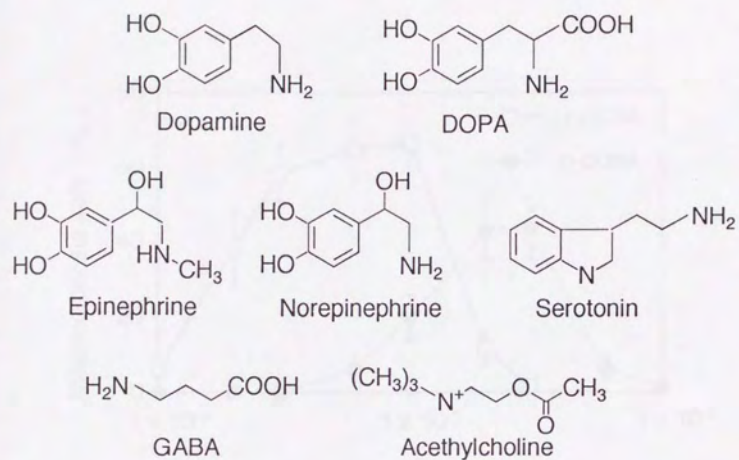


図 5-23. 神経伝達物質と関連物質の構造

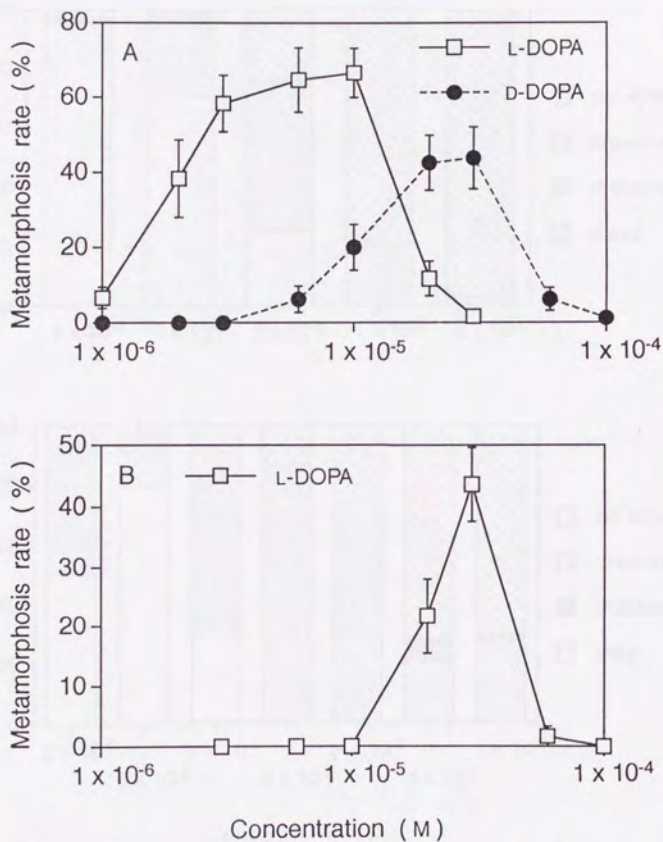


図 5-24. L / D-DOPA によるエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 幼生の変態の誘起 (A) と L-DOPA によるヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii* 幼生の変態の誘起 (B).
誤差棒は平均値の標準誤差 (S.E.) を示す.

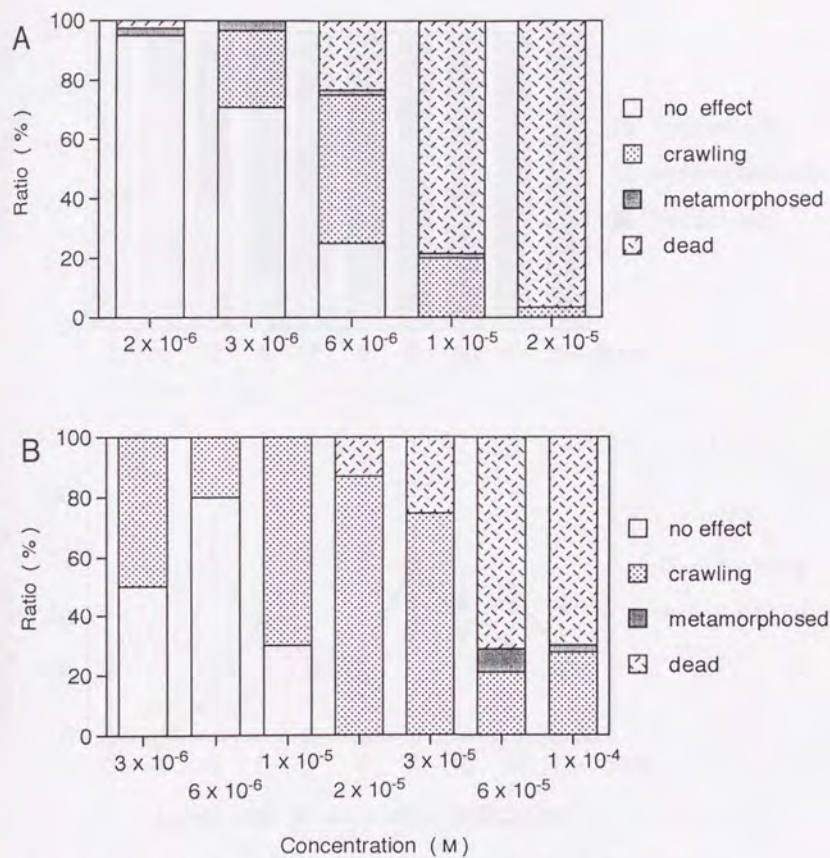


図 5-25. エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* とヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii* 幼生に対する dopamine の影響。

A: エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis*, B: ヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii*.

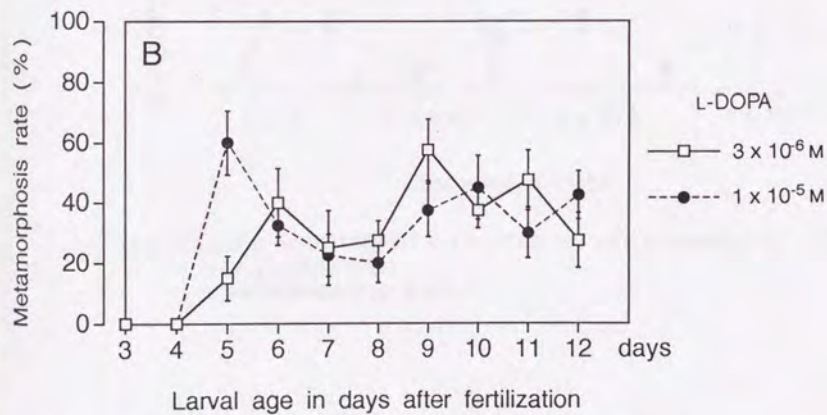
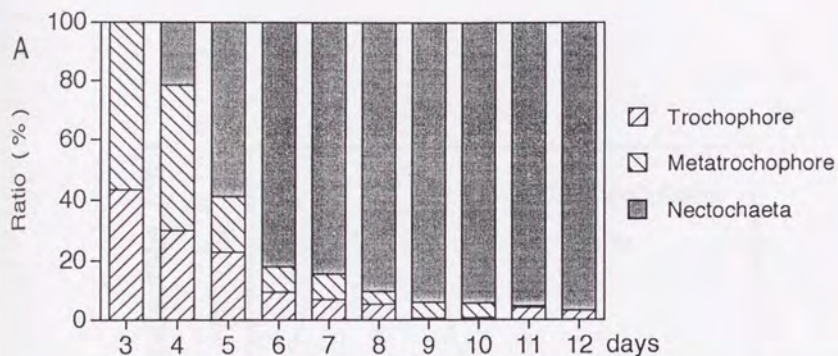


図 5-26. エゾカサネカンザシ *Hydris exoensis* 幼生の、受精後の日令に伴う発生段階の変化と L-DOPA による変態誘起率の変動。

A: 受精後の日令に伴う発生段階の変化。B: 受精後の日令に伴う L-DOPA による変態誘起率の変動。誤差棒は標準誤差 (S.E.) を示す。

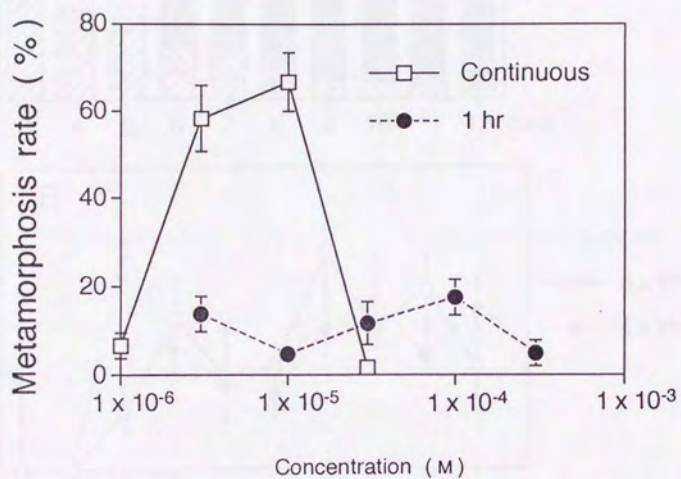


図 5-27. L-DOPA への暴露時間の違いによるエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 幼生の変態誘起率の違い。
誤差棒は標準誤差 (S. E.) を示す。

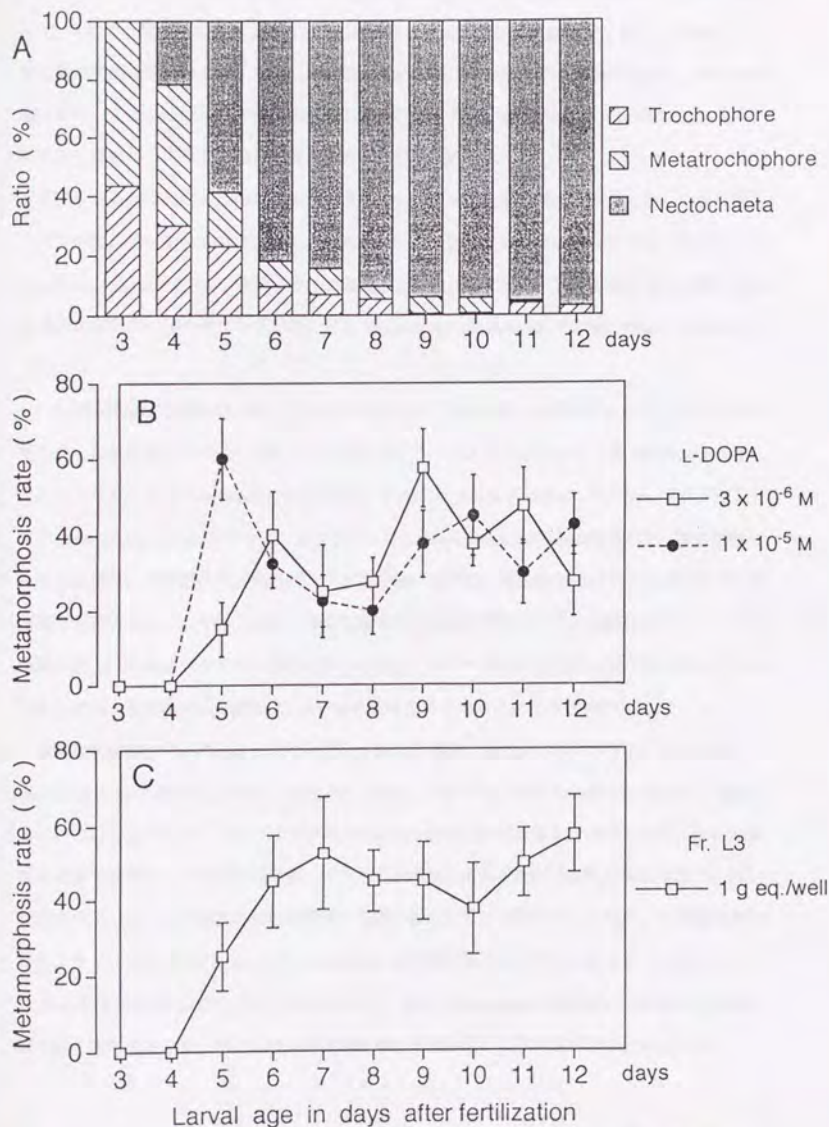


図 5-28. エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 幼生の、日令に伴う発生段階の変化 (A) と L-DOPA (B), フラクシオン L3 (C) による変態誘起率の変化。
誤差棒は標準誤差 (S.E.) を示す。

VI. 総括

浜名湖の一支湾である庄内湾の湾口から湾奥にかけて5定点を設け、1989年6月から1990年12月までの間、付着基盤を浸漬し、出現する付着生物相と環境要因などについて調査した。庄内湾湾奥部の環境は水温、塩分、溶存酸素、クロロフィル量などの変動が大きく、平均的な塩分も低いことから汽水性が強い内湾域の環境特性を示し、湾口部はむしろ沿岸域の環境で、湾奥部に比較してより安定的な環境であることが示された。

浸漬した基盤に出現した付着生物相は藻類、カイメン類、多毛類、コケムシ類、二枚貝類、フジツボ類、ホヤ類から構成された。最も湾口に近い定点ではコウロエンカワヒバリガイ *Limnoperna fortunei kikuchii* を除く全ての種類が出現したのに対し、湾奥部の3定点では出現する種類が貧弱で、特にカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* が大量に付着する場合があった。

3カ月間浸漬した基盤に付着した各生物について、出現場所と出現期間からユークリッド距離を求め最短距離法で作成したデンドログラムから、アミメコケムシの一種 *Membranipora* sp., カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus*, アメリカフジツボ *Balanus eburneus*, タテジマフジツボ *Balanus amphitrite*, コウロエンカワヒバリガイ *Limnoperna fortunei kikuchii* は、他の種類からは出現場所、出現期間が区別され、汽水性が強い内湾域の環境特性を示す庄内湾湾奥部に特徴的な種類であることが示された。また出現場所と出現期間について、出現種のユークリッド距離を算出し同様のクラスター分析を行った結果、湾央～湾奥部の定点は湾口部の定点とは区別されたが、その違いは冬期の12月～3月には小さくなることが示された。

出現した付着生物のうち、カンザシゴカイ類は3種類、カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus*, エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis*, ヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii* が出現した。このうちカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* は全定点で出現したが、特に湾奥部の定点で卓越し、1カ月間浸漬板、3カ月間浸漬板とも被覆率が100%の場合があり、強い群居性を示した。また垂直的には潮間帯と底層に多く付着する傾向がみられた。庄内湾湾奥部のカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* の付着期は5月を中心とする4～8月と10～11月の年2回認められた。エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* は湾央から湾口部に出現が限られ、またヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii* は最も湾口に近い定点でのみ出現した。

カンザシゴカイ類の低塩分、無酸素条件などに対する耐性を検討した結果、カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* は塩分 3 あるいは 10 でも正常に棲息可能で、低塩分にきわめて順応した種類であることが示唆された。それに対しエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis*, ヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii* は、塩分 10 以下では棲管中に虫体が収縮したままで、実質的にはそのような低塩分条件下では棲息ができないものと考えられた。このような低塩分に対する耐性の違いが、汽水性が強い内湾域の環境特性を示す庄内湾湾奥部でカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* のみが優占するという、カンザシゴカイ 3 種のマクロな水平分布を決定していることが示唆された。また 3 種のカンザシゴカイはいずれも無酸素状態に対して高い耐性を示し、3 日以上正常な状態で棲息が可能であった。このことは夏期を中心としてしばしば無～貧酸素状態となる庄内湾湾奥部底層でカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* が大量に付着した野外調査の観察結果と符合するものと考えられた。

庄内湾湾奥部でのカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* の大量発生機構の生物的要因として、庄内湾におけるカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* の成長、成熟、幼生の出現状況などの生活史の特性について検討した。スライドガラスに付着させたカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* の殻長を個体別に 1 週間毎に測定した結果、殻長は付着後 3 週間で表層 11.3 mm、底層 10.5 mm、4 週間で表層 17.5 mm、底層 19.7 mm と急速に伸長した。12 週間では S 字状の成長曲線となり、Bertalanffy の成長曲線で回帰が可能であった。また殻長と虫体長は 1 次回帰が可能であった。

庄内湾湾奥部から採集したカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* の付着個体について、腹部の卵あるいは精子の有無を基準に成熟度の推移を検討した結果、4 月中旬には半数の個体が未熟個体であったが、その後急速に成熟が進行し、5 月には 80% の個体が成熟していた。幼生の飼育実験からカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* は受精後 5～6 日で着底期のネクトキータ幼生となりうることから、この時期に産出された幼生が 5～6 月に大量に付着したのと考えられた。卵あるいは精子を有する最小形は虫体長で雌 6 mm、雄 8 mm であったことから、殻長の成長速度、殻長と虫体長の関係より、付着後 1 カ月以内に産卵可能となるものと考えられた。すなわち 5～6 月に付着した個体は夏までには成熟し、秋の付着期には産卵群として参加しうることが示された。このような世代時間の短さが庄内湾湾奥部におけるカニ

ヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* の大量発生の生物的要因となっているものと考えられた。

庄内湾奥部の定点の表層には、カンザシゴカイ類のネクトキータ幼生と考えられる個体が、カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* の付着期とほぼ一致する 4~6 月と 9~11 月に 0.4 個体/l 程度出現した。フジツボ類の幼生と比較した場合、幼生の出現量は付着量と比べてはるかに少なく、カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* の大量の付着量と群居性を説明するためには、同種の幼生の着底を積極的に誘起する要因を想定する必要があるものと考えられた。

カンザシゴカイ類の幼生を実験室内で飼育することで、初期生活史について検討した。カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* とエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* について、人工受精によって得られた幼生に珪藻の *Chaetoceros calcitrans* を与えて飼育を続けたところ、受精後 5~6 日で 3 対の剛毛を備えた着底期のネクトキータ幼生となった。通常の換水と投餌を続けた場合には幼生の着底・変態はみられず、幼生の着底・変態には何等かの刺激が必要なものと考えられた。

カンザシゴカイ類の着底・変態を誘起する要因として、カンザシゴカイ類が示す群居性に着目し、成体の棲管中に幼生の着底・変態を誘起する化学因子を想定し、エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 棲管塊の MeOH 抽出物について、同種の幼生の着底・変態誘起活性を検討した。棲管塊の MeOH 抽出物をシリカゲルクロマト、HPLC を用いて分画、精製を進めた結果、TLC 上で単一のスポットを示すフラクション L3-e-2f を得た。このフラクション L3-e-2f は 9 g eq./well で幼生の変態を誘起する活性を示し、18 g eq./well では約 80% 程度の高い割合で幼生の変態を誘起した。このフラクションを $^1\text{H-NMR}$ 、 $^{13}\text{C-NMR}$ 、MS などの機器分析に供した結果、エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 幼生の変態を誘起する物質を、(4Z,7Z,10Z,13Z,16Z,19Z)-Docosahexaenoic acid のモノグリセリドである、1-(4Z,7Z,10Z,13Z,16Z,19Z)-Docosahexaenoyl-X-glycerol と同定した。この物質は標準物質を用いた GC 分析の結果、フラクション L3-e-2f 1 g eq. 中に 0.254 μg 含まれており、幼生の変態を誘起する活性を示した 9 g eq./well は 1.13×10^{-6} M に相当した。用いた MeOH 抽出物がエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* の棲管塊を抽出したものであるため他の生物の成分も抽出されていた可能性もあるが、棲管のみを抽出した場合にも幼生の変態を誘起する活性画分が見いだされたことから、エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* の棲管、あるいはその周辺に同種の幼生の変態を誘起する要因、すなわち群居性の根

拠が存在するものと推測された。

今回単離された DHA-glycerol の関連物質として数種の高度不飽和脂肪酸と脂肪酸モノグリセリドについて、エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 幼生の変態誘起試験を行った。ある種の不飽和脂肪酸は幼生の変態を誘起し、炭素鎖が長い不飽和脂肪酸 (IPA, DHA) の方が高い割合で幼生の変態を誘起する傾向がみられた。また脂肪酸の立体構造も幼生の変態誘起発現に関連している可能性も示唆された。

多くの海産無脊椎動物幼生の着底・変態を誘起することが知られている神経伝達物質についても、カンザシゴカイ類の幼生の変態誘起試験を行った。その結果、L-DOPA はカニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus*、エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis*、ヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii* の幼生の変態を誘起したが、dopamine では幼生の変態は誘起されなかった。またカテコールアミンの epinephrine と norepinephrine はエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* とヤッコカンザシ *Pomatoleios kraussii* の幼生の変態を誘起した。L-DOPA による幼生の変態誘起は濃度に依存し、エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* では $3 \times 10^{-6} \sim 1 \times 10^{-5}$ M の濃度範囲内で約 58~67% の個体の変態した。L-DOPA によるエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 幼生の変態誘起には比較的長い時間の L-DOPA への暴露が必要であったため、L-DOPA は体内に取り込まれた後、変態誘起発現に関与したものと考えられた。

L-DOPA によるエゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* 幼生の変態誘起は、幼生の日令にともなって変化し、受精後 5~6 日目に最初のピークを示し、7~8 日目に一旦低下した後、9~11 日目に再度増加する傾向がみられた。エゾカサネカンザシ *Hydroides ezoensis* の棲管塊の MeOH 抽出物のシリカゲルクロマト分画物のうち、幼生の変態を誘起する活性を示したフラクション L3 による幼生の変態誘起も幼生の日令に伴って変化した。その変化は L-DOPA の場合とは異なっていた。フラクション L3 による幼生の変態誘起では、受精後 5~7 日目まで増加した後、10 日目まで一旦低下したものの、低下の程度は L-DOPA による変態誘起の場合に比較して小さく、概ね 50% 前後で変動した。幼生の加齢に伴う変態誘起率の違いなどから、L-DOPA とフラクション L3 では幼生に対する作用が異なっているものと考えられた。しかしこれらの因子による幼生の変態誘起過程は不明であり、今後の課題と考えられた。またそれにともない、これらの因子を幼生に投与した場合に得られる結果の因果関係が、より明確なアッセイ方法の確立

も必要と考えられた。

謝辞

本研究を取りまとめる契機を与えていただき、懇切な指導と校閲をしていただいた東京大学農学部 日野 明德教授に深謝します。また本論文の取りまとめに指導と助言を与えていただいた東京大学農学部 清水 誠教授、二村 義八朗教授、伏谷 伸宏教授、黒倉 寿助教授にお礼申し上げます。

本研究を始める端緒を与えられ、その後も指導と助言をいただきました東京大学名誉教授 千葉 健治健治先生、長年にわたり御指導をいただいた東京大学名誉教授 平野 禮次郎先生に深く感謝致します。

共同研究者としてばかりでなく、幼生の化学生態学の分野について数多くの御教示をいただいた静岡大学農学部 坂田 完三教授、渡辺 修治助教授、また大学院生卒業生 渡部 昭彦氏、渡邊 重夫氏、学部卒業生 井出 純次氏、大学院生 渡辺 恭秀氏に厚くお礼申し上げます。

本研究を遂行するに当たり、東京大学農学部附属水産実験所職員の方々には多大な御助力をいただきました。特に高瀬 卓彦技術官、水野 直樹技術官、漆畑 君代技官には、船舶、車両の運行に当たり大変お世話になりました。深く謝意を表します。

北里大学卒業生 菊地 達暁氏、東京水産大学卒業生 大原 文さんには、研究を実行する上で、調査や試料の処理などで多くの援助をいただきました。また三重大学大学院卒業生 木村 妙子さんにはバントスの生態に関して多くの御教示をいただきました。ここに記してお礼申し上げます。

引用文献

- Abdel-Razk, F. A., K. Chiba, H. Kurokura, K. Okamoto and R. Hirano. 1993a. Distribution of *Limnoperna fortunei kikuchii* in Shonai inlet, Lake Hamana. *Suisanzoushoku*, **41**: 89-95.
- Abdel-Razk, F. A., K. Chiba, H. Kurokura, K. Okamoto and R. Hirano. 1993b. Life history of *Limnoperna fortunei kikuchii* in Shonai inlet, Lake Hamana. *Suisanzoushoku*, **41**: 97-104.
- Anil, A. C. 1990. Studies on macrofouling ecology of cirripedes in Hamana Bay (Japan). Ph. D. thesis, University of Tokyo.
- Anil, A. C., K. Chiba and K. Okamoto. 1990. Macrofouling community structure and ecology of barnacles in Hamana Bay (Japan). *Biofouling*, **2**: 137-150.
- 荒川 好満. 1973a. 養殖カキ付着生物の防除に関する研究 -II. カサネカンザシの初期生活史. 広島水試研報, **4**: 19-27.
- 荒川 好満. 1973b. 養殖カキ付着生物の防除に関する研究 -III. カサネカンザシの淡水、飽和食塩水および干出に対する抵抗性. 広島水試研報, **4**: 29-33.
- 荒川 好満・久保田 久次. 1973. 養殖カキ付着生物の防除に関する研究 -I. 広島湾におけるカサネカンザシ付着の季節変化ならびに分布. 広島水試研報, **4**: 13-17.
- Bayne, B. L. 1965. Growth and the delay of metamorphosis of the larvae of *Mytilus edulis* (L.). *Ophelia* **2**: 1-47.
- Baxter, G. and D. E. Morse. 1987. G protein and diacylglycerol regulate metamorphosis of planktonic molluscan larvae. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, **84**: 1867-1870.
- Berking, S. 1988. Ammonia, tetraethylammonium, barium and amiloride induce metamorphosis in the marine hydroid *Hydractinia*. *Rou's Arch. Dev. Biol.*, **197**: 1-9.
- Berking, S. and K. Herrmann. 1990. Dicapryloylglycerol and ammonium ions induce metamorphosis of ascidian larvae. *Roux's Arch. Dev. Biol.*, **198**: 430-432.
- Biggers, W. J. and H. Laufer. 1992. Chemical induction of settlement and metamorphosis of *Capitella capitata* sp.1 (Polychaeta) larvae by juvenile hormone-active compounds. *Invertebrate Reproduction and Development*, **22**: 39-46.
- Birkeland, C., F. S. Chia, R. R. Strathmann. 1977. Development, substratum selection, delay of metamorphosis and growth in the seastar, *Mediastar aequalis* Stimpson. *Biol. Bull.*, **141**: 99-108.
- Bonar, D. B. 1976. Molluscan metamorphosis: a study in tissue transformation. *Amer. Zool.*, **16**: 573-591.
- Burke, R. D. 1983. Neural control of metamorphosis in *Dendraster excentricus*. *Biol. Bull.*, **164**: 176-188.
- Burke, R. D. 1986. Pheromones and the gregarious settlement of marine invertebrate larvae. *Bull. Mar. Sci.*, **39**: 323-331.

- Chevolot, L., J.-C. Cochard and J.-C. Yvin. 1991. Chemical induction of larval metamorphosis of *Pecten maximus* with a note on the nature of naturally occurring triggering substances. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **74**: 83-89.
- 千葉 健治. 1977. ホトギスガイの生態について. 月刊海洋科学, **9**: 229-246.
- Coon, S. L. and D. B. Bonar. 1987. The role of DOPA and dopamine in oyster settlement behavior. *Amer. Zool.*, **27**: 128A.
- Coon, S. L., D. B. Bonar and R. M. Weiner. 1985. Induction of settlement and metamorphosis of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg), by L-DOPA and catecholamines. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **94**: 211-221.
- Coon, S. L., D. B. Bonar and R. M. Weiner. 1986. Chemical production of cultchless oyster spat using epinephrine and norepinephrine. *Aquaculture*, **58**: 255-262.
- Coon, S. L., W. K. Fitt and D. B. Bonar. 1990. Competence and delay of metamorphosis in the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Mar. Biol.*, **106**: 379-387.
- Cooper, K. 1982. A model to explain the induction of settlement and metamorphosis of planktonic eyed-pediveligers of the blue mussel *Mytilus edulis* L. by chemical and tactile cues. *J. Shellfish Res.*, **2**: 117.
- Cooper, K. 1983. Potential for application of the chemical DOPA to commercial bivalve setting systems. *J. Shellfish Res.*, **3**: 110-111.
- Crisp, M. 1977. The development of the serpulid *Pomatoleios kraussii* (Annelida, Polychaeta). *J. Zool.*, **183**: 147-160.
- Dixon, D. R. 1981. Reproductive biology of the serpulid *Ficopomatus (Mercierella) enigmaticus* in the Thames Estuary, S. E. England. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, **61**: 805-815.
- Gee, J. M. 1963. Pelagic life of *Spirorbis* larvae. *Nature*, **198**: 1109-1110.
- Glenn, S. C.・名渡山 和代・山崎 瑞枝・伏谷 伸宏. 1994. ムラサキイガイ幼生に対する "神経伝達物質" の変態誘導効果. 平成 6 年度日本水産学会秋季大会講演番号 239.
- Gomez, E. D., D. J. Faulkner, W. A. Newman and C. Ireland. 1973. Juvenile hormone mimics: effect on cirriped crustacean metamorphosis. *Science*, **179**: 813-814.
- Gustafson R. G., R. L. Creswell, T. R. Jacobson and D. E. Vaughan. 1991. Larval biology and mariculture of the angelwing clam, *Cyrtopleura costata*. *Aquaculture*, **95**: 257-279.
- Harrigan, J. F. and D. L. Alkon. 1978. Laboratory cultivation of *Haminoea solitaria* (Say, 1822) and *Elysia chlorotica* (Gould, 1870). *Veliger*, **21**: 299-305.
- 平野 礼次郎. 1977. 管棲多毛虫の成長量を利用した微視的環境評価の試み. 「環境科学としての海洋学」(堀部 純男編): pp. 103-105. 東大出版会, 東京.

- Hirata K. Y. and M. G. Hadfield. 1986. The role of choline in metamorphic induction of *Phestilla* (Gastropoda, Nudibranchia). *Comp. Biochem. Physiol.*, **84C**: 15-21.
- 広松 和親・平野 礼次郎. 1981. 庄内湖の環境と付着珪藻相について. 付着生物研究, **3**: 29-36.
- 今島 実. 1986. 管棲多毛類. 「付着生物研究法—種類査定・調査法—」(付着生物研究会編): pp.53-70. 恒星社厚生閣, 東京.
- Jensen, R. A. 1992. Marine bioadhesive: role for chemosensory recognition in a marine invertebrate. *Biofouling*, **5**: 177-193.
- Jensen, R. A. and D. E. Morse. 1984. Intraspecific facilitation of larval recruitment: gregarious settlement of the polychaete *Phragmatopoma californica* (Fewkes). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **83**: 107-126.
- Jensen, R. A. and D. E. Morse. 1988. The bioadhesive of *Phragmatopoma californica* tubes: a silk-like cement containing L-DOPA. *J. Comp. Physiol. B*, **158**: 317-324.
- Jensen, R. A. and D. E. Morse. 1990. Chemically induced metamorphosis of polychaete larvae in both the laboratory and ocean environment. *J. Chem. Ecol.*, **16**: 911-930.
- Jensen, R. A., D. E. Morse, R. L. Petty and N. Hooker. 1990. Artificial induction of larval metamorphosis by free fatty acids. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **67**: 55-71.
- Kajihara, T., R. Hirano and K. Chiba. 1976. Marine fouling animals in the Bay of Hamana-ko, Japan. *Veliger*, **18**: 361-366.
- 上村 一雄・布施 博之・滝村 修・山岡 到保. 1992. 太陽虫によるカサネカンザシ (*Hydroides elegans*) 幼生の付着誘引. 中国工試報告, **38**: 9-18.
- Keller, M. D. and R. R. L. Guillard. 1985. Factors significant to marine dinoflagellate culture. In: "Toxic Dinoflagellates" (D. M. Anderson, A. W. White and D. G. Baden eds.): pp. 113-116. Elsevier, New York.
- 木村 妙子. 1994a. 浜名湖におけるホトトギスガイとコウロエンカワヒバリガイの個体群動態、特に加入過程に関する生態学的研究. 三重大学博士論文.
- 木村 妙子. 1994b. カワヒバリガイとコウロエンカワヒバリガイの形態的な識別点. ちりばたん, **25**: 36-40.
- 木下 秀明・平野 礼次郎. 1977. 管棲多毛類の生態と浮遊幼生期の飼育. 月刊海洋科学, **9**: 31-36.
- Kirchman, D., S. Graham, D. Reish and R. Mitchell. 1982. Bacteria induce settlement and metamorphosis of *Janua* (*Dexiospira*) *brasiliensis* Grube (Polychaeta: Spirorbidae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **56**: 153-163.
- Kitamura, H., S. Kitahara and H. B. Koh. 1993. The induction of larval settlement and metamorphosis of two sea urchins, *Pseudocentrotus depressus* and *Anthodiaris crassispina*, by free fatty acids

- extracted from the coralline red alga *Corallina pilulifera*. *Mar. Biol.*, **115**: 387-392.
- Konya, K. and M. Endo. 1995. Catecholamines as settlement inducers of barnacle larvae. *J. Mar. Biotechnol.*, **2**: 79-81.
- 小坂 昌也. 1985. フジツボ類-岸壁面をめぐる争い. 『日本の海洋生物 侵略と攪乱の生態学』(神山 宗雄・鈴木 克美編): pp. 61-68. 東海大学出版会, 東京.
- 小坂 昌也・石橋 公. 1979. 清水港における移入種アメリカフジツボ *Balanus eburneus* の生態分布. 付着生物研究, **1**: 3-10.
- Leitz, T. 1993. Biochemical and cytological bases of metamorphosis in *Hydractinia echinata*. *Mar. Biol.*, **116**: 559-564.
- Leitz, T. and G. Klingmann. 1990. Metamorphosis in *Hydractinia*: studies with activators and inhibitors aiming at protein kinase C and potassium channels. *Roux's Arch. Dev. Biol.*, **199**: 107-113.
- Leitz, T. and W. A. Muller. 1987. Evidence for the involvement of PI-signaling and diacylglycerol second messengers in the initiation of metamorphosis in the hydroid *Hydractinia echinata* Fleming. *Dev. Biol.*, **121**: 82-89.
- Leitz, T. and A. Wirth. 1991. Vanadate, known to interfere with signal transduction, induces metamorphosis in *Hydractinia* (Coelenterata; Hydrozoa) and causes profound alternations of the larval and postmetamorphic body pattern. *Differentiation*, **47**: 119-127.
- Levantine, P. L. and D. B. Bonar. 1986. Metamorphosis of *Ilyanassa obsoleta*: natural and artificial inducers. *Amer. Zool.*, **26**: 14A.
- Lorenzen, C. J. 1967. Determination of chlorophyll and phaeo-pigments: spectrophotometric equations. *Limnol. Oceanogr.*, **12**: 343-346.
- 松田 義弘. 1995. 浜名湖水域環境の形成と変遷. 水産海洋研究, **59**: 171-175.
- 松尾 玲子・高 良夫. 1981. *Hydroides* 属 3 種の発生・成長ならびに成熟 (予報). 長崎大学水産学部研究報告, **51**: 17-22.
- 松尾 玲子・吉越 一馬・高 良夫. 1985. カンザシゴカイ類 2 種 *Hydroides fuscicola* およびヤッコカンザシの冬期における成熟促進. 付着生物研究, **5**: 31-37.
- Miura, T. and T. Kajihara. 1981. The development of a serpulid worm, *Hydroides ezoensis* (Annelida, Polychaeta). *Proc. Jap. Soc. Syst. Zool.*, **20**: 7-12.
- 三浦 知之・梶原 武. 1983. カンザシゴカイ類の生態学的研究. 日本ベントス研究会誌, **25**: 40-45.
- Miura, T. and T. Kajihara. 1984. An ecological study of the life histories of two Japanese serpulid worms, *Hydroides ezoensis* and *Pomatoleios kraussii*. In: "Proceedings of the First International Polychaete Conference, Sydney" (P. A. Hutchings ed.): pp. 338-354. Linean Society of New South Wales.

- Morse, A. N. C., C. A. Froyd and D. E. Morse. 1984. Molecules from cyanobacteria and red algae that induce larval settlement and metamorphosis in the mollusc *Haliotis rufescens*. *Mar. Biol.*, **81**: 293-298.
- Morse, D. E., N. Hooker, H. Duncan and L. Jensen. 1979. γ -Aminobutyric acid, a neurotransmitter, induces planktonic abalone larvae to settle and begin metamorphosis. *Science*, **204**: 407-410.
- Muller, W. A. 1985. Tumor promoting phorbol esters induce metamorphosis and multiple head formation in the hydroid *Hidradactinia*. *Differentiation*, **29**: 216-222.
- Muller, W. A. and G. Buchal. 1973. Metamorphose-Induktion bei Planulalaven; II. Induktion durch monovalente Kationen. *Roux's Arch. Dev. Biol.*, **173**: 122-135.
- Neidenko, T. Kh. 1991. Laboratory cultivation of five species of sea urchins from the sea of Japan. In: "Biology of Echinodermata" (T. Yanagisawa, Yasumasu, Oguro, Suzuki and Motokawa eds.): p. 271. Balkema, Rotterdam.
- Okamoto, K., A. Watanabe, N. Watanabe and K. Sakata. 1995. Induction of larval metamorphosis in serpulid polychaetes by L-DOPA and catecholamines. *Fish. Sci.*, **61**: 69-74.
- Pawlik, J. R. 1986. Chemical induction of larval settlement and metamorphosis in the reef-building tube worm *Phragmatopoma californica* (Sabellariidae: Polychaeta). *Mar. Biol.*, **91**: 59-68.
- Pawlik, J. R. 1990. Natural and artificial induction of metamorphosis of *Phragmatopoma lapidosa californica* (Polychaeta: Sabellariidae), with a critical look at the effects of bioactive compounds on marine invertebrate larvae. *Bull. Mar. Sci.*, **46**: 512-536.
- Pawlik, J. R. and D. J. Faulkner. 1986. Specific free fatty acids induce larval settlement and metamorphosis of the reef-building tube worm *Phragmatopoma californica* (Fewkes). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **102**: 301-310.
- Pearce, C. M. and R. E. Scheibling. 1990. Induction of metamorphosis of larvae of the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*, by coralline red algae. *Biol. Bull.*, **179**: 304-311.
- Pechenik, J. A. 1980. Growth and energy balance during the larval lives of three prosobranch gastropods. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **44**: 1-28.
- Scheltema, R. S., I. P. Williams, M. A. Shaw and C. Loudon. 1981. Gregarious settlement by the larvae of *Hydroides dianthus* (Polychaeta: Serpulidae). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **5**: 69-74.
- Schottler, U., Wienhausen and E. Zebe. 1983. The mode of energy production in the lugworm *Arenicola marina* at different oxygen concentration. *J. Comp. Physiol.*, **149**: 547-555.
- De Silva, P. H. D. H. 1962. Experiments on choice of substrata by *Spirorbis* larvae (Serpulidae). *J. Exp. Biol.*, **39**: 439-490.
- Spindler, K. D. and W. A. Muller. 1972. Induction of metamorphosis by bacteria and by a lithium pulse in the larvae of *Hydractinia echinata* (Hydrozoa). *Roux's Arch. Dev. Biol.*, **169**: 271-280.
- Straughan, D. 1972. Ecological studies of *Mercierella enigmatica* Fauvel (Annelida: Polychaeta) in Brisbane River. *J. Anim. Ecol.*, **41**: 93-136.

- Tamashiro E., Y. Fujita and K. Sakata. 1993. Induction of larval metamorphosis of *Trochus niloticus* by γ -aminobutyric acid and a coralline red algal extract. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **59**: 1261.
- Todd, C. D., M. G. Bentley and J. Havenhand. 1991. Larval metamorphosis of the opisthobranch mollusc *Adaria proxima* (Gastropoda: Nudibranchia): the effects of choline and elevated potassium ion concentration. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, **71**: 53-72.
- Tsukamoto, S., H. Hirota, H. Kato and N. Fusetani. 1994. Phlorotannins and sulfoquinovosyl diacylglycerols: promoters of larval metamorphosis in ascidians, isolated from brown alga *Sargassum thunbergii*. *Fish. Sci.*, **60**: 319-321.
- Warren, L. M. 1981. Respiratory adaptations to temporary hypoxia by the polychaete *Cirriformia tentaculata*. *Comp. Biochem. Physiol.*, **69A**: 321-324.
- Williams, G. B. 1964. The effects of extracts of *Fucus serratus* in promoting the settlement of larvae of *Spirorbis borealis* (Polychaeta). *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, **44**: 397-414.
- Wisely, B. 1958. The development and settling of a serpulid worm, *Hydroides norvegica* Gunnerus (Polychaeta). *Aust. J. Mar. Freshw. Res.*, **9**: 351-361.
- Yazaki, I. and H. Harashima. 1994. Induction of metamorphosis in the sea urchin, *Pseudocentrotus depressus*, using L-glutamine. *Zool. Sci.*, **11**: 253-260.

付 表

付表 1. 調査期間中の St. A における環境要因

月	日付	Depth Trans.		WT(°C)	S		DO(mgO2/l)		DO(%)		pH		Chl-a (ug/l)		
		(m)			底層	表層	底層	表層	底層	表層	底層	表層	底層	表層	
89 JUN.	89/06/20	1.4	1.4	22.2	22.6	28.649	29.355	9.18	8.11	119.6	106.9	8.33	8.41	1.92	1.64
JUL.															
AUG.	89/08/18	1.3	1.3	27.8	28.5	30.984	31.023	7.98	8.05	104.8	106.1	8.36	8.42	6.49	5.37
SEP.	89/09/22	1.7	1.7	24.8	24.6	24.152	24.514	6.20	5.86	76.8	72.6	8.04	8.03	12.06	6.82
OCT.	89/10/23	2.2	2.2	18.6	18.7	30.706	30.838	6.39	6.33	78.5	80.0	8.14	8.19	1.92	1.71
NOV.	89/11/21	1.6	1.6	12.5	12.6	30.374	30.861	7.79	7.74	88.4	88.4	8.03	8.06	1.36	1.31
DEC.	89/12/18	1.9	1.9	13.8	13.7	33.357	33.338	8.98	9.08	107.4	108.5	8.10	8.16	2.94	2.20
90 JAN.	90/01/26	1.9	1.9	9.0	8.4	32.869	32.771	9.78	9.84	107.8	107.1	8.30	8.35	4.39	4.02
FEB.	90/02/28	1.3	1.3	14.4	14.5	33.493	33.636	7.95	8.01	96.0	97.0	8.06	8.12	1.12	1.21
MAR.	90/04/10	1.7	1.7	15.4	15.7	32.550	32.427	9.40	9.66	113.7	117.1	8.12	8.18	1.78	2.06
APR.	90/05/08	2.0	2.0	18.5	18.8	23.686	23.680	8.12	8.80	94.1	102.4	8.22	8.25	6.92	6.35
MAY	90/06/06	1.4	1.4	20.8	21.1	30.857	30.760	8.26	8.00	103.7	100.6	8.00	8.04	3.22	3.60
JUN.	90/07/02	1.1	1.1	21.9	22.0	30.215	30.212	6.55	6.78	82.5	85.5	8.09	8.16	3.50	3.50
JUL.	90/07/31	1.4	1.4	28.5	28.4	28.859	28.965	5.51	5.61	71.7	73.0	8.19	8.23	21.03	10.37
AUG.	90/08/28	1.2	1.2	27.1	27.6	29.611	29.960	6.02	5.84	78.1	76.1	8.16	8.18	6.49	3.79
SEP.	90/09/25	1.7	1.7	25.5	25.0	25.952	28.671	7.06	7.27	88.7	92.6	8.38	8.39	23.69	10.89
OCT.	90/10/23	1.6	1.6	21.0	21.6	30.310	32.210	6.81	7.20	85.2	92.1	8.22	8.24	4.77	4.30
NOV.	90/11/20	1.9	1.9	18.0	18.1	32.186	33.535	7.20	7.19	89.3	90.5	7.99	8.06	2.94	5.00
DEC.	90/12/18	2.1	2.1	12.6	13.3	32.257	33.613	8.29	8.10	96.2	96.5	7.97	8.08	1.64	2.54

付表 2. 調査期間中の St. B における環境要因

月	日付	Depth (m)	Trans. (m)	WT(°C)	S		D0(mgO2/l)		D0(%)	pH		Chl-a (ug/l)			
					底層	表層	底層	表層		底層	表層	底層	表層		
89 JUN.	89/06/20	2.1	1.4	22.4	22.1	25.276	26.054	9.45	7.61	121.0	97.4	8.43	8.42	22.15	16.54
JUL.															
AUG.	89/08/18	2.6	1.2	30.1	28.7	25.840	28.523	9.46	4.97	122.6	64.7	8.72	8.31	48.78	39.44
SEP.	89/09/22	2.4	1.8	24.9	24.8	21.717	23.253	5.40	4.86	66.1	59.9	7.99	7.98	13.74	8.32
OCT.	89/10/23	2.3	2.3	18.3	18.7	26.359	28.549	7.47	7.12	88.1	85.9	8.05	8.16	1.21	2.34
NOV.	89/11/21	2.4	2.4	12.9	13.0	28.959	29.603	8.00	7.93	90.0	89.9	8.12	8.13	1.36	1.54
DEC.	89/12/18	2.6	2.6	11.8	12.0	31.138	31.306	9.19	9.26	104.0	105.4	8.23	8.24	3.04	2.94
90 JAN.	90/01/26	2.3	2.3	6.0	6.1	31.181	31.265	10.11	10.16	102.8	103.6	8.30	8.38	5.98	5.70
FEB.	90/02/28	2.5	2.5	11.1	13.3	23.346	30.244	8.19	7.94	84.9	91.1	7.93	8.09	2.43	1.40
MAR.	90/04/10	2.6	2.4	14.8	14.9	25.466	27.003	8.56	8.60	95.9	97.8	7.96	8.01	2.24	1.74
APR.	90/05/08	2.8	1.3	19.5	19.3	11.164	19.302	9.29	7.37	102.1	84.0	8.38	8.26	23.36	14.20
MAY	90/06/06	2.4	1.4	23.2	22.1	20.403	24.984	12.63	8.04	151.3	97.7	8.91	8.41	43.55	39.44
JUN.	90/07/02	2.5	2.5	22.5	22.1	23.073	26.951	9.83	7.39	118.5	91.0	8.74	8.43	44.76	25.51
JUL.	90/07/31	2.3	0.9	30.1	28.5	20.559	29.274	11.72	5.29	149.5	69.0	9.09	8.35	87.66	20.47
AUG.	90/08/28	2.5	1.2	27.9	27.4	26.990	29.602	7.40	5.67	95.1	73.7	8.53	8.32	47.19	13.92
SEP.	90/09/25	2.6	1.5	25.7	25.6	23.392	23.647	6.64	6.30	82.5	78.3	8.46	8.46	24.02	14.11
OCT.	90/10/23	2.6	2.1	20.2	20.3	27.662	29.910	6.60	6.67	80.3	82.7	8.26	8.29	6.17	4.30
NOV.	90/11/20	2.7	2.7	18.0	17.8	31.851	32.982	7.27	7.08	89.8	88.4	8.12	8.12	4.25	4.16
DEC.	90/12/18	2.5	2.5	12.5	12.3	32.870	33.293	8.36	8.27	97.6	96.8	8.13	8.12	2.24	1.12

付表 3. 調査期間中の St. C における環境要因

St.C 月	日付	Depth Trans. WT(°C)		S		D0(mgO2/l)		pH		Chl-a (ug/l)					
		(m)	表層	底層	表層	底層	表層	底層	表層	底層	表層				
89 JUN.	89/06/20	1.5	1.1	23.7	22.5	23.921	25.133	8.42	8.91	109.3	114.2	8.69	8.41	73.08	31.59
JUL.															
AUG.	89/08/18	2.0	1.0	30.8	30.2	23.050	25.917	11.40	6.45	147.2	83.7	9.01	8.59	74.95	67.10
SEP.	89/09/22	1.9	1.2	26.0	25.8	15.644	19.686	9.46	5.93	114.7	72.6	8.55	8.10	35.70	20.00
OCT.	89/10/23	1.7	1.7	17.7	18.3	26.670	27.999	6.74	6.29	79.2	75.2	8.01	8.08	6.26	4.95
NOV.	89/11/21	1.8	1.8	11.7	13.0	23.196	25.789	9.03	8.99	94.5	98.3	8.14	8.15	2.38	2.57
DEC.	89/12/18	2.0		9.5	9.7	26.824	27.400	11.13	11.58	115.7	121.5	8.36	8.33	1.45	1.64
90 JAN.	90/01/26	1.8	1.1	3.9	3.9	26.707	27.715	11.11	11.10	102.5	103.5	8.54	8.54	12.52	9.72
FEB.	90/02/28	2.0	1.5	10.5	11.9	10.116	20.037	9.01	6.70	84.1	68.6	7.60	7.71	6.92	6.73
MAR.	90/04/10	2.0	1.1	15.9	16.0	22.244	23.098	8.69	7.99	96.4	89.3	8.07	8.06	13.46	28.41
APR.	90/05/08	1.8	0.9	19.6	19.4	10.493	13.984	8.79	8.21	96.5	91.2	8.28	8.16	16.45	26.54
MAY	90/06/06	1.8	1.3	24.0	23.0	17.249	24.274	13.92	7.25	165.9	88.4	9.09	8.44	40.42	40.88
JUN.	90/07/02	1.8		22.8	23.0	23.372	24.975	9.76	8.07	118.2	98.8	8.74	8.59	43.92	58.50
JUL.	90/07/31	1.7	0.9	30.9	29.8	17.458	25.739	12.12	5.71	154.9	73.8	9.24	8.63	81.11	76.63
AUG.	90/08/28	1.9	0.9	29.1	28.7	23.115	24.332	11.40	10.83	145.3	138.3	9.09	8.90	77.80	72.66
SEP.	90/09/25	2.1	1.0	26.5	26.0	17.842	21.635	11.56	8.43	141.7	104.2	9.01	8.63	43.92	57.75
OCT.	90/10/23	2.1	1.4	19.8	20.4	22.695	25.575	9.34	6.87	109.2	82.4	8.41	8.32	53.27	17.94
NOV.	90/11/20	2.0	1.5	18.5	16.8	24.224	26.877	11.11	8.49	129.3	98.8	8.58	8.31	44.39	35.98
DEC.	90/12/18	2.0	2.0	8.9	9.4	26.378	28.254	9.86	9.47	100.9	99.7	8.05	8.01	6.82	7.94

付表 4. 調査期間中の St. D における環境要因

St. D	月	日付	Depth (m)	Trans. (m)	WT(°C)	S		D0(mgO2/l)		D0(%)		pH		Chl-a (ug/l)		
						底層	表層	底層	表層	底層	表層	底層	表層	底層	表層	
89	JUN.	89/06/20	2.0	1.0	24.5	23.4	21.256	23.654	9.68	10.08	125.4	130.0	9.03	8.81	135.50	43.55
	JUL.															
	AUG.	89/08/18	2.3	0.9	32.0	31.6	23.228	23.619	11.87	8.09	154.7	105.2	9.07	8.94	67.47	74.20
	SEP.	89/09/22	2.4	1.5	27.6	27.1	16.397	20.323	5.08	2.41	62.7	29.9	8.06	7.79	21.12	11.40
	OCT.	89/10/23	1.9	1.9	18.6	18.6	27.823	27.942	4.63	4.42	55.5	53.0	7.96	8.00	6.26	5.89
	NOV.	89/11/21	2.2	2.2	14.4	14.8	24.217	25.665	8.72	8.71	96.1	97.7	8.19	8.21	4.95	8.88
	DEC.	89/12/18	2.4	2.4	10.3	10.4	27.353	27.443	10.89	11.55	115.5	122.8	8.35	8.37	1.54	1.40
90	JAN.	90/01/26	2.2	2.0	4.4	4.3	26.348	26.584	11.04	11.10	102.6	103.2	8.58	8.60	4.67	4.30
	FEB.	90/02/28	2.4	1.3	11.2	13.0	6.271	21.430	9.82	4.74	91.0	50.0	7.77	7.60	4.49	8.04
	MAR.	90/04/10	2.3	1.1	15.3	15.8	18.784	20.874	13.05	10.51	140.1	115.3	8.52	8.32	19.81	56.44
	APR.	90/05/08	2.2	1.0	20.0	19.7	10.531	13.338	9.24	6.82	102.0	75.9	8.27	8.11	23.18	24.67
	MAY	90/06/06	2.1	1.0	25.2	24.3	20.117	22.741	12.89	8.23	157.3	100.7	9.14	8.62	74.53	48.83
	JUN.	90/07/02	2.2	23.2	23.6	23.055	25.531	8.14	5.16	98.8	63.7	8.61	8.38	35.32	31.59	
	JUL.	90/07/31	2.2	0.9	31.8	29.8	19.346	27.144	11.92	1.19	154.0	15.5	9.28	8.37	75.88	41.49
	AUG.	90/08/28	2.4	0.9	29.8	29.2	23.561	26.679	9.96	1.04	127.8	13.5	8.81	8.13	89.48	44.16
	SEP.	90/09/25	2.5	0.9	26.8	25.7	17.886	23.857	11.69	4.23	143.8	52.7	9.04	8.15	76.82	61.49
	OCT.	90/10/23	2.5	1.8	19.3	22.0	22.004	27.156	8.75	3.03	101.3	37.3	8.41	8.02	22.80	18.69
	NOV.	90/11/20	2.4	1.1	16.8	16.8	24.320	26.327	10.93	6.08	124.6	71.7	8.47	8.05	75.69	22.90
	DEC.	90/12/18	2.3		9.9	10.1	27.041	27.322	9.07	8.75	95.2	92.4	8.01	8.03	6.54	14.02

付表 5. 調査期間中の St. E における環境要因

月	日付	Depth		Trans.	WT(°C)	S		D0(mgO2/l)		D0(%)		pH		Chl-a (ug/l)	
		(m)				表層	底層	表層	底層	表層	底層	表層	底層	表層	底層
89 JUN.	89/06/20	1.3	1.0	24.8	24.3	12.624	16.104	11.68	8.70	144.6	109.0	8.71	8.80	34.95	35.70
JUL.															
AUG.	89/08/18	1.6	0.8	32.5	32.6	21.283	21.724	12.34	12.81	160.9	167.2	9.12	9.12	86.91	89.15
SEP.	89/09/22	1.7	1.0	27.8	27.7	18.396	21.037	3.07	0.57	38.2	7.1	7.86	7.84	12.52	12.15
OCT.	89/10/23	1.5	1.5	17.8	18.3	19.342	24.978	6.57	5.73	73.4	66.9	7.94	8.03	3.27	4.77
NOV.	89/11/21	1.6	1.6	11.6	14.4	13.027	20.513	9.78	9.49	95.0	101.7	8.13	8.20	4.77	10.00
DEC.	89/12/18	1.6	1.6	9.2	9.5	12.720	21.109	10.59	10.63	97.8	105.0	8.11	8.26	1.45	1.64
90 JAN.	90/01/26	1.5	1.1	3.4	3.7	8.746	19.288	12.10	11.94	95.2	102.3	8.57	8.60	4.49	9.72
FEB.	90/02/28	1.6	1.2	11.3	13.3	4.615	19.466	9.37	5.10	86.2	53.3	7.69	7.53	5.23	10.09
MAR.	90/04/10	1.6	0.7	15.1	15.3	5.513	6.187	10.52	10.81	104.8	108.4	8.31	8.33	15.70	27.29
APR.	90/05/08	1.5	0.7	19.8	19.6	10.559	9.679	10.98	11.65	120.9	127.5	8.72	8.76	127.84	109.90
MAY	90/06/06	1.5	0.6	24.7	24.4	15.329	21.989	10.36	7.20	123.7	87.9	8.88	8.53	71.40	73.64
JUN.	90/07/02	1.6		23.8	23.7	20.598	25.243	6.07	5.05	73.2	62.3	8.29	8.34	25.61	31.59
JUL.	90/07/31	1.5	0.5	31.8	31.4	16.546	22.293	11.79	9.19	151.9	119.0	9.07	8.96	112.51	148.40
AUG.	90/08/28	1.7	0.9	29.3	28.7	26.191	26.839	3.94	1.64	50.9	21.2	8.26	8.22	57.24	50.23
SEP.	90/09/25	1.9	0.3	26.8	26.9	11.295	14.613	11.26	11.05	136.4	134.9	9.47	9.18	869.83	143.91
OCT.	90/10/23	1.8	1.1	22.4	21.8	25.662	26.678	4.96	3.76	60.7	46.1	8.01	7.97	70.65	22.43
NOV.	90/11/20	1.7	1.3	17.2	16.8	26.881	27.622	7.87	6.89	92.1	80.7	8.21	8.14	47.19	37.85
DEC.	90/12/18	1.6	1.6	8.5	9.7	19.153	23.125	10.81	9.95	103.0	100.3	8.10	7.96	23.18	25.04

付表 6-1. St. A の潮間帯において 1 カ月間浸漬基盤に出現した付着生物とその被覆率

St. A 潮間帯		1989					1990											
species	month	J-A	A-S	S-O	O-N	N-D	D-J	J-F	F-M	M-A	A-M	M-J	J-J	J-A	A-S	S-O	O-N	N-D
Algae						0.500					0.002							0.493
<i>Enteromorpha</i> sp.																		
<i>Ulva</i> sp.																		
Bryozoa													0.002					
<i>Membranipora</i> sp.													0.022					
<i>Bugula neritina</i>																		
Polychaeta																		
<i>Spirorbidae</i>		0.487	0.184	0.013	0.124	0.009			0.060	0.311	0.087	0.822	0.867	0.796	0.571	0.071	0.040	
<i>Ficopomatius enigmaticus</i>																0.002		
<i>Hydroides exoensis</i>												0.009	0.016	0.036		0.002		
Cirripedia																		
<i>Balanus eburneus</i>		0.007	0.144	0.007	0.004					0.042			0.329	0.218	0.098	0.009	0.024	
<i>Balanus amphitrite</i>		0.013			0.004								0.118	0.153	0.122	0.013	0.007	
<i>Balanus albicostatus</i>			0.176								0.022		0.047	0.089	0.047			
<i>Megabalanus rosa</i>																		
Bivalvia		0.002		0.004									0.002		0.002		0.007	
<i>Limnoperna fortunei kikuchii</i>																		

付表 6-2. St. A の表層において 1 カ月間浸漬基盤に出現した付着生物とその被覆率

species	month	1989										1990									
		J-A	A-S	S-O	O-N	N-D	D-J	J-F	F-M	M-A	A-M	M-J	J-J	J-A	A-S	S-O	O-N	N-D			
Algae																					
<i>Enteromorpha</i> sp.					0.002																0.800
<i>Ulva</i> sp.																					
Bryozoa																					
<i>Membranipora</i> sp.																					
<i>Bugula neritina</i>		0.056											0.004			0.002					
Polychaeta																					
Spirorbidae		1.000	0.418	0.033	0.109	0.007	0.082	0.049	0.076	0.062	0.733	0.740	0.924	0.900	0.349	0.031	0.002				
<i>Ficopomatus enigmaticus</i>																					
<i>Hydroides ezoensis</i>				0.002	0.002							0.002	0.002	0.002		0.002					
Cirripedia																					
<i>Balanus eburneus</i>		0.011	0.213	0.004			0.011		0.002		0.016		0.273	0.224	0.089	0.018					
<i>Balanus amphitrite</i>		0.007			0.002								0.162	0.231	0.113	0.018					
<i>Balanus albicostatus</i>		0.031	0.142								0.104	0.018	0.076	0.138	0.031						
<i>Megabalanus rosa</i>		0.004	0.011																		
Bivalvia																					
<i>Limnoperna fortunei kikuchii</i>																					

付表 6-3. St. A の底層において 1 カ月間浸漬基盤に出現した付着生物とその被覆率

species	month	1989					1990					O-N	S-O	A-S	J-A	J-J	O-N	N-D
		J-A	A-S	S-O	O-N	N-D	D-J	J-F	F-M	M-A	A-M							
Algae																		
<i>Enteromorpha</i> sp.																		
<i>Ulva</i> sp.																		
Bryozoa																		
<i>Membranipora</i> sp.																		
<i>Bugula neritina</i>																		
Polychaeta																		
Spirorbidae																		
<i>Ficopomatia enigmaticus</i>																		
<i>Hydroides coeensis</i>																		
Cirripedia																		
<i>Balanus eburneus</i>																		
<i>Balanus amphitrite</i>																		
<i>Balanus albicostatus</i>																		
<i>Megabalanus rosa</i>																		
Bivalvia																		
<i>Linnoperna fortunei kikuchii</i>																		

付表 7-1. St. B の潮間帯において 1 カ月間浸漬基盤に出現した付着生物とその被覆率

species	month	1989					1990											
		J-A	A-S	S-O	O-N	N-D	D-J	J-F	F-M	M-A	A-M	M-J	J-J	J-A	A-S	S-O	O-N	N-D
Algae					0.002													0.002
<i>Enteromorpha</i> sp.											0.002							
<i>Ulva</i> sp.																		
Bryozoa		0.036									0.136	0.122	0.082			0.662		
<i>Membranipora</i> sp.																		
<i>Bugula neritina</i>																		
Polychaeta																		
Spirorbidae			0.084		0.031			0.024	0.116	0.084	0.162	1.000	0.680	0.049	0.211	0.042	0.102	0.080
<i>Ficopomatia enigmatica</i>		0.253								0.022	0.044	0.007				0.076	0.007	
<i>Hydroides coenosis</i>												0.064	0.062			0.053	0.004	
Cirripedia																		
<i>Balanus eburneus</i>		0.153	0.287	0.007			0.002				0.193	0.082	0.327	0.469	0.162	0.282	0.044	0.002
<i>Balanus amphitrite</i>		0.104									0.013	0.007	0.476	0.760	0.173	0.080	0.049	
<i>Balanus albicostatus</i>		0.009	0.171	0.004							0.198	0.089	0.138	0.060	0.060			
<i>Megabalanus rosa</i>		0.049	0.211	0.018							0.009	0.002	0.002	0.011	0.004	0.004	0.004	
Bivalvia																		
<i>Limnoperna fortunei kikuchii</i>																		

付表 7-2. St. B の表層において 1 カ月間浸漬基盤に出現した付着生物とその被覆率

St. B 表層		1989												1990											
species	month	J-A	A-S	S-O	O-N	N-D	D-J	J-F	F-M	M-A	A-M	M-J	J-J	J-A	A-S	S-O	O-N	N-D							
Algae																									
<i>Enteromorpha</i> sp.					0.002																				
<i>Ulva</i> sp.																		0.024							
Bryozoa																									
<i>Membranipora</i> sp.		0.176								0.009	0.102	0.109	0.002			0.462									
<i>Bugula neritina</i>																									
Polychaeta																									
Spirobidae																									
<i>Ficopomatus enigmaticus</i>		0.284	0.416	0.453	0.144	0.009	0.018	0.011	0.227	0.073	0.687	0.260	0.333	0.158	0.153	0.049	0.098	0.080							
<i>Hydroides ezoensis</i>			0.002	0.013	0.004						0.207	0.011	0.013			0.089									
Cirripedia											0.091	0.396	0.018			0.022									
<i>Balanus eburneus</i>		0.593	0.324	0.091			0.031	0.040		0.013	0.624	0.027	0.133	0.540	0.198	0.438	0.029								
<i>Balanus amphitrite</i>		0.069	0.009	0.040								0.073	0.171	0.536	0.460	0.120	0.044								
<i>Balanus albicostatus</i>		0.007	0.156	0.007							0.513		0.060	0.060	0.022	0.013									
<i>Megabalanus rosa</i>		0.078	0.040	0.082	0.007						0.018	0.009			0.007	0.002	0.007								
Bivalvia																									
<i>Limnoperna fortunei kikuchi</i>																									

付表 7-3. St. B の底層において 1 カ月間浸漬基盤に出現した付着生物とその被覆率

St. B 底層		1989								1990								
species	month	J-A	A-S	S-O	O-N	N-D	D-J	J-F	F-M	M-A	A-M	M-J	J-J	J-A	A-S	S-O	O-N	N-D
Algae																		
<i>Enteromorpha</i> sp.																		
<i>Ulva</i> sp.																		
Bryozoa					0.018						0.111	0.049				0.173		
<i>Membranipora</i> sp.												0.120	0.002	0.007				
<i>Bugula neritina</i>		0.038	0.009															
Polychaeta																		
Spirorbidae			0.813	0.551	0.353	0.067			0.218	0.156	0.416	1.000	1.000	0.989	1.000	0.167	0.191	0.084
<i>Ficopomatus enigmaticus</i>		1.000		0.024							0.378	0.033	0.171	0.004		0.044	0.031	
<i>Hydroides exoensis</i>			0.051	0.056	0.007						0.056	0.638	0.440	0.013	0.073	0.080	0.033	
Cirripedia																		
<i>Balanus eburneus</i>		0.216	0.651	0.184			0.069	0.022	0.002	0.029	0.478	0.078	0.280	0.231	0.153	0.287	0.178	0.002
<i>Balanus amphitrite</i>		0.127	0.413										0.140	0.049	0.153	0.136	0.091	
<i>Balanus albicostatus</i>			0.031	0.018					0.002	0.002	0.849		0.031	0.033	0.018	0.031		
<i>Megabalanus rosa</i>		0.007	0.044	0.016	0.004						0.002	0.002	0.002			0.004	0.007	
Bivalvia																		
<i>Linnoperna fortunei kikuchii</i>																		

付表 8-1. St. C の潮間帯において 1 カ月間浸漬基盤に出現した付着生物とその設置率

St. C. 潮間帶		1989							1990									
species	month	J-A	A-S	S-O	O-N	N-D	D-J	J-F	F-M	M-A	A-M	M-J	J-J	J-A	A-S	S-O	O-N	N-D
Algae																		
<i>Enteromorpha</i> sp.																		
<i>Ulva</i> sp.																		
Bryozoa																		
<i>Membranipora</i> sp.					0.171					0.464	0.249	0.978				0.500	0.104	
<i>Bugula neritina</i>				0.036														
Polychaeta																		
Spirobridae					0.020												0.013	
<i>Ficopomatus enigmaticus</i>		0.856	0.004	0.020	0.011						0.284	0.156				0.124	0.011	
<i>Hydroides exoensis</i>																		
Cirripedia																		
<i>Balanus eburneus</i>		0.056	0.004								0.002	0.009	0.531	0.313	0.031	0.004	0.009	
<i>Balanus amphitrite</i>		0.011	0.007								0.002	0.022	0.491	0.902	0.136		0.022	
<i>Balanus albicostatus</i>											0.013		0.049					
<i>Megabalanus rosa</i>																		
Bivalvia																		
<i>Limnoperna fortunei kikuchii</i>																		

付表 8-2. St. C の表層において 1 カ月間浸漬基盤に出現した付着生物とその被覆率

St. C 表層		1989												1990											
		month	J-A	A-S	S-O	O-N	N-D	D-J	J-F	F-M	M-A	A-M	M-J	J-J	J-A	A-S	S-O	O-N	N-D						
species																									
Algae																									
<i>Enteromorpha</i> sp.																									
<i>Ulva</i> sp.																									
Bryozoa																									
<i>Membranipora</i> sp.																									
<i>Bugula neritina</i>																									
Polychaeta																									
Spirobidae																									
<i>Ficopomatus enigmaticus</i>																									
<i>Hydroids ezoensis</i>																									
Cirripedia																									
<i>Balanus eburneus</i>																									
<i>Balanus amphitrite</i>																									
<i>Balanus albicostatus</i>																									
<i>Megabalanus rosa</i>																									
Bivalvia																									
<i>Limnoperna fortunei kikuchii</i>																									

付表 8-3. St. C の底層において 1 カ月間浸漬基盤に出現した付着生物とその被覆率

St. C. 底層		1989					1990											
species	month	J-A	A-S	S-O	O-N	N-D	D-J	J-F	F-M	M-A	A-M	M-J	J-J	J-A	A-S	S-O	O-N	N-D
Algae																		
<i>Enteromorpha</i> sp.																		
<i>Ulva</i> sp.																		
Bryozoa																		
<i>Membranipora</i> sp.		0.022			0.284	0.007				0.907	0.120	0.018				0.033		0.029
<i>Bugula neritina</i>					0.053						0.002	0.042						
Polychaeta																		
Spirorbidae					0.124				0.007	0.024			0.007				0.060	0.007
<i>Ficopomatus enigmaticus</i>		0.138		0.309	0.027					0.396	0.924	0.489	0.227			0.633	0.302	0.020
<i>Hydroides exoensis</i>															0.056		0.020	
Cirripedia																		
<i>Balanus chburneus</i>		0.200	0.009		0.020						0.002		0.260	0.998	0.109	0.011	0.007	
<i>Balanus amphitrite</i>					0.002								0.153	0.542	0.064			
<i>Balanus albicostatus</i>																		
<i>Megabalanus rosa</i>																		
Bivalvia																		
<i>Limnoperna fortunei kikuchii</i>																		

付表 9-1. St. D の潮間帯において 1 カ月間浸漬基盤に出現した付着生物とその被覆率

St. D 潮間帯		1989																
species	month	J-A	A-S	S-O	O-N	N-D	D-J	J-F	F-M	M-A	A-M	M-J	J-J	J-A	A-S	S-O	O-N	N-D
Algae																		
<i>Enteromorpha</i> sp.																		
<i>Ulva</i> sp.																		
Bryozoa																		
<i>Membranipora</i> sp.																		
<i>Bugula neritina</i>																		
Polychaeta																		
Spirorbidae																		
<i>Ficopomatia enigmaticus</i>																		
<i>Hydroides exoensis</i>																		
Cirripedia																		
<i>Balanus eburneus</i>																		
<i>Balanus amphitrite</i>																		
<i>Balanus albicostatus</i>																		
<i>Megabalanus rosa</i>																		
Bivalvia																		
<i>Linnoperna fortunei kikuchii</i>																		

付表 9-2. St. D の表層において 1 カ月間浸漬基盤に出現した付着生物とその被覆率

St. D 表層		1989										1990							
		month	J-A	A-S	S-O	O-N	N-D	D-J	J-F	F-M	M-A	A-M	M-J	J-J	J-A	A-S	S-O	O-N	N-D
species																			
Algae																			
<i>Enteromorpha</i> sp.																			
<i>Ulva</i> sp.																			
Bryozoa																			
<i>Membranipora</i> sp.		0.427			0.047					0.589	0.171	0.802					0.116	0.049	
<i>Bugula neritina</i>																			
Polychaeta																			
Spirobridae																			
<i>Ficopomatus enigmaticus</i>		0.216			0.033					0.018	0.855	0.087				0.464	0.113	0.018	
<i>Hydroides ezoensis</i>																		0.787	
Cirripedia																			
<i>Balanus eburneus</i>		0.242	0.016	0.004								0.031	1.000	1.000	0.036	0.151	0.078		
<i>Balanus amphitrite</i>		0.142	0.147									0.120	1.000	0.524	0.007	0.058	0.147		
<i>Balanus albicostatus</i>																			
<i>Megabalanus rosa</i>																			
Bivalvia																			
<i>Linnoperna fortunei kikuchi</i>																			

付表 9-3. St. D の底層において 1 カ月間浸漬基盤に出現した付着生物とその被覆率

species	month	1989										1990									
		J-A	A-S	S-O	O-N	N-D	D-J	J-F	F-M	M-A	A-M	M-J	J-J	J-A	A-S	S-O	O-N	N-D			
Algae																					
<i>Enteromorpha</i> sp.																					
<i>Ulva</i> sp.																					
Bryozoa																					
<i>Membranipora</i> sp.					0.331					1.000		0.058					0.058	0.004			
<i>Bugula neritina</i>					0.009												0.002				
Polychaeta																					
Spirorbidae					0.042																
<i>Ficopomatus enigmaticus</i>		0.547		0.700	0.269					0.962	1.187	0.060	0.411	0.071		1.000	0.833				0.009
<i>Hydroides exoensis</i>																					
Cirripedia																					
<i>Balanus eburneus</i>		0.153	0.149									0.053	0.338	0.367	0.007		0.007				
<i>Balanus amphitrite</i>			0.018									0.022	0.176	0.298							
<i>Balanus albicostatus</i>													0.040								
<i>Megabalanus rosa</i>																					
Bivalvia																					
<i>Limnoperna fortunei kikuchii</i>																					0.004

付表10-1. St. E の潮間帯において1カ月間浸漬基盤に出現した付着生物とその被覆度

St. E 潮間帯		1989						1990											
species	month	J-A	A-S	S-O	O-N	N-D	D-J	J-F	F-M	M-A	A-M	M-J	J-J	J-A	A-S	S-O	O-N	N-D	
Algae																			
<i>Enteromorpha</i> sp.																			
<i>Ulva</i> sp.																			
Bryozoa																			
<i>Membranipora</i> sp.												0.376				0.009	0.167		
<i>Bugula neritina</i>																			
Polychaeta																			
Spirorbidae																			
<i>Ficopomatus enigmaticus</i>												0.078				0.796	0.091		
<i>Hydroides coeensis</i>																			
Cirripedia																			
<i>Balanus eburneus</i>		0.316											1.000	0.724	0.251	0.284	0.122		
<i>Balanus amphitrite</i>		0.020	0.911									0.016	0.213	0.442	0.118		0.038		
<i>Balanus albicostatus</i>																	0.060		
<i>Megabalanus rosa</i>																			
Bivalvia																			
<i>Limnoperna fortunei kikuchii</i>				0.004														0.002	

0.002

付表10-2. St. E の表層において 1 カ月間浸漬基盤に出現した付着生物とその被覆度

St. E 表層		1989					1990												
		month	J-A	A-S	S-O	O-N	N-D	D-J	J-F	F-M	M-A	A-M	M-J	J-J	J-A	A-S	S-O	O-N	N-D
species																			
Algae																			
<i>Enteromorpha</i> sp.						0.002													
<i>Ulva</i> sp.																			
Bryozoa																			
<i>Membranipora</i> sp.						0.029					0.224	0.649	0.393			0.176	0.387		
<i>Bugula neritina</i>																			
Polychaeta																			
Spirobridae																			
<i>Ficopomatus enigmaticus</i>		0.091		0.007	0.002						0.460					0.440	0.373		
<i>Hydroides exoensis</i>																			
Cirripedia																			
<i>Balanus crenatus</i>		0.022	0.236								0.002	0.020	0.882	0.900		0.062	0.329		
<i>Balanus amphitrite</i>		0.007	0.473										0.680	0.596	0.440		0.162		
<i>Balanus albicostatus</i>												0.013			0.260		0.080		
<i>Megabalanus rosa</i>																			
Bivalvia																			
<i>Limnoperna fortunei kikuchii</i>																			

付表10-3. St. E の底層において1カ月間浸漬基盤に出現した付着生物とその被覆度

species	month	1989										1990									
		J-A	A-S	S-O	O-N	N-D	D-J	J-F	F-M	M-A	A-M	M-J	J-J	J-A	A-S	S-O	O-N	N-D			
Algae																					
<i>Enteromorpha</i> sp.																					
<i>Ulva</i> sp.																					
Bryozoa																					
<i>Membranipora</i> sp.		0.696			0.204					1.000							0.002	0.149			
<i>Bugula neritina</i>																					
Polychaeta																					
Spirorbidae					0.009																
<i>Ficopomatus enigmaticus</i>		0.396		0.547	0.693					0.496	1.120					0.987	1.000	0.556			
<i>Hydroides coeensis</i>																					
Cirripedia																					
<i>Balanus eburneus</i>		0.122	1.113									0.084	1.000	0.480	0.087		0.027				
<i>Balanus amphitrite</i>		0.004	0.242									0.027	0.556	0.500	0.020						
<i>Balanus albicostatus</i>														0.080							
<i>Megabalanus rosa</i>																					
Bivalvia																					
<i>Limnoperna fortunei kikuchii</i>					0.002																0.002

付表11-1. St. A の潮間帯において3カ月間浸漬基盤に出現した付着生物とその被覆率

St. A 潮間帯

species	month	1989				1990			
		J-S	S-D	D-M	M-J	J-S	M-J	J-S	S-D
Algae									
<i>Enteromorpha</i> sp.			0.233	0.680					0.276
<i>Ulva</i> sp.		0.260	0.076		0.191				
Pontora									
Actinaria									
Bryozoa									
<i>Membranipora</i> sp.									
<i>Bugula neritina</i>									
<i>Bugula californica</i>									
<i>Watersipora subovoidea</i>		0.024						0.111	
<i>Celleporina</i> sp.									
Polychaeta									
Spirorbidae		0.869	0.224		0.893	0.882		0.076	
<i>Ficopomatius enigmaticus</i>									
<i>Hydroides exoensis</i>		0.031	0.009		0.018	0.049		0.016	
<i>Pomatoleles kraussii</i>									
Cirripedia									
<i>Balanus eburneus</i>		0.251	0.011		0.011	0.438			
<i>Balanus amphitrite</i>		0.371	0.018		0.178	0.458			
<i>Balanus albicostatus</i>		0.044	0.007		0.644	0.007			
<i>Megabalanus rosa</i>		0.062	0.018			0.004			
<i>Balanus trigonus</i>		0.064			0.031	0.156			
Bivalvia									
<i>Linnoperna fortunei kikuchii</i>									
<i>Mytilus galloprovincialis</i>									
<i>Crassostrea gigas</i>		0.029				0.069		0.011	
Ascidacea									
Solitary ascidians									
Compound ascidians								0.016	

付表11-2. St. A の表層において3カ月間浸漬基盤に出現した付着生物とその被覆率

St. A 表層

species	1989		1990		J-S	M-J	J-S	S-D
	month	J-S	S-D	D-M				
Algae								
<i>Enteromorpha</i> sp.			0.700					0.229
<i>Ulva</i> sp.		0.029	0.107	0.207				
Ponifera								
Actiniaria								
Bryozoa								
<i>Membranipora</i> sp.		0.102						
<i>Bugula neritina</i>								
<i>Bugula californica</i>					0.060	0.036		
<i>Watersipora subovoidea</i>		0.104				0.131		
<i>Celleporina</i> sp.								
Polychaeta								
Spirorbidae		0.849	0.036	0.131	0.953	0.891		0.042
<i>Ficopomatus enigmaticus</i>								
<i>Hydroides exensis</i>		0.044			0.004	0.060		0.002
<i>Pomatoleios kraussii</i>						0.004		
Cirripedia								
<i>Balanus eburneus</i>		0.078		0.002	0.047	0.513		0.002
<i>Balanus amphitrite</i>		0.116	0.004	0.007	0.044	0.307		0.004
<i>Balanus albicostatus</i>		0.018			0.122	0.118		
<i>Megabalanus rosa</i>		0.002						0.004
<i>Balanus trigonus</i>		0.009			0.042	0.044		
Bivalvia								
<i>Limnoperna fortunei kikuchii</i>								
<i>Mytilus galloprovincialis</i>								
<i>Crassostrea gigas</i>			0.007			0.056		0.002
Ascidacea								
Solitary ascidians								
Compound ascidians								

付表11-3. St. A の底層において3カ月間浸漬基盤に出現した付着生物とその被覆率

St. A 底層

species	month	1989			1990		
		J-S	S-D	D-M	M-J	J-S	S-D
Algae							
<i>Enteromorpha</i> sp.							
<i>Ulva</i> sp.				0.102	0.060		
Ponifera		0.111					
Actiniaria							
Bryozoa							
<i>Membranipora</i> sp.					0.022		0.020
<i>Bugula neritina</i>					0.091		
<i>Bugula californica</i>							
<i>Watersipora subovoidea</i>			0.002	0.018	0.420	0.209	
<i>Celleporina</i> sp.						0.700	
Polychaeta							
Spirorbidae		0.909	0.551	0.776	0.971	0.920	0.607
<i>Ficopomatus enigmaticus</i>					0.007		0.024
<i>Hydroides exoensis</i>		0.007	0.036		0.133	0.160	0.064
<i>Pomatoleios kraussii</i>		0.002				0.036	
Cirripedia							
<i>Balanus eburneus</i>		0.160	0.016	0.002		0.053	0.009
<i>Balanus amphitrite</i>		0.018	0.007	0.044	0.511	0.044	0.004
<i>Balanus albicostatus</i>		0.031	0.007		0.042	0.178	0.004
<i>Megabalanus rosa</i>		0.013	0.024				0.007
<i>Balanus trigonus</i>		0.318	0.004		0.058	0.040	
Bivalvia							
<i>Limnoperna fortunei kikuchii</i>							
<i>Mytilus galloprovincialis</i>							
<i>Crassostrea gigas</i>		0.009					0.009
Ascidacea							
Solitary ascidians							
Compound ascidians		0.004				0.002	

付表12-1. St. B の潮間帯において3カ月間浸漬基盤に出現した付着生物とその被覆率

species	1989		1990		J-S	M-J	J-S	S-D
	month	J-S	S-D	D-M				
Algae								
<i>Enteromorpha</i> sp.			0.027					
<i>Ulva</i> sp.				0.540				
Porifera								0.187
Actinaria								
Bryozoa								
<i>Membranipora</i> sp.		0.009	0.002					0.431
<i>Bugula neritina</i>								
<i>Bugula californica</i>								
<i>Watersipora subobolidea</i>								
<i>Celleporina</i> sp.								
Polychaeta								
Spirorbidae			0.087	0.316			0.042	0.064
<i>Ficopomatus enigmaticus</i>		0.100	0.007		0.589			0.104
<i>Hydroides exoensis</i>					0.136		0.004	0.082
<i>Pomatoleios kraussii</i>								0.002
Cimipedia								
<i>Balanus eburneus</i>		0.493		0.027	0.629		0.629	0.167
<i>Balanus amphitrite</i>		0.282		0.013	0.264		0.609	0.096
<i>Balanus albicostatus</i>		0.029						
<i>Megabalanus rosa</i>		0.173	0.031		0.011		0.002	0.016
<i>Balanus trigonus</i>					0.193			
Bivalvia								
<i>Limnoperna fortunei kikuchii</i>		0.009					0.111	0.022
<i>Mytilus galloprovincialis</i>					0.016			
<i>Crasostrea gigas</i>							0.007	0.027
Ascidacea								
Solitary ascidians								
Compound ascidians								

付表12-2. St. B の表層において3カ月間浸漬基盤に出現した付着生物とその被覆率
St. B 表層

species	1989		1990			
	m	J-S	S-D	D-M	M-J	J-S
Algae						
<i>Enteromorpha</i> sp.			0.198			
<i>Ulva</i> sp.			0.044	0.462	0.016	
Ponifera						0.882
Actinaria						
Bryozoa		0.004	0.060		0.222	0.510
<i>Membranipora</i> sp.			0.011			0.016
<i>Bugula neritina</i>						0.042
<i>Bugula californica</i>						
<i>Watersipora suboboldea</i>						
<i>Celleporina</i> sp.						
Polychaeta						
Spirorbidae			0.436	0.496	0.047	0.656
<i>Ficopomatus enigmaticus</i>			0.013		0.340	0.009
<i>Hydroides eoensis</i>			0.024		0.216	0.116
<i>Pomatoleios kraussii</i>						
Cimipedia						
<i>Balanus eburneus</i>	1.142	0.049	0.009	0.333	0.680	0.209
<i>Balanus amphitrite</i>	0.362	0.031	0.020	0.284	0.120	0.056
<i>Balanus albicostatus</i>	0.002	0.002		0.004		
<i>Megabalanus rosa</i>	0.202	0.202		0.022	0.002	0.007
<i>Balanus trigonus</i>	0.007	0.011		0.007	0.011	
Bivalvia						
<i>Limnoperna fortunei kikuchi</i>	0.047					
<i>Mytilus galloprovincialis</i>				0.009		
<i>Crassostrea gigas</i>						0.160
Ascidacea						0.013
Solitary ascidians						
Compound ascidians						0.031

付表12-3. St. B の底層において3カ月間浸漬基盤に出現した付着生物とその被覆率
St. B 底層

species	1989		1990		J-S	M-J	J-S	S-D
	m	J-S	S-D	D-M				
Algae								
<i>Enteromorpha</i> sp.								
<i>Ulva</i> sp.			0.193	0.549	0.609			0.029
Posifera							0.064	0.124
Actiniaria								
Bryozoa								0.084
<i>Membranipora</i> sp.		0.144			0.351			
<i>Bugula neritina</i>								
<i>Bugula californica</i>								
<i>Watersipora subboidea</i>			0.136	0.007				
<i>Celleporina</i> sp.								
Polychaeta								
Spirorbidae			0.553	0.187	0.004			0.047
<i>Ficopomatus enigmaticus</i>		0.620	0.180		0.247			0.029
<i>Hydroides exoensis</i>		0.013	0.338		0.069			0.091
<i>Pomatoleios kraussii</i>								
Cirripedia								
<i>Balanus eburneus</i>		0.338	0.080	0.071	0.004	0.609		0.080
<i>Balanus amphirite</i>		0.033	0.040	0.264	0.062	0.716		0.033
<i>Balanus albicostatus</i>		0.002	0.007		0.004			0.002
<i>Megabalanus rosa</i>		0.011	0.124			0.004		0.031
<i>Balanus trigonus</i>		0.118				0.002		
Bivalvia								
<i>Limnoperna fortunei kikuchi</i>						0.178		
<i>Mytilus galloprovincialis</i>								
<i>Crassostrea gigas</i>		0.042				0.022		0.009
Ascidacea								
Solitary ascidians								
Compound ascidians		0.018	0.027					0.209

付表 13-1. St. C の潮間帯において3カ月間浸漬基盤に出現した付着生物とその被覆率

species	1989		1990			
	month	J-S	S-D	D-M	M-J	J-S
Algae						S-D
<i>Enteromorpha</i> sp.						
<i>Ulva</i> sp.						
Porifera						
Actinaria						
Bryozoa						
<i>Membranipora</i> sp.			0.669		0.831	0.016
<i>Bugula neritina</i>						0.349
<i>Bugula californica</i>						
<i>Watersipora subovoidea</i>						
<i>Celleporina</i> sp.						
Polychaeta						
Spirorbidae			0.049			
<i>Ficopomatus enigmaticus</i>		0.118	0.020		0.307	
<i>Hydroides eoensis</i>			0.011			
<i>Pomatoleios braussii</i>						
Cirripedia						
<i>Balanus eburneus</i>		0.044	0.004		0.009	0.013
<i>Balanus amphirrite</i>		0.016			0.024	0.024
<i>Balanus albicostatus</i>					0.004	
<i>Megabalanus rosa</i>						
<i>Balanus trigonus</i>						
Bivalvia						
<i>Limnoperna fortunei kikuchi</i>			0.009			0.040
<i>Mytilus galloprovincialis</i>						0.023
<i>Crassostrea gigas</i>						
Ascidacea						
Solitary ascidians						
Compound ascidians						

付表 13-2. St. C の表層において3カ月間浸積基盤に出現した付着生物とその被覆率

species	1989		1990		J-S	M-J	J-S	S-D
	month	J-S	S-D	D-M				
Algae								
<i>Enteromorpha</i> sp.								
<i>Ulva</i> sp.								
Porifera								
Actinaria								
Bryozoa								
<i>Membranipora</i> sp.			0.229		0.580			0.109
<i>Bugula neritina</i>								
<i>Bugula californica</i>								
<i>Watersipora subovoidea</i>								
<i>Celleporina</i> sp.								
Polychaeta								
Spirorbidae								
<i>Ficopomatus enigmaticus</i>			0.002		0.016			
<i>Hydroides eoensis</i>								
<i>Pomatoleios kraussii</i>								
Cirripedia								
<i>Balanus eburneus</i>		0.253	0.009		0.027	0.216	0.269	
<i>Balanus amphitrite</i>		0.020	0.002		0.016	0.424		
<i>Balanus albicostatus</i>								
<i>Megabalanus rosa</i>								
<i>Balanus trigonus</i>								
Bivalvia								
<i>Limnoperna fortunei kikuchi</i>		0.053	0.007			0.082	0.220	
<i>Mytilus galloprovincialis</i>								
<i>Crassostrea gigas</i>								
Ascidacea								
Solitary ascidians								
Compound ascidians								

付表 13-3. St. C の底層において3カ月間浸積基盤に出現した付着生物とその被覆率

St. C 底層		1989				1990			
species	month	J-S	S-D	D-M	M-J	J-S	S-D		
Algae									
<i>Enteromorpha</i> sp.									
<i>Ulva</i> sp.									
Ponifera			0.009	0.022					
Actinaria						0.993		0.142	
Bryozoa									
<i>Membranipora</i> sp.			0.571	0.053				0.011	
<i>Bugula neritina</i>									
<i>Bugula californica</i>			0.260						
<i>Watersipora subovoidea</i>									
<i>Celleporina</i> sp.									
Polychaeta									
Spirorbidae				0.002					
<i>Ficopomatus enigmaticus</i>		0.113	0.302		1.127			0.316	
<i>Hydroides exoensis</i>			0.013					0.120	
<i>Pomatoleios kraussii</i>									
Cirripedia									
<i>Balanus eburneus</i>		0.549		0.124	0.002	1.182		0.024	
<i>Balanus amphitrite</i>									
<i>Balanus albicostatus</i>									
<i>Megabalanus rosa</i>									
<i>Balanus trigonus</i>									
Bivalvia									
<i>Linnoperna fortunei kikuchii</i>		0.022	0.069		0.004	0.529		0.609	
<i>Mytilus galloprovincialis</i>									
<i>Crassostrea gigas</i>								0.009	
Ascidacea									
Solitary ascidians						0.018			
Compound ascidians			0.191						0.002

付表 14-1. St, D の潮間帯において 3 カ月間浸漬基盤に出現した付着生物とその被覆率

species	month	1989				1990			
		J-S	S-D	D-M	M-J	J-S	J-S	S-D	S-D
Algae									
<i>Enteromorpha</i> sp.									
<i>Ulva</i> sp.									
Porifera									
Agglutiniaria									
Bryozoa									
<i>Membranipora</i> sp.		0.042	0.213	0.024					0.371
<i>Bugula neritina</i>									
<i>Bugula californica</i>									
<i>Watersipora subovoidea</i>									
<i>Celleporina</i> sp.									
Polychaeta									
Spirorbidae			0.007						
<i>Ficopomatus enigmaticus</i>			0.007		1.824				0.171
<i>Hydroides ezoensis</i>									
<i>Pomatoleios kraussii</i>									
Cirripedia									
<i>Balanus eburneus</i>		0.242		0.004			0.378	0.013	
<i>Balanus amphirite</i>		0.289		0.009			0.016		
<i>Balanus albicostatus</i>									
<i>Megabalanus rosa</i>									
<i>Balanus trigonus</i>									
Bivalvia									
<i>Limnoperna fortunei kikuchii</i>		0.058					0.009	0.204	
<i>Mytilus galloprovincialis</i>									
<i>Crassostrea gigas</i>									
Ascidacea									
Solitary ascidians									
Compound ascidians									

付表 14-2. St. D の表層において 3 カ月間浸漬基盤に出現した付着生物とその被覆率

St. D 表層		1989		1990			
species	month	J-S	S-D	D-M	M-J	J-S	S-D
Algae							
<i>Enteromorpha</i> sp.							
<i>Ulva</i> sp.							
Porifera							
Actinaria							
Bryozoa							
<i>Membranipora</i> sp.			0.020		0.496		0.262
<i>Bugula neritina</i>							
<i>Bugula californica</i>							
<i>Watersipora subovoidea</i>							
<i>Celleporina</i> sp.							
Polychaeta							
Spirorbidae							
<i>Ficopomatus enigmaticus</i>			0.007		0.187		0.031
<i>Hydroides exoensis</i>							
<i>Pomatoleios kraussii</i>							
Cirripedia							
<i>Balanus eburneus</i>		0.131			0.016	0.340	0.153
<i>Balanus amphitrite</i>		0.056			0.018	0.073	
<i>Balanus albicostatus</i>							
<i>Megabalanus rosa</i>							
<i>Balanus trigonus</i>							
Bivalvia							
<i>Limnoperna fortunei kikuchi</i>		0.073	0.007			0.011	0.436
<i>Mytilus galloprovincialis</i>							
<i>Crassostrea gigas</i>							
Ascidacea							
Solitary ascidians							
Compound ascidians							

付表 14-3. St. D. の底層において 3 カ月間浸漬基盤に出現した付着生物とその被覆率

species	1989			1990		
	month	J-S	S-D	D-M	M-J	J-S
St. D 底層						S-D
Algae						
<i>Enteromorpha</i> sp.						
<i>Ulva</i> sp.						
Ponifera						
Actinaria						
Bryozoa						
<i>Membranipora</i> sp.			0.100			
<i>Bugula neritina</i>						
<i>Bugula californica</i>						
<i>Watersipora subovoides</i>						
<i>Celleporina</i> sp.						
Polychaeta						
Spirorbidae						
<i>Ficopomatus enigmaticus</i>		0.242	1.358		1.497	0.216
<i>Hydroides exoensis</i>						1.180
<i>Pomatoleios braussii</i>						
Cirripedia						
<i>Balanus eburneus</i>		0.551	0.002	0.007		0.847
<i>Balanus amphitrite</i>		0.007		0.047		0.440
<i>Balanus albicostatus</i>						
<i>Megabalanus rosa</i>						
<i>Balanus trigonus</i>						
Bivalvia						
<i>Limnoperna fortunei kikuchii</i>		0.024	0.064			0.002
<i>Mytilus galloprovincialis</i>						1.249
<i>Crassostrea gigas</i>						
Ascidacea						
Solitary ascidians						
Compound ascidians			0.240			

付表15-1. St. E の潮間帯において3カ月間浸漬基盤に出現した付着生物とその被覆率

species	1989			1990		
	month	J-S	S-D	D-M	M-J	J-S
Algae						
<i>Enteromorpha</i> sp.						
<i>Ulva</i> sp.						
Porifera						
Actinaria						
Bryozoa						
<i>Membranipora</i> sp.					0.298	
<i>Bugula neritina</i>						
<i>Bugula californica</i>						
<i>Watersipora subovoidea</i>						
<i>Celleporina</i> sp.						
Polychaeta						
Spirorbidae						
<i>Ficopomatus enigmaticus</i>					0.013	0.138
<i>Hydroides exoensis</i>						
<i>Pomatoleios kraussii</i>						
Cirripedia						
<i>Balanus eburneus</i>		0.244			0.027	1.111
<i>Balanus amphitrite</i>		0.018	0.011		0.058	0.018
<i>Balanus albicostatus</i>						
<i>Megabalanus rosa</i>						
<i>Balanus trigonus</i>						
Bivalvia						
<i>Limnoperna fortunei kikuchii</i>		0.011				0.051
<i>Mytilus galloprovincialis</i>						0.409
<i>Crassostrea gigas</i>						
Ascidacea						
Solitary ascidians						
Compound ascidians						

付表15-2. St. E. の表層において3カ月間浸漬基盤に出現した付着生物とその被覆率

species	month	1989				1990			
		J-S	S-D	D-M	M-J	J-S	S-D	J-S	S-D
Algae									
<i>Enteromorpha</i> sp.									
<i>Ulva</i> sp.									
Ponfera									
Actinaria									
Bryozoa									
<i>Membranipora</i> sp.		0.016			0.373				0.049
<i>Bugula neritina</i>									
<i>Bugula californica</i>									
<i>Watersipora subovoidea</i>									
<i>Celleporella</i> sp.									
Polychaeta									
Sipharothidae									
<i>Ficopomatus enigmaticus</i>		0.164	0.004		0.276				
<i>Hydroides exensis</i>			0.002						
<i>Pomatoleios kraussii</i>									
Cirripedia									
<i>Balanus eburneus</i>		0.064				0.409		0.013	
<i>Balanus amphitrite</i>		0.044			0.002	0.089			
<i>Balanus albicostatus</i>									
<i>Megabalanus rosa</i>									
<i>Balanus trigonus</i>									
Bivalvia									
<i>Limnoperna fortunei kikuchii</i>		0.049				0.004		0.040	
<i>Mytilus galloprovincialis</i>									
<i>Crassostrea gigas</i>									
Ascidacea									
Solitary ascidians									
Compound ascidians									

付表15-3. St. E の底層において3カ月間浸漬基盤に出現した付着生物とその被覆率

species	1989		1990		J-S	M-J	J-S	S-D
	month	J-S	S-D	D-M				
Algae								
<i>Enteromorpha</i> sp.								
<i>Ulva</i> sp.								
Ponifera								
Actinaria								
Bryozoa								
<i>Membranipora</i> sp.				0.433				
<i>Bugula neritina</i>								
<i>Bugula californica</i>								
<i>Watersipora subovoidea</i>								
<i>Celleporina</i> sp.								
Polychaeta								
Spirorbidae								
<i>Ficopomatus enigmaticus</i>		0.344	0.620		1.302			0.904
<i>Hydroides exoensis</i>			0.036					
<i>Pomatoeicos kraussii</i>								
Cirripedia								
<i>Balanus eburneus</i>		0.302	0.007		0.004	1.149		0.029
<i>Balanus amphitrite</i>			0.002	0.016		0.134		
<i>Balanus albicostatus</i>								
<i>Megabalanus rosa</i>								
<i>Balanus trigonus</i>								
Bivalvia								
<i>Limnoperna fortunei kikuchii</i>		0.002	0.053		0.002	0.045		0.838
<i>Mytilus galloprovincialis</i>								
<i>Crassostrea gigas</i>								
Ascidacea								
Solitary ascidians								
Compound ascidians								

付表 16-1. 浜名湖本湖の環境要因

	入出			松見ヶ浦			猪鼻					
	WT(°C)	S	pH	Chl-a	WT(°C)	S	pH	Chl-a	WT(°C)	S	pH	Chl-a
90 APR. 27	19.5	25.535	8.47		19.8	26.027	8.26		19.3	22.444	8.69	
MAY 28	21.2	26.047	8.69	13.92	22.3	25.329	8.49	7.01	22.5	21.470	9.13	38.31
JUN. 22	27.0	26.241	8.42	9.63	29.9	22.983	8.42	9.81	29.5	13.730	9.35	25.32
JUL. 23	29.8	27.332	8.33	15.98	30.2	27.146	8.34	11.12	31.5	21.651	8.58	4.58
AUG. 24	29.9	28.257	8.07	2.85	31.4	26.773	8.45	21.21	30.5	21.069	8.61	11.68
SEP. 21	26.4	23.431	7.83	17.85	26.5	24.792	8.26	18.97	24.9	15.339	8.45	77.19
OCT. 24	21.1	25.188	8.30	3.22	21.2	28.837	8.63	3.13	20.0	19.704	8.41	3.97
NOV. 22	16.6	30.079	8.00	1.44	15.9	29.509	8.03	1.17	14.7	26.460	8.11	4.53
DEC. 27	9.3	30.556	8.00	0.59	8.5	30.661	8.05	0.93	8.3	29.940	8.13	1.35
91 JAN. 29	8.3	30.520	8.02	1.96	7.5	31.042	8.02	3.60	6.5	31.040	8.16	9.06
FEB. 22	6.9	31.903	7.83	0.65	6.6	31.664	7.96	1.14	6.6	31.457	7.95	3.22
MAR. 27	13.6	26.205	7.79	17.29	13.9	26.803	7.88	6.07	14.2	21.040	7.79	1.54
APR. 24	16.6	26.405	8.56	26.86	16.9	27.735	8.97	4.07	17.2	23.952	8.81	1.36
MAY 23	24.4	26.951		1.45	23.9	27.361		3.46	23.8	23.334		3.64
JUN. 25	26.5	14.535		60.74	27.5	5.457		11.87	27.5	1.163		1.21
JUL. 19	27.0	20.929		22.33	27.5	25.144		11.49	27.5	7.418		6.45
AUG. 21	28.7	25.749		31.40	28.7	26.270		30.09	28.8	21.713		23.74
SEP. 30	22.9	20.425		18.02	22.6	21.110		45.39	23.0	12.087		5.05
OCT. 24	19.0	21.762		9.25	20.0	24.955		20.93	19.1	20.763		50.28

付表 16-2. 浜名湖本湖の環境要因

浜名湖本湖	三ヶ日				引佐郷江				村橋			
	WT(°C)	S	pH	Chl-a	WT(°C)	S	pH	Chl-a	WT(°C)	S	pH	Chl-a
90 APR 27	23.3	19.413	8.86		20.6	23.275	8.62		20.2	27.420	8.30	
MAY 28	23.0	22.254	8.59	15.51	22.5	25.466	8.34	15.14	22.0	25.913	8.29	14.11
JUN 22	26.3	25.894	8.49	32.71	28.7	22.931	8.76	9.81	28.1	25.244	8.69	7.01
JUL 23	32.2	24.812	8.52	10.19	31.8	24.669	8.58	26.73	30.4	28.182	8.41	11.68
AUG 24	30.6	27.755	8.41	2.83	30.8	27.137	8.25	4.25	30.6	27.923	8.16	3.97
SEP 21	26.3	8.740	8.38	15.89	25.3	2.622	7.84	7.24	24.7	21.788	8.03	5.19
OCT 24	21.6	24.608	8.50	2.26	24.1	27.146	7.95	2.66	20.9	26.342	8.36	4.53
NOV 22	17.0	29.826	8.19	1.53	16.2	29.114	8.23	2.06	15.4	30.845	8.11	0.90
DEC 27	9.7	30.865	8.10	1.28	9.8	29.750	8.04	1.53	8.6	31.549	8.10	0.71
91 JAN 29	8.3	32.132	8.20	0.53	8.2	30.543	8.16	1.53	8.3	32.628	8.08	0.53
FEB 22	7.3	32.030	8.07	0.59	7.9	31.474	8.04	0.66	7.1	30.483	8.07	0.98
MAR 27	13.9	22.230	7.93	2.50	14.5	19.114	7.97	0.89	14.8	28.360	8.03	0.79
APR 24	17.7	27.137	8.66	23.76	17.2	25.565	8.70	25.69	17.1	29.349	8.68	0.70
MAY 23	24.8	27.627		1.17	22.4	28.205		13.74	25.0	28.650		1.17
JUN 25	26.1	1.059		1.68	24.9	1.018		3.55	25.5	21.376		6.21
JUL 19	26.8	12.538		28.97	26.1	2.561		53.64	27.7	23.149		6.17
AUG 21	28.6	26.611		48.03	28.3	21.885		22.80	28.4	28.320		1.68
SEP 30	23.2	21.733		19.62	22.8	13.720		9.16	23.0	24.617		8.78
OCT 24	19.0	15.367		28.97	20.2	13.871		27.01	20.1	26.849		1.01

付表 17. 入出における 3 カ月間浸漬基盤に出現した付着生物とその被覆率

species	month	1990					1991		
		M-J	A-O	O-J	F-A	M-J	A-O		
Algae									
<i>Enteromorpha</i> sp.									
<i>Ulva</i> sp.									
Ponifera									
Actiniaria									
Bryozoa									
<i>Membranipora</i> sp.									
<i>Bugula neritina</i>									
<i>Bugula californica</i>									
<i>Watersipora subovoidea</i>									
<i>Celleporina</i> sp.									
Polychaeta									
Spirorbidae					0.040				
<i>Ficopomatus enigmaticus</i>		1.147							
<i>Hydroides exoensis</i>			0.009			0.722			
<i>Pomatoleios kraussii</i>									
Cirripedia									
<i>Balanus eburneus</i>		0.009				0.013			
<i>Balanus amphitrite</i>					0.007				
<i>Balanus albicostatus</i>									
<i>Megabalanus rosa</i>									
<i>Balanus trigonus</i>									
Bivalvia									
<i>Limnoperna fortunei kikuchi</i>									
<i>Mytilus galloprovincialis</i>									
<i>Crassostrea gigas</i>									
Asciacea									
Solitary ascidians									
Compound ascidians									0.007

付表 18. 松見ヶ浦における 3 カ月浸漬基盤に出現した付着生物とその被覆率
松見ヶ浦

species	month	1990					1991				
		A-J	J-O	O-J	M-A	A-J	J-O	O-J	M-A	A-J	J-O
Algae											
<i>Enteromorpha</i> sp.											
<i>Ulva</i> sp.								0.809		0.082	
Porfira											
Actinaria											
Bryozoa											
<i>Membranipora</i> sp.		0.904	0.036								
<i>Bugula neritina</i>											
<i>Bugula californica</i>											
<i>Watersipora subovoidea</i>											
<i>Celleporina</i> sp.											
Polychaeta											
Spirorbidae		0.002								0.067	
<i>Ficopomatus enigmaticus</i>		0.104	0.133							0.984	
<i>Hydroides exensis</i>		0.573	0.304								0.076
<i>Pomatoleios kraussii</i>											
Cirripedia											
<i>Balanus eburneus</i>		0.049	0.162							0.071	0.051
<i>Balanus amphitrite</i>		0.002	0.004							0.007	0.004
<i>Balanus albicostatus</i>											
<i>Megabalanus rosa</i>											
<i>Balanus trigonus</i>											
Bivalvia											
<i>Limnoperna fortunei kikuchii</i>				0.091						0.040	
<i>Mytilus galloprovincialis</i>											
<i>Crassostrea gigas</i>				1.016							0.009
Ascidacea											
Solitary ascidians											
Compound ascidians											

付表 19. 猪鼻湖における 3 カ月浸漬基盤に出現した付着生物とその被覆率
猪鼻

species	month	1990					1991			Lost
		A-J	J-O	O-J	J-A	A-J				
Algae										
<i>Enteromorpha</i> sp.										
<i>Ulva</i> sp.										
Ponifera										
Actinaria										
Bryozoa										
<i>Membranipora</i> sp.										
<i>Bugula neritina</i>										
<i>Bugula californica</i>										
<i>Watersipora subovoidea</i>										
<i>Celleporina</i> sp.										
Polychaeta										
Spirobrachia										
<i>Ficopomatus enigmaticus</i>		1.093	1.173	0.002				0.951		
<i>Hydroides exoensis</i>			0.013	0.011						
<i>Pomatoleios kraussii</i>										
Cirripedia										
<i>Balanus eburneus</i>			0.151							
<i>Balanus amphitrite</i>			0.007					0.002		
<i>Balanus albicostatus</i>										
<i>Megabalanus rosa</i>										
<i>Balanus trigonus</i>										
Bivalvia										
<i>Limnoperna fortunei kikuchi</i>									0.073	
<i>Mytilus galloprovincialis</i>				0.033					0.436	
<i>Crassostrea gigas</i>			0.264							
Ascidacea										
Solitary ascidians										
Compound ascidians										

付表 20. 三ヶ日における 3 カ月間浸漬基盤に出現した付着生物とその被覆率
三ヶ日

species	month	1990			1991		
		A-J	J-O	O-J	J-A	A-J	J-O
Algae							
<i>Enteromorpha</i> sp.						0.024	
<i>Ulva</i> sp.							
Porifera							
Actiniaria							0.040
Bryozoa							
<i>Membranipora</i> sp.		0.236					
<i>Bugula neritina</i>							
<i>Bugula californica</i>							
<i>Watersipora subovoidea</i>							
<i>Celleporina</i> sp.							
Polychaeta							
Spirorbidae							
<i>Ficopomatus enigmaticus</i>		0.027				0.004	0.089
<i>Hydroides exoensis</i>		0.567	0.110			0.293	0.262
<i>Pomatoleios kraussii</i>							
Cirripedia							
<i>Balanus eburneus</i>		0.391	0.110			0.687	0.291
<i>Balanus amphitrite</i>		0.553	0.020		0.002	0.187	0.089
<i>Balanus albicostatus</i>							
<i>Megabalanus rosa</i>							
<i>Balanus trigonus</i>							
Bivalvia							
<i>Limnoperna fortunei kikuchii</i>		0.004					0.018
<i>Mytilus galloprovincialis</i>							
<i>Crassostrea gigas</i>							0.333
Ascidacea							
Solitary ascidians							
Compound ascidians							

付表21. 引佐細江における3ヵ月浸漬基盤に出現した付着生物とその被覆率
引佐細江

species	month	1990				
		A-J	J-O	O-J	J-A	A-J
Algae						
<i>Enteromorpha</i> sp.						
<i>Ulva</i> sp.						
Ponifera						0.013
Actiniaria						0.009
Bryozoa						
<i>Membranipora</i> sp.		0.687				
<i>Bugula neritina</i>						
<i>Bugula californica</i>						
<i>Watersipora subovoides</i>						
<i>Celleporina</i> sp.						
Polychaeta						
Spirorbidae						
<i>Ficopomatus enigmaticus</i>		0.818	0.007			0.020
<i>Hydroides exoensis</i>		0.011				0.007
<i>Pomatoleios kraussii</i>						
Cirripedia						
<i>Balanus eburneus</i>		0.109	0.998			0.009
<i>Balanus amphitrite</i>		0.016	0.707			0.007
<i>Balanus albicostatus</i>		0.022				0.609
<i>Megabalanus rosa</i>						
<i>Balanus trigonus</i>						
Bivalvia						
<i>Limnoperna fortunei kikuchi</i>						
<i>Mytilus galloprovincialis</i>						0.007
<i>Crassostrea gigas</i>			0.311			0.176
Ascidacea						
Solitary ascidians						
Compound ascidians						

付表 22. 村楯における 3 カ月浸漬基盤に出現した付着生物とその被覆率
村楯

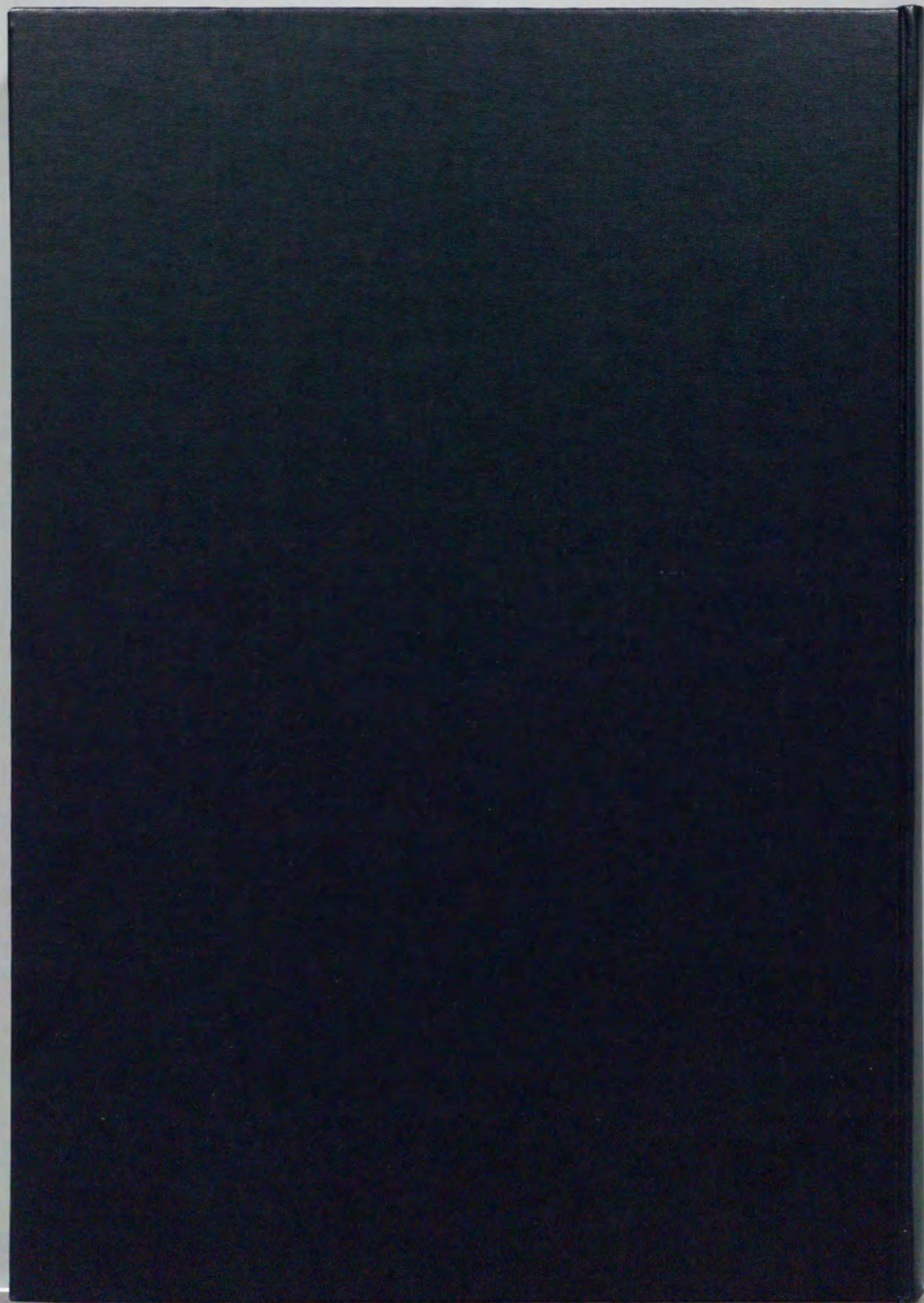
species	1990			1991		
	month	A-J	J-O	O-J	J-A	A-J
Algae						
<i>Enteromorpha</i> sp.				0.100		
<i>Ulva</i> sp.		0.196		0.113		
Ponifera						0.744
Actiniaria						
Bryozoa						
<i>Membranipora</i> sp.		0.004				
<i>Bugula neritina</i>		0.027				0.056
<i>Bugula californica</i>		0.100	0.004			0.038
<i>Watersipora subovoidea</i>		0.036	0.004			
<i>Celleporina</i> sp.		0.011	0.007			0.047
Polychaeta						0.013
Spirorbidae		1.000		0.184	0.822	0.531
<i>Ficopomatus enigmaticus</i>		0.002	0.011			0.004
<i>Hydroides excoensis</i>		0.547	0.278	0.002		0.440
<i>Pomatoleios kraussii</i>			0.073			0.002
Cirripedia						
<i>Balanus eburneus</i>		0.044	0.120			0.027
<i>Balanus amphitrite</i>		0.056	0.153			0.020
<i>Balanus albicostatus</i>		0.029				0.036
<i>Megabalanus rosa</i>						
<i>Balanus trigonus</i>		0.002				0.029
Bivalvia						0.002
<i>Limnoperna fortunei kikuchii</i>						
<i>Mytilus galloprovincialis</i>						0.002
<i>Crassostrea gigas</i>			0.098			0.002
Ascidacea						
Solitary ascidians						
Compound ascidians						0.020

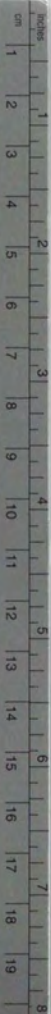
付表 23. 1990 年の調査期間中の St. D における環境要因
St. D (1990)

Date	WT (°C)		S		DO (%)		TChl (ug/l)	
	表層	底層	表層	底層	表層	底層	表層	底層
26 APR.	18.9	17.3	23.202	25.434	153.0	85.0	69.15	26.91
1 MAY	19.0	18.9	25.463	25.628	87.2	90.7	11.96	15.33
8 MAY	20.1	19.7	10.473	13.338	91.9	75.9	23.18	24.67
16 MAY	20.0	20.7	16.626	22.996	113.0	45.8	52.71	56.82
22 MAY	21.7	21.2	19.209	20.476	87.3	65.8	33.08	17.38
29 MAY	23.7	21.9	21.448	25.312	166.1	71.2	60.50	25.23
6 JUN.	25.3	24.3	19.896	22.741	167.9	100.7	74.53	48.83
12 JUN.	26.2	23.6	15.296	22.810	164.9	9.4	234.00	5.98
19 JUN.	28.5	25.1	16.965	22.828	179.0	22.9	111.39	20.56
26 JUN.	28.6	26.8	19.452	25.877	116.9	25.7	147.65	26.91
2 JUL.	23.5	23.6	23.969	25.531	100.0	63.7	35.32	31.59
10 JUL.	27.1	25.1	22.933	27.802	132.2	5.4	38.50	21.31
17 JUL.	30.3	28.7	18.444	21.686	160.6	124.6	205.59	179.42
24 JUL.	32.3	30.2	20.352	26.514	151.9	5.7	102.79	28.41
31 JUL.	31.8	29.8	19.373	27.144	159.6	15.5	75.88	41.49
7 AUG.	33.1	31.0	24.953	27.867	91.3	6.2	55.14	35.98
14 AUG.	31.0	29.3	17.261	24.294	148.5	6.5	114.48	19.62
21 AUG.	31.4	30.1	23.067	27.735	113.2	5.4	87.84	31.77
28 AUG.	29.6	29.2	23.658	26.679	127.9	13.5	89.48	44.16
4 SEP.	29.4	29.0	23.749	26.126	54.4	12.0	45.98	29.16
11 SEP.	28.9	28.4	24.810	27.959	120.9	1.2	54.36	33.27
18 SEP.	26.2	27.5	11.112	23.807	72.5	5.9	3.27	4.86
25 SEP.	27.0	25.7	18.742	23.857	142.8	52.7	76.82	61.49
2 OCT.	22.5	24.0	5.528	19.417	78.1	35.6	5.05	14.58
9 OCT.	23.4	24.2	19.830	22.721	94.8	37.1	44.86	28.60
16 OCT.	22.7	22.6	22.156	26.020	102.1	31.8	34.58	26.35
23 OCT.	21.0	22.0	23.996	27.156	91.8	37.3	22.80	18.69
30 OCT.	19.2	19.2	24.924	26.123	96.7	95.2	45.79	52.71
6 NOV.	18.2	18.0	26.993	27.140	102.9	96.3	42.61	43.36
13 NOV.	15.5	15.4	22.920	25.708	106.5	107.2	23.36	26.54
20 NOV.	16.7	16.8	24.778	28.327	124.0	71.7	75.69	22.90
27 NOV.	14.5	15.4	25.307	28.245	123.1	91.8	20.19	15.23
4 DEC.	13.0	13.1	24.349	24.537	85.1	92.6	9.35	10.47
11 DEC.	12.6	13.9	23.933	27.192	96.8	81.1	4.67	4.77
18 DEC.	9.9	10.1	26.981	27.322	97.3	92.4	6.54	14.02

付表 24. 1991 年の調査期間中の St. D における環境要因
St.D (1991)

日付	Trans. (m)	WT(°C)		S		DO(%)		Chl-a (ug/l)	
		表層	底層	表層	底層	表層	底層	表層	底層
16 APR.	1.9	20.4	19.7	24.093	25.892	90.7	43.2	3.83	4.39
23 APR.	1.5	18.9	18.9	22.815	23.475	151.6	146.1	37.47	40.46
1 MAY	1.5	20.3	20.3	23.839	25.581	163.1	109.0	22.71	5.47
7 MAY	2.2	19.8	19.8	23.944	24.592	92.8	110.1	2.09	2.96
14 MAY	1.3	23.2	21.7	21.517	26.368	129.2	61.3	27.75	11.73
21 MAY	1.7	22.5	22.3	23.050	25.720	139.5	49.5	27.01	10.37
28 MAY	1.2	22.3	23.4	24.624	26.488	80.6	30.7	58.50	18.60
4 JUN.	0.9	24.1	21.9	24.826	27.120	184.1	27.2	61.86	26.63
11 JUN.	1.6	25.8	25.0	22.861	23.683	129.2	59.0	44.30	17.66
18 JUN.	1.0	26.5	24.8	21.661	26.675	187.7	32.4	42.80	26.07
25 JUN.	0.6	26.6	24.5	8.342	25.209	102.7	4.2	27.85	10.56
2 JUL.	0.9	29.0	27.0	13.594	24.026	142.5	1.0	63.36	19.53
9 JUL.	0.9	27.8	27.6	15.932	20.716	134.4	39.9	62.61	39.81
16 JUL.	1.6	26.8	27.8	18.980	25.265	81.5	2.7	26.45	34.20
23 JUL.	1.0	31.5	29.0	17.506	22.991	150.4	11.5	61.49	64.85
30 JUL.	0.9	29.4	28.2	19.560	25.354	91.6	4.8	128.26	34.86
6 AUG.	0.4	26.0	26.9	20.208	27.835	26.3	4.1	26.54	12.06
13 AUG.	1.0	30.3	28.0	23.551	26.441	176.6	31.8	62.24	64.11
20 AUG.	0.8	27.9	27.7	24.997	25.022	90.5	88.7	124.29	122.79
27 AUG.	1.0	29.1	28.0	24.696	27.833	116.9	3.7	65.60	16.91
3 SEP.	0.9	30.0	28.3	20.792	24.413	174.1	38.3	71.96	37.19
10 SEP.	0.7	29.0	28.9	22.983	24.724	115.8	35.2	98.87	30.84
17 SEP.	1.2	27.2	26.7	20.852	23.774	73.0	15.7	36.54	15.05
24 SEP.	0.9	25.9	25.8	14.618	18.956	133.0	21.2	80.65	37.29





Kodak Color Control Patches

© Kodak, 2007 TM Kodak

Blue Cyan Green Yellow Red Magenta White 3/Color Black



Kodak Gray Scale



© Kodak, 2007 TM Kodak

A 1 2 3 4 5 6 M 8 9 10 11 12 13 14 15 B 17 18 19

