

総 説

貧酸素水塊の形成および貧酸素の生物影響に関する文献調査

丸茂恵右・横田瑞郎

Review on the Hypoxia Formation and its Effects on Aquatic Organisms

Keiyu Marumo and Mizurou Yokota

要約: 夏季の内湾底層で発達する貧酸素水塊の形成メカニズムおよび貧酸素水の生物に対する影響についての知見を整理した。

夏季底層の貧酸素水塊は、表層での水温上昇に基づく成層形成に起因する。近年、特に内湾の沿岸域では、貧酸素水塊の形成過程に淡水と海水のバランスによる塩分勾配の密度差により生ずる密度流の一種であるエスチュアリー循環流が大きな働きをしていることがわかってきた。また、貧酸素水塊の連続調査のデータが増加するにつれて、成層は風等のイベントによって夏季には崩壊・再生の過程を繰り返している様子が明らかになってきた。

貧酸素の生物に対する影響については、文献情報により種々の生物の影響濃度を調べた結果、比較的貧酸素に強い貝類を除くと酸素濃度が3.0mL/L(4.29mg/L)以下になると何らかの影響が出てくることが推測された。また、貧酸素水塊からの生物の逃避行動については、必ずしも酸素が充分ある水域まで移動せずに貧酸素水塊内外の縁辺部に止まっているケースが多いことがわかった。

キーワード: 貧酸素水塊, エスチュアリー循環流, 連続調査, 酸素消費量, 生物影響, 逃避, 貧酸素耐性

目 次	
1. はじめに	1
2. 貧酸素水塊	2
1) 貧酸素水塊の形成	2
2) 貧酸素水塊の連続調査	4
3) 底層における酸素消費	5
3. 生物に対する貧酸素水の影響	7
1) 影響濃度	7
2) 貧酸素水からの魚類の逃避	8
3) 生物現存量に対する影響	9
4. 貧酸素に対する生物実験	10
1) 貧酸素耐性実験	10
(1) 魚類	10
(2) 甲殻類	12
(3) 貝類	14
(4) 口脚類	15
2) 海産生物の酸素消費量	16
(1) 魚類	16
(2) 甲殻類	17
(3) その他	18
まとめ	18
謝辞	18
引用文献	19

1. はじめに

1970年代から東京湾、大阪湾、伊勢湾などの大都市周辺の内湾では、工場排水や生活排水の流入による富栄養化に伴う夏季における底層貧酸素化の生物に対する影響が顕著になってきている。そ

の後1980年代以降の規制により、陸上からの栄養塩濃度の負荷量は低下した。それにも拘わらず、夏季の貧酸素水塊は年により発生頻度や規模は異なるものの各海域で相変わらず発生しているのが現状である。

ここでは、わが国で得られた知見を中心に貧酸素水塊の形成機構、連続観測、底層の酸素消費について触れた後、野外における貧酸素水の生物への影響および貧酸素の生物に与える影響実験について述べる。実験に関する文献は、生物の貧酸素耐性および酸素消費量の2つに大別してそれぞれ漁業生物を中心にまとめてまとめた。

数値の単位については各研究者でまちまちであるが、本文中では原則として原典に基づいて表記した。各単位の換算値は、 $1\text{ mL/L}=1.43\text{ mg/L}=1.43\text{ ppm}=0.978\text{ mg/kg}$ となる。また、酸素濃度と酸素飽和度の関係では、水温 0°C 、塩分35、1気圧の海水には 8.05 mL/L 、水温 20°C 、塩分35、1気圧の海水には 5.17 mL/L の酸素が溶け込むことができる。すなわち、この値がそれぞれの水温、塩分における酸素飽和度100%の値ということになる。

なお、本調査の文献は、基本的には独立行政法人科学技術振興機構(JST)の文献検索データベース(JSTPlus)を使用して検索を行い1996年～2005年の関連文献を収集した。

2. 貧酸素水塊

1) 貧酸素水塊の形成

東京湾、伊勢湾、大阪湾などの内湾の特に湾奥では、夏季の躍層の形成により海水の上下混合が起こりにくくなる。このため表層では、植物プランクトンの光合成により溶存酸素が過飽和の状態になる。その一方で、底層では動植物プランクトンの死骸などの有機物が堆積し、この堆積物を分解するために酸素が消費される。これらの結果として、夏季の底層に貧酸素水塊が形成される。更に、酸素が全くない状態でも硝酸イオンが還元する硝酸還元過程(嫌氣的分解)を経て、嫌気性細菌(硫酸塩還元細菌など)が硫酸イオンを還元して硫化水素、硫化物イオンなどを生成する硫酸還元過程に推移する。

貧酸素水塊の発生原因はそれぞれの湾で異なる。柳(1989)は、大村湾、久見浜湾のようにもともと底層水の閉鎖度が非常に大きな海域は、人為的な富栄養化とは無関係に貧酸素水塊が発生したと考えられ、一方、底層水の開放性がある程度保証されている東京湾、大阪湾、三河湾、燧灘、播磨灘などの海域は、人為的汚染によって貧酸素水塊が発生し始めた海域であると述べている。また、同じく柳は、酸素濃度の程度により貧酸素水

塊(酸素濃度 $0.025\text{ mL/L}\sim 2.5\text{ mL/L}$)と無酸素水塊(0.025 mL/L 未満)を区別することを提案している。

開放性内湾の代表例として、大阪湾の貧酸素水塊については城(1989)が総括している。貧酸素水塊の形成は通常5月から次第に進行し、日射が強くなる8月中旬から下旬に最も顕著となり、9月に入ると鉛直混合によって急速に解消に向かう。貧酸素水塊の出現海域は年により多少変動するが、概ね水深 20 m の等深線より浅い東の湾奥ないし東部の停滞海域にみられる。これに対して水深 20 m の等深線より深い西の海域では海水交換が盛んで、夏季でも底層水の酸素飽和度が60%を下回ることはない。この夏季の貧酸素水塊形成の時期についても一時的に底層の酸素量が増加したり、減少したりすることがある。増加する条件としては、気温の下降、日照時間の減少、北寄りの風の卓越による海水鉛直混合の促進などが考えられる。一方、減少する条件としては、日平均気温が継続的に上昇して表層水温が高温で持続することにより温度成層が強固となることが考えられる。これに対して入江ら(2006)は、尼崎西宮芦屋港の調査で城(1989)が大阪湾全体では底層のDOは水温成層との相関が強いと述べていることに関して、港内の貧酸素水塊の消長からはこの相関は認められないことを指摘した。この原因として、① 貧酸素水塊最盛期では、表層の無機態栄養塩が枯渇し、初夏に較べて植物プランクトンの生産が減少するため必ずしも水温の上昇に伴って内部生産が増えるわけではないこと、② 成層強度が強くなるにつれ貧酸素化するという特性は湾全体の貧酸素水塊と同じであるが、閉鎖性水域内の中層における酸素消費の影響が、一般的な沿岸域よりも大きいことを挙げている。すなわち、閉鎖性水域においては中層における酸素消費も貧酸素水塊の発達・消滅過程に重要な役割を果たしていると考えられる。

河口域や大阪湾、伊勢湾、東京湾などの内湾の沿岸域では、淡水と海水のバランスによる塩分勾配の密度差により生起する密度流の一種であるエスチュアリー循環流が発達する。エスチュアリー循環流の流量は河川流入量の10～20倍の大きさを持ち、河川流量が増えるとエスチュアリー循環流量も増える(宇野木, 1998)。

エスチュアリー循環流については、藤原(2007)が概説している。エスチュアリー循環流は、上層

では河口域での塩分勾配により淡水流入点から沖合に向かって流れ、下層ではこの反対方向に向かう流れである。沿岸域でのエスチュアリー循環流は、淡水の影響が大きな要素となる河口域のエスチュアリー循環流と異なり、塩分勾配の他に地球自転効果と海面加熱・冷却の2つの効果が加わる。沿岸域と河口域を含めた内湾域のエスチュアリー循環流には2つのパターンがみられる。上層水が湾奥から湾口に向かっての流れることは2つのパターンとも共通しているが、逆に湾口から湾奥に向う流れの深さ（湾口水の進入深度）には底層タイプと中層タイプの2つのタイプがみられる。底層タイプは、高塩分の湾口水が湾内下層水よりも重い場合であり、湾内下層水の下に入り込み2層構造になる。このタイプは、冬季に多くみられる。一方、中層タイプは、湾口水が湾内底層水より軽い場合であり、湾内上層水と底層水の間に入り込み3層構造になる。このタイプは、春から夏の加熱期によくみられる。進入深度の季節変化は大阪湾や伊勢湾のように、湾口部が強混合域になっている内湾では特に明瞭にみられる。冬季は、湾内よりも高塩分・高密度の湾口水が湾内底層に進入している。春になって海面が加熱されると、湾内では上層水は昇温されるが、躍層にはばまれて熱は深いところに伝わりにくい。一方、強混合域では海面に加えられた熱は速やかに深いところまで伝わる。このため、強混合域の下層水のほうが先に昇温し、湾内下層水より軽くなり湾内中層に進入することになる。この中層進入層の下には冷水の孤立水塊ができる。加熱期の底層冷水は、多くの場合貧酸素水塊になる。大阪湾では、昇温期に湾西部の混合水が湾東部の成層海域の中層に進入し、この進入水の下に孤立水塊ができ、これが貧酸素化する。この孤立水塊は、昇温も遅れて周囲の海水に較べて低温である。この時の進入水に較べて1℃低い水は、進入後約1週間経った海水である。また、進入深度は河川流量が増えたと浅くなり、外海からの低温・高塩分水の進入があると深くなる（藤原・中嶋, 2007）。

エスチュアリー循環流によって上層に湧昇した水は地球の自転効果により右に逸れて、北半球では時計回りの水平循環流になる。海域の貧酸素化は有機物の分解による酸素消費が移流・拡散などの酸素供給を上回ることによって生じる。貧酸素水塊に対する酸素供給は、従来大気からの鉛直拡散が考えられてきたが、最近ではエスチュアリー

循環流などによる水平的な輸送（移流）の役割が重要であることが知られるようになってきた。エスチュアリー循環流（大阪湾では0.5m/日、伊勢湾では1m/日）によって下層から上層に海水が湧昇しているため、上層から下層への酸素鉛直拡散フラックスは無視できる程度の大きさである（藤原ら, 1994, Fujiwara *et al.*, 2002）。また、河川流量の増加は、汚濁負荷量の増加により酸素濃度が低下する効果と河川流量の増加によりエスチュアリー循環流が強くなり、下層への酸素供給量が増加し、酸素濃度が上昇するという2つの相異なる効果をもたらす（藤原ら, 2004）。

沿岸域での風がエスチュアリー循環に影響を及ぼすことが知られている。入江ら（2004）は、大阪湾の数値シミュレーションの結果から無風時には上層流出・下層流入の典型的なエスチュアリー循環構造を示していたが、南西風が吹く場合には、表層流は吸送流により東向きになり、中下層では西向きの補償流により流速が小さくなることを指摘している。すなわち、南西風がエスチュアリー循環を弱める方向に働くことで、湾央の比較的酸素の豊富な水が湾奥に流入しにくくなり、また下層での流速が小さくなることで停滞性が強くなり、貧酸素化しやすい状況になっているものと考えられると述べている。また、尼崎西宮芦屋港において2002年6月3日から11月26日の間ほぼ週1回合計20回の調査を行った結果、湾奥部において6月～8月には南西風が卓越し、低気圧の通過等により時折強い北寄りの風が吹くことが観測された。この南西風は貧酸素水塊の拡大を促し、逆に北寄りの風は湾奥部での底層水の湧昇を招き、貧酸素水塊の移動または縮小を促すことが明らかになった（佐々木ら, 2004）。

東京湾では夏から初秋にかけて離岸風が吹くと、海底に形成されていた貧（無）酸素水塊が海岸に湧昇し、青白もしくは青緑白色に濁ることが観察される。この湧昇を青潮と呼んでいる。この色は海水が硫化水素と酸素が化合することによってできる硫黄の粒子およびガスを主成分とする物質の散乱光によるものと推定される。これと同様な現象は、東京湾以外では三河湾（現地では苦潮と呼んでいる）と浜名湖でも報告されている（風呂田, 1987）。近年、大阪湾でも規模も小さく（大きくても1km×1km）、期間も短いが数例の青潮が報告されている。発生するタイミングは、台風が本州南岸や大阪湾周辺を通過する時である。青

潮は北から北東風が吹くときには、尼崎、西宮、芦屋港など湾奥部の北側で、北東から東風が吹く時には、堺泉北港など湾奥部の東岸側の極度に停滞性の強い小海域で水面下2 mくらいまで貧酸素化した海域で発生し得るとされている（入江、2007）。

2) 貧酸素水塊の連続調査

貧酸素水塊は夏季の期間中、常に継続して出現しているわけではなく、風や潮汐や内部波などの物理的要因、植物プランクトン光合成活性の日周変化などの生物的要因なども関係して短い周期で変動していると考えられている。岸寄りの浅い海域で連続的に酸素濃度を測定した例としては、大阪湾口に近い谷川港奥部の調査例がある（矢持、1992）。調査船停泊用棧橋（水深約3 m）で1989年6月1日から8月17日までの間、海底上0.5m層の水温、塩分、酸素濃度の連続観測を行った。期間中の酸素飽和度の最大値と最小値は、それぞれ132%と26%と大きな幅がみられた。飽和度が100%を上回る時は、表層で植物プランクトンが活発に増殖する時であった。飽和度が40%を下回ったのは、いずれも濃密な赤潮が発生していない時であった。飽和度は日没前後の16-19時に高く、夜中から午前中に低いという日周変動を示した。赤潮発生時には、酸素飽和度と水温の間には正の相関がみられたのに対して、塩分との間には負の対応関係があった。この関係は非赤潮時にはみられなかった。鞭毛藻赤潮発生時の日没前後に観測された下層水の酸素濃度の上昇は、表層水との混合に基づくと考えられる。これは昼間、赤潮プランクトンの光合成活性により過飽和になった表層水が下層水と混合し、日没前後に下層の酸素飽和度を上昇させた。また、佐野ら（1995）は、大阪湾淀川河口域の伝法大橋直下（水深4 m）の海底上0.5m層で酸素飽和度の昼夜連続観測を行い、短期的な変動を調べた。調査は1992年9月25-26日、1993年8月30-31日に行った。このうち9月には酸素飽和度は42%~72%の範囲で変動して貧酸素状態には至らなかったものの、日周差は30%に達した。8月の調査では貧酸素状態がみられ、酸素濃度の範囲は7.4%~40.7%の範囲でその差は33.3%であった。特に、30日夕刻の18時~19時頃には急上昇・急降下（5分間の最大変化巾6.1%）がみられた。酸素濃度の変動は、水温・塩分の変動と対応がみられた。また、流速10cm/

sec以上の時が酸素飽和度の急上昇時と対応しており、転流と対応して急上昇から急下降に転じる現象がみられた。貧酸素状態の時も貧酸素状態でない時も、1日の間に酸素飽和度が約30%も変動し、その変動幅は潮汐の周期より短い。これらのことから、彼らはこの変動は転流、湾セイシュ、内部波などが関与している可能性もあると推測している。

東京湾では、田辺ら（1993）が青潮の消長を検証するため1992年8月4日~10月7日の64日間、湾奥の千葉県船橋市と市川市の千葉北部地区漁場（ノリ養殖およびアサリ採貝漁業）の3測点（水深0.2~2.0m, 1.0~3.0m, 1.5~3.5m）において、海底から約20cmのところでは水温、塩分、溶存酸素の連続測定を行った。溶存酸素量の変化は時期や測点により変化したが、9月7日~9日の例では、溶存酸素量は2日間で約8 mg/Lから約1 mg/Lに減少した。また、青潮発生前と発生直前の水温と塩分の挙動は異なり、発生直前には水温の不可逆的な低下と塩分の不可逆的な上昇が認められた。これは北東風の吹き出しとともに、吹送流の補流として徐々に底層の低温・高塩分水が波及してくるためと考えられた。

三河湾の測定例としては、鈴木ら（1998）が1996年6月11日から7月30日までの49日間、北部の蒲郡市三谷地先海域における4測点の底層（水深2 m, 2.5m, 3.5m, 5 m）で水温、塩分、酸素濃度を10分間隔で測定したのものがある。スペクトル解析を行った結果、酸素濃度は、短周期では12.5時間、25時間付近にピークがみられ、長周期では2.4日と4.0日付近にピークがみられた。12.5時間のピークは潮汐による水塊変動が最も大きな要因であると考えられ、満潮時には貧酸素化した沖合の底層水の影響が強く、干潮時には酸素の豊富な表層水の影響が強く出ると述べている。また、2~4日のピークは主として風の変動に起因する底層の水塊変動周期であると述べている。

長期の連続調査は、測器の設置およびメンテナンス等の事情により岸より数メートルのところには設置する例が多いが、岸から比較的離れたところに設置した例としては、(財)海洋生物環境研究所（2008, 2009）がある。2007年と2008年の2年間貧酸素水塊の発達期と考えられる期間を中心とした約2ヶ月（2007年7月24日~9月25日、2008年7月25日~9月25日）にわたって大阪湾の湾奥に立地する南港発電所の近傍海域およびその周辺海

域の3測点の海底（水深9～10m）に測器を設置し、連続観測を行った。測定項目は水温、塩分、溶存酸素量、流向・流速であった。また、南港発電所で観測された風向、風速データを参考にして貧酸素水塊の挙動を調査した。その結果、全体的に発電所放水口直前の測点では周辺の測点に比較して貧酸素期間は短く、酸素飽和濃度も高い事例がみられた。貧酸素期には水平流速と酸素飽和度は同調する傾向がみられ、正の相関関係が認められた。また、底層の酸素飽和度が著しく高くなっていったケースでは、放水口護岸方向へ秒速8メートル以上の強風が吹いており、強風による鉛直混合によって表層の高溶存酸素水が底層に移送されたためと考えられる。このように、発電所の構造物や放水流が貧酸素水塊を一時的に解消したり、緩和したりする効果があることが示唆された。

貧酸素とそこに生息する生物への影響を連続的に観測した例としてはDiaz *et al.* (1992) がある。アメリカChesapeake湾のYork Riverで1988年と1989年の2年間夏季の貧酸素状況と貧酸素がマクロベントスや魚類に与える影響について連続調査を行った。1988年は6月から8月迄、満潮前に水深10, 14, 20mの3測点で表層と底上1m層の酸素濃度を測定した。1989年は6月から9月迄、自動データブイを用いて20分間隔で酸素濃度の連続データを測定した。生物試料については、1988年は0～2, 2～5, 5～10cm層の各層に分画して毎週1回、合計11回マクロベントスのみの試料を採集した。1989年は0～2, 2～10cm層のマクロベントス（期間中7回採集）の他、トロールで魚類と甲殻類を採集した（11回）。結果として、貧酸素水塊は断続的で長く続くことはなかった。1988年は酸素飽和度28%（酸素濃度2 ppm）～73%（6 ppm）の範囲で変動した。貧酸素状態は1988年と比べて1989年に顕著であった。1988年には、酸素濃度が2 ppm以下になることはほとんどなかったが、1989年には、8月初頭の新月に続く小潮時から19日間連続して日平均酸素濃度は2 ppm以下であった（8月には最低酸素濃度2 ppm以下の日が連日続いた）。彼らは小潮と大潮のサイクルが水柱の貧酸素水塊の成層化と非成層化を起こしていたと述べている。マクロベントスに対しては、間欠的な貧酸素サイクルでは群集構造には大きな変化をもたらさないが、そこに生息している生物の習性、成長、再生産などには影響をもたらした。例えば、貧酸素水塊の影響により鉛直

的な分布パターンが変化し、多毛類の優占種（*Paraprionospio pinnata*）はより浅い層に分布するようになる。魚類や甲殻類は酸素濃度が1 ppm以下になると逃避する。底生魚類は、このようにして海底の表面に出てきたマクロベントスを摂餌していた。

3) 底層における酸素消費

底層における酸素消費は、海水中の有機懸濁物の分解と底泥の消費によるものが考えられる。第1表に各海域における酸素消費速度の測定結果を示した。

東京湾の測定例では、竹脇（1986）が1985年7月15日～16日に34測点で底質表面5cmの底泥を採泥し、溶存酸素消費量と全硫化物を測定した（水温未記載）。34測点のうち富津と横須賀を結んだ線の内側を内湾域、それより外側を外湾域とした。酸素消費量は内湾域0.265～1.987（平均0.937）mg/g・d・m、外湾域0.010～0.216（平均0.093）mg/g・d・mの範囲であった。全硫化物は内湾域0.036～3.543（平均1.149）mg/g・d・m、外湾域0.001～0.130（平均0.004）mg/g・d・mの範囲であった。酸素消費量と全硫化物の相関係数は、0.93と高かった。両者とも外湾域は内湾域に比較して著しく低い値であり、内湾域は外湾域に比較して平均値で酸素消費量では約10倍、全硫化物に至っては約290倍の値であった。竹脇はこれらの結果より、生物のへい死は直接無酸素水塊によって生じるだけでなく、無酸素水が引き金になり硫化水素を発生させることによる影響によっても生じることが考えられると述べている。

三重県水産技術センター（1994）は、三重県志摩半島南部の英虞湾立神浦において1993年（採集月不記載）に底泥を採集し、室内実験によって底泥の酸素消費速度を測定した。採泥直後の酸素消費速度は38～49mg・O₂/m²・hourであり、値は水温により異なり水温（20, 22, 24, 26℃）が高いほど酸素消費速度も速かった。底泥の表面が酸化され白っぽくなると、酸素消費速度は26～38mg・O₂/m²・hourと遅くなった。底泥表面を攪拌すると、45～51mg・O₂/m²・hourとなり採泥直後より速くなった。また、自然界における有機物付加を仮定して、有機物として仔魚飼育用配合餌料を底泥に10g/m²散布し、1日後換水して測定したところ、酸素消費速度は採泥直後よりかなり速く、64～90mg・O₂/m²・hourであった。

第1表 各海域における底層酸素消費量

海域	酸素消費速度	研究者
東京湾	底泥 0.265-1.987 (平均0.937) mg/g・d・m 内湾域 0.010-0.216 (平均0.093) mg/g・d・m 外湾域	竹脇 (1986)
英虞湾	底泥 38-49mgO ₂ /m ² /h 採集直後 26-38mgO ₂ /m ² /h 表面酸化 45-51mgO ₂ /m ² /h 表面攪拌 64-90mgO ₂ /m ² /h 有機物付加	
大阪湾	海水 0.019-0.025mLO ₂ ・L ⁻¹ ・h ⁻¹ (20℃) 0.039-0.068mLO ₂ ・L ⁻¹ ・h ⁻¹ (25℃) 底泥 2.7-4.0 (平均3.4) mL O ₂ ・cm ⁻¹ ・h ⁻¹ (20℃) 2.8-4.2 (平均3.6) mL O ₂ ・cm ⁻¹ ・h ⁻¹ (25℃)	矢持・佐野 (1992)
大阪湾	底層環境 (堆積物+直上海水) 1160-1410mg/m ² /d 10月 510-1190mg/m ² /d 12月	星加・谷本 (1995)
広島湾	底泥 0.26-0.34 (平均0.30) g/m ² /d 春 0.29-0.44 (平均0.39) g/m ² /d 夏 0.30-0.48 (平均0.39) g/m ² /d 秋 0.10-0.24 (平均0.18) g/m ² /d 冬	清水ら (1989)
広島湾	底泥 0.7-1.5g/m ² /d	福島 (2000)
徳島湾	底泥 0.48-1.08mg/g・d 30分浸とう後 0.95-2.15mg/g・d 24時間静置後	佐伯ら (1984)
豊前海	底泥 69-494 (平均311) mg/m ² /d 覆砂区 117-385 (平均283) mg/m ² /d 対照区	神菌 (1994)
豊前海	0.15-0.56 (0.36) mg/L/d 海水 14.8-163.6 (61.4) mg/L/d 沈降物 0.11-0.61 (0.42) mg/L/d 堆積物	神菌ら (1995)
玄界灘	0.039mg/L/h 海水 40mg/L/h 底質	山本ら (1995)
有明海	底泥 0.98g/m ² /d	阿部ら (2003)

大阪湾では、矢持 (1992) が泉南郡谷川港において1989年8月28日に底泥、同じく9月28日に海水のサンプルを採取し、これらの酸素消費速度を測定した。海水の酸素消費速度には、プランクトンの呼吸による酸素消費と有機物の分解に基づく酸素消費の両方が含まれている。海水の酸素濃度の減少速度は20℃で0.019~0.025mLO₂・L⁻¹・h⁻¹、25℃では0.039~0.068mLO₂・L⁻¹・h⁻¹であった。一方、海水について表面積1cm²、深さ300cmの水柱の酸素消費速度を求めると、20℃では5.6~

7.4 (平均6.5) ×10⁻³mLO₂・cm⁻¹・h⁻¹、25℃では1.2~1.9 (平均1.6) ×10⁻²mLO₂・cm⁻¹・h⁻¹であり、25℃の平均酸素消費量は20℃の場合に比べて約2.5倍大きかった。底泥については20℃では2.7~4.0 (平均3.4) ×10⁻³mLO₂・cm⁻¹・h⁻¹、25℃では2.8~4.2 (平均3.6) ×10⁻³mLO₂・cm⁻¹・h⁻¹、であり、20℃と25℃の間で差はみられなかった。これらの値から、酸素消費量全体のなかで底泥の酸素消費量が占める割合は20℃で約34%、25℃では約30%ということになる。また、前出の鈴木ら (1998)

の三河湾の例では、25°Cの底泥の酸素消費量は全体の約15%であると述べていることから、夏季には水柱で生産され沈降した有機懸濁物（新生堆積物）の分解に伴う酸素消費速度の増加が、貧酸素化の主因であると推測できる。星加・谷本(1995)は、1988年10月（水温21.8~22.0°C）と1989年12月（15.3~15.8°C）の2回、大阪湾の湾奥・湾央の4測点の現場で、堆積物と直上海水の底層環境の酸素消費速度を測定した。底層環境の酸素消費速度は、1988年10月には1160~1410mg・m⁻²・d⁻¹（平均1290mg・m⁻²・d⁻¹）であり、堆積物による酸素消費が全体の90%を占めていた。一方、1989年12月は510~1190mg・m⁻²・d⁻¹（920mg・m⁻²・d⁻¹）であり、10月と比べて小さな値であった。堆積物による酸素消費は全体の86%であった。

瀬戸内海では、清水ら（1989）が1987~1988年にかけて広島湾の底泥の酸素消費速度の季節変化を測定した。4測点の値は、春季が0.26~0.34（平均0.30）g/m²/day、夏季が0.29~0.44（平均0.39）g/m²/day、秋季が0.30~0.48（平均0.39）g/m²/day、冬季が0.10~0.24（平均0.18）g/m²/dayであった。夏季と冬季の水温はそれぞれ23°Cと10°Cであり、季節による違いは泥温の違いとそれによる微生物活性の違いが原因であると述べている。福島（2000）は広島湾で底泥を採取し、実験室で底泥酸素消費速度を測定した結果、0.7~1.5g・m⁻²・d⁻¹の測定値を得た。神菌ら（1994）は、1993年5月から9月にかけて、周防灘西部海域（豊前海）の沖合500mの覆砂をした地点とそこから南に500mの対照区（覆砂をしない地点）において、延べ5回酸素消費速度の調査を行った。酸素消費速度は覆砂区で69~494（平均311）mg/m²/day、対照区で117~385（平均283）mg/m²/dayであった。覆砂区と対照区の平均値の差を検定したところ有意差は認められなかった。すなわち、有機物を大量に含む底泥上に覆砂を行っても酸素消費を押さえることはできないと述べている。同じく1994年6月7日から8月30日にかけて周防灘西部海域（豊前海）で海水（試料数14）、沈降物（13）、堆積物（7）の酸素消費速度を測定した。海水の酸素消費速度は0.15~0.56mgO₂/L/day（平均値0.36mgO₂/L/day）であり、沈降物の酸素消費速度は14.8~163.6mgO₂/L/day（平均値61.4mgO₂/L/day）であった。また、堆積物の酸素消費速度は0.11~0.61mgO₂/L/day（平均値0.42mgO₂/L/day）であった。堆積物の酸素消費速度が沈降物よりも著しく低い値であっ

たことから、堆積物の生物学的酸素消費能力は、沈降物と比べて低いことがわかる。平均値で見ると、底層堆積物の全酸素消費の約75%を無機還元物質による化学的酸素消費が占め、生物学的酸素消費の占める割合は約25%と低い値であった（神菌ら、1995）。

徳島湾では、1982年8月、1983年1月、4月、10月にそれぞれ底泥を採取し、底泥の舞い上がりをも想定して30分間振とうした場合と、平穏時を想定して24時間静置時の底泥の酸素消費量を測定した（佐伯ら、1984）。30分間振とうした場合の全酸素消費量は0.48~1.08mg/g・dry、このうち生物学的酸素消費量は0.07~0.24mg/g・dryであった。24時間静置時には、それぞれ0.95~2.15mg/g・dry、0.52~1.17mg/g・dryであった。全酸素消費量に対する生物学的酸素消費量の割合は、30分間振とうでは11.9~30.0%、24時間静置では50.8~67.5%であり、酸素消費については底泥の舞い上がり時には化学的要因が大きく、静置時には生物的要因が大きかった。季節別にみると、夏季に酸素消費量が大きくなる傾向がみられ、底層水の貧酸素化現象、さらには底泥よりの栄養塩の溶出等に関与していると述べている。

九州では山本ら（1995）が、1994年6月21日~7月20日の間に玄海灘の福岡県志賀島漁港の海水と底質の酸素消費速度を測定した。水中の酸素消費速度は、COD濃度に拘わらずほぼ一定の値を示し、その平均値は0.039mg/L/hr.であった。一方、底質の酸素消費速度は約40mg/m²/hr.であった。また、阿部ら（2003）は有明海西部海域で懸濁物質（SS）による酸素消費実験を行った。その結果、底層5mにおけるSSによる酸素消費速度は1.01~2.53g/m³/dayであった。一方、底泥のみの酸素消費速度は、0.98g/m²/dayであった。これらの結果から、水柱5m内の酸素消費速度を見積もると0.19g/m³/dayになる。SSによる酸素消費速度は、底泥による酸素消費速度と比べて5倍から13倍になったので、再懸濁した浮遊粒子が海域の貧酸素化に大きく影響している可能性を示唆した。

3. 生物に対する貧酸素水の影響

1) 影響濃度

溶存酸素量の生物に対する影響について、柳（1989）は、ハマチは生簀の溶存酸素濃度が3mL/L以下になると危険になり、ベントスが正常に分布するためには2.5mL/L以上の溶存酸素が必

要であり、1.5mL/L以下になると底生の貝類が危険になると述べている。また、矢持ら（1998）は夏季に大阪湾の魚介類が生き残る酸素濃度として、1日以上継続して飽和度30%（1.6mLO₂/L）を下回ることがなく、月平均値としては50%（2.6mLO₂/L）以上に保持することが望ましいと提案している。

（社）日本水産資源保護協会（1989）は、死亡、生理・生態的变化、漁場形成という3つの観点から文献情報により種々の生物に影響を及ぼす溶存酸素濃度の検討を行ない、以下の結果を得た。

(1) 魚介類を死に至らしめる酸素濃度の検討

底生動物の致死濃度	1.5mL/L (2.15mg/L)
甲殻類の致死濃度	2.5mL/L (3.58mg/L)
魚類・甲殻類に生理的变化を引き起こす臨界濃度	3.0mL/L (4.29mg/L)
貝類に生理的变化を起こす臨界濃度	2.5mL/L (3.58mg/L)

(2) 貧酸素と底生生物の生理・生態的变化の検討

底生生物の生存可能な最低濃度	2.0mL/L (2.86mg/L)
底生生物の生息状況に変化を引き起こす臨界濃度	3.0mL/L (4.29mg/L)

(3) 漁場形成と底層の酸素の濃度に関する検討

底生魚の漁獲に悪影響を及ぼさない底層の酸素濃度	3.0mL/L (4.29mg/L)
-------------------------	--------------------

これらの結果から、比較的低酸素に強い貝類を除くと、おおむね酸素濃度が3.0mL/L (4.29mg/L)以下になると底層に生息する生物になんらかの影響が出てくることが考えられるとしている。

Gray *et.al.* (2002) は貧酸素が沿岸海洋系に与える影響についての総説のなかで、海洋生物では

魚類、甲殻類・棘皮類、多毛類、軟体類の順で貧酸素に対する感受性が高いと述べている。動物に影響を及ぼす酸素濃度として、成長には4.5～6.0mg O₂L⁻¹、代謝には2～4 mg O₂L⁻¹の濃度範囲を挙げている。また、酸素濃度が0.5～2.0mg O₂L⁻¹では死に至ると述べている（第2表）。

2) 貧酸素水塊からの魚類の逃避

魚類等の遊泳力のある生物が貧酸素水塊に遭遇すると酸素条件の良好な場所や層に逃避し、漁場が移動することが知られている。水平的な移動例として米田ら（2003）は、レーダー画像解析により大阪湾のマアナゴ漁場と貧酸素水塊の消長との関係を調査した。2000年1月から12月のレーダー画像による、あなごかご漁船と貧酸素水塊発生状況の解析により、貧酸素水塊発生時には漁場が貧酸素水塊を脱出してその縁辺部に集中する傾向を示すことを明らかにした。夏季の湾奥部ではマアナゴの餌料となる小型魚類や甲殻類が死滅あるいは忌避する。この餌料不足と貧酸素化の進行に伴ってマアナゴは忌避行動を起し、貧酸素水塊縁辺部付近に集中し高密度の漁場になるものと推定される。

一方、垂直的な移動例としては、1996年8月17日～19日（調査海域未記載）にピンガーを装着したマコガレイ（全長約30cm、体重約400g）20尾の追跡調査を行った例がある（関根ら、1997）。底層に貧酸素水塊が発生している状態でも表層に酸素濃度の高い部分があれば、底魚であるマコガレイでも表層を泳いで逃避できると述べている。通常のマコガレイの移動速度は約100～320m/hrであるのに対して、貧酸素時の移動速度は約660～980m/hrと速くなっていた。以上の結果により、貧酸素水塊が表面まで達し、かつその拡大速度が

第2表 海産生物に影響を与える酸素量（Gray *et.al.*,2002）

生物種	影響	酸素濃度 (mgL ⁻¹)
活発に遊泳する魚類	成長	6
	代謝	4.5
底生魚類	代謝	4
魚類一般	死亡	2
カニ類, エビ類, 等脚類	成長	2-3.5
底生等脚類	死亡	1-1.6
二枚貝	成長	1-1.5
環形類	成長	1-2
トビハゼ類	死亡	1

マコガレイの移動速度を上回った場合に、マコガレイの大量へい死の可能性があると結論している。

逃避行動も生物種により異なった行動を示す。Phil *et al.* (1991) は、1989年6月26日から10月20日の間に、アメリカChesapeake湾のYork River河口域においてトロールで4層（5～10m, 10～14m, 14～20m, 20m以上）を曳網した。これらのうち貧酸素状態の時（7月中旬, 8月初旬, 9月初旬, それぞれの貧酸素状態は6～14日続いた。）には3回の曳網を行った。漁獲されたもののうち、3種の底生魚類*Leiostomus xanthurus*（ニベ科）, *Micropogonias undulates*（ニベ科）*Trinectes maculatus*（ウシノシタ科）および2種の底生甲殻類*Squilla empusa*（シャコ的一种）, *Callinectes sapidus*（ガザミ的一种）の5種について、貧酸素状態の時とそうでない時の漁獲層等の違いにより以下の考察を行った。魚類とガザミ類は、それぞれの耐性レベルより条件が悪くなると、深層の貧酸素水塊から逃避する。これに対してシャコ類は、耐性濃度を超えるまで深層に止まっており、それより下がると浅い層に移動する。シャコが耐性ぎりぎりまで深層に止まっている理由としては、餌料条件が良好であることが考えられると述べている。

貧酸素水塊からの逃避行動について、必ずしも酸素が充分ある水域まで移動せずに、貧酸素水塊内外の縁辺部に止まっているという報告がみられる。前述のマアナゴの例もそうであるが、小林(1993)は、東京湾の小型底びき網の漁獲量と低酸素水域の分布の関係から、マコガレイとシャコは溶存酸素量が2 mL/L程度に下がってくると生息場所から逃避すると推察している。しかし、小林は、マコガレイについては山森(1978)の実験データ（マコガレイの呼吸数, 心拍数が急激に減少する酸素飽和度は20%以下〔※小林の低酸素水分布データをもとに濃度換算すると1.07～1.27mL/L〕）から、シャコについては矢沢・池田(1988)の実験データ（シャコは1.20～1.77mL/Lで横転, 0.56mL/Lで死亡）から、両種とも生理的には2 mL/Lの海域であれば生息は困難でないが、自然界ではこれほど低下する以前に逃避を始めるとしている。また、2 mL/L以下の低酸素水域が漁場域まで出現した時の漁獲状況をみると、低酸素域内での漁獲は皆無に近かったが、2～3 mL/Lまたは3 mL/L前後の貧酸素水塊の縁辺部で漁獲が集中し、この傾向は、特にシャコで顕著で

あった。石井・加藤(2005)は、スズキが貧酸素水塊の境界で多く漁獲されるという経験的な事象について東京湾で検証を試みた。試料は、2001年4月から2003年3月までの溶存酸素量と底引き網漁船の操業結果を使用した。貧酸素水塊内の出現回数は134回, 境界域では399回, 水塊外では194回であり、境界域での出現回数が最も多かった。石井らは統計的に有意な差は確認できなかったものの、貧酸素水塊の縁辺部で魚が多く捕れることがあるという傾向は確認されたと述べている。Craig and Crowder(2005)は、Mexico湾において1987年～2000年の14年間のトロール漁獲データを用いて、夏季貧酸素期の*Micropogonias undulates*（ニベの一種）と*Farfantepenaeus aztecus*（ブラウンシュリンプ）の2種の分布状況を調査した。両種とも貧酸素から逃避するが、分布が多くみられたのは酸素飽和度35～60%（1.6～3.7mg/L）の貧酸素水塊の縁辺部であった。この原因としては、餌料となる底生生物が縁辺部に集まってくることが考えられる。縁辺部から沖に向かって、両種とも分布密度は低くなる。*M. undulates*の68%, *F. aztecus*の62%は縁辺部から5 km以内に分布していた。両種の比較では、好適温度範囲の広い*F. aztecus*の方が、沿岸よりも水温の低い沖合での分布範囲が広く、20kmまで全体の82%が分布していた。

3) 生物現存量に対する影響

大阪湾の底層水とベントス現存量の関係について、城(1989)によると1976年に泉南海域の調査結果から、1年を通して溶存酸素量が3 mL/Lを下回ることがない南部沿岸域では、夏季のベントス現存量が冬季より多く、5月と比較しても減少量が少ない。また、7月の溶存酸素量がおよそ2.5mL/Lまで低下する中部沿岸域では、7月の現存量の低下が著しく、底質中の全硫化濃度も急増している。沖合の泥底質海域では、1年を通してベントス現存量が少なく、その大部分が多毛類である。溶存酸素量が1.5mL/Lに低下した7月には、無生物域になっていた。有山ら(1997a,b)は、大阪湾奥部の甲殻類と魚類の分布状態の季節変化と夏季の貧酸素化の関係をみるために、1993年11月～1996年2月にかけて2月, 5月, 8月, 11月に延べ10回, 12調査線で石桁網を15～20分間曳網して試料を採集した。また、8月には底層の酸素飽和度を測定した。8月の酸素飽和度は1994年が

1～22% (平均10.8%)、1995年が1～18% (平均7.4%) であり、両年とも強い貧酸素状態であった。採集した生物の種類数、個体数、湿重量をまとめたところ、貧酸素水塊の影響でいずれも8月が最小であったが、11月以降回復し、多くの場合5月に最大になった。更に採集された大型底生生物のうち主要種について夏季の生残状況を検討して、次の5タイプに分類した。① 移動能力はないが、貧酸素耐性が強いために大部分が生き残るもの (アカガイ)、② 移動能力が小さいかもしくはなく、貧酸素耐性が弱いために全滅するもの (テナガテッポウエビ、フタホシイシガニ、トリガイ)、③ 移動能力が中程度で、貧酸素耐性がやや強いために一部は移動または生き残るが、それ以外は死滅するもの (シャコ)、④ 移動能力が中程度で貧酸素耐性がやや弱いために一部は移動するが、残りは死滅するもの (サルエビ、イシガニ)、⑤ 移動能力が大きいため移動するが、貧酸素化が強い時には一部は死亡するもの (ヨシエビ、ガザミ、マコガレイ)。

風呂田 (1991) は、東京湾の表在性底生生物および底生魚類の優占種と底層水の溶存酸素量の関係を調べて、エビジャコ、イッカククモガニ、クシノハクモヒトデは1 mg/L以下、ハタタテヌメリ、ギンボは2 mg/L以下でみられないことから、底層水溶存酸素量の最低値が2 mg/L以上であれば東京湾奥部に侵入した大型表生底生生物は、周年にわたり生息できる可能性が高いと述べている。

また、瀬戸内海では、燧灘 (12測点) と播磨灘 (8測点) において貧酸素水塊形成前期 (6月20日～29日) と盛期 (8月24日～30日) で比較調査が行われた。溶存酸素量は、海底上0.5m層で前期の最大値5.33mL/Lから盛期の最小値1.07mL/Lに減少した。底生生物の種類数および生息密度は、溶存酸素量の低下に伴い指数関数的に減少した。溶存酸素量3.0mL/Lまでの測点では、10種類、150個体/0.1m²程度であったが、3.0mL/L以下の測点では、生息密度は17個体/0.1m²まで減少した。出現する種類もシズクガイ、ヨツバナスピオ、ミナミシロガネゴカイなど、汚濁に強い種に限られた (今林, 1983)。

貧酸素水が直接的に生物の大量へい死に繋がるのではなく、これが引き金となって二次的に大量へい死を引き起こすケースがある。柿野 (1986) は、東京湾の昭和50年～60年のアサリのへい死事例と貧酸素水塊の関係について検討した。その結果、

大規模な青潮が発生しても、必ずしもアサリの大量へい死が起きるとは限らなかった。また、全滅に近い大量へい死が起こった年は、資源量の多い年であった。これらのことから柿野は、青潮の影響を受けやすい場所でまずアサリのへい死が発生し、資源量が多いほどアサリのへい死によって水質が悪化し、小潮や静穏な天候などの要因が加わり、さらにへい死が拡大していくと述べている。

4. 貧酸素に対する生物実験

1) 貧酸素耐性実験

貧酸素耐性実験の結果を第3表にまとめて示した。

(社)日本水産資源協会 (1989) は、貧酸素耐性限界の判定には、止水式と流水式実験に分けて文献情報の結果をまとめている。このうち、貧酸素耐性限界の判定には、止水式については試験魚の致死後残存酸素濃度、流水式については試験魚の致死時酸素濃度を指標としている。この結果、致死後残存酸素濃度は37例で最大値はマダイの1.5mL/L、最小値はハタハタの0.2mL/Lであり、平均値は0.69mL/Lであった。一方、致死時酸素濃度 (20例) の最大値はマアジの1.39mL/L、最小値はギンボ、ムラソイ、メバル、マフグの0.17mL/Lであり、平均値は0.42mL/Lであった。

水生生物の貧酸素耐性実験は死亡、選好濃度、成長などの各項目について行われている。

(1) 魚類

Burton *et al* (1980) は、アメリカ Chesapeake 湾および Patuxent 河口域で採集した *Brevoortia tyrannus* (ニシン科, 平均体重18.1 g)、*Leiostomus xanthurus* (ニベ科, 6.9 g) の貧酸素耐性を検証した (水温28°C)。致死時間実験 (LT実験, 供試魚は1実験区あたり33～37尾) は、*B. tyrannus* を用いて行われた。当初6.0mg/Lあった水槽中の酸素濃度を1時間あたりそれぞれ1.00, 0.50, 0.25, 0.13, 0.08mg/Lの割合で減少させていき、LT 5, LT 50, LT 95を求めた。死亡に至る酸素濃度は、各実験区でおおむね0.4mg/Lであった。死亡に至る時間の中間値と酸素の減少率との間には、はっきりした逆相関の関係がみられた (相関係数0.99)。LT5, 50, 95の間で、値に大きな違いはみられなかった。これは、致死濃度に達するとほとんどの魚が一斉に死亡することを意味している。致死濃度実験 (LC実験, 供試魚30尾) は、上記2種の魚を使って行

丸茂・横田：貧酸素水塊の形成と生物影響

第3表 海産生物の貧酸素耐性実験結果

生物種	サイズ	実験項目	実験条件	実験結果	研究者
アユ稚魚	体重2.0-8.0g	増重 餌料効率 摂餌	止水式 1日無給餌 6日給餌 1日絶食	1. 酸素飽和度45%以下では増重率、餌料効率急激に減少した。 2. 増重量は45%以上では酸素量と関係なく一定な値を示すが、27%、35%では45%の時の1/2の値。同様に餌料効率も1/2~2/3程度の値であった。 3. 摂餌率は溶存酸素の増加とともに穏やかに低下した。	千葉(1998)
マコガレイ	全長4.5-7.2cm 体重0.98-4.97g	死亡 呼吸回数	流水式 1日以上絶食、4時間馴致 22.4-24.3℃	1. 酸素飽和度30%まではすべての個体が生存した。 2. 25%になると6尾中3尾が、19%では6尾全部が死亡した。 3. 49%以下の呼吸頻度は対照区と比較して1.5-1.6倍高かった。 4. マコガレイの半数致死酸素飽和度は23-26%であった。	矢持ら(1998)
マコガレイ	全長約30cm 体重約400g	選好実験	馴致20℃, 1時間 実験時間 20分	1. 酸素濃度2-3mg/L, 水温24-28℃の時が忌避行動の境目であった。 2. 酸素濃度1.0mg/L以下で異常挙動回数や移動回数が増加した。し始め、0.5mg/Lでは30分以内に行動不能に陥った。	関根(1997)
ニシン科魚類 ニベ科魚類	平均体重18.1g 平均体重6.9g	LC5, 50, 95 LT5, 50, 95	6mg/Lの酸素濃度を 1時間あたりそれぞれ 1.00, 0.50, 0.25, 0.13, 0.08mg/L (LT実験) 1.25, 1.00, 0.75, 0.50, 0.25mg/L (LC実験) 減少させた。	1. 死亡に至る酸素濃度はおおむね0.4mg/Lであった。 2. 死亡時間の中間値と酸素減少率の間には逆相関の関係がみられた。 3. 致死濃度に達するとほとんどの魚が一斉に死亡した。 4. LC値はニシン科魚類がニベ科魚類に比較して40-50%高かった。	Burton <i>et al.</i> (1980)
サルエビ	全長4.0-8.1cm 体重0.30-3.15g	死亡	酸素飽和度10-38% 20℃に24時間浸漬	1. 16-19%で半数が死亡、24-30%では全個体生存した。 2. 飽和度20%を下回ると死亡率は急激に増加した。	矢持、佐野(1992)
ヨシエビ クルマエビ ガザミ マハゼ	全長25-40mm, 体重0.18-0.68g 31-50mm, 0.13-1.0g 47-68mm, 5.8-17.4g 80-139mm, 6.2-25.5g	死亡	20℃に24時間浸漬	1. 甲殻類3種は酸素飽和度20-27%では全個体生存した。 2. 25℃の24時間後のLC50はヨシエビ7-12%以下、クルマエビ14-21%以下、ガザミ9-13%以下、マハゼ18-21%以下と推測された。	Yamochi <i>et al.</i> (1995)
ヨシエビ	頭甲長8.9cm	LC50 LT50 心拍数	0.5, 1.0, 2.0, 6.0mgO ₂ L ⁻¹ 22℃	1. LC50は0.77mgO ₂ L ⁻¹ , LT50は399分 2. 心拍数は1.0mgO ₂ L ⁻¹ 以下になると顕著に減少した。 3. 酸素勾配実験では30分後に90%の個体が酸素濃度の最も高いパート(3.0mgO ₂ L ⁻¹)に移動した。	Wu <i>et al.</i> (2002)
クルマエビ類	体重0.31-10.54g	LC50 LT50	水温15, 25, 35℃ 塩分15, 20, 25, 30	1. 半数致死酸素濃度は25℃で0.77mg/L, 15℃で1.19mg/L, 35℃では2.82mg/L 2. 半数致死時間は25.4(35℃), 29.25(15℃), 30.6(25℃) 3. サイズ別の半数致死時間は1g以下では30時間前後、10gでは数時間	Chen and Nan(1992)
クルマエビ類	体重35g	生残 成長 呼吸	2, 3, 4, 5.8mgL ⁻¹ 給餌条件, 50日接触 27-28℃, 32-34	1. 50日後の生残率は77-85% 2. 成長率は酸素濃度が高いほど高かった。 3. 酸素消費量は絶食時より摂餌時に高かった。	Rosas <i>et al.</i> (1998)
ガザミ類	メガロバ 稚ガニ1期	成長段階別 生残 変態	酸素飽和度1%以下, 10%, 20%, 25℃	1. 生残率, 変態率とも稚ガニのほうが感受性が高かった。 2. 無酸素状態で1時間接触させた場合メガロバでは98%, 稚ガニでは48%の個体が生存した。2時間接触では44%が死亡し, 56%が動かなくなった(正常海水に戻すとほとんどの個体は生き返った)稚ガニはほとんどの個体が死亡した。	Tankersley and Wiebe (2000)
アサリ	平均殻長25mm	死亡	止水式 貧酸素水0.36mg/L以下 硫化水素水27mg/L 20℃	1. 0.36mg/L以下の海水で4日間生存した。 2. 硫化物は3.7mg/Lで80%, 8.1mg/L以上で100%死亡した。 3. 貧酸素で衰弱したアサリは, 硫化水素に触れて死亡した。	萩田(1985)
アサリ	殻長約3cm	死亡	止水式(16.8~25.3℃) 酸素濃度0.50ppm 硫化ソーダ3, 5, 10, 20ppm	11月に採集したアサリは, 6月, 9月のアサリより貧酸素耐性が強い。これは夏場にグリコーゲンが減少するためと考えられる。	柿野(1982)
ムラサキガイ	殻長2.0-6.7cm	生存日数	止水式(0.8mL/L)	1. 生存日数は5日~15日(20℃), 7日~45日(10℃) 2. 殻長が大きくなるにつれて, 生存日数短くなった。 3. 致死濃度は20℃で殻長5.9cmで0.5mL/L, 1.7cmで0.1mL/L	平井・林(1986)
ヤマトシジミ	殻長稚貝約3mm, 成階15mm以上	死亡	止水式(10, 20, 30℃, 塩分5) 酸素濃度0.05以下, 0.5, 1.0, 1.5, 2.0, 3.0mg/L	1. 無酸素状態でも10℃, 20℃ではほとんど死亡しなかった(17日間)。 2. 30℃では成貝ではLT50 8日目, LT100 10日目 3. 長期間(30日)の影響では28℃で1.0mg/Lでは影響がみられなかったが, 1.5mg/L以上では影響がみられた。	中村ら(1997)
シズクガイ	殻長5-10mm	死亡 摂餌活動	低温実験(15℃) 高温実験(25℃)	1. 無酸素条件で25℃で1日間, 15℃で2日間生存した。 2. 酸素濃度1.3-1.4mg/Lでは摂餌活動が不活発になるが正常海水に戻すと摂餌活動を開始した。 3. 2.2-2.4mg/L以上では活発な摂餌活動を行った。	玉井(1993)
シャコ	体重30g	死亡	止水式 13.9~18.3℃, 34.49%	酸素飽和度20~30%で横転がみられ, 10%で死亡した。	矢沢・池田(1992)
シャコ	頭胸甲長18-31.3mm	死亡		酸素飽和度9.1~64.3%で活動不活発(個体により差がみられた)。 16.2~39.4%で腹肢を早く動かす行動, 4.5~11.0%で仮死状態	浜野・山元(2005)

われ、それぞれのLC5, LC50, LC95を求め、その結果から貧酸素耐性の閾値を求めた。なお、LC実験の酸素減少率は1時間あたり1.25, 1.00, 0.75, 0.50, 0.25mg/Lであり、接触時間は2, 8, 16, 24, 48, 72, 96時間の6段階を設定した。その結果、28°Cで*B. tyrannus*の96時間接触のLC値は、LC5, LC50, LC95でそれぞれ1.55, 1.04, 0.69 mg/Lであった。一方、*L. xanthurus*のLC値は、それぞれ0.81, 0.70, 0.60mg/Lであった。*B. tyrannus*のほうが*L. xanthurus*に比較して40~50%高い値であった。

矢持ら(1998)は、人工干潟の環境調査の一環として、1996年に大阪府栽培漁業センターで生産されたマコガレイ*Pleuronectes yokohamae*未成魚(全長4.5~7.2cm, 体重0.98~4.97g)を用いて、貧酸素水(酸素飽和濃度17~51%)に接触させた個体の24時間後のへい死率および1分間の呼吸回数を実験的に求めた。実験は、窒素曝気によって酸素濃度を一定範囲に維持した貧酸素水を用いて22.4~24.3°Cの暗条件下で行った。1組8尾でこのうち2尾は対照区として酸素飽和度92~93%の濾過海水を給水した。酸素飽和度30%(1.6mLO₂L⁻¹)まではすべてのマコガレイが生存したが、飽和度25%(1.3mLO₂L⁻¹)になると6尾中3尾が、飽和度19%(0.98mLO₂L⁻¹)では6尾全てが死亡した。対照区ではマコガレイのへい死はみられなかった。飽和度19~49%(0.98~2.5mL O₂L⁻¹)の貧酸素区と対照区の呼吸頻度をみると、飽和度49%以下の呼吸頻度は対照区と比較して1.5~1.6倍高くなった。今回の試験から、マコガレイの半数致死濃度は23~26%(1.3mLO₂L⁻¹)であった。彼らは人工干潟域周辺の浅海域が維持すべき酸素条件として夏季1日以上期間継続して飽和度30%(1.6mLO₂L⁻¹)を下回ることがなく、月平均として50%(2.6mLO₂L⁻¹)以上に保持されることが望ましいと述べている。

マコガレイを用いた選好濃度実験の例としては関根ら(1997)がある。実験魚(全長約30cm, 体重約400g, 採集地未記載)6尾を左右2つの水路を持つ実験水槽に移した後、20°Cの水温に1時間馴致させ、実験毎に2尾ずつ魚を投入し、左右2水路の関係を変化させた。ひとつの水路は常に酸素量8mg/L, 水温20°Cに設定し、もう一方の水路は酸素量1, 2, 3, 5mg/L, 水温16, 24, 28°Cにそれぞれ変化させた。この時のマコガレイの挙動をビデオ撮影し、口の位置を基準として、

1分毎の存在位置を記録した。実験時間は、それぞれ20分間であった。その結果、酸素濃度2~3mg/L, 水温24~28°Cの時に忌避行動を誘発する境界であった。更に、呼吸回数、異常挙動(痙攣、反る、鼻上げ)回数、移動回数に着目した実験では、酸素濃度1.0mg/L以下で異常挙動回数や移動回数が増加し始め、0.5mg/Lでは30分以内に行動不能になることが確認された。

魚類の成長に及ぼす影響実験としては、静岡県浜名湖産のアユ*Plecoglossus altivelis*の稚魚(体重2.0~8.0g)の成長に及ぼす溶存酸素の影響について、増重率、餌料効率、摂餌率の各項目の実験を行った(水温24~25°C)例がある(千葉, 1998)。試料は、1974年3月に静岡県浜名湖で採捕したアユ稚魚を用い、実験は1実験区あたり20尾の魚を收容し、1日無給餌で所定の溶存酸素量(平均酸素飽和度25.9~87.9%)に接触させた。その後、6日間給餌を行って飼育し、更に1日絶食させた後取り上げ、全長、体重を測定した。その結果、増重率、餌料効率は酸素飽和度45%以下では酸素量の低下と共に急激に低下するが、45%以上では55%に最大値があり、それ以上ではやや低下する傾向がみられた。増重率は、酸素飽和度45%以上では酸素量と無関係にほぼ一律の値を示すが、飽和度27%及び35%では酸素飽和度45%以上の場合の1/2程度の増重しか示さなかった。同様に、餌料効率も27%, 35%の実験区は、45%以上の実験区に比較して1/2~2/3程度の効率であった。摂餌率は、溶存酸素の増加と共に緩やかに低下し、増重率、餌料効率のように中程度の酸素量で最高値を示すことはなかった。また、給餌時の観察によると、酸素飽和濃度23.2~23.5%ではほとんど摂餌行動は示さず、25~30%でやや不活発な摂餌行動が認められ、40%以上では積極的な摂餌行動が観察された。すなわち、酸素飽和度45%程度を限度として、これ以上では増重率はほぼ一律であるが、これ以下では酸素量の低下とともに増重率の急激な低下および摂餌率の低下が認められたと述べている。

(2) 甲殻類

矢持・佐野(1992)が1989年10月, 11月, 12月および1990年11月に大阪湾谷川港で漁獲されたサルエビ*Trachypenaeus curvirostris*(全長4.0~8.1cm, 体重0.30~3.15g)を用いて酸素影響実験を行った。サルエビは1呼吸室あたり1~2尾收容し、

このような呼吸室を7～8組設定した(このうち、1～2組はコントロール)。実験は、窒素ガスで酸素濃度を一定濃度(酸素飽和度10～38%)に低下させた20°Cの海水に24時間浸漬させたサルエビのへい死状況を観察した。埋在基質として砂を敷いた場合、酸素飽和度16～19%で試料の半数がへい死したのに対して、24～30%では全個体が生存した。酸素飽和度が20%を下回ると、サルエビの死亡率は急激に増加した。また、種による比較実験としては1992年11月と1993年7月にヨシエビ *Metapenaeus ensis* (全長31～50mm, 体重0.13～1.0 g), クルマエビ *Penaeus (Marsupenaeus) japonicus* (25～40 mm, 0.18～0.68 g), ガザミ *Portunus trituberculatus* (47～68mm, 体重5.8～17.4 g) の幼生およびマハゼ *Acanthogobius flavimanus* (80～139mm, 6.2～25.5g) の甲殻類3種, 魚類1種について, 25°Cの低酸素水(平均酸素飽和度9～37%, 平均酸素濃度0.45～1.84mLO₂/L)に24時間浸漬させた後の死亡率を実験的に調べた。各呼吸室には1～2尾の個体を収容し, このような呼吸室を5～8組設定した。甲殻類3種は, 酸素飽和度20～27%(1.00～1.36mLO₂/L)では全個体生存していた。ヨシエビは7～12%(0.35～0.60mLO₂/L)で25%, 12～18%(0.60～0.85mLO₂/L)では8.3%の死亡率であり, クルマエビは8～11%(0.35～0.60mLO₂/L)で全ての個体が死亡したが, 飽和度14～21%では死亡率50%, 22～27%では死亡率20%であった。ガザミは飽和度25～30%(1.25～1.49mLO₂/L)では全個体生存していたが, 14～19%(0.69～0.96mLO₂/L)では17%, 9～21%(0.44～1.04mLO₂/L)では83%の死亡率であった。マハゼは飽和度8～13%(0.45～0.60mLO₂/L)で全個体が死亡した。これらの種では, 飽和度が20%に近づくとつれて死亡率は0～60%の間で変動したが, 21～24%(1.06～1.21mLO₂/L)の範囲では全ての個体は生存していた。これらの結果から, 25°Cにおける24時間後のLC₅₀に対する酸素飽和度はヨシエビ7～12%以下, クルマエビ14～21%以下, ガザミ9～13%以下, マハゼ18～21%以下であろうと推測している(Yamochi *et.al*, 1995)。

致死の他に心拍数や忌避行動を測定・観察した実験がある。Wu *et al.* (2002) は, 香港のMai Po Nature Reserveで採集したヨシエビ *Metapenaeus ensis* の稚エビ(平均頭甲長8.9cm)を用いて, 8時間接触時の半数致死酸素濃度(LC50), 0.5mg O₂L⁻¹の酸素濃度に接触させた時の半数致死時間

(LT50) および1分間あたりの心拍数を求めた。稚エビは15尾ずつそれぞれ0.5, 1.0, 2.0, 6.0 (コントロール) mgL⁻¹の濃度に8時間接触させ, 30分置きに酸素濃度と死亡個体を記録した(水温22°C, 塩分16)。その結果, LC50は0.77 mg O₂L⁻¹, LT50は399分であった。心拍数は酸素濃度の減少に伴い減少した。特に, 酸素濃度が1.0mg O₂L⁻¹以下になると顕著に減少した。更に, 彼らは, 稚エビの貧酸素に対する忌避行動を調査するための実験を行った(実験水温16°C)。最初の実験は, 稚エビが自由に出入りすることができる5つのパーツ(Z1～Z5)に仕切った水槽で行われた。各パーツとも7 mg O₂L⁻¹の酸素条件に40尾の稚エビをランダムに入れた。その結果, 30分後には約90%の個体は水槽の両端のZ1とZ5に同じくらいの割合で偏在した。次に, これら5つのパーツに酸素勾配をつけた(Z1 0.5mg O₂L⁻¹, Z5 3.0 mg O₂L⁻¹) 実験を行った。30分後, 約90%の個体は酸素濃度が最も高いZ5に移動した。

異なった水温・塩分での貧酸素耐性実験では, 台湾の基隆で採集した *Penaeus chinensis* の稚エビ5個体(0.31～0.40 g)をBOD瓶に1個体ずつ収容し, 死亡時の酸素濃度を測定して異なった水温(15, 25, 35°C, 塩分30), 塩分(15, 20, 25, 30, 水温25°C)で平均致死酸素濃度と平均致死時間を求めた実験がある(Chen and Nan (1992))。その結果, 致死酸素濃度の値が最も低かったのは水温25°Cで0.77mg/Lであり, 最も高かったのは35°Cで2.82mg/Lであった。15°Cはその中間の値で1.19 mg/Lであった。致死時間は35, 15, 25°Cの順に大きくなり, それぞれ25.4, 29.25, 30.67時間であった。一方, 塩分の違いによる致死酸素濃度は30が最も小さく(0.64mg/L), 15が最も大きかった(0.99 mg/L)。塩分20, 25はそれぞれ0.76, 0.79mg/Lで中間の値であった。致死時間は30.77～31.01時間の範囲であり, 4実験区であまり大きな違いはみられなかった。また, 彼らは様々なサイズの個体(0.31～10.54 g)で実験を行った結果, 致死酸素濃度の平均値は0.74±0.03mg/Lであった。致死時間はサイズが大きくなるに連れて減少した(1 g以下では30時間前後であったが, 10 gでは数時間であった)。

稚エビの貧酸素に対する生残および成長についての実験はRosas *et.al* (1998)が行った。メキシコ湾で採集したホワイトシュリンプ *Penaeus setiferus* の稚エビ(生後27日, 平均体重35±0.06mg)を使

用して、貧酸素に対する生残率、成長量についての実験を行った。稚エビはそれぞれ2, 3, 4, 5.8 mgL⁻¹の濃度に給餌条件で50日間接触させた(水温27~28°C, 塩分32~34)。実験に供した稚エビは1実験区あたり50尾であった。50日後の生残率は77~85%で、各濃度区で大きな違いはみられなかった。1日当たりの成長量は乾重量として酸素濃度2 mgL⁻¹で3.36mg, 3 mgL⁻¹で4.66mg, 4 mgL⁻¹で5.46mg, 5.8mgL⁻¹で6.02mgであった。酸素濃度が高いほど成長量は大きかった。

海産生物のなかには、形態的および生理的条件が急激に変化する時期に貧酸素に対する感受性が高くなるものがある。Tankersley and Wieber (2000)は、ブルークラブ(ガザミ類) *Callinectes sapidus* のメガロパ幼生とそれから変態した稚ガニI期の貧酸素に対する生残率と変態率について実験的に検証した。実験は無酸素(酸素飽和度1%以下)、酸素飽和度10%, 20%の3つの酸素濃度を設定した(水温25°C)。1実験区につきメガロパ幼生は20個体、稚ガニI期は10個体使用し、同様の実験を10回繰り返し行った。生残率および変態率ともに変態を経験した稚ガニI期の方が、メガロパ幼生に比べて感受性が高かった。生残時間の中央値は、無酸素時のメガロパ幼生1.31に対して稚ガニI期では0.99であった。同じく10%の時は4.00に対して2.07, 20%の時は12.29に対して7.17であった。メガロパ幼生を無酸素状態に1時間接触させても98%の個体は生残していたが、稚ガニI期を1時間接触させた場合の生残率は48%であった。2時間接触では、メガロパ幼生では44%が死亡し、56%は動かなくなった。稚ガニI期はほとんどの個体が死亡した。メガロパ幼生のうち7.5%の個体は、3時間の無酸素水の接触にも耐えた。動かなくなった幼生を正常海水に戻すと、ほとんどの個体は動き出した。飽和度40%および60%の海水に接触させた場合、100%海水に比較してメガロパ幼生から稚ガニI期への変態は遅れた。また、メガロパ幼生を飽和度20%の海水に、毎日4時間接触させると変態は遅れたが、2時間では遅れることがなかった。彼らは、通常カニ類では発育の進んだ個体ほど貧酸素耐性は高くなるが、稚ガニI期のように形態や生理条件が急激に変化する時には、一時期貧酸素耐性が減少すると述べている。

(3) 貝類

萩田(1985)は、アサリによる貧酸素および硫

化水素のへい死に対する影響実験を行った。試料は、1984年8月三重県英虞湾浜島地先で採集した。貧酸素水(酸素量0.36mg/L以下)と硫化水素水(硫化物量27mg/L)の2区を設けた(水温20°C)。アサリはそれぞれ1, 2, 3, 4日接触の4実験区を設けて貧酸素水や硫化水素水に接触した。接触後、正常海水に戻して、更に24時間放置した後、死亡率を求めた。供試個体数は、それぞれ10個体(平均殻長25mm)であった。貧酸素水では、死亡はみられなかった。硫化水素水では2日接触で30%, 3日接触で90%, 4日接触ではすべての個体が死亡した。そこで、硫化物量の濃度幅を拡げて0, 3.7, 8.1, 17.0, 69.2mg/Lの各濃度区について実験を行った。その結果、3.7mg/Lで80%, 8.1mg/L以上で100%死亡した。これらのことから、アサリは貧酸素条件からだけでは容易に死亡しないが、貧酸素条件で衰弱したアサリは微量の硫化水素に触れて死亡することが考えられると述べている。柿野(1982)は、東京湾船橋地先のアサリの青潮によるへい死原因を調査するため、貧酸素水および硫化ソーダの影響について、① 貧酸素水のみによるアサリのへい死までの時間を調べる実験、および② 貧酸素水中に硫化ソーダを一定濃度添加してアサリへの影響を調べる実験の2系列の実験を行った。酸素濃度は0.50ppm程度に設定したが、海水中の酸素量を3日間測定した結果では、初期濃度0.39ppmに対して3日後には0.78ppmになっていた。アサリは1980年6月7日(試料I), 9月25日(試料II), 11月27日(試料III)にそれぞれ採取した3cm前後の大きさのものを用い、供試個体数は各実験区それぞれ5個体であった。試料Iのアサリは96時間後からへい死が始まり、120時間後には80~100%がへい死した(水温24°C)。試料IIのアサリは48時間後からへい死が始まり、120時間後には全個体がへい死した(24.2~25.3°C)。一方、試料IIIのアサリは168時間経過しても全くへい死がみられなかった(16.8~18.5°C)。硫化ソーダの影響については、3, 5, 10, 20ppmの4実験区を設定した。試料Iのアサリでは10ppm区では80%, 20ppm区では100%へい死した(23.8~24.0°C)。試料II, IIIは0.5, 1.0ppmの設定濃度で実験を行ったが、試料IIでは0.5ppm区では60%, 1.0ppm区では100%へい死した(25.2~26.4°C)。試料IIIでは、へい死はみられなかった(18.3~21.0°C)。このようにアサリは採取時期によって、貧酸素耐性が大きく異なっていた。

このことに関して柿野は、アサリは4～7月にグリコーゲンを主体とする炭水化物含量が多く、8月～10月にかけて急減するので（佐伯・熊谷, 1982）、9月25日に採取したアサリが最も弱かったのは、このグリコーゲンが急激に減少している時期にあたったのではないかと推測している。

アサリ以外の貝類では、平井・林（1986）が1985年5月に神奈川県磯子で採集したムラサキイガイ *Mytilus galloprovincialis* の呼吸量におよぼす溶存酸素濃度の影響について実験を行った。材料は窒素ガスを通過させて溶存酸素濃度を0.8mL/L以下まで低下させた海水とともに100mLのゴム栓で密封された容器に封入し、死亡するまでの日数を記録した（水温10℃, 20℃）。生存日数は、水温20℃では5日間（殻長6.7cm）～15日間（殻長2.8cm）、水温10℃では7日間（殻長5.2cm）～45日間以上（殻長2.0cm）であり、いずれも殻長が大きくなるにつれて、生存日数が短くなる傾向を示した。これらの結果から、呼吸量に影響を与える溶存酸素濃度は、水温20℃では殻長5.9cmの個体で0.5mL/L、1.7cmの個体で0.1mL/Lであると報告している。また、中村ら（1997）は、汽水湖である宍道湖産のヤマトシジミ *Corbicula japonica* の貧酸素及び硫化水素耐性について実験を行った。試水（塩分5）の酸素濃度を無酸素（0.05mg/L以下）、0.5、1.0、1.5、2.0、3.0mg/Lと飽和状態の7実験区を設定した（水温10、20、30℃）。これらの試水を入れた容器にヤマトシジミを20個体ずつ収容して、死亡個体数の経時変化を調べた。無酸素状態では10℃、20℃では死貝はほとんどみられなかったが（17日間）、30℃では成貝でLT50は8日目、LT100は10日目であった。成貝（殻長15mm以上）と稚貝（殻長約3mm前後）の間には無酸素耐性に対する顕著な違いはみられなかった。酸素消費量は20℃より30℃で大きく、溶存酸素量が大きいほど酸素消費量が大きかった。貝の呼吸により溶存酸素量が無酸素状態になった場合、20℃では35日間は死亡しなかったが、30℃では10日間で全個体が死亡した。長期間（30日間）の影響については、水温28℃で1.0mg/L以下では生存に影響がみられたが、1.5mg/L以上では影響を受けなかった。

玉井（1993）は、夏季に底層水の貧酸素化が進行するような、富栄養化した内湾域に広く分布するシズクガイ *Theora fragilis*（殻長5～10mm）の貧酸素耐性について、低温実験（15℃、1992年5月26～30日）および高温実験（25℃、8月17～21日）

を行った。貧酸素影響については、死亡と生理活性の指標としての摂餌活動を調査した。試料は、広島湾厳島沿岸かき養殖場内で、低温実験では3月27日、4月7日、高温実験では7月24日に採集したものを使用し、それぞれ実験開始までは自然海水中で垂下飼育した。試料は、10mLのビーカー40個にシズクガイを1個体ずつ収容して、ビーカー10個を1組として各水槽に1組ずつを割り当てた。設定酸素濃度は、無酸素区（0.1mg/L）、貧酸素区Ⅰ（約1mg/L）、貧酸素区Ⅱ（約2mg/L）、飽和区（低温実験時8.17mg/L、高温実験時6.67mg/L）の4実験区を設定した。このうち、貧酸素区Ⅰ、Ⅱについては、実測値は設定値よりも0.2～0.4mg/L高くなった。結果は以下のようにまとめられる。
① 無酸素条件でも25℃で1日間、15℃で2日間生存できた。
② 酸素濃度1.3～1.4mg/Lでは摂餌活動が不活発となるが少なくとも4日間生存可能であり、かつ正常海水に戻すとただちに底泥に潜水し摂餌活動を開始することからみて、不可逆的な生理的傷害は受けていない。
③ 酸素濃度2.2～2.4mg/L以上では活発な摂餌活動を行うなど飽和時と同じような行動パターンをとることから、この程度の酸素濃度であれば永続的な生存が可能であると考えられた。

（4）口脚類

口脚類であるシャコ *Oratosquilla oratoria* について、矢沢・池田（1988）は、1988年2月に東京湾で採集した8個体（平均体重30g）を室内で15日間飼育した後、ポリエチレンシートを水面に密着させた容器に入れてシャコの状態を観察した。その結果、酸素飽和度20～30%（溶存酸素量1.20～1.77mL/L、水温14.0～14.2℃）でシャコの横転がみられ、10%（0.56mL/L、16.5℃）程度になるとへい死すると報告している。浜野・山元（2005）は、1996年8月22日に周防灘で採集したシャコを用いて酸素耐性実験を行った。実験に使用した個体は、頭胸甲長18.0～31.3mmであった。24時間エアレーションをした水槽に、中型個体では10個体、大型個体は6個体のシャコを収容した後、蓋をして密閉した。それから、30分毎に水温と溶存酸素量を測定した（水温20℃、25℃）。その結果、酸素飽和度9.1～64.3%で活動が不活発になった。活動が不活発になる飽和度は個体により大きな差がみられた。腹肢を早く動かす行動は16.2～39.4%で発現し、7.9～11.1%で麻痺・横臥し立ち

上がれない状態になった。仮死状態は4.5～11.0%でみられた。酸素消費量が増加しなくなる時の酸素飽和度の値（無活動余地酸素量）は20℃で32.1%，25℃で37.8%であった。

2) 海産生物の酸素消費量

海産生物の酸素消費量を第4表にまとめて示した。

(1) 魚類

山元ら (1987, 1990) は、マダイ *Pagrus major* (平均全長229mm, 平均体重200g, 44個体), アオハタ *Epinephelus awoara* (190mm, 98g, 24個体), カワハギ *Stephanolepis cirrhifer* (132mm, 52g, 49個体), キュウセン *Halichoeres poecilopterus* (179mm, 67g, 17個体), ハナオコゼ *Histrio histrio* (145mm, 85g, 18個体), ブリ *Seriola quinqueradiata* (204mm, 87g, 36個体), クラカケトラギス *Parapercis sexfasciata*

(126mm, 21g, 36個体), カサゴ *Sebastes marmoratus* (79mm, 9g, 44個体), ネズミゴチ *Repomucenus richardsonii* (173mm, 22g, 36個体), トラフグ *Takifugu rubripes* (93mm, 18g, 26個体) の10種の硬骨魚類を用いて酸素消費量を測定した。水温条件は、24.7～27.7℃であった。正常状態（酸素飽和度94.5～100.2%）における酸素消費量は、ブリ4.96mL/min./kg, カワハギ2.48, マダイ2.14, クラカケトラギス2.13, カサゴ2.01, トラフグ2.00, キュウセン1.51, ネズミゴチ1.33, アオハタ1.32, ハナオコゼ1.12の順であった。測定した魚類のなかではブリが最も高く、ハナオコゼが最も低い値であった。この順番で各魚種の基礎代謝量が大きいと考えられる。この正常状態から窒素ガスによって酸素量を1時間毎に5段階（酸素量未記載）に順次低下させ、5段階目の低下開始から60分後に窒素ガスを止め、空気で3分間爆気して酸素飽和濃度を正常の値に回復させて回復期の10分後お

第4表 海産生物の酸素消費量実験結果

生物種	平均体長 (mm)	平均体重 (g)	酸素消費量 (mL/kg./hr.)	測定条件	研究者
マダイ	229	200	128	26.6℃	山元ら(1987)
アオハタ	190	98	79	25.9℃	山元ら(1987)
カワハギ	132	52	149	27.7℃	山元ら(1987)
キュウセン	179	67	91	26.5℃	山元ら(1987)
ハナオコゼ	145	85	67	27.1℃	山元ら(1987)
ブリ	204	87	298	26.0℃	山元ら(1990)
クラカケトラギス	126	21	128	26.5℃	山元ら(1990)
カサゴ	79	9	121	26.1℃	山元ら(1990)
ネズミゴチ	173	22	80	24.7℃	山元ら(1990)
トラフグ	93	18	120	25.7℃	山元ら(1990)
シロギス	137 137.5 138.5 136	33.2 34.2 34.4 32	292 340 482 562	20℃ 23℃ 26℃ 29℃	城戸・木下(1985) 城戸・木下(1985) 城戸・木下(1985) 城戸・木下(1985)
ウシエビ			150	20℃	桑原ら(1985)
サルエビ			130 220 140 520	20℃, 馴致1時間未満 25℃, 馴致1時間未満 20℃, 馴致6時間以上 25℃, 馴致6時間以上	矢持・佐野(1992)
ホワイトシュリンプ (乾重量)		0.6-1.5	1203 2252 4140 4399	28℃, 絶食時, 酸素濃度 1.4mL/L 2.1mL/L 2.8mL/L 4.1mL/L	Rosas <i>et al.</i> (1998)
シャコ	18.0-31.0 18.8-31.3		65.7 117.5	20℃ 25℃	浜野・山元(2005)
マナマコ		130.5	5.39 1.85 4.21 2.16 3.68 1.67	18℃, 酸素飽和度38.1～100% 18℃, 酸素飽和度10.7% 14℃, 酸素飽和度38.4～100% 14℃, 酸素飽和度13.0% 9.9℃, 酸素飽和度27.5～100% 9.9℃, 酸素飽和度13.7%	山元(1992)

よび60分後に酸素消費量の測定を行った。低酸素下ではある酸素飽和度までは正常状態と同様な酸素消費量が維持されるが、ある飽和度以下に低下すると酸素消費量も低下してくる。その飽和度は魚種により異なり、マダイ、キュウセンでは50%、アオハタでは25%であった。窒息死を起こす飽和度についてみると、ブリは35%で窒息死する個体が出てくるが、正常状態での酸素消費量が少ないハナオコゼ、アオハタ、キュウセン、カサゴでは飽和度が10%程度まで低下しても窒息死は起こらなかった。ただ、ブリでは試験個体のうち25%が窒息死するような飽和度でも、生存している個体は正常状態とほぼ等しい酸素消費量を示している。これらのことから、ここで試験を行った魚種のうち多くは、低酸素下においては代謝量を下げ酸素消費量を減少させると考えられる。これらの魚種を低酸素状態から酸素飽和した状態に戻すと、酸素消費量が著しく増加したことから、低酸素下においては嫌氣的呼吸に陥っていたと考えられる。一方、ブリにはこのような低酸素下で代謝量を下げるメカニズムがなく、嫌氣的呼吸に陥って窒息死する魚種であることが考えられると述べている。

城戸・木下（1985）は、1983年7月29日に水温の違いによるシロギスの酸素消費量を測定した。試料には天然魚を飼育・産卵させ、その後10ヶ月養成したシロギス（体長134~139mm、体重31.2~35.2g）を使用した。水温は20、23、26、29°Cの各実験区を設定した。供試個体数は、20、23、26°C区ではそれぞれ10尾ずつ2セット、29°C区では9尾と8尾の2セットであった。止水条件により、10分間隔で数回溶存酸素量を測定した。測定の結果、酸素消費量は20°C区では240~344（平均292）mL/kg・hr.、23°C区では313~367（平均340）mL/kg・hr.、26°C区では470~498（平均482）mL/kg・hr.、29°Cでは634、490（平均562）mL/kg・hr.であった。この水温範囲では水温が高くなるほど酸素消費量は増加した。

（2）甲殻類

桑原ら（1985）は、台湾省水産試験所東港分所において人工ふ化・養成したウシエビ*Penaeus monodon*（体重10~18g）を使用し、水温20°C、30°C、塩分10、20、30の組み合わせによる酸素飽和度と酸素消費量との関係を求めた。実験は密閉流水式の8.9Lの水槽に2尾ずつを入れ、実験水

槽通過前後の溶存酸素量を測定して酸素消費量を求めた。その結果、水温20°Cでは、各塩分区とも酸素消費量は酸素飽和度が50%まではほとんど安定して0.15mL/g・hr前後で安定していた。一方、30°Cでは、酸素飽和度が50%以下になると、酸素消費量の顕著な低下がみられた。塩分10では概ね0.3~0.5mL/g・hrの範囲にあり、酸素飽和度の低下に伴い酸素消費量の減少がみられた。塩分20では、酸素消費量は0.1~0.5mL/g・hrの範囲にあり、酸素飽和度の低下に伴う酸素消費量の減少傾向は塩分10のケースと比べて顕著であった。塩分30では0.2~0.5mL/g・hrの範囲にあり、溶存酸素量2.5mL/Lで最も高い酸素消費量が得られた。以上の結果から、水温30°Cでは塩分の広い範囲にわたって酸素飽和濃度50%以下で溶存酸素レベルの低下に伴う酸素消費量の減少が顕著であることが明らかになった。この傾向は水温20°Cではみられなかった。桑原らは、ウシエビは一定の酸素濃度レベルに臨界点を持つ酸素調節型の種であると述べている。矢持・佐野（1992）は、1989年9月、12月および1990年11月に大阪湾谷川港で漁獲後1または2時間のサルエビ*Trachypenaeus curvirostris*（全長3.2~7.5cm、体重0.25~3.40g）について酸素消費速度を測定した。サルエビは呼吸室にそれぞれ1尾収容した。水温は20°Cおよび25°Cで暗条件とし、埋在基質として砂を置いた。また、実験と同じ条件下で酸素飽和濾過海水を流して、1時間未満および6時間以上の2段階の馴致を行った。酸素消費速度は、馴致が1時間未満のものでは20°Cの平均値は $1.3 \times 10^{-1} \text{ mL O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 、25°Cの平均値は $2.2 \times 10^{-1} \text{ mL O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 、6時間以上経過したものでは20°Cの平均値は $1.4 \times 10^{-1} \text{ mL O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 、25°Cの平均値は $5.2 \times 10^{-1} \text{ mL O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ であった。20°Cと25°Cで同一個体を用いた実験区で消費速度を比較した場合、25°Cでは20°Cに比べて1.8~5.4倍速かった。Rosas *et al*（1998）はメキシコ湾で採集したホワイトシュリンプ*Penaeus setiferus*の稚エビ（体重0.6~1.5g）を使用して酸素消費量を求めた。酸素消費量は、20尾のエビで個々に測定した（28°C）。絶食させたエビを250mLの容器に収容し、容器の入口と出口の酸素濃度の差により酸素消費量を測定した。エビはその後給餌させて、9時間後まで毎時酸素消費量を測定した。酸素消費量は、絶食時より摂食時で大きかった。絶食時には、酸素濃度が高いほど酸素消費量は大きかった。絶食時には、酸素

濃度 2, 3, 4, 5.8mgL⁻¹で、酸素消費量はそれぞれ1.72, 3.22, 5.92, 6.29mg g⁻¹・dw・h⁻¹であった。酸素消費量は摂餌後急激に増加し、2mgL⁻¹区では3時間後に、その他の酸素濃度区では2時間後に最大値になったが、その後減少して7時間後には実験を開始した時のレベルに戻った。摂食時の酸素消費量の最大値は、酸素濃度 2, 3mgL⁻¹では大きな違いはなくそれぞれ5.59, 5.03mg・g⁻¹・dw・h⁻¹であった。一方、4, 5.8mgL⁻¹に接触した場合はこれより高い値がみられ、それぞれ8.38, 8.08mg・g⁻¹・dw・h⁻¹であった。

(3) その他

浜野・山元 (2005) は1996年8月22日に周防灘で採集したシャコ *Oratosquilla oratoria* を用いて20℃と25℃の時の酸素消費量を測定した。安静時の酸素消費量は20℃ 0.094mg/h・g, 25℃で0.168mg/h・gであった。25℃では20℃の時に比較して約1.8倍高い値であった。マナマコ (クロナマコ, *Stichopus japonicus*) については、1990年12月5日～7日 (水温18.1℃), 12月19日～21日 (14.0℃), 1991年1月8日～11日 (9.9℃, 29.0℃) でそれぞれ20例の測定を行った。試料は、豊前海で底引き網によって採集した平均体重130.5gのマナマコ120個体を用いた。実験は、呼吸室にマナマコ1個体ずつ収容して流入水と流出の差で酸素消費量を測定した。その結果、酸素飽和度100%前後の酸素消費量を正常値とすると、水温18.0℃では、酸素飽和度38.1 (溶存酸素量2.14mL/L) ～100 (5.71mL/L) %まではほぼ正常値 (0.0000898 mL/min・g) を維持したが、10.7% (0.60mL/L) まで減少すると、0.0000308mL/min・gと約30%まで減少した。水温14℃では、正常値は0.0000701 mL/min・gを示し、この値を38.4%まで維持したが、13.0% (0.78mL/L) になると0.0000360mL/min・g約半分に低下した。同じく水温9.9℃では、27.5% (1.79mL/L) まで正常値0.0000614mL/min・gを示したのに対して、13.7% (0.89mL/L) では0.0000278mL/min・g約半分に低下した。正常な酸素消費量が維持される酸素飽和濃度は、14～18℃では38%であり、9.9℃では27.5%であった。すなわち、マナマコでは水温が低下すると低酸素の影響を受けにくくなると述べている (山元 (1992))。

まとめ

1. 貧酸素水塊の形成と貧酸素が生物に与える影響実験についての知見を整理した。
2. 夏季の貧酸素水塊の形成は、従来表層での水温上昇による成層の形成が主な原因と考えられていたが、近年では沿岸域での塩分の密度差により生じる密度流の一種であるエスチュアリー循環流が大きな役割を果たしていることがわかってきた。
3. 沿岸域では風がエスチュアリー循環流に大きな影響をおよぼしており、例えば大阪湾の場合、南西風が吹くと補償流によりエスチュアリー循環流を弱めるような方向に働き貧酸素化しやすいような状況になることがわかった。
4. 従来、海域の貧酸素状況は夏季には長期間続くものと考えられていたが、連続調査の結果から貧酸素水塊は風や潮汐などの影響によって比較的短期間に崩壊・再生の過程を繰り返していることがわかった。
5. 野外における生物の貧酸素に対する逃避行動を解析した結果、多くの場合酸素が充分ある海域まで逃避せずに貧酸素水塊の縁辺部までに止まっていることがわかった。
6. 貧酸素の生物に対する影響については実験の結果、比較的貧酸素に強い貝類以外では概ね3.0mL/L (4.29mg/L) 以下になるとなんらかの影響が出てくることが明らかになった。
7. 生物の種類別には、一般に魚類、甲殻類・棘皮動物、多毛類、軟体類の順で貧酸素に対する感受性が高いようである。

謝辞

本稿を校閲して貴重なご意見・ご示唆をいただいた東京大学名誉教授 沖山宗雄先生、(財)海洋生物環境研究所 清野通康博士、木下秀明博士、土田修二博士、道津光生博士の諸氏に感謝の意を表します。また、本稿は水産庁委託の平成18年度川上から川下に至る豊かで多様性のある海づくり委託事業 漁場環境再生発電所取放水活用調査事業報告書のなかの既往知見調査をベースにして、その後の研究結果を追加して手を加えてまとめたものである。

引用文献

- 阿部 淳・松永信博・児玉真央・徳永貴久・安田秀一 (2003).
有明海西部海域における高濁度層の形成と酸素消費過程. 海岸工学論文集, **No.50**, 966-970.
- 有山啓之・矢持 進・佐野雅基 (1997a). 大阪湾湾奥部における大型底生動物の動態について
I. 甲殻類と魚類の種類数・個体数・湿重量の季節変化, 沿岸海洋研究, **35** (1), 75-82
- 有山啓之・矢持 進・佐野雅基 (1997b). 大阪湾湾奥部における大型底生動物の動態について
II. 主要種の種類数・分布・体長組成の季節変化. 沿岸海洋研究, **35** (1), 83-91
- Burton, D.T., Richardson, L.B., and Baden, S.P. (1980). Effect of oxygen reduction rate and constant low dissolved oxygen concentrations on two estuarine fish. *Trans. American Fish. Soc.*, **No.109**, 552-557
- Chen, J.C. and Nan, F.H. (1992). Effects of temperature, salinity and ambient ammonia on lethal dissolved oxygen of *Penaeus chinensis* juveniles. *Comp. Biochem. Physiol*, **101C** (3), 459-461
- 千葉健治 (1988). アユの成長に及ぼす溶存酸素の影響について. 日本水産学会誌, **54** (2), 175-181.
- Craig, J.K. and Crowder, L.B. (2005). Hypoxia-induced habitat shifts and energetic consequence in Atlantic croaker and brown shrimp on the Gulf of Mexico shelf. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **No.294**, 79-94.
- Diaz, R.J., Neubauer, R.J., Schaffner, L.C., Pihl, L. and Moore, C.J. (1992). Continuous monitoring of dissolved oxygen in an estuary experiencing periodic hypoxia and the effect of hypoxia on macrobenthos and fish. *Sci. Total Environ. Suppl.*, 1055-1068.
- 藤原建紀・澤田好史・中辻啓二・倉本茂樹 (1994). 大阪湾東部上層水の交換時間と流動特性—内湾奥部にみられる高気圧性渦—. 沿岸海洋研究ノート, **31** (2), 227-238.
- Fujiwara, T., Takahashi, T., Kasai, A., Sugiyama, Y. and Kuno, M. (2002). The role of circulation in the development of hypoxia in Ise Bay, Japan. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.*, **54** (1), 19-31.
- 藤原建紀・岸本綾夫・中嶋昌紀 (2004). 大阪湾の貧酸素水塊の短期的および長期的変動. 海岸工学論文集**No.51**, 土木学会, 931-935.
- 藤原建紀 (2007) 河口域および内湾域におけるエスチュアリー循環流. 沿岸海洋研究, No.44 (2), 95-106.
- 藤原建紀・中嶋昌紀 (2007) 大阪湾の貧酸素化状況の長期変動. 日本海洋学会大会講演要旨集 (秋季), 94.
- 福島武彦 (2000) 閉鎖性海域の貧酸素化現象の改善手法に関する研究. 環境研究助成・成果概要集 第19回大気・水質・廃棄物・地球環境・生態影響・有害大気, 7-8.
- 風呂田利夫 (1987) 東京湾における青潮の発生. 水質汚濁研究, **10** (8), 470-474.
- 風呂田利夫 (1991). 東京湾内湾底生動物の生き残りと繁栄. 沿岸海洋研究ノート, **28** (2) 160-169.
- Gray, J.S., Wu, R.S. and Or, Y.Y. (2002). Effects of hypoxia and organic enrichment on the coastal marine environment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **No.238**, 249-279.
- 萩田健二 (1985). 貧酸素水塊と硫化水素水のアサリのへい死に与える影響. 水産増殖**33** (2), 67-71.
- 浜野龍夫・山元憲一 (2005). 漁場におけるシャコの分布や資源量に影響する2つの要因, 走流性と貧酸素耐性に関する研究. 水産大学校**53** (3), 117-129.
- 平井明夫・林 智草 (1986). 低酸素海水中におけるムラサキイガイの酸素消費量と生存日数. 付着生物研究**6** (1), 31-34.
- 星加 章・谷本照巳 (1995) 大阪湾における底層環境の酸素消費速度. 中国工業技術研究所報告, 39-44.
- 今林博道 (1983). 底生動物群集に及ぼす貧酸素水塊の影響. 日水誌**49** (1), 7-15.
- 入江政安・中辻啓二・西田修三 (2004) 大阪湾における貧酸素水塊の挙動に関する数値シミュレーション. 海岸工学論文集**No.51**, 土木学会, 926-930.
- 入江政安・中辻啓二・西田修三・石垣衛・窪田勇輝 (2006) 人工構造物に囲まれた水域におけるDOおよび栄養塩の時空間分布特性. 水工学論文集 **No.50**, 1411-1416.
- 入江政安 (2007). 大阪湾の貧酸素水塊. 瀬戸内海

- No.50**, 33-38.
- 石井光廣・加藤正人 (2005) 東京湾の貧酸素水塊分布と底びき網漁船によるスズキの漁獲位置の関係. 千葉水研報告, **No. 4**, 7-15.
- 城久 (1989) 大阪湾の貧酸素水塊. 沿岸海洋研究ノート, **26** (2), 87-98.
- 海洋生物環境研究所 (2008) 平成18年度 水産庁委託漁場環境再生発電所取放水活用調査事業報告書, 188pp.
- 海洋生物環境研究所 (2009) 平成19年度 水産庁委託漁場環境再生発電所取放水活用調査事業報告書, 177pp.
- 柿野 純 (1982). 青潮によるアサリへい死原因について 貧酸素水および硫化物の影響. 千葉県水産試験場報告, **No.40**, 1-6.
- 柿野 純 (1986). 東京湾奥部における貝類のへい死事例特に貧酸素水の影響について. 水産土木**23** (1), 41-47.
- 城戸勝利・木下秀明 (1985). シロギス幼魚の成長と酸素消費量に及ぼす水温の影響. 海生研報告**No. 4**, 1-20.
- 小林良則 (1993) 東京湾における低酸素水域の分布と小型底びき網の漁獲量の関係. 神奈川県水産試験場報告, **No.14**, 27-39.
- 神菌真人・江藤拓也・荒田敏生 (1994) 貧酸素水塊被害防止対策事業 - 貧酸素水塊予察モデルと漁業被害防止技術の開発研究 -. 福岡水産海洋技術センター事業報告, 1993, 409-415.
- 神菌真人・江藤拓也・佐藤博之 (1995) 貧酸素水塊被害防止対策事業 - 貧酸素水塊予察モデルと漁業被害防止技術の開発研究 -. 福岡水産海洋技術センター事業報告, 1994, 1-25.
- 桑原 連・秋本 泰・平野礼次郎 (1985). ウシエビの酸素消費量に関する研究. 水産増殖, **33** (1), 1-6.
- 三重県水産技術センター (1994) 貧酸素水塊発生機構の解明 英虞湾立神浦における貧酸素水塊発生機構の解明及び被害防止技術開発に関する研究—IV. 平成5年度貧酸素水塊被害防止対策事業報告書, 35pp.
- 中村幹雄・品川 明・戸田顕史・中尾 繁 (1997). ヤマトシジミの貧酸素耐性, 水産増殖, **45** (1), 9-15.
- (社)日本水産資源保護協会 (1989). 漁場環境容量策定事業報告書 (第1分冊)
- Phil, L, Baden, S.P. and Diaz, R.J (1991) Effects of periodic hypoxia on distribution of demersal fish and crustacean. *Mar. Biol.*, **No. 108**, 349-360.
- Rosas, C., Martinez, E., Gaxiola, G., Brito, R., Diaz-Iglesia, E. and Soto, L.A (1998). Effects of dissolved oxygen on the energy balance and survival of *Penaeus setiferus* juveniles. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **No.174**, 67-75.
- 佐伯和正・今富幸也・田中克正・古谷誠治・鳥居和彦 (1984). 公共用水域の富栄養化に関する調査研究 (第2報) - 徳山湾における底泥の酸素消費と酵素活性について -. 山口公害センター年報, 138-139.
- 佐伯清子・熊谷 洋 (1982). アサリの成長にもなう一般成分および無機成分の変動. 日水誌, **48** (2), 201-203.
- 佐野雅基・矢持 進・有山啓之 (1995) 淀川河口域底層における酸素飽和度の短期変化 (短報). 大阪府立水産試験場報告, **9**, 77-79.
- 佐々木昇平・入江政安・西田修三・中辻啓二・中道正人 (2004) 尼崎西宮芦屋港における貧酸素水塊の季節変動; 2002年・2003年調査. 土木学会第59回年次学術講演会 (平成16年9月), 319-320.
- 関根雅彦・上浦慎太郎・山本義男・浜田悦之・浮田正夫 (1997) 沿岸開発に伴う貧酸素水塊発生がマコガレイの挙動に与える影響の実験的研究. 環境工学研究論文, **No.34**, 239-247.
- 清水 徹・井澤博文・伊達悦二 (1989). 広島湾における底泥の酸素消費. 水質汚濁学会講演集, **No.23**. 345-346.
- 鈴木輝明・青山裕晃・甲斐正信・今尾和正 (1998). 底層の貧酸素化が内湾浅海底生生物群集の変化に及ぼす影響. 海の研究, **7** (4), 223-236.
- Tankersley, R.A., Wieber, M. G. (2000). Physiological responses of postlarval and juvenile blue crabs *Callinectes sapidus* to hypoxia and anoxia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **No.194**, 179-191.
- 竹脇 博 (1986). 東京湾における底泥も酸素消費量と全硫化物 (遺稿). 千葉県水産試験場研究報告, **No.44**, 83-86.
- 玉井恭一 (1993). シズクガイの貧酸素耐性. 日水誌, **59** (4), 615-620.
- 田辺 伸・古畑和哉・木戸英昭 (1993). 連続水質観測装置を用いて得られた青潮の消長と発生の予兆現象について. 千葉県水産試験場研

- 究報告, **51**, 55-62.
- 宇野木早苗 (1998). 内湾の鉛直循環流量と河川流量の関係. 海の研究, **No.7**. 283-292.
- Wu, R.S.S., Lam, P.K.S. and Wan K.L. (2002). Tolerance to, and avoidance of, hypoxia by the penaeid shrimp (*Metapenaeus ensis*). *Environ. Poll.*, **No.118**, 351-355.
- 山森邦夫 (1978) アイナメ・マコガレイの呼吸・心拍活動に及ぼす環境条件の影響. 昭和53年度日本水産学会春季大会講演要旨集, 112.
- 山本 潤・武内智行・中山哲厳・田端真一 (1995). 漁港内における溶存酸素濃度の変動機構のための現地調査. 海岸工学論文集, **42** (2), 1186-1190.
- 山元憲一・細本 誠・上村達也 (1987). 低酸素下におけるマダイ, アオハタ, カワハギ, キュウセン, ハナオコゼの酸素消費量の変化. 水産増殖, **35** (3), 143-146.
- 山元憲一・廣中孝始・山下秀幸・綿石慶太 (1990). 低酸素下におけるブリ, クラカケトラギス, カサゴ, ネズミゴチ, トラフグの酸素消費量の変化. 水産増殖, **38** (1), 35-39.
- 山元憲一 (1992). マナマコの酸素消費に及ぼす低酸素と水温の影響. 水産増殖, **40** (3), 313-316.
- 矢持 進・佐野雅基 (1992) 大阪湾谷川港における溶存酸素濃度の変動とサルエビのへい死について. 水産海洋研究, **56** (1), 1-12.
- Yamochi, S., Ariyama, H. and Sano M. (1995). Occurrence and Hypoxic Tolerance of the Juvenile *Metapenaeus ensis* at the Mouth of Yodo River, Osaka. *Fishery Science*, **61** (3), 391-395.
- 矢持 進・有山啓之・佐野雅基 (1998). 大阪湾湾奥沿岸域の環境修復一堺泉北港干潟造成予定地周辺の水質・底質ならびに底生動物相とマコガレイの貧酸素に対する応答一. 海の研究 **7** (5), 293-303.
- 柳 哲雄 (1989) 貧酸素水塊のまとめ. 沿岸海洋研究ノート, **26** (2), 141-145.
- 矢沢敬三・池田文男 (1988) 東京湾における低酸素水の分布およびシャコと溶存酸素量の関係. 神奈川県水産試験場報告, **No.9**, 95-100.
- 米田佳弘・吉田 司・小山善明 (2003) レーダー画像解析による大阪湾のマアナゴ漁場の変動把握. 水産海洋研究, **67** (1), 1-8.