大塩貯水池および竹沼貯水池におけるカワヒバリガイの生態について
—現地調査と飼育実験による解析—

小林卓也・中野大助・野方靖行・坂口 勇

(財)電力中央研究所 環境科学研究所 〒270-1194 千葉県我孫子市我孫子1646

Field observations and laboratory experiments on the golden mussel (*Limnoperna fortunei*) in two reservoirs (Lake Ohshio and Lake Takenuma)

Takuya Kobayashi, Daisuke Nakano, Yasuyuki Nogata, Isamu Sakaguchi

Environmental Science Research Laboratory, Central Research Institute of Electric Power Industry, 1646 Abiko, Abiko, Chiba 270-1194, Japan

E-mail: t-koba@criepi.denken.or.jp

(Accepted February 20, 2010)

Abstract

In this study, we investigated the density of the golden mussel (*Limnoperna fortunei*) that were attached to the channel walls and the population dynamics of its larvae in lakes Ohshio and Takenuma. We also examined the effect of temperature on the survival of *L. fortunei*. The density of attached mussels at a given site in the channel decreased as the distance between the site and the lake increased. In Lake Ohshio, larvae were detected in June 2008 when the water temperature increased to 17°C. *L. fortunei* larval densities in Lake Ohshio were more than 10,000 individuals m⁻³ for 1 month from mid August to mid September 2007. By contrast, larval densities were very low in Lake Takenuma (max: ca. 200 individuals m⁻³) during the same period. A comparison of the two lakes showed that water temperature and dissolved oxygen concentration greatly influenced the survival and breeding of *L. fortunei*. The survival rate of the mussels was independent of the temperature from 5 to 30°C. On the other hand, the survival rate was much lower at 35°C during the 114-day rearing experiment, although it was initially unaffected for 20 days. Half of the mussels died after 309 days of rearing at 5°C. These results suggest that *L. fortunei* can survive under a wide range of temperatures, and is able to inhabit most lakes and ponds in Japan.

Key words: mussel density, golden mussel, larva, population dynamics, water temperature

1. はじめに

分布域の拡大やそれにとまなう通水阻害等の発生が懸念されている特定外来生物カワヒバリガイ (*Limnoperna fortunei*) は、浮遊幼生期を持ち (中井, 2001)、発生から付着可能な幼生 (付着期幼生) に成長するまでに10~20日 (水温によって変化) を要することが知られている (Cataldo et al., 2005)。そのため、大陸に比較して急峻かつ流域長が短い滞留時間が短い我が国の多くの

河川では、河川内で産卵・受精しても、付着期に達する前に海まで流下してしまうと考えられる。また、仮に河川内で付着できても、その生息域は徐々に下流に移動し、最終的には生息域を失うこととなる。したがって、我が国におけるカワヒバリガイの安定的な生息条件として、卵から付着期幼生に至るまでの一定期間淡水中に滞留することのできる、水交換率の低い湖沼や貯水池等の止水域の存在が重要になる。さらに、植物プランクトンの主

な生産場所であり、かつ下流への供給源でもある湖沼や貯水池は、カワヒバリガイへの餌供給源としても重要な意味を有している。

カワヒバリガイの生息を規定する環境要因については、アルゼンチン等において、塩分濃度（上限：15‰）、pH（下限：5.5）、Ca濃度（下限：3 mg L⁻¹）、溶存酸素濃度（下限：0.5 mg L⁻¹）等の水質や、生存温度範囲、生殖適温などの水温条件、餌環境等、生息地の環境を主とした既存の知見を整理し、同様に淡水に棲息する付着性の二枚貝で欧米やオーストラリアへの侵入が問題となっているカワホトトギスガイ（*Dreissena polymorpha*）と比較した例がある（Karatayev et al., 2007; Ricciardi, 1998）。その結果、一般的な傾向として、カワヒバリガイは淡水生イガイ類の中でも水質の変動や汚染に対する耐性が高いことが示唆されている。わが国の環境への適応力も高いと考えられるが、わが国における生態に関する知見のほとんどは侵入確認初期の段階で報告された情報であり、関東地方など近年侵入が確認された地域の情報やわが国の個々の環境の複合的な影響等に関する知見は極めて少ない。

そこで、わが国におけるカワヒバリガイ対策の基盤となる生息・繁殖可能域に関する基礎的な情報を蓄積するために、カワヒバリガイの生息が確認されている大塩貯水池を中心に、生息環境と幼生発生等の挙動（中野ら, 2009; Nakano et al., 2010）や周辺水路における付着状況等の関係を現地調査に基づき解析するとともに、飼育実験により生存可能な水温域について検討したので（小林ら, 2009）紹介する。

2. 大塩貯水池および竹沼貯水池におけるカワヒバリガイの挙動

2. 1 調査地点の概要

2. 1. 1 立地および環境

大塩貯水池は群馬県南西部の富岡市に位置し、昭和46年に国営灌漑排水事業の一環として建設された、貯水容量184万m³、満水面積15万m²、水深25m、堤長250.8m、堤高31.9mの農業用貯水池である（図1）。現在は、上水道にも使用されている。貯水池からは、第2号幹線水路（国営）と県営幹線水路により配水されている。第2号幹線水路の大部分は隧道であり、最下流には配水調節機能を有する竹沼貯水池が設置されている。竹沼貯水池は貯水容量103万m³、満水面積13万m²、水深14m、堤長215.0m、堤高27.4mの農業用貯水池である。大塩貯水池、竹沼貯水池ともに、幹線水路以外に流入河川は存在しない。また、大塩貯水池では、水質改善を目的として春季～夏季に曝気が行われている（水温により曝気の開始時期と終了時期を決定するとともに、濁水流入時には曝気を停止する等の措置が取られることがある）。大塩貯水池の水質（湖心水深0.5m地点）として、COD 1.2～2.9mg L⁻¹、D06.4～13.2mg L⁻¹、pH7.5～9.0、全窒素濃度1.53～2.98mg L⁻¹、全リン濃度0.012～0.021mg L⁻¹が記録されている（群馬県西部農業総合事務所、非公刊）。

2. 1. 2 カワヒバリガイの生息に関する情報

大塩貯水池では、2005年8月に貯水池直近の鐮川用水路においてカワヒバリガイが確認され（片山ら, 2005）、その生息が認識されるようになった。大塩貯水池内にお

図1. 大塩貯水池-第2号幹線水路-竹沼貯水池の配置および調査地点の概要

いては、凝灰岩、砂岩、泥岩、木、竹、ナイロンロープ・網、鉄、コンクリート等へのカワヒバリガイの付着が確認・報告されている（野村ら，2008）。竹沼貯水池および直下の水路等にもカワヒバリガイが生息するが、大塩貯水池上流にはカワヒバリガイの生息は確認されていない。また、貯水周辺の水路にはカワヒバリガイの生息が確認されているが、水路からの水が流入する鵜川の本川では2009年現在、カワヒバリガイの生息は確認されていない。

2. 2 貯水池直下流の隧道における付着状況

2. 2. 1 調査方法

2006年10月19日に、第2号幹線水路の大塩貯水池の直下流に位置する1号隧道（延長490m、幅1.7m×高さ1.7m、勾配1/1,200、流量 $2.13 \sim 0.58 \text{ t s}^{-1}$ ）を対象に、隧道内壁面に付着した生物のコドラート調査（ $20\text{cm} \times 20\text{cm}$ ）を実施した。大塩貯水池直下流、取水口から下流方向に0m、40m、240m、400m、485mの地点で壁面 $20\text{cm} \times 20\text{cm}$ の付着生物をスクレーパーを用いて採取した。採取した生物群をホルマリン固定した後に分類し、種ごとの湿重量の測定を行った。また、カワヒバリガイに関しては、個体数を測定するとともに、地点毎に無作為に抽出した300個体以上を対象に、0.1mm単位で殻長を測定した。

同隧道は、大塩貯水池周辺におけるカワヒバリガイ確認後の最初の除去事業（2006年2月20日から同年3月14日）の対象地点であり、同事業において隧道内部に付着した貝はほぼ全て一旦除去されている。本調査は、鵜川土地改良区による事後状況確認時に実施しており、除去から1繁殖期間を経過した後の調査である。つまり、大塩貯水池からの浮遊幼生の供給を1シーズンのみ経験した状態であり、一部に残存個体が存在した可能性はあるが、壁面に付着したカワヒバリガイのほとんどは2006年3月～10月の間に大塩貯水池より供給されたものと考えられる。

2. 2. 2 結果および考察

(1) 付着生物の湿重量

カワヒバリガイは、隧道の全区間に渡って付着が確認された（図2）。カワヒバリガイ以外には、ヨワカイメン（*Eunapius fragilis*）、ヒドロ虫綱クラバ科の未同定種（以下、クラバ）、ヤハズハネコケムシ（*Plumatella emarginata*）、チャミドロコケムシ（*Paludicella articulata*）の付着が認められた（種同定：柊海洋生態研究所）（図3）。カワヒバリガイの湿重量は、0m地点が最大で（ $1,568 \text{ g m}^{-2}$ ）、下流ほど少なく、大潮貯水池取水口からの距離に対して指数的に減少する傾向を示した。ヨワカイメンおよびチャミドロコケムシは下流で多く、485m地点の質重量が最大（それぞれ 789 g m^{-2} 、 759 g m^{-2} ）であった。クラバは隧道の中間（40m～400m間）で多く、ヤハズハネコケムシは、他の種に比較して量は少ないが、240m地点よりも下流において付着量の増加が認められた。カワヒバリガイの付着量（湿重量）が多

い地点では他種の付着量が少なく、ヨワカイメンとチャミドロコケムシの付着量の多い地点ではカワヒバリガイの付着量が少なくなる傾向が認められ、これらの種間で何らかの競争が生じた可能性が考えられる。特に、ヨワカイメンの小孔・大孔内には多数のカワヒバリガイの付着が認められたことから、ヨワカイメンが壁面に付着・増殖した後にカワヒバリガイ幼生が流下・付着していることが考えられ、付着基盤の獲得に関する種間競争が本隧道におけるカワヒバリガイ付着量の多少を規定する要因の一つであることが推察された。

図2 大塩貯水池直下流の隧道内におけるカワヒバリガイの分布

図3 大塩貯水池直下流の隧道内における付着生物の出現状況

(2) 付着個体密度

カワヒバリガイの付着個体密度は、40m地点が最大であり（ $535,200 \text{ 個体 m}^{-2}$ ）、下流方向に向かい距離に対して直線的に低下する傾向が認められた（図2）。また、0m地点の付着個体密度は最下流の485m地点と同程度であった（それぞれ $107,300 \text{ 個体 m}^{-2}$ 、 $129,025 \text{ 個体 m}^{-2}$ ）。

(3) 殻長構成

殻長の構成に注目すると（図4）、0 m地点の殻長の頻度分布が他の地点と異なる傾向を示した。40 m地点から485 m地点の間では、下流ほど殻長の頻度分布のピークが小型に偏る傾向が見られた。殻長3 mm未満に限定すると、0 m地点と485 m地点ではその殻長の頻度分布は極めて類似し、0.4-0.6 mmに頻度分布のピークがあった。しかし、485 m地点では殻長3 mm以上の個体割合が0.2%に満たなかったのに対して、0 m地点では9%が3 mm以上であり、複数年生存していると思われる10 mm以上の大型個体も3%存在した。

(4) 付着量に影響する要因

新たな付着面へのカワヒバリガイの付着数・密度は、付着可能な浮遊幼生の到達数、流速・局所流に代表される流れの状態、付着基盤の表面形状等の物理的な要因による付着の難易、付着後の剥離・再付着、他種との競争によって影響されると考えられる。40 m地点から485 m地点の間では、付着湿重量、個体密度、殻長がともに下流ほど小さくなる傾向が認められたことから、上流から下流に向けて、付着可能な幼生の流下・到達量の減少および、流下餌量の下流方向での減少や他種との餌の競合による成長低下が生じているものと思われる。付着可能な幼生の流下・到達量の減少原因としては、流下過程における上流方向での付着や捕食等が考えられる。一方、0 m地点では、付着密度の減少や、殻長0.4-0.6 mmを中心とする小型個体と殻長10 mm以上の大型個体の同所的な存在が確認されたことから、貯水池からの取水部で発生する乱流や気泡流等による付着阻害や、他種の付着阻害にともなう除去時残存個体の生残・成長等、複数の要因による変化が生じていることが予想された。また、小型個体の構成頻度の増加原因としては、上記のような物理的な要因による中型個体の剥離の影響が考えられる。下流域で大型個体の付着が少なかった原因として、残存個体上へのカイメン等の他種の被覆が影響した可能性が考えられる。隧道およびその下流の導水路における浮遊幼生数の挙動については、現在、調査・解析を進めている。

2. 3 塩貯水池内における幼生発生状況

2. 3. 1 調査方法

2007年6月より2008年10月にかけて、大塩貯水池および竹沼貯水池においてカワヒバリガイ浮遊幼生の発生状況を調査した（中野ら，2009；Nakano et al., 2010）。既存の情報から繁殖時期と考えられる春～秋にかけて毎週（2007年：6月～10月、2008年：5月～9月）、それ以外の期間は隔週の頻度で、日中にプランクトンを採取し、含まれるカワヒバリガイの浮遊幼生数を調査した。プランクトンネット（口径30 cm、メッシュサイズ100 μ m（NXX13）、離合社製）を用い、湖心部近辺の全層（湖底から水面）、深層以外（湖底上約5 mから水面）、表層（水深2 mから水面）の3層で垂直曳きによりプランクトンを採集した。なお、濾水量は濾水計（General Oceanics Digital Flowmeter Model 2030RC、General Oceanics Inc. 製）により補正した。採取したサンプルは現場においてエタノールで固定して持ち帰り、実体顕微鏡下で殻長サイズが120 μ m以上となるD型幼生（D-shaped veligers）、アンボ幼生（Umbo-veligers）およびペディベリジャー（Pediveliger）を計数した。以下において示す浮遊幼生は、これらのステージの幼生を意味することとする。

プランクトン採取と同時に、多項目水質計（Datasonde-5X、Hydrolab社製）を用いて、水深1 m毎に、水温、溶存酸素濃度（DO）、濁度の鉛直分布を測定し、浮遊幼生の挙動との関係を解析した。

2. 3. 2 結果および考察

(1) 浮遊幼生の出現時期

大塩貯水池、竹沼貯水池ともに、2007年は調査開始時に既にカワヒバリガイ浮遊幼生が検出されており、出現開始時の環境条件は調査できなかった。2008年は、大塩貯水池において6月18日に初めて浮遊幼生が検出された。また、2007年は10月11日に、2008年は9月25日に浮遊幼生が検出されなくなった。竹沼貯水池においては、2008年6月25日浮遊幼生が検出され、2007年は9月19日に、2008年は9月10日に浮遊幼生が検出されなくなった（図

図4. 大塩貯水池直下流の隧道内部に付着したカワヒバリガイの殻長の構成

図5 大塩貯水池および竹沼貯水池におけるカワヒバリガイ浮遊幼生の発生動態と水温（中野ら、2009）

5)。

2008年に大塩貯水池で初めて浮遊幼生が検出された日の貯水池の中間水深の水温は16.8℃であり、これまで香港（Morton, 1977）やアルゼンチン（Boltovskoy and Cataldo, 1999）において報告されている繁殖可能水温の16～17℃とほぼ一致した。一方、竹沼貯水池で浮遊幼生が検出された日の貯水池の中間水深の水温は15℃であり、大塩貯水池に比較して低い傾向が見られた。両貯水池における浮遊幼生検出時の水温の差異の原因として、水温環境が大きく異なることが考えられる。大塩貯水池では曝気による湖水の循環により表層から深層まで比較的均一の水温状態が維持され、暖候期には深層まで水温の上昇が認められた（図6、上）。一方、竹沼貯水池では暖候期に水温成層が発達し表層水温は上昇するが、深層の水温は年間を通じて10℃未満で推移した（図6、下）。そのため、竹沼貯水池においては、中間水深の水温が低くても生息水深の水温は高かったことも予想される。竹沼貯水池の場合、カワヒバリガイの生息水深が明らかになれば大塩貯水池と同様に水温と幼生発生の関係を解析することが可能となるが、カワヒバリガイの生息密度が低く、生息水深が明らかになっていないため、現時点で水温と浮遊幼生出現との関係を解析するのは困難である。また、大塩貯水池から竹沼貯水池に流入する浮遊幼生が存在する可能性があることにも注意する必要がある。

（2）浮遊幼生数およびその変動

検出された浮遊幼生数およびその変動に注目すると、大塩貯水池では、調査期間中の最大浮遊幼生密度は80,000個体 m^{-3} 以上であった（図5）。また、発生時期を通して表層の個体密度が小さく、全層と深層部を除く層との密度差も大きかったことから、少なくとも調査を行った日中には浮遊幼生は深層部に集中していたものと考えられた。大塩貯水池において、日中および夜間に異なる水深から湖水をポンプアップし、含まれる浮遊幼生を計数した結果、浮遊幼生密度は一日を通して貯水池深

図6 大塩貯水池（上）および竹沼貯水池（下）における水温の鉛直分布（中野ら、2009）

層で高い傾向にあるが、浮遊幼生密度のピークとなる水深が日中よりも夜間の方が浅くなる傾向が確認された（小林、未発表）。ミジンコ（*Daphnia*）などの動物プランクトンは、魚類からの捕食を避けるため日中は光の届かない深層部に移動することが知られている（Stich and Lampert, 1981）。ミジンコと同様にカワヒバリガイ浮遊幼生も様々な魚種の稚魚に捕食されていることが報告されており（Paolucci et al., 2007）、同様の捕食回避行動を取っている可能性も考えられる。

一方、竹沼貯水池でも深層の個体密度が高く、表層では浮遊幼生は全く検出されなかった。また、全層の生息密度は、大塩貯水池に比べて極端に少なく、最大でも200個体 m^{-3} 程度であった。竹沼貯水池は、機能・運用上の性格により、大塩湖貯水池に比較して水位変動が極めて大きく、カワヒバリガイ成員の生息可能水深が深い方向に偏っていると考えられる。さらに、大塩貯水池では深層でも水温やDOが高かったのに対し、竹沼貯水池では、夏季、深層において、水温だけでなくDOも低く、成員の生存限界とされる0.5mg L^{-1} を下回る貧酸素層が湖底上6mまで達することも多かった（図7）。つまり、竹沼貯水池においては、成員の生息可能な深層の生息環境が大塩貯水池よりも悪く、成員の生息数の抑制や繁殖行動の誘起不全に繋がる可能性が考えられる。また、深層に集中する習性を有する浮遊幼生の生存や生育に影響する可

能性もあり、これらが複合して極端な浮遊幼生検出量の違いに結びついていることが考えられた。カワヒバリガイ浮遊幼生の低溶存酸素濃度への耐性に関する知見は見当たらないが、カワホトトギスガイでは、幼生が 0.2mg L^{-1} 以上 0.8mg L^{-1} 未満の溶存酸素濃度条件に3日間曝された場合の生存率は約18%であったと報告されている (Tamburri et al., 2002)。また、近縁種のムラサキガイ (*Mytilus galloprovincialis*) の幼生では、溶存酸素飽和度6.9% (水温 15°C で 0.7mg L^{-1}) の条件下において、急性死亡は認められないが、成長が停止して定着まで達しない事例が報告されている (Wang and Widdows, 1991)。

図7 大塩貯水池（上）および竹沼貯水池（下）における溶存酸素濃度 (DO) の鉛直分布 (中野ら、2009)

2007年と2008年の浮遊幼生検出状況を比較すると、両貯水池ともに2007年の方が浮遊幼生数が多い傾向が見られた (図5)。この原因として、2008年2月から4月に起こった渇水による水位の大幅な低下 (満水時水面から8m低下) によって生じたカワヒバリガイ成員の大量死の影響が考えられる。

3. カワヒバリガイの水温耐性に関する検討

一般的に、湖沼や貯水池の水温環境は、春から夏の受熱期の表層水温上昇や成層にともなう深部の低水温層形

成、秋から冬にかけた放熱期の表層水温低下やその後の循環による全層の水温低下等、大きな温度変動を繰り返す。しかし、カワヒバリガイの温度耐性に関する知見の多くは実際の生息環境における水温を指標としたものであり (Karatayev et al., 2007)、カワヒバリガイの適応可能な水温範囲を実験的に評価した例はほとんどない。

そこで、本研究では、様々な水温下で飼育した場合のカワヒバリガイの生残について調査した (小林ら、2009)。

3. 1 異なる水温における生残の変化

3. 1. 1 材料および方法

(1) カワヒバリガイ供試個体

実験に供したカワヒバリガイは、2008年5月22日に大塩湖直下の隧道 (鑛川用水路南2号幹線水路) の大塩湖取水口の下流約400m地点で採取したものである。同隧道は、前述の通り、2006年2月から3月にかけて付着員の除去作業が行われているため、本実験のために採取したカワヒバリガイは、2006年以降に付着した1~2歳の個体であると考えられる。

(2) 水温制御

飼育水温は、大塩湖の水温観測結果 (中野ら、2009) を参考に、 5°C から 35°C まで 5°C 毎の7段階とした。 10°C から 35°C までの飼育水温は、投げ込み型水温調節器 (REI-SEA) で調節した。特定飼養等施設である規定のアクリル水槽内に小型の飼育容器を設置し、アクリル水槽内の水温調節により飼育容器内の水温を制御した。一方、 5°C の水温については、制御を安定させるために、インキュベータ (MIR-154, 三洋電機㈱製) を使用した。

採取後、無給餌で飼育 (平均水温 18.5°C 、最高 19.3°C 、最低 18.2°C) したカワヒバリガイを、2008年8月1日から2日間水温 15°C に馴致した後、1日に 5°C の割合で所定の水温に変更した。2008年8月6日に全ての温度変化が完了した後、2008年11月27日まで114日間にわたって設定温度下で飼育を継続した。

(3) 飼育および調査方法

飼育容器には1,000mLの広口ボトル (TPX®製テクノボトル、㈱ニッコー製) を用いた。飼育水量は800mLとし、市販のエアストーン (球形、 $\phi 19\text{mm}$ 、気孔径 $80\mu\text{m}$ 、㈱レイシー製) を用いてバブリングした。

実験に際して、カワヒバリガイを殻長により3分類した上で (小型個体: $5\sim 10\text{mm}$ 、中型個体: $10\sim 15\text{mm}$ 、大型個体: $15\sim 22\text{mm}$)、個体の識別と飼育容器壁面の登はんによる供試個体の消耗を防ぐ目的で、パイレックス製のガラス丸棒 ($\phi 10\text{mm}$ 、長さ 180mm) に接着して飼育した。1本のガラス丸棒に同一殻長に分類した8個体を接着し (円周上に4個体 $\times$ 2箇所)、上記の飼育容器当り各殻長のガラス棒1本ずつを収容した (小型個体1本、中型個体1本、大型個体1本の合計3本)。接着にはエポキシ系接着剤 (アラルダイト・ラピッド、ニチバン㈱製) を使用し、カワヒバリガイの左殻中央部分を入・出水管が上を向くように固定した。なお、設定温度毎に3

回の繰り返しを設定した。

餌種には淡水浮遊珪藻であるキクロテラ (*Cyclotella meneghiniana*) と淡水緑藻であるクロレラ (*Chlorella vulgaris*) を混合して用いた。キクロテラは市販の純粋株を基に培養して使用した (20℃、24時間明条件)。一方、クロレラは市販の高密度液を洗浄して用いた。両餌種を 1g L^{-1} (乾燥重量) に調整した上で等量混合して、1週間あたり2～3回の頻度で、飼育容器に対して1回当たり10mL供給した。給餌は、上記の飼育容器に供試個体を収容した2008年8月1日より開始した。

2008年8月26日 (21日後)、10月17日 (73日後) および11月27日 (114日後) に生残確認を実施した。目視により斃死が確認された個体については、適宜飼育容器内から取り除いたが、個体は補充しなかった。さらに、実験終了時に、供試個体を水槽に移し、ステンレス製細線を用いた物理的な刺激に対する殻の開鎖反応の有無により最終的な生死を判定し、生残率 (%、生残個体数/全供試個体数 $\times 100$) を算出した。

(4) 統計解析方法

生残率については、飼育容器毎の生残率をアークサイン変換した上で、ANOVA (分散分析) により有意差が認められた場合に関して、Tukeyの多重比較検定 ($n=3$ 、有意水準は0.05) を行った。

3. 1. 2 結果および考察

図8にカワヒバリガイの生残率の経時変化を示した。実験開始21日後の8月26日においては、いずれの殻長でも飼育容器当たり1～2個体の斃死が認められたが、水温の違いによる生残率の変化は認められなかった。その後、実験開始後73日後の10月17日において、大型個体の5℃～30℃では、生残率にほとんど違いは認められなかったが、35℃では生存率が62%まで低下した。中型個体では、5℃～30℃における生存率が80%前後に、35℃の生残率は54%に低下した。小型個体は、全温度域で斃死が生じ、特に5℃～15℃および35℃の生残率の低下が大きかった。

実験開始後114日後の11月27日には、大型個体の25℃～35℃における生残率の低下が認められ、35℃の生残率は他の水温に比較して有意に低かった。中型個体では全温度域でさらに生残率が低下し、35℃の生残率は5～15℃に比較して有意に低かった。小型個体では、水温に関係なく斃死が認められ、生残率は15℃で最も低かった。小型個体の35℃の生残率は、大型および中型個体よりも高く、37%に達した。大型・中型個体では25℃以上の水温条件よりも5℃の生残率が高かったが、小型個体では5℃でも他の水温と同程度の低い生残率を示した。また、35℃における10月17日から11月27日の間の生残率の低下は大型個体が最も大きく、小型個体で最も小さかった。

以上のように、35℃までの範囲では、20日程度の短期的な水温上昇に対してカワヒバリガイが生存可能であることが明らかになった。また、長期的に35℃以上の高水温が継続した場合には、生残率が低下することが明らかになった。一方、いずれの殻長においても、低温に対する高い生残能力を有することが確認された。なお、小型個体で認められた水温によらない経時的な斃死の発生に関しては、飼育環境との関連も考えられるが、原因の解析にはいたっていない。さらに、大型・中型個体における長期的な斃死の増加に関しては、餌不足等による消耗の影響等も考えられることから、長期・慢性的な高水温環境下での殻長の差異による生残・生育反応の差異についてはさらに詳細な検討が必要である。

タイワンシジミ (McMahon and Williams, 1986) やアコヤガイ (渡辺, 1988) 等、温度耐性の評価では温度変化速度が大きいほど影響が発現しやすいことが報告されているが、本実験では1日に5℃の温度変動を与えたにも係らず、前述の通り20日目の生残率に水温変動による影響は生じず、カワヒバリガイが短期的な温度変動に高い適応能力を有していることが予想された。ただし、自然環境下の個体を採取して水温耐性の差異を評価するには、生育環境およびその変化に起因する耐性の獲得の影響等も予想されることから、これらの履歴についても考慮した上で解析することが必要である。

自然環境下における生息可能性の視点で本実験結果を

図8. 異なる水温で飼育したカワヒバリガイの生残率 (小林ら、2009)

5, 10, 15, 20, 25, 30, 35℃の水温でカワヒバリガイを飼育し、生残状況の経時的な変化を調査した。カワヒバリガイは、実験開始時の殻長により小型個体 (5～15mm)、中型個体 (10～15mm)、大型個体 (15mm～22mm) に分類した。8個体 $\times$ 3回繰返し

見た場合、一般的に湖沼や貯水池において水温が30℃以上に上昇することは少ないことから、水温上昇により生息が制限される可能性は少ないと考えられる。一方、低温域に関しても5℃での生残が確認され、冬季に湖面凍結が生じない湖沼や貯水池では、カワヒバリガイの生息が可能であることが示唆された。

3. 2 長期低水温への暴露に対する耐性の評価

3. 2. 1 材料および方法

(1) カワヒバリガイ供試個体

実験に供したカワヒバリガイは、2008年1月24日に大塩湖内の水中の岩石表面および水際に落下している石の表面から採取した。採取後、低温を保持した状態で輸送し、実験に使用する飼育容器に直接収容した。

(2) 飼育および調査方法

飼育容器として小型のガラス水槽（幅200mm×高さ200mm×奥行き100mm）を用いた。飼育は2回の繰り返しとし、1つの水槽にできるだけ様々な殻長の個体が含まれるように抽出した30個体を収容した。飼育水には採取後4日間放置した水道水を用い、実験中は市販のエアストーン（球形、φ19mm、気孔径80μm、楕レイシー製）によりバブリングした。

水温調節にはインキュベータ（MIR-154、三洋電機（株）製）を用いた。設定水温は大塩湖および竹沼湖における観測データを参考に、5℃（設定値）の一定温度制御とした。期間中の飼育水の温度は $4.6 \pm 0.5^\circ\text{C}$ 、溶存酸素濃度は $11.9 \pm 0.3 \text{ mg L}^{-1}$ であった。長期低水温への暴露は、カワヒバリガイ採取直後の2008年1月24日～2008年11月27日の309日間に渡って実施した。前述の実験と同様に、個体の生残確認は、ステンレス細線での刺激に対する殻の開鎖の有無によったが、5℃ではカワヒバリガイの開殻が少なく、刺激に対する反応も鈍かったため、5日間をかけ、1日に2℃の割合でインキュベータを15℃まで昇温した後に生残状況を調査した。

さらに、15℃に昇温してから20日後の2008年12月22日まで15℃（設定温度）で飼育を継続し、再度、生残状況の調査を行った。同期間の飼育水の温度は $14.0^\circ\text{C} \pm 0.4^\circ\text{C}$ 、溶存酸素濃度は $9.35 \pm 0.4 \text{ mg L}^{-1}$ （換水前の測定値の平均）であった。

飼育水は7日ごとに、飼育水と同一の温度に調製した水道水を用いて全量交換し、同時に、目視により斃死が確認された個体については除去した。ただし、水温上昇過程（2008年11月28日～2008年12月2日）においては、水温変動の発生を避けるため、飼育水は交換しなかった。また、水質の悪化等を考慮して、原則として無給餌実験とした。

3. 2. 2 結果および考察

(1) 長期低水温暴露による影響

図9に長期低水温暴露後の生残個体数を示す。長期低水温暴露により50%の個体が斃死したが（反復間で差異が認められなかったことから、全60個体を取りまとめた

結果）、特に、大型個体と小型個体の斃死割合が多かった。殻長22mm以上の大型個体は全数（21個体）が、8mm以下の小型個体では、8個体中の5個体が斃死した。一方、異なる水温に対する生残率では、5℃、114日間の飼育期間の生残率が大型個体（15mm～22mm）で高くなる結果となった（図8）。わが国のカワヒバリガイの平均的な寿命は2～3年とされているが（Magara et al., 2001）、異なる水温に対する生残率を見た実験で供試した大型個体の94%が20mm未満で（最大殻長22mm）、付着後3年未満の個体であったことから、本実験で斃死した大型個体（22mm～28mm）との齢の違いが生残の差異となって現れた可能性がある。

図9 長期低水温暴露後の生残個体数（小林ら、2009）
5℃の水温で309日間にわたりカワヒバリガイを飼育し、斃死個体数を調査した。2回の繰返し間で統計的に差がなかったため、データをプール。n=60, (30個体×2回の繰返し)。

(2) 長期低水温暴露後の昇温の影響

長期低水温暴露後に昇温して飼育した結果、生残個体の4割が斃死した（図10）。長期低水温暴露において殻長20mm以上の個体が全て斃死したこともあり、昇温後の斃死と殻長の間には一定の関係は認められなかった。昇温にとまなう斃死に関しては、他の二枚貝で事前の馴致温度と高温耐性の間に関係があることが報告されている。例えば、タイワンシジミ（*Corbicula fluminea*）では、30℃の水温に馴致した場合には34℃でも2週間以上の生存が可能であることや（McMahon and Williams, 1986）、高温に馴致すると致死上限水温が上昇し、低温に馴致すると致死下限水温が低下することが報告されている（Mattice and Dye, 1976）。また、アコヤガイにおいては昇温幅が大きいほど生残率が低下することが報告されている（渡辺, 1988）。これらの知見に比較すると、本実験における5℃からの1日に2℃ずつの昇温は比較的厳しい条件設定であり、低温からの急激な昇温が著しい生残率の低下に結びついた可能性が考えられた。

図10 長期低水温曝露後の昇温にともなう斃死個体の発生 (小林ら, 2009)

5℃の水温で309日間にわたりカワヒバリガイを飼育した後15℃で20日間飼育した後に、斃死個体数を調査した。図7の生残個体に関して作図（長期低水温実験により、50%の個体が斃死）。連続して5℃で飼育した個体は死ななかった。

いずれにしても、長期低水温曝露とその後の昇温を経験して生残する個体が存在することは明らかであり、長期的に低水温が維持される環境にカワヒバリガイが侵入し、何らかの環境変化により水温上昇がもたらされた場合、その他の環境的な制限が無ければ、生息数増加とそれにもなう下流域への分布拡大を引き起こす可能性もあると考えられる。

4. まとめ

貯水池環境とカワヒバリガイの発生挙動との関係および、生存可能な水温域について明らかにするため、大塩貯水池とその周辺における現地調査および飼育実験を行い、以下の結果を得た。

(1) 生息環境とカワヒバリガイの挙動の関係

大塩貯水池から500m区間の隧道壁面に付着した成貝数および殻長は上流程大きくなる傾向が認められた。導水路内を流下する浮遊幼生密度が、大塩貯水池からの流下距離に対して指数関数的に減少する傾向が認められたことから、隧道内に付着する成貝数は付着可能な幼生の流下量の影響を、殻長は餌量の影響を受けているものと考えられた。一方、大塩貯水池の浮遊幼生は、中間水深の温度が17℃を越えると出現し始め、浮遊幼生の消長が季節的な水温の上昇と低下に対応することが明らかになった。また、大塩貯水池の浮遊幼生密度は同貯水池下流に位置する竹沼湖に比較して著しく高く、大塩貯水池に導入されている曝気システムによる攪拌による深層環境の変化（DOと水温の上昇）が繁殖や成体の生息密度に影響している可能性が考えられた。さらに、浮遊幼生密度は一日を通して貯水池深層で高い傾向にあるが、夜間に浅層に移動することが確認された。

(2) 生存可能な水温域

飼育水温 5℃～35℃の範囲では、21日間の短期的な温度影響は受け難いが、114日間の長期になると高温（35℃）での生残率が低下する傾向が見られた。しかし30℃までの範囲では、殻長15～22mmの個体の114日間の生残率は60%を超え、自然環境で生じる水温変動を考えると、高温に対する耐性は高いと考えられた。さらに、5℃では300日を越えても50%以上の個体の生残が認められ、カワヒバリガイが非常に広い水温耐性を有することが明らかになった。さらに、中温域（15℃）からの急激な水温変動に対する耐性は高いが、低温（5℃）からの昇温は斃死を引き起こすことが明らかになった。

謝 辞

本研究を実施するにあたり、カワヒバリガイの採取、大塩湖の環境情報をご提供いただくとともに新たな取得・整理にご協力いただいた鎗川土地改良区にお礼申し上げます。また、現地作業の手配にご尽力いただくと同時に、ご指導・ご助言いただいた同区の松本寛課長に深謝申し上げます。群馬県立自然史博物館より群馬県富岡市周辺のカワヒバリガイに関する貴重な基礎情報をご提供いただきました。さらに、大塩湖愛護会および土地改良区総代の堀越辰久氏には、現地調査の度にお世話いただきました。心より感謝申し上げます。

引用文献

- Boltovskoy, D. and Cataldo, D.H. (1999) Population dynamics of *Limnoperna fortunei*, an invasive fouling mollusk, in the lower Parana River (Argentina). *Biofouling*, 14, 255-263.
- Cataldo, D., Boltovskoy, D., Hermosa, J.L. and Canzi, C. (2005). Temperature-dependent rates of larval development in *Limnoperna fortunei* (Bivalvia: Mytilidae). *Journal of Molluscan Studies*, 71 (1), 41-46.
- Karatayev, A.Y., Boltovskoy, D., Padilla, D.K. and Burlakova, L.E. (2007). The invasive bivalves *Dreissena polymorpha* and *Limnoperna fortunei*: parallels, contrasts, potential spread and invasion impacts. *Journal of Shellfish Research*, 26 (1), 205-213.
- 片山満秋・清水良治・松本 寛 (2005). 群馬県からカワヒバリガイを記録する. *Field Biologist*, 14, 35-40.
- 小林卓也・中野大輔・坂口 勇 (2009). 飼育実験によるカワヒバリガイの生存可能水温の解明. 電力中央研究所研究報告, V08042.
- Magara, Y., Matsui, Y., Goto, F. and Yuasa, A. (2001) Invasion of the non-indigenous nuisance mussel, *Limnoperna fortunei*, upon water supply facilities in Japan. *Journal of Water Supply: Research and Technology-AQUA*, 50 (3), 113-124.
- Mattice, J.S. and Dye, L.L. (1976). Thermal tolerance of adult Asiatic clam. In *Thermal Ecology II* (ed. by G.W.Esch and R.W.McFarlane), National Technical Information Service, U.S. Department of Commerce, Springfield, Virginia, 130-135.
- McMahon, R.F. and Williams, C.J. (1986). Growth, life cycle, upper thermal limit and downstream colonization rates in a natural population of the freshwater bivalve mussel, *Corbicula fluminea* (Muller) receiving thermal effluents. In *Proceedings of Second International Corbicula Symposium* (ed. by J.C.Britton),

- American Malacological Bulletin Special Edition (2), 151-166.
- Morton, B. (1977) The population dynamics of *Limnoperna fortunei* (Dunker 1857) (Bivalvia: Mytilacea) in Plover Cove reservoir, Hong Kong. *Malacologia*, 16, 165-182.
- 中井克樹 (2001) カワヒバリガイの日本への侵入. 黒装束の侵入者 (日本付着学会編, 梶原武・奥谷喬司監修), 恒星社厚生閣, pp.71-85.
- 中野大助・小林卓也・坂口 勇 (2009). 貯水池の水温、溶存酸素濃度および濁度がカワヒバリガイ幼生の発生動態に及ぼす影響. 電力中央研究所研究報告, V08039.
- Nakano, D., Kobayashi, T. and Sakaguchi, I. (2010). Differences in larval dynamics of golden mussel *Limnoperna fortunei* between dam reservoirs with and without an aeration system. *Landscape and Ecological Engineering*, 6 (1), 53-60.
- 野村正弘・金井英男・高橋克之・松本 功・松本 寛 (2008). 富岡～藤岡地域のカワヒバリガイ (*Limnoperna fortunei*). 群馬県立自然史博物館 自然調査報告書, 4, 40-47.
- Paolucci, E.M., Cataldo, D.H., Fuentes, C.M. and Boltovskoy D. (2007) Larvae of the invasive species *Limnoperna fortunei* (Bivalve) in the diet of fish larvae in the Parana River, Argentina. *Hydrobiologia*, 589, 219-233.
- Ricciardi, A. (1998). Global range expansion of the Asian mussel *Limnoperna fortunei* (Mytilidae): Another fouling threat to freshwater systems. *Biofouling*, 13 (2), 97-106.
- Stich, H.-B. and Lampert, W. (1981) Predator evasion as an explanation of diurnal vertical migration by zooplankton. *Nature*, 293, 396-398.
- Tamburri, M.N., Wasson, K. and Matsuda, M. (2002) Ballast water deoxygenation can prevent aquatic introductions while reducing ship corrosion. *Biological Conservation*, 103, 331-341.
- Wang, W.X. and Widdows, J. (1991) Physiological responses of mussel larvae *Mytilus edulis* to environmental hypoxia and anoxia. *Marine Ecology Progress Series*, 70, 223-236.
- 渡辺幸彦 (1988). アコヤガイの稚貝・幼貝・成貝の高温耐性. 海生研報告, 88203, 33-71.