

アカガイのろ水量と鰓繊毛運動に及ぼす 水温の影響

山元 憲一*¹・田村 征生*¹・栩野 元秀*²

Effects of Water Temperature on Filtration Volume and Ciliary Movement of Gills in the Japanese Ark Shell, *Scapharca broughtonii*

Ken-ichi Yamamoto*¹, Ikuo Tamura*¹, and Motohide Tochino*²

Effects of water temperature on filtration volume and ciliary movement of gills in the Japanese ark shell *Scapharca broughtonii* were examined by directly measuring the filtration volume and measuring the moving speed of a small piece of vinyl film (diameter 2mm, thickness 0.3mm) on the gill surface, respectively. Filtration volume unit per total body weight, unit per wet weight of soft part and unit per dry weight of soft part of body (ml/min/kg) gradually increased with increase of water temperature and showed the maximum level at $24.0 \pm 0.1^\circ\text{C}$, with 1.5 times from 375 ± 136 , $1,411 \pm 158$ and $12,162 \pm 1,384$ at $20.0 \pm 0^\circ\text{C}$ to 553 ± 142 , $2,726 \pm 883$ and $17,779 \pm 2,023$, respectively. The moving speed of the vinyl film (mm/min) gradually increased with increase of water temperature and showed the maximum level at $30.1 \pm 0^\circ\text{C}$, with 1.9 times from 18.2 ± 1.3 at $20.0 \pm 0^\circ\text{C}$ to 34.6 ± 2.3 .

1 緒 言

二枚貝類は鰓の繊毛運動によって殻内に水を取り入れ、鰓で酸素摂取を行うと同時に鰓で微小な浮遊懸濁物をろ過して捕食していることが知られている¹⁻³⁾。そこで、環境の変化などによって鰓の繊毛運動に変化が起ると、鰓でろ過する水量（ろ水量）に変化が生じ、これにともなって酸

素摂取および捕食に影響が出ると考えられる。

二枚貝のろ水量を測定する方法としては、間接法と直接法とがある。間接法は、懸濁した微細粒子が鰓で捕捉されて、水中の濁度が低下する速さからろ水量を求める方法である。このことから、ろ水量に及ぼす水温や酸素飽和度などの環境変化の影響を経時的に調べる場合には、間接法は不向きで、直接法を利用する必要がある。直接法としては、

水産大学校研究業績 第1554号, 1996年6月17日受付.

Contribution from National Fisheries University, No.1554. Received Jun. 17, 1996.

*¹ 水産大学校増殖学科資源学講座 (Laboratory of Fisheries Resources, Department of Biology and Aquaculture, National Fisheries University)

*² 香川県水産試験場 (Kagawa Prefectural Fisheries Experimental Station)

マガキ *Crassostrea gigas* では円筒形のゴムの筒を殻に被せる方法⁴⁾が、またアコヤガイ *Pinclata fucata martensi* では扁平なガラス管を殻に挟む方法^{5,6)}が考案されている。また、山元ら⁷⁾は、電磁血流計を用いたアコヤガイのろ水量の直接測定法を紹介している。しかし、アカガイ *Scapharca broughtonii* のろ水量の測定については、間接法を用いた例⁸⁾はあるが、直説法を用いた例は今までにない。

一方、鰓の繊毛運動に及ぼす水温や酸素飽和度などの環境変化の影響については、二枚貝の鰓弁を小片に切り出してその匍匐する速度から調べる方法⁹⁻¹¹⁾によってアコヤガイ^{12,13)}、マガキ^{13,14)}、クマサルボウ *Scapharca globosaususs* およびタイラギ *Atrina pectinata*¹³⁾で調べられている。また、片方の殻を取り除いて露出させた鰓にアルミ箔あるいはビニール薄膜の小片を載せ、その移動する速度から調べる方法によって、マシジミ *Corbicula leana*、ムラサキガイ *Mytilus edulis*、タイラギ、アコヤガイ、ヒオウギガイ *Chlamys nobilis*、およびマガキで調べられている^{15,16)}。しかし、アカガイでは今までに研究例がない。

そこで、著者らは、アカガイを用いて、電磁血流計を用いた山元らの方法⁷⁾を改良した方法でろ水量に及ぼす水温上昇の影響を、また露出させた鰓にビニール薄膜の小片を載せる山元らの方法^{15,16)}で鰓の繊毛運動に及ぼす水温上昇の影響を調べ、ろ水量と鰓の繊毛運動との関係について検討したので報告する。

2 材料および方法

材料には、香川県の養殖場より購入し、殻の付着物を取り除き、水産大学の屋外に設置したコンクリート水槽(50トン)で2か月以上飼育したアカガイ29個体を用いた。その大きさは殻長 70.2 ± 1.3 mm (M \pm SD、以下同様に表す)、殻高 55.1 ± 1.2 mm、殻幅 45.5 ± 1.5 mm、体重 90.6 ± 7.5 g、肉質部の湿重量 23.9 ± 4.1 g、肉質部の乾燥重量 2.77 ± 0.45 gであった。餌は朝夕の2回、同水槽の側面および底面に付着した生物を箒で擦り落とし、懸濁させて与えた。実験は、飼育時の水温 20.0 ± 0.1 °Cから30分毎に1°Cずつ上昇させて、ろ水量および鰓の繊毛運動の変化を調べた。

2.1 ろ水量

ろ水量は、アコヤガイでの装置⁷⁾に改良を加えたもの(Fig. 1)を用いて、電磁血流計で直接連続測定した。測定は、前もって殻に手術を施し、1ヶ月以上前記の水槽で飼育した貝を1昼夜絶食させて呼吸箱に設置し、14時間経過した

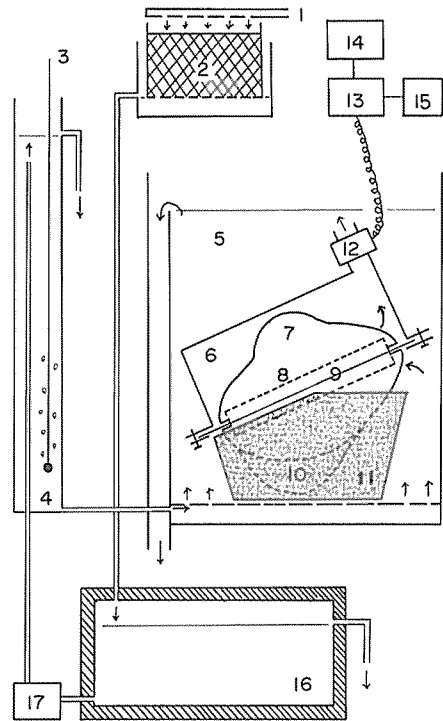


Fig. 1 Diagram of the experimental system used for the direct measurement of filtration volume in the Japanese ark shell, *Scapharca broughtonii*. 1 : supply of sea water, 2 : filter of chemical fiber, 3 : aeration, 4 : column for saturating the sea water with oxygen, 5 : respiration chamber, 6 : chamber for catching the water filtrated by the ark shell, 7 : ark shell, 8 : position filed away the radial ribs, 9 : thin gum film, 10 : foot of the shell, 11 : box for setting the foot into sand, 12 : probe of electromagnetic flowmeter, 13 : electromagnetic flowmeter, 14 : analyzer system used-microcomputer, 15 : pen recorder, 16 : water bath for regulating the each temperature, 17 : lift pump.

後、開始した。ろ水量の連続記録は、MacLab system (MacLab/4, AD Instruments) およびペン書きの記録計を用いて行った。

殻への手術は、外套皺襞の部分とその反対側の部分の2箇所を鋸で深さ約0.2cmの切れ込みを入れ、2箇所間の左右の殻の放射肋をヤスリで削り取って、幅約1cmの帯状に滑らかにした (Fig. 1の8)。

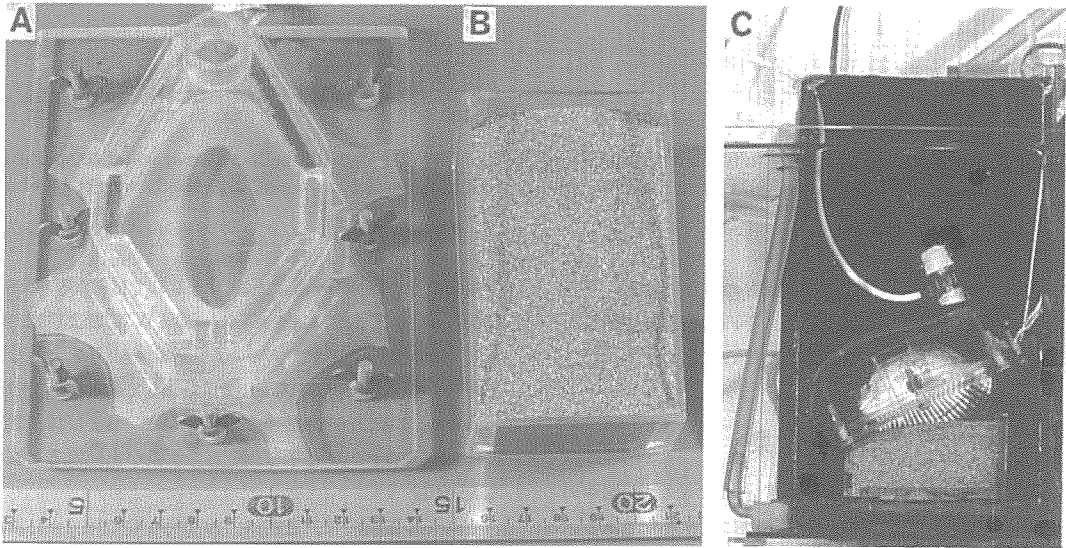


Fig. 2 Box (octagon of 9x6cm and 3 cm in height, 110ml in volume) for collecting the water filtrated by the Japanese ark shell (A), box (5x8.5cm, 3 and 4 cm in height, 135ml in volume) for setting the foot into sand (B) and view of setting the ark shell in the system.

呼吸箱には、長さ13.5cm、幅12cm、高さ17.5cm、内容量2,835mlで、底から1.5cmの位置にポリエチレン製の網を張り、流入した水が同箱内を均等に分散して下から上へ流れるようにしたものを用いた(Fig. 1のC)。呼吸箱の中に設置した貝がろ過した水を受けるための箱には、長径9cm、短径6cm、高さ3cm、内容量110mlの大きさの八角形で、片方の面にはゴムの薄膜を張り、もう一方のろ過された水の出口側には内径1.4cm、長さ1cmの筒を取り付け、その筒に電磁血流量计のプローブ(内径7mm、0.5ℓ/min測定用、Model FF-070T、日本光電)を接続したものを用いた(Fig. 1、Fig. 2のC)。ゴムの薄膜には、手術用の手袋(Triflex、Travenol Laboratories INC)を用いて、アカガイの殻長および殻幅よりも少し小さい楕円形(長径50mm、短径15mm)に切り抜いたものを使用した(Fig. 2のA)。さらに、足を出させるために、長さ9cm、幅5cm、高さ3および4cm、内容量135mlの箱(Fig. 1の11、Fig. 2のB)に砂を入れ、この箱を前記の貝がろ過した水を受けるための箱の下に設置した(Fig. 1、Fig. 2のC)。

海水は、蛇口から注水し、化学繊維を入れたろ過槽を通過した後、クーリングポンプ(CH 401BF、タイテック、Fig. 1の16)で所定の水温に調節し、揚水ポンプ(CP 60H、日立)で曝気用の筒(内径8cm、長さ100cm)へ導いて空気で十分曝気した後、同筒の底の部分から呼吸箱へ1,500ml/

min導き、呼吸箱の排水口から流し捨てとした。

単位体重あたりの毎分ろ水量(V_g , ml/min/kg TW)、肉質部の単位湿重量あたりの毎分ろ水量(V_g , ml/min/kg WW)および肉質部の単位乾燥重量あたりの毎分ろ水量(V_g , ml/min/kg DW)は、各段階への水温上昇開始から20分間経過した後から10分間の平均値をそれぞれの重量で割った値とした。体重は、測定が終了した後、殻の表面を室内で乾かした後計測し、肉質部の湿重量は殻を外してろ紙で肉質部の水分を除いて計測した。肉質部の乾燥重量は105°Cで12時間乾燥させて計測した。

2.2 鰓の纖毛運動

鰓の纖毛運動は、前報^{15,16)}と同様の装置を用いて行った。ただし、測定用の箱には長さ12cm × 幅8.3cm × 高さ7cmのものを用いた。

手術は、1昼夜絶食させた後、殻の会合部(主歯)を外し、この部分よりメスを入れて殻から閉殻筋を切り放し、片方の殻を除去して鰓を露出させた。

測定は、手術した後、露出した鰓が水平になるようにして供試個体を測定用の箱に設置し、同箱への流入水量を200ml/minに調節して2時間経過した後、開始した。なお、測定時には一時的に測定用の箱への水の流入を止めた。

鰓の纖毛運動は、直径2mmの円形に切り抜いた厚さ0.3mm

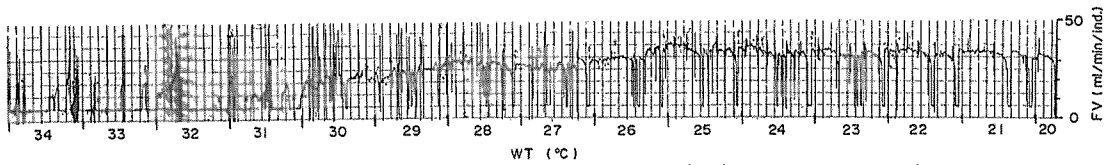


Fig. 3 A typical record of change in filtration volume unit per individual (FV) with the increase of water temperature at intervals of 30min and 1°C (WT) in the Japanese ark shell, *Scapharca broughtonii* (total body weight 81.61 g).

のビニール薄膜を鰓のほぼ中央の鰓弁の基部に置き、その端まで移動する時間を5回測定し、その平均値と移動した距離から同薄膜の移動速度を求め、その変化より調べた。

3 結 果

ろ水量を連続記録した代表例をFig. 3に示した。図中の一時的なる水量の増減は殻の開閉運動に伴う変化である。ろ水量は、25°Cまでは水温の上昇にともなって徐々に増加し、25°C以上になると徐々に減少した。なお、28~29°C以上では殻の開閉運動が盛んになり、31°C以上では殻を閉じている時間が長くなり、間欠的にろ水した。

単位体重、肉質部の単位湿重量および肉質部の単位乾燥

重量あたりの毎分ろ水量は、20.0±0.1°Cではそれぞれ375±136ml/min/kg TW、1,411±158ml/min/kg WW および12,162±1,384ml/min/kg DWであったが、水温の上昇にともなって増加して、24.0±0.1°Cで約1.5倍増加して最大値553±142ml/min/kg TW、2,062±231ml/min/kg WW および17,779±2,023ml/min/kg DWを示し、さらに水温が上昇すると減少した (Fig. 4)。

ビニール薄膜の移動速度は、20.0±0.1°Cで18.2±1.3mm/minであったが、水温の上昇にともなって増大し、毎分ろ水量が最大を示した水温24.0±0.1°Cでは約1.5倍増加して26.8±1.5mm/minとなり、さらに30.1±0.1°Cで約1.9倍増加の最大値34.6±2.3mm/minを示し、さらに水温が上昇すると減少した (Fig. 5)。

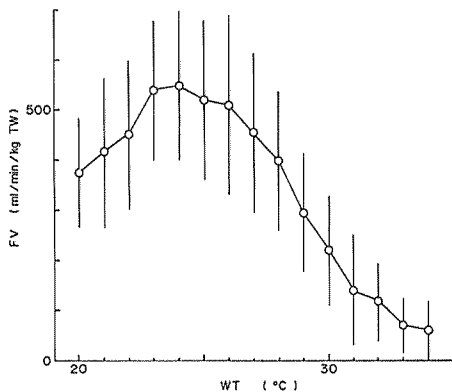


Fig. 4 Change of filtration volume unit per kg total body weight (FW) with the increase of water temperature at intervals of 30min and 1°C (WT) in the Japanese ark shell, *Scapharca broughtonii*. Circles and vertical lines are the mean values and the standard deviations, respectively.

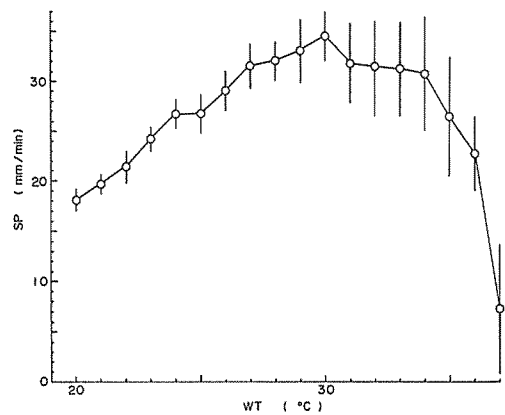


Fig. 5 Change of ciliary movement (SP) with the increase of water temperature at intervals of 30 min and 1°C (WT) in the Japanese ark shell, *Scapharca broughtonii*. SP was shown with the moving speed of thin film (diameter 2 mm, thickness 0.3mm) on the gill surface. Circles and vertical lines are the mean values and the standard deviations, respectively.

4 考 察

本研究では、アカガイ（平殻殻長70.2mm）の肉質部の単位乾燥重量当たりのろ水量は20.0°Cで12,162ml/min/kg DW、24.0°Cで最大値17,779ml/min/kg DWを示した。藤原⁸⁾は、間接法によってアカガイのろ水量を測定し、殻長6.3mmの場合11°Cで2,47ml/h/g DW、25°Cで7,13ml/h/g DW、殻長16.0mmの場合11°Cで0,64ml/h/g DW、25°Cで2,32ml/h/g DWであったと報告している。これらの値はそれぞれ41,167、118,833、10,667、38,667 ml/min/kg DWに相当する。従って、単位重量当たりのろ水量は、殻長が6.3、16.0、70.2mmと大きくなるにつれて小さな値を示している。

二枚貝類のろ水量 (FW) と体重 (W) との関係は $FW = aW^b$ の式で表され、bの値は0.38~0.76を示すことが知ら

れている¹⁷⁻²⁷⁾。bの値が1より小さいことから、この式は単位重量当たりのろ水量が体重の増加にもなって減少することを表している。この関係は、測定方法に直接法と間接法の違いはあるものの、本研究と藤原⁸⁾の結果の間にも成り立っている。これらのことから、本研究で用いたろ水量の直接測定法は、アカガイのろ水量を調べる上で十分に活用できると考えられる。

アカガイのろ水量は、Table 1に示した二枚貝のなかでは最も小さい。Jørgensen²⁸⁾は、底質中に潜入して生息する二枚貝は潜入しないものに比べてろ水量が小さいとしている。底質中に潜入して生息する種類の一つであるアカガイの場合には、その説と一致している。しかし、Walne²⁹⁾や Foster-Smith¹⁹⁾は、底質中に潜入して生息する種類が潜入しないものに比べてろ水量が小さいとは一概に言えないと

Table 1. Filtration volume (FV) of bivalvia

Species	WT (°C)	FV (ml/min/kg DW)		Reference
Infaunal species				
<i>Scapharca broughtonii</i>	20-24	12,162-17,779	(D)	Present study
<i>Arctica islandica</i>	12	53,910***	(ID)	17
<i>Venus mercenaria</i>	13-15	40,500-47,670	(ID)	18
<i>Cerastoderma edule</i>	13-15	110,587*	(ID)	19
<i>Venercepis pullastra</i>	13-15	68,955*	(ID)	19
Epifaunal species				
<i>Pinclata fucata martensi</i>	20-24	32,258-41,721**	(D)	7
<i>Mytilus edulis</i>	15	17,180-37,830	(ID)	20
	13-15	43,000	(ID)	21
	12-15	31,800***	(ID)	22
	10	123,100***	(ID)	23
	15	49,190***	(ID)	23
	13-15	56,026*	(ID)	19
<i>Mytilus californianus</i>	10-20	18,300-51,500***	(ID)	24
<i>Modiolus modiolus</i>	12	61,800***	(ID)	25
<i>Modiolus demissus</i>	10	128,900***	(ID)	26
<i>Pecten irradians</i>	24	189,200	(ID)	27

* were calculated from unit per wet weight to unit per dry weight with the ratio of dry weight to wet weight of the Japanese ark shell used the present study, ** from unit per total weight to unit per dry weight with the ratio of dry weight to total weight of it and *** with the allometric equation $F = aW^b$ on the each species and the dry weight of it (2.90g). WT was the water temperature. DW were the dry weight of soft part of body. (D) and (ID) were direct and indirect method, respectively.

している。

Allen³⁰⁾は水管を持った種類よりもカキの方がろ水量が大きいことから、ろ水するには水管が抵抗になっていると推測している。しかし、Foster-Smith¹⁹⁾は、水管を持たないムラサキガイよりも水管を持つ *Cerastoderma edule* や *Venercepis pullastra* の方がろ水量が大きいことを報告している。水管を持たないアカガイの場合も *C. edule* や *V. pullastra* よりもろ水量は小さい (Table 1)。これらは、水管を持たない種類は持った種類よりもろ水量が大きいと一概には言えないことを示している。

アカガイのろ水量は、二枚貝で一般に言われている³²⁾ ように水温の上昇に伴って増加した (Fig. 4)。アカガイのろ水量が最大を示した水温 (24.0°C) は、本研究と同様にして行われた実験結果と比較すると、アコヤガイ (24.0°C)⁷⁾ の例と同じであった。また、アカガイの鰓の繊毛運動は、二枚貝で一般に言われている³¹⁾ ように水温の上昇に伴って活発となった (Fig. 5)。アカガイの鰓の繊毛運動が最大を示した水温 (30.1°C) は、本研究と同様にして行われた実験結果と比較すると、ムラサキガイ (29.0°C)¹⁰⁾、タイラギ (30.6°C)¹⁰⁾ の例とほぼ同じで、ヒオウギガイ (32.1°C)¹⁰⁾、マシジミ (33.9°C)¹⁰⁾、アコヤガイ (35.0°C)¹⁰⁾ やマガキ (37.9°C)¹⁰⁾ の例よりも低い値であった。

二枚貝の鰓の繊毛は、Frontal cilia と Lateral cilia とからなり、後者が鰓簿板の間を通過させる水流を起こす役割を果たし、触毛 (Cirri) で微小な懸濁物をろ過し、前者がろ過された微小な懸濁物を口へ向けて鰓の表面を移動させる役割を果たしていることが知られている³⁵⁻³⁷⁾。そこで、鰓の表面のビニール薄膜の小片の動きは主に前者の動きと関係していると考えられる。しかし、それらの両者の繊毛の動く毎秒の回数はほぼ同じで、しかも水温が上昇するとほぼ同じ増加率を示すことが知られている³³⁾。このことから、本研究で調べたビニール薄膜の小片の移動速度はそれら二つの繊毛の運動の変化を表していると考えられる。

Winter³³⁾は、水温の上昇にともなう二枚貝のろ水量の増加率と鰓の繊毛が動く毎秒の回数の増加率は良く一致しているとしている。アカガイでも水温が20.0°Cから24.0°C (ろ水量が最大を示した水温) に上昇するまでは、ろ水量の増加率と鰓の表面を移動するビニール薄膜の小片の移動速度の増加率はほぼ一致している (Fig. 4、5)。しかし、さらに水温が上昇すると、30.1°Cまで同小片の移動速度は増大した (Fig. 5) が、ろ水量は24°C以上から減少した (Fig. 4)。Hughes³⁴⁾は、水管を持つ種類である *Scrobicularia plana* でも、鰓の繊毛運動は30°Cまで増大したが、ろ水量は24~25°C

以上から減少したことを報告しており、鰓の繊毛運動が増大しているにもかかわらずろ水量が減少した原因は、24°C以上になると水管に支障が出ることによるとしている。しかし、アカガイは、水管を持たない種類である。そこで、アカガイでは、原因として、鰓腔への入水口および鰓腔からの出水口を形作る外套膜に支障が生じたこと、鰓に支障が生じたこと、鰓の繊毛運動が活発になっても、繊毛の動きがある程度以上になると毎秒の動く回数の増大がろ水量の増大に反映しないこと、などが考えられる。

アカガイに関する飼育実験では、塩屋ら³⁸⁾は、30°C前後の状態に3日以内に全部死亡し、20~27°Cの範囲では13日間活力に異常なく生存したことを報告している。高見ら³⁹⁾は、満1年貝では生残率が20°Cの実験区で60~80%、25°Cの実験区で0~20%、自然水温 (24.0~29.0°C) の実験区で0%で、2年貝ではそれらの実験区ですべて生存したことを報告している。濱本⁴⁰⁾は、32.4~33.6°Cの実験区では2日後に全滅し、28.7~30.9°Cおよび23.9~28.9°Cの実験区では20日間すべて生存したが、その後28.7~30.9°Cの実験区では高水温の影響が認められたことを報告している。梅沢ら⁴¹⁾は、実験結果から夏期におけるアカガイのへい死は25°C以上の日最高水温が長期間続き、日較差の大きいことが最も大きな影響を及ぼしたと推測している。これらのことから、アカガイは、30°C以上になると死亡すると推測される。この水温は、本研究での鰓の表面に載せたビニール薄膜の小片の移動速度の減少が始まる水温 (30.1°C) とほぼ一致している。また、満1年貝の生残率が著しく低いとしてあげられている水温 (25°C) および大量へい死の原因としてあげられている日最高水温 (25°C) は、本研究でのろ水量の減少が始まる水温 (24°C) とほぼ一致している。これらのことから、アカガイでは、呼吸機能に高水温による異常が生じ始める水温は25~30°Cの間にあると考えられる。しかし、順応させた水温および季節による生理状態の違いなどによって、その水温が異なることが考えられる。今後、これらのことを考慮して、水温上昇に及ぼす呼吸機能の变化について検討する必要がある。

5 要 約

アカガイを用いて、ろ水量の直接測定およびビニール薄膜の小片 (直径2 mm、0.3 mm) の鰓表面の移動速度を測定する方法で、ろ水量および鰓の繊毛運動に及ぼす水温上昇の影響を調べた。単位体重、肉質部の単位湿重量および肉質部の単位乾燥重量あたりの毎分ろ水量は、水温の上昇にと

もなって増大して、24.0°Cでそれぞれ最大値553ml/min/kg TW、2,726ml/min/kg WW および 17,779ml/min/kg DW を示し、20.0°Cでの値(375ml/min/kg TW、1,865ml/min/kg WW および 12,162 ml/min/kg DW) の約1.5倍の増加を示した。薄膜の移動速度は、水温の上昇にともなって増大し、ろ水量の場合よりも高い水温30.1°Cで最大値34.6mm/minを示し、20.0°Cでの値(18.2mm/min)の約1.9倍の増加を示した。

文 献

- 1) Owen, G. : Feeding. In Physiology of mollusca (ed. by K.M. Wilbur and C. M. Yonge). Academic Press, New York and London, pp. 1-124 (1966).
- 2) Chiretti, F. : Respiration. In Physiology of mollusca (ed. by K. M. Wilbur and C. M. Yonge). Academic Press, New York and London, pp.175-208 (1966).
- 3) Mill, P. J. : 無脊椎動物の呼吸 (落合威彦訳). 東興交易医書出版部, 東京, pp.23-77 (1978).
- 4) Galtsoff, P.S. : *Fish. Bull. Fish Wildlife Ser.*, **64**, 1-480.
- 5) 辻井 禎・大西 侯彦 : 国立真珠研報, (3), 194-200 (1957).
- 6) 宮内徹夫 : 水産増殖, **10**, 7-13 (1962).
- 7) 山元憲一・安達智・河邊博, 水産大研報, **44**, 189-194 (1996).
- 8) 藤原正夢, 京都府海洋センター研報, (10), 19-24 (1986).
- 9) 野村七録 : 纖毛運動. 生物学実験法講座 B. 動物学関係・第7巻 (宮邊富次郎編), 建文館, 東京, pp.16-33 (1939).
- 10) Tomita, G : *Bull. Mar. Biol. St. Asamushi*, **7**, 159-163 (1955).
- 11) Tomita, G : *Sci. Rep. Tohoku univ.*, 4 the ser. (biol.), **21**, 1-7 (1955).
- 12) 小林博・松井淳平 : 農水講研報, **3**, 123-131 (1953).
- 13) 山元憲一・田中実・田中直樹・神蘭真人・秋本恒基 : 水産増殖, **41**, 435-438 (1993).
- 14) 佐藤鉦一 : 日水誌, **4**, 409-410 (1936).
- 15) 山元憲一・田中実・曾我部知徳・渡辺英悦 : 水産増殖, **42**, 329-334 (1994).
- 16) 山元憲一・安達智・田村征生・荒水多希・河邊博 : 水産大研報, **44**, 137-142 (1996).
- 17) Winter, J. E. : *Mar. Biol.*, **4**, 87-135 (1969).
- 18) Vahl, O. : *Ophelia*, **10**, 67-75 (1973).
- 19) Foster-Smith, R.L. : *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **17**, 1-22 (1975).
- 20) Bayne, B.L. : *Comp. Biochem. Physiol.*, **40**, 1065-1085 (1971).
- 21) Vahl, O. : *Ophelia*, **10**, 17-25 (1972).
- 22) Willemsen, J. : *Arch. Neerl. Zool.*, **10**, 152-160 (1952).
- 23) Vahl, O. : *Ophelia*, **12**, 45-52 (1973).
- 24) Rao, R.D. : *Biol. Bull., Woods Hole*, **104**, 171-181 (1953).
- 25) Vahl, O. : *Ophelia*, **10**, 109-118 (1973).
- 26) Kuenzler, E. J. : *Limnol. Oceanogr.*, **6**, 400-415 (1961).
- 27) Chipman, W.A. and J.C.Hopkins. : *Biol. Bull., Woods Hole*, **107**, 80-91 (1954).
- 28) Jørgensen, C.B. : Biology of suspensionfeeding. Pergamon Press, London, New York and Paris, pp. 375 (1966).
- 29) Walne, P. R. : *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **52**, 345-374 (1972).
- 30) Allen, J. A. : *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **42**, 609-623 (1962).
- 31) Sleigh, M. A. : Factor which affect ciliary activity. In THE biology of cilia and fragella. Pergamon Press, London, New York and Paris, pp. 77-126 (1962).
- 32) Shulte, E. H. : *Mar. Biol.*, **30**, 331-341 (1975).
- 33) Winter, J. E. : *Aquaculture*, **13**, 1-33 (1978).
- 34) Hughes, R. N. : *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **49**, 805-823 (1969).
- 35) Jørgensen, C. B. : *Mar. Biol.*, **61**, 277-282 (1981).
- 36) Jørgensen, C. B. : *Mar. Biol.*, **70**, 275-281 (1982).
- 37) Silvester, N. R. : *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **120**, 171-182 (1988).
- 38) 塩屋照雄・稲葉昇・原武史 : 水産増殖, **9**(1), 29-34 (1961).
- 39) 高見東洋・岩本哲二・中村達夫・井上泰 : 栽培技研, **7**(1), 51-66 (1978).
- 40) 濱本瞬策 : 香水試報, (18), 1-19 (1981).
- 41) 梅沢敏・野上和彦・福原修 : 南西水研報, (16), 231-244 (1984).