高温条件がアサリ稚貝の生残に与える影響の定量化

藤井 暁彦^{1),*}
田中 憲一¹⁾

道山 晶子¹⁾
横山 佳裕¹⁾

Quantification of Effect of High Temperature on Survival Ability of the Juvenile of Manila Clam

Akihiko FUJII^{1),*}, Akiko MICHİYAMA¹⁾, Ken-ichi TANAKA¹⁾ and Yoshihiro YOKOYAMA¹⁾

¹⁾ Kyushu Environmental Evaluation Association, Matsukadai 1-10-1, Higashi-ku, Fukuoka 813-0004, Japan

Abstract

The ground temperature of the Wajiro tidal flat rises up to 40 °C in summer, and this high-temperature condition becomes one of the mortality factors of Manila clams. It was noted in a previous study that Manila clams die at 35 °C or higher, but there are few findings on the percentage of surviving individuals being related to the exposure time to a high-temperature condition. Hence, we carried out a high-temperature exposure experiment of clams, and formulated a survival rate as a function of temperature and exposure time. The formula derived from the experiment in the laboratory and the observation results of temperature and density of clams in the field was indicated the possibility that high-temperature condition was one of the survival factors of clams. It was considered to be valuable as a formula to quantitatively estimate the decrease in a clam population in relation to temperature and time.

Keywords: Manila clam; Juvenile; High-temperature condition; Survival rate; Quantification

1. はじめに

アサリは、我が国の主要な水産資源であるとともに、潮干狩りの対象、鳥の餌資源としても重要である¹⁾。1980年代半ばから1990年代にかけて、全国各地の干潟や浅海域では、アサリ資源の減少が報告され、その要因として埋立・干拓等による生息地の喪失のほか、乱獲、食害、環境悪化等が挙げられている^{1, 2)}。

我々が山口湾や博多湾のアサリ資源の動態を調査した結果^{3, 4)}によると、食害や乱獲（人による取り出し）、冬季に強くなる波浪とともに、夏季の干潟の高温条件が資源の減少要因となっていた。2009年6月～11月に実施した殻長0.4～1 mm程度の着底稚貝の密度変化と干潟温度を毎時測定した結果³⁾では、干潟温度が35 °Cを超えない低地盤域（冠水率98%）では着底稚貝の初期生残率が約11%に対し、温度が約38 °Cまで上昇する高地盤域（冠水率64%）では生残率が2%と低く、干潟に加入した直後の着底稚貝では高温条件が生残に影響していると考えられた。この高温条件が干潟等の野外のアサリ生息場で起こる原因は、干潮時に干潟底質が日射で暖められることによるものであり、高温となりやすい高地盤域では食害や波浪などとともに高温条件がアサリの主な減少要因になっていると推定される。

このような高温度とアサリ個体の斃死との関連につい

ては、これまでも成貝や稚貝の耐性実験の結果が報告されており、その閾値は概ね35～40 °Cとされている^{6～8)}。しかし、これら報告は、閾値の特定に留まり、高温に暴露されたアサリが時間の経過とともに、どの程度の割合で生残するかを明らかにした報告はない。このため、野外の干潟等における高温条件がアサリ資源をどの程度減耗させているかを定量的に再現することができず、高温への対策の有効性も定量的に評価することが難しい。

本研究では、高温条件によるアサリ資源の減耗の程度を評価するため、アサリ稚貝を用いた高温暴露実験を行い、その結果を再現する温度とアサリ生残率との関係を定量化することを目的とした。

2. 方法

2.1 高温暴露実験

高温暴露の方法は、温度設定した水槽に試験個体を入れた容器を浮かべる方法とした（図1）。水槽（縦21 cm × 横28 cm × 高さ10 cm）の深さ5 cmまで海水を満たし、サーモスタットに接続したヒーターで設定温度まで加温し、緩やかなエアレーションで水を攪拌させた。この水槽に、海水を深さ1 cmほど入れたアルミ製の容器（直径6.5 cm × 深さ3 cm）に実験個体（アサリ稚貝）を10個体以上（10～21個体、平均14個体）収容したセットを、6セット浮かべた。アルミ容器を浮かべた時点を

1) 一般財団法人九州環境管理協会 〒813-0004 福岡市東区松香台 1-10-1

* 連絡先: fujii@keea.or.jp

図1 高温暴露実験装置の模式図

試験開始とし、同じアルミ製容器に入れた温度ロガーで暴露温度を5分間隔で自動記録した。

暴露実験の温度は、アサリ成貝の成長が最も良いとされる25℃⁷⁾と、成長の上限値とされる30℃⁹⁾から数時間で斃死する温度の40℃^{6, 7)}までを2℃刻みで設定することとした。なお、暴露実験では25℃のアルミ容器内の海水が40℃になるまでには約15分かかった。

実験に用いたアサリ稚貝は2013年5月に種苗生産された個体を譲り受け、ダウンウェリング法により海水を循環させた容器内で、種苗用の植物プランクトンを餌として与えながら25℃の海水中で約1週間飼育した。暴露実験中は、無給餌で実験を行い、1日内で実験を完了させた。

試験に用いたアサリの殻長は、平均1.1 mm（標準偏差0.25 mm, 63個体測定）であり、これは浮遊幼生が着底して1カ月ほど成長したと見積もられる大きさ¹⁰⁾であった。

実験時間は、日中の干潮時に温度が上昇することを想定した8時間までとし、開始から1, 2, 3, 4, 6, 8時間後にアルミ容器のセットをひとつずつ取り出し、すみやかに容器を25℃の水槽内に戻した後、実体顕微鏡下で両殻の隙間に針を差し込み、殻の開閉に対する活力があるか・ないか（反射的に閉じるか・閉じないか）で生存・死亡を判断し、下式に基づき生残率を求めた。

$$\text{生残率} = \text{生存個体数} / \text{収容個体数}$$

2.2 温度と暴露時間、生残率の定式化

高温暴露実験で得られた各温度における生残率と暴露時間との関係から、アサリ稚貝の生残率を温度と時間の関数とする定式化を試みた。

定式化では、各温度の生残率の経時変化に近似する回帰式を求め、この回帰式の傾き（速度定数）を温度の関数とすることで、生残率を温度と時間の関数とすることを試みた。この定式化した関数の再現性は、高温暴露実験との整合と、過去に野外の干潟で着底稚貝と温度を調査した結果³⁾を用いて検証した。

2.3 野外における干潟温度とアサリ稚貝密度の観測

2009年6月8日～11月3日にかけて、博多湾和白干潟の高地盤域（地盤高：+0.7 m (DL)，干出率：22%，

大潮期の最長干出時間：約5時間）、低地盤域（地盤高：+0.25 m (DL)，干出率：2%，干出時間：約1.5時間）において干潟温度を観測した。なお、干出率は時間あたりの干出割合である。観測位置は着底稚貝の分布位置と推定される干潟表面直下とし、ロガー（HOBO社 TidbiT，大きさ：直径30 mm × 厚さ17 mm）の表面が干潟表面となるように埋設して1時間ごとの温度を連続記録した。

アサリ稚貝の調査は、2009年6月7日～8月23日にかけて約2週間間隔で計6回行った。直径7 cmのアクリルパイプを用いて高地盤域・低地盤域のそれぞれ3カ所で底泥を採取し、その中に含まれるアサリ稚貝の個体数を殻長サイズ別（0.2～0.4 mm, 0.4～0.9 mm, 0.9 mm以上）に実体顕微鏡下で計数した。

3. 結果および考察

3.1 高温に暴露されたアサリ稚貝の生残率の経時変化

14回の各実験における測定温度を表1に示す。サーモスタットの設定温度と水槽内で実測した温度には若干の差がみられたが、各実験中の温度変動はほぼ1℃以内と小さく、表中右列に示す温度を計算に適用した。

なお、13・14回目の40℃の実験では、12回目（40℃の1回目）の実験により3時間以内で実験個体のほぼ全数が斃死することがわかっていたため、実験時間を3時間までと短くし、実験開始から0.5, 1, 1.5, 2, 3時間後の個体の生残を確認した。

表1に示した暴露実験における1～8時間のアサリ稚貝の生残率をみると、24～35℃までの生残率は、ほぼ1であり、アサリ稚貝は35℃までであれば、8時間以内ではほとんど斃死しなかった。36℃では4時間までの斃死はわずかで各実験回の生残率も0.83以上と高かったが、6時間後には斃死個体が増えて生残率は0.68～1.0（平均0.81）に低下し、8時間後には概ね半数が斃死して生残率は0.29～0.81（平均0.51）となった。38℃では2時間後から斃死個体が多くなり、8時間後には生残率がほぼ0となった。40℃では1時間後の生残率も0～0.23と低く、2時間後にはほぼ生残率が0となった。

35, 36, 38, 40℃の生残率をそれぞれ平均し、暴露時間との関係を求めた（図2）。

35℃では、上述のとおり8時間での斃死はほとんど起こらず生残率は1で一定である。36℃では4時間後から、38℃では1時間後から斃死が起こり、その後は時間の経過とともに生残率が減少した。40℃ではすみやかに斃死が起こり、1時間後に生残率は0に近づき、2時間後にはほぼ0となった。

この高温暴露実験の結果から、36～38℃では死亡するまでに数時間の耐性を持ち、その後、高温の海水に暴露され続けると次第に斃死個体が増加することが明らかとなった。また、40℃に暴露されると30分以内に斃死が起こり、2～3時間ではほぼ全数が斃死することがわかった。

3.2 温度に関するアサリ生残率の定式化

上記（図2）の高温暴露実験の結果に基づき、高温暴露されたアサリ生残率を温度の関数とすることを試みた。本実験では、36℃以上の高温に暴露されると、それぞれ36℃では4～8時間にかけて、38℃では1～3時間にかけて、40℃では0～2時間にかけて、時間経過とともに

表1 実験水槽内の温度の測定値と計算に適用した温度、生残率

実験回	測定温度(℃) 平均 ± 標準偏差	計算に適用した 温度(℃)	実験時間 (時間)	各暴露時間(時間)における生残率					
				1	2	3	4	6	8
1	24.3 ± 0.6	24	8	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
2	30.6 ± 0.3	30	8	1.00	0.92	1.00	1.00	1.00	1.00
3	32.3 ± 0.3	32	8	1.00	0.91	1.00	1.00	1.00	1.00
4	34.8 ± 0.3	35	8	1.00	1.00	1.00	0.91	1.00	1.00
5	34.8 ± 0.3		8	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
6	36.3 ± 0.2	36	8	1.00	0.93	1.00	1.00	1.00	0.38
7	36.4 ± 0.3		8	0.90	1.00	1.00	1.00	0.68	0.81
8	36.4 ± 0.2		8	1.00	1.00	1.00	0.90	0.70	0.29
9	35.9 ± 0.2		8	1.00	0.83	1.00	0.96	0.86	0.54
10	37.9 ± 0.2	38	8	1.00	0.69	0.29	0.40	0.25	0.08
11	38.0 ± 0.3		8	0.95	0.81	0.85	0.62	0.39	0.05
12	40.7 ± 0.3	40	8	0.23	0	0.07	0	0	0
13	39.5 ± 0.2		3	0.05	0	0.06	—	—	—
14	41.0 ± 0.3		3	0	0	0	—	—	—

—: 実験せず

図2 35, 36, 38, 40℃の生残率の経時変化: 記号は平均値, 縦線は標準偏差

図3 暴露時間と生残率の関係

生残率の減少の程度が大きくなる傾向があることから、アサリの生残率 (S) の対数値は時間の2乗に比例すると仮定した(式1)。

$$S = \exp(-kt^2) \quad (1)$$

ここで、 S : 生残率, k : 死亡速度定数 (h^{-2}), t : 時間 (h) である。

高温暴露実験において、アサリが斃死した36, 38, 40℃の生残率の平均値と暴露時間との関係は図3に示しておりであり、短時間で斃死が起こる40℃では決定係数が低いものの、36, 38℃の決定係数は高く、時間の経過と生残率の低下について概ね良好な相関が得られた。次いで、図3の回帰式より求めた死亡速度定数 (h^{-2}) (36℃: 9.05×10^{-3} , 38℃で 4.10×10^{-2} , 40℃で 7.44×10^{-1}) の温度との関係を求めた。算出にあたっては(2)式に示す温度係数 θ を用いた関数形とした。

$$k = k_{25} \cdot \theta^{T-25} \quad (2)$$

ここで、 k_{25} : 温度25℃の死亡速度定数 (h^{-2}), θ : 温度

係数, T : 温度 (℃) である。なお、温度係数の基準とした25℃の温度とは、アサリの成長に最も適したとされる温度^{7, 11)}である。

(2)式の両辺の対数をとって整理すると、(3)式となる。

$$\begin{aligned} \log k &= \log k_{25} + (T-25) \log \theta \\ &= T \cdot \log \theta + \log k_{25} - 25 \cdot \log \theta \end{aligned} \quad (3)$$

これより、横軸を T 、縦軸を $\log k$ とした温度と死亡速度定数との散布図において、その回帰式の傾きが $\log \theta$ 、切片が $\log k_{25} - 25 \cdot \log \theta$ となる。散布図(図4)より、傾きは0.479、切片は-19.4が得られ、これを解いて $\theta = 3.01$, $k_{25} = 3.89 \cdot 10^{-8}$ が求まる。(1)式・(2)式に(3)式の解を与えると、高温の海水に暴露されるアサリの生残率は、温度と時間の関数として(4)式で表現される。

$$\begin{aligned} S &= \exp(-kt^2) \\ &= \exp[-(3.89 \times 10^{-8}) \cdot (3.01)^{T-25} \cdot t^2] \end{aligned} \quad (4)$$

図2に示した高温暴露実験における生残率の実験値と、

図4 温度と死亡速度定数の関係

図5 生存率の実験値と計算値：実験値を示す記号と縦線は図2に同じ、曲線（36℃：実線，38℃：破線，40℃：点線）は計算値

(4)式に基づき算出した生存率の計算値を図5に示す。40℃の時には、計算値よりも実験値のほうが早期に生存率の低下がみられるなど、計算値と実験値の間には差がある部分もある。しかしながら、本式は40℃では3時間以内の短時間で生存率が著しく低下してほぼ全数が斃死し、36～38℃では時間経過とともに徐々に生存率が低下していく状況表現しており、高温暴露による生存率の低下を温度と時間の関数として定式化できていると考えられる。

3.3 野外における高温条件が稚貝の生残に与える影響

2009年に観測した高地盤域、低地盤域の干潟温度を図6に示す。干出時間の長い高地盤域では6月から35℃を超え始め、8月には頻繁に35℃を超えていた。一方、ほとんど干出しない低地盤域では、35℃を超えることはなかった。

温度－生存率の推定式（(4)式）に基づき、高地盤域で頻繁に35℃を超えていた2009年8月の生存率を低地盤域とともに算出した（図7）。図7に示す温度・生存率は1時間値であり、温度の1時間値を(4)式に代入して生残

図6 和白干潟における干潟表面温度の測定値（2009年6月8日～11月3日）

図7 高地盤・低地盤域の温度測定値で算出した生存率の経時変化（2009年8月）

率の値を求めた。8月の高地盤域における温度が、6日に3時間と16日～20日に連日1～3時間ほど35℃を超えたことにより、生存率は0.4近くまで低下し、この期間中にアサリの5割以上が高温により斃死すると試算された。一方、35℃をほとんど超えなかった低地盤域の生存率は8月の期間中にほぼ1を維持し、温度に起因した死亡は起こらないと計算された。

2009年6月～8月にかけての着底稚貝の個体数密度の経時変化を図8に示す。アサリ稚貝は殻長0.2～0.25mmで干潟に着底し、約1カ月で殻長1mmになる^{9, 11)}。殻長の大きさ別に個体数密度の変化をみると、高地盤域では着底直後の0.4mm未満の個体は分布しているが、0.4mm以上の個体は6月7日を除いてほとんど出現しな

図8 高地盤・低地盤域における着底稚貝の個体数密度の経時変化 (2009 年)

った。一方、低地盤域では、0.4 mm 以上の稚貝が期間を通して出現しており、0.9 mm 以上の個体も出現していた。この高地盤域と低地盤域におけるアサリ稚貝の生残を比べると、低地盤域では着底直後の稚貝が時間経過とともに数を減らしながらも一定数が生残するが、高地盤域では着底直後の稚貝は出現するものの、時間経過とともにそのほとんどが死亡していると言える。

野外の干潟では、高温条件以外にも、エイ類や巻貝類、カニ類、ヒトデ類等の食害生物による捕食⁹⁾、潮流や波浪等の物理的な攪乱による影響^{14, 15)}などが減耗要因とされ、和臼干潟においても複数の要因がアサリ資源の減耗に関わっていると考えられる。低地盤域・高地盤域ともに、着底直後の稚貝が時間経過とともに密度を低下させている原因は、これら複数の要因が影響していると考えられるが、その要因の特定と各要因が稚貝の生残に影響している程度は明らかでない。一方で、高地盤域のみで着底直後の稚貝のほとんどが時間経過とともに死亡していることは、夏季の高地盤域で生じる高温条件がアサリ稚貝の減耗要因のひとつになっている可能性を示すものである。本研究で求めたアサリ稚貝の生残率と温度、暴露時間の関係式と現地の実測値から、2009 年 8 月には高地盤域で高温によって半数以上が死亡すると計算された(図 7)。野外の高地盤域における観測によると稚貝のほとんどが死亡していることと、室内実験に基づく生残率の計算値によると半数以上が死亡するとの間には、生残の程度に差がある。この程度の差の原因として、室内実験と野外の生息条件の差、例えば実験では高温暴露を冠水条件で与えているが、野外では高温暴露が干出条件で起こること、あるいは室内実験は 1 回の高温暴露によるものであるが、野外では連日、高温暴露が生じることがあり、生残への影響が蓄積されている可能性などが考えられる。

このように、野外におけるアサリ稚貝の生残には複数の要因が関わっている中で、35℃以上の高温条件が生じる生息域では高温により稚貝が死亡しており、温度の観測値および室内実験に基づく生残率の推定値によると半数以上が死亡すると試算されることから、高温条件はアサリ稚貝の減耗に対して一定の影響を及ぼす生残要因のひとつになっている可能性が高い。本研究の結果から、

室内実験に基づいた温度と暴露時間を定式化した生残率の推定式は、高温条件に対するアサリ稚貝の生残・減耗の状況を定量的に推定する上で有効であると考えられる。

4. まとめ

本研究の結果、アサリ稚貝の高温条件における生残状況と、温度と生残率との定量化に関して、以下のことが明らかとなった。

- 高温暴露実験の結果、稚貝の斃死は 36℃以上で起こり、40℃では 2 時間後にほぼ全数が斃死した。
- 実験に基づく温度－生残率の関係から、死亡速度定数を温度の関数とした生残率の推定式を得ることができた。
- 温度－生残率の推定式を適用して、野外の干潟における高温条件がアサリ稚貝の生残に影響する程度を求めた結果、2009 年の高温条件では 5 割以上が斃死すると試算され、高温条件は生残要因のひとつであり、一定割合の稚貝が高温により減耗している可能性が示された。

5. おわりに

本研究では、室内における高温暴露実験に基づき、温度－生残率の推定式を得ることができた。今後は、野外におけるアサリ資源の変動と温度との関係を調査し、本推定式の再現性を確認するとともに、高温条件以外の生残要因、さらには複数の要因が同時に生じた場合の生残への影響についても明らかにしていく必要がある。

また、推定式的前提となる暴露実験では、1 日 (8 時間) の短期暴露における生残を確かめたものであり、野外の夏季のように高温化が連日生じた時の生残状況は未検証である。この高温条件を繰り返した場合の生残状況についても検証し、推定式の精緻化を図る必要がある。

謝 辞

本研究は、筆者らが所属する社内研究会において調査・検討を重ねてきたものであり、本研究会の社内メンバーや外部から参加いただいている九州大学大学院生物資源環境科学府の田畑俊範氏には多くの助言をいただいた。また、高温暴露実験におけるアサリ稚貝の飼育方法等に

については、公益社団法人山口県栽培漁業公社の渡邊直氏、佐藤雅弘氏に貴重な技術・知見をお教えいただいた。ここに記して感謝の意を表したい。

(原稿受付 2015 年 3 月 19 日)

(原稿受理 2016 年 2 月 29 日)

参 考 文 献

- 1) アサリ資源全国協議会企画会議, 水産庁増殖推進部, 独立行政法人水産総合研究センター, 2009. 提言国産アサリの復活に向けて, 19 p.
- 2) 松川康夫, 張成年, 片山知史, 神尾光一郎, 2008. 我が国のアサリ漁獲量激減の要因について, 日本水産学会誌 74, 137-143.
- 3) 藤井暁彦, 道山晶子, 関根雅彦, 2010. 和白干潟における成長・生活史を考慮したアサリ資源動態の解明とその保全策. 環境工学研究論文集 47, 215-222.
- 4) 藤井暁彦, 関根雅彦, 尾添紗由美, 萩原淳子, 角野浩二, 2011. 山口湾の自然再生事業におけるアサリ保全策の効果検証と管理モデルによる資源回復策の検討. 水環境学会誌 34(9), 143-152.
- 5) 藤井暁彦, 関根雅彦, 萩原淳子, 今井剛, 樋口隆哉, 2008. 博多湾和白干潟におけるアサリ保全策の有効性. 環境工学研究論文集 45, 495-500.
- 6) 倉茂英次郎, 1957. アサリの生態研究, 特に環境要素について. 末広恭雄, 大島泰雄, 松山義夫編, 水産学集成. 東京大学出版会, 東京, pp.611-655.
- 7) 磯野良介, 喜田潤, 岸田智穂, 1998. アサリの成長と溶存酸素量によぼす高温の影響. 日本水産学会誌 64, 373-376.
- 8) 木下秀明, 1985. アサリの卵・浮遊幼生・稚貝の高温耐性. 海洋生物環境研究所研究報告 (85204), 1-38.
- 9) 全国沿岸漁業振興開発協会, 1997. アサリの生態と漁業. 沿岸漁業整備開発事業増殖場造成計画指針ヒラメ・アサリ編, pp.123-164.
- 10) 今井厚, 大橋裕, 平岡美登里, 山本翠, 1992. アサリ種苗生産及び増殖試験. 山口県内海水産試験場報告 21, 29-55.
- 11) 鳥羽光晴, 2005. アサリ. 森勝義編, 水産増養殖システム3 貝類・甲殻類・ウニ類・藻類. 恒星社厚生閣, 東京, pp.287-298.
- 12) 大隈斉, 山口忠則, 川原逸朗, 伊藤史郎, 2004. 有明海湾奥部におけるアサリ種苗生産に関する研究. 佐賀有明水研報 22, 55-59.
- 13) 網尾勝, 1982. アサリの増殖について. 日本水産資源保護協会月報 217, 4-10.
- 14) 山本正昭, 2005. アサリ漁場内の底質環境とその特性. 水産総合研究センター報告 別冊 3号, 17-25.
- 15) 柿野純, 古畑和哉, 長谷川健一, 1995. 東京湾盤洲干潟における冬季のアサリのへい死要因について. 水産工学 32, 23-32.

[論 文 要 旨]

夏季に干潟温度が 40℃ 近くまで高温化する和白干潟では、この温度上昇がアサリの斃死要因のひとつとなっている。アサリが 35℃ 以上になると斃死することは既往の研究においても指摘されているが、温度と暴露時間、生残する個体の割合についての知見は乏しい。そこで、高温暴露実験によりアサリ稚貝の生残率と温度、暴露時間との関係を求め、この生残率を温度と時間の関数として定式化することにより、高温条件によるアサリ稚貝の減耗の程度を明らかにした。この式により求めた生残率の推定値と、野外における高温条件と稚貝の個体数密度の経時変化から、野外においても高温条件がアサリ稚貝の減耗要因のひとつとなっている可能性が示された。本実験に基づく、一定割合の個体数の減耗を現す温度・暴露時間と生残率の式は、アサリ稚貝の減耗の状況を定量的に推定するものとして有効であると考えられた。

キーワード：アサリ；稚貝；高温条件；生残率；定量化