

## アサリ浮遊幼生の成長に伴う塩分選択行動特性の変化と鉛直移動様式再現モデル

石田基雄<sup>†1</sup>, 小笠原桃子<sup>2</sup>, 村上知里<sup>2</sup>, 桃井幹夫<sup>3</sup>, 市川哲也<sup>3</sup>, 鈴木輝明<sup>1</sup>

### Changes in Behavioral Characteristics, in Relation to Salinity Selection and Vertical Movement at Different Growth Stages of the Planktonic Larvae of the Japanese Littleneck Clam, *Ruditapes philippinarum*

Motoo ISHIDA<sup>†1</sup>, Momoko OGASAWARA<sup>2</sup>, Chisato MURAKAMI<sup>2</sup>, Mikio MOMOI<sup>3</sup>, Tetsuya ICHIKAWA<sup>3</sup> and Teruaki SUZUKI<sup>1</sup>

For the restoration of tides [do they mean “tidal zones” or “tidal areas” ?] there is a need for techniques which can reveal features of planktonic larvae of filter feeding macrobenthos, such as bivalves. For understanding and predicting the sources of planktonic larvae, the vertical distribution of larvae is the most important factor, because it affects the drift route. In this study, the optimum range of salinities chosen by the larvae and the vertical movement velocity at each growth stage, from fertilized egg to full-grown stage, was measured using a density-gradient water column apparatus. The results show that trochophore larvae select low salinity water (18~24 psu). D-shaped larvae move toward more saline water (29 psu) in the early stages, and then gradually select lower salinity layers (21~23 psu) as they mature. Results are similar in both dark and light conditions. We derive an empirical equation describing changes in vertical movement velocity at different stages. The temporal changes in the vertical movement of larvae can be simulated by this equation using the values for salinity and vertical movement velocity.

**key words:** Japanese littleneck clam, planktonic larvae, salinity selection, vertical movement

#### はじめに

三河湾では、1970年代以降、赤潮、貧酸素化による漁業被害が著しく、その原因として1970年代の干潟・浅場の埋め立てによる水質浄化機能の喪失があげられている(Suzuki, 2001)。そのため、1998年以降大規模な干潟・浅場造成による環境修復が進められている(鈴木ほか, 2003)。鈴木ほか(2003)は干潟・浅場の造成に関する技術的課題を整理し、その1つが造成適地の選定に関する手法開発で

あると述べている。選定場所の条件について、鈴木ほか(2002)は、湾全体へのろ過食性マクロベントス浮遊幼生の効果的供給が重要であることを指摘し、干潟・浅場における水質浄化機能の主要な担い手であるアサリ(*Ruditapes philippinarum*)浮遊幼生の供給源をリセプターモードモデルによる数値計算によって推測することを試みた。

菊地(1982)は、底生動物の浮遊幼生の分散は一般に、1) 幼生の浮遊期間、2) 浮遊層、3) 環境水の流動の強さとその方向性に左右されるとしており、浮遊幼生の漂流に関する数値計算もこれら要素をできるだけ正確に表現できる定式化や条件設定が必要となる。桑原・斉藤(2003)は、実験によって得られた浮遊幼生の塩分選択行動を流動モデルに組み込むことにより、瀬沼川の感潮河川域におけるヤマトシジミ浮遊幼生の挙動を明らかにする試みを行った。アサリ浮遊幼生の挙動に関する鈴木らの数値計算(鈴木ほか, 2002)は1)の幼生の浮遊期間については浮遊幼生の成長式(鳥羽, 1992a; 井手尾ほか, 1994; 上妻, 1994)に基づき設定しており、また、3)の環境水の流動の強さとその方

2004年9月17日受付、2005年3月3日受理

<sup>1</sup> 愛知県水産試験場

Aichi Fisheries Research Institute, 97 Wakamiya, Miyatyo, Gamagori, 443-0021, Japan

<sup>2</sup> 株式会社 日本海洋生物研究所

Marine Biological Research Institute of Japan Co., Ltd., 4-3-16 Yutakamati, Sinagawa-ku, Tokyo 142-0042, Japan

<sup>3</sup> (株) 中電CTI

ChudenCTI Co., Ltd., 1-27-2 Meiekiminami, Nakamura-ku, Nagoya 450-0003, Japan

<sup>†</sup> motoo\_ishida@pref.aichi.lg.jp

向性については, 計算結果を三河湾の3基の自動観測パイプによる観測結果と比較し再現性を検証している. しかし, 2) 浮遊層については, 特定の場所, 時間での限定的な観測結果に基づいて設定しており, より正確に供給源を評価するためには, 桑原・斉藤 (2003) が行ったような浮遊幼生の鉛直分布様式に関する定式化が必要であるとしている.

そこで著者らは, 密度成層中におけるアサリ浮遊幼生の成長段階毎の塩分選択行動を明らかにするため密度成層水柱 (Coombs, 1981; 田中, 1991) に, 成長段階毎の浮遊幼生を投入し, その鉛直分布および鉛直移動速度を観測した. その結果をもとに鉛直分布を表現する実験式を導いた. 本論文では, その詳細について報告する.

## 方法

### 1. 密度成層水柱による実験

#### 1.1 塩分選択行動実験

三河湾で採取したアサリを, 2003年5月7日に13°C, 23°Cにそれぞれ冷却, 加温した精密ろ過海水 (ROSUIKI, R-31精密ろ過装置) を用いて温度刺激法 (鳥羽, 1992b) で受精・放卵させ, 受精卵を得た. 受精卵は精密ろ過海水で洗浄した後, 同海水を満した1000lポリカーボネート水槽に収容し, ふ化させた. この水槽を2日間静置し, ふ化幼生がD状期幼生に変態した後, 水槽水を30 $\mu$ mメッシュのナイロンネットを通して排出し, 濃縮された幼生を含む残水を13トンFRP水槽へ移し, 飼育開始した. 飼育水管理としては, 精密ろ過した後, 紫外線照射 (セン特殊光源, UZ40TMR) した海水を1日当たり飼育水槽容量の2倍程度を注水する流水方式とし, 弱いエアレーションを施した. 餌は, 培養した *Pavlova lutheri* 単独で, 1日1回, 飼育水中の濃度が $2 \times 10^4 \sim 3 \times 10^4$  cells $\cdot$ ml $^{-1}$ となるように与えた. 飼育開始時の幼生密度は1.3個体 $\cdot$ ml $^{-1}$ で, 飼育期間中の塩分は約27.5psu, 水温は18~20°Cで推移した. 飼育したアサリ浮遊幼生の成長については, 受精後6日以降30個体ずつ殻長を計測した.

この飼育期間中に, 受精卵, 及び受精後18時間, 2日, 6日, 9日, 12日, 15日のそれぞれの幼生を採取し, 密度成層水柱による浮遊卵の比重測定法 (Coombs, 1981; 田中, 1991) に準じて塩分選択行動を調べた. 使用した器具をFig. 1に示した. 器具は恒温室内のウォーターバス中に設置し, 水温20°Cに維持した.

円筒シリンダー (内径50mm, 高さ800mm) は明条件用と暗条件用の2本を設置し, シリンダー底部から次第に塩分を高めながら海水を注入し, 密度成層水柱を作成した. シリンダー内に作成した水柱の塩分は, 最上層で約15psu, 最下層で35~39psuとなった. 塩分勾配は, あらかじめ比重を測定した中空のガラス玉 (約17, 20, 25, 28, 30, 33, 38, 39psuの塩分に対応する8個の比重球) をシリンダー内に入れて確認し, 同時にこのガラス玉を幼生注入位置の目印

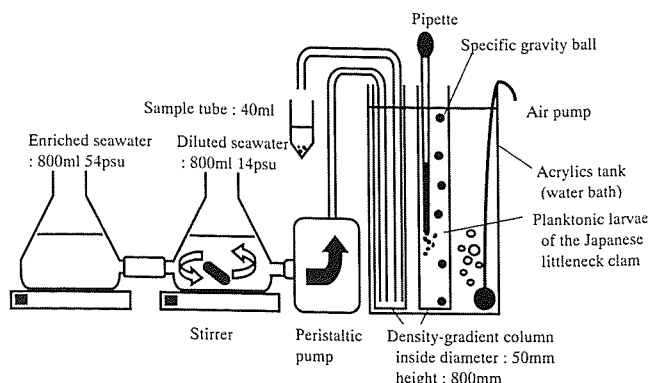


Figure 1. The experimental apparatus used to make the density-gradient water column (Coombs, 1981; Tanaka, 1991). Diluted seawater: Filtered seawater diluted with distilled water. Enriched seawater: Filtered seawater with artificial seawater added.

とした. 溶存酸素濃度は実験期間を通じて約3.5 ml $\cdot$ l $^{-1}$  (飯島電子, DOメーターF-105型) であった.

幼生は, ガラス管を加工した長いピペットで飼育水と同塩分の層に静かに注入し, 1時間静置した後, 鉛直分布を調べた. アサリの受精卵および幼生は, ふ化水槽及び飼育水槽からネットで濃縮採集し, 恒温室内で飼育海水と同じ水温となるように馴致してから実験に供した. 受精卵については明条件のみ, 浮遊幼生については明条件及び暗条件で実験した. 暗条件は, 恒温室内の窓を遮光して設定し, 同様の設定下でシリンダー直上部に光源を設置することで明条件とした. 明条件での水柱最上面の照度は, 700~800ルクス (MINOLTA, T-10照度計) であった. 幼生は, 注入直後から活発に遊泳, 分散していくが, 目視では次第に分散の変化が認められなくなる. その時間は, 成長段階によって若干異なるものの, ほぼ10分以内であったことから, 静置時間は十分な余裕をみて, すべての実験で1時間とした. シリンダー内の海水は実験終了後, 底部から40mlずつ採取し, 塩分の測定 (東亜電波工業株式会社製, WM-22EP) 後, 3%中性ホルマリンで固定し, 後日受精卵および幼生数を計数した. 回収した卵, 幼生数は, 1実験あたり824~8746個体であった.

#### 1.2 最大鉛直移動速度測定実験

三河湾で採取したアサリから2003年10月21日に採卵し, ふ化したアサリ浮遊幼生を1.1で説明した方法で同様に飼育した. 飼育期間中の塩分は約29psu, 水温は19~20°Cで推移した. このアサリ浮遊幼生と密度成層水柱を用いて, アサリ浮遊幼生の鉛直移動速度を測定した. 測定は, 受精後9日, 12日, 15日, 17日にそれぞれ2回行った.

密度成層水柱は, 最上層で20psu, 最下層で飼育水の塩分と同じ29psuとなるように設定し, シリンダーの外側面の底面から25cmの位置 (約23psu) に印をつけた. 浮遊

幼生の飼育水槽からの採取及び実験までの取り扱いには1.1で説明した方法と同様で、注入位置のみ底面直上とした。幼生の移動は、外側から目で見えて追跡し、1個体目、10個体目、20個体目が印の位置を通過する時間をそれぞれストップウォッチで測定して求めた。それぞれの実験に用いた幼生数は、1実験あたり700~3700個体であった。

## 2. 幼生の鉛直移動モデル

### 2.1 幼生の鉛直移動の定式化

1.1で述べた塩分選択行動実験の結果をもとに、アサリ浮遊幼生の成長段階をTable 1に示すような4成長段階に大別し、各々の成長段階についてアサリ浮遊幼生の選択塩分濃度 ( $SALT_{base}$ ) を設定した。 $SALT_{base}$  は、幼生がもっとも多く分布した塩分に、個体差を考慮して一様乱数  $\gamma$  (選択塩分偏差) を加えて幅を持たせた。また、実験では受精後2日では29.0にピークがあり、D状期幼生、アンボ期幼生、フルグロウン期幼生へと成長段階が移る途上では、過渡的に29.0と22.0にピークを持つ2峰型の分布を示し、最終的には22.0の単峰型に移行したことから、幼生の  $SALT_{base}$  移行時期に個体差があることを想定した。すなわち、全体個体数を2分割し、一方に固定した移行時期  $T_0$  を与え、他方に一様乱数を用いて一定期間内で分散する移行時期  $T_0$  を与えた。この  $T_0$  の与え方で、同じ成長段階で異なる  $SALT_{base}$  を持つ個体群が表現できる。

Table 1. Salinity preference at each growth stage.

Time ( $t$ )	Growth level	Salinity preference ( $SALT_{base}$ )
0~12 hours	Fertilized egg	34.0+ $\gamma$
12~40 hours	Trochophore~D-shaped	21.0+ $\gamma$
40 hours~ $T_0$	D-shaped~Umbo	29.0+ $\gamma$
$T_0$ ~	Umbo~full-grown	22.0+ $\gamma$

次に、幼生は  $t$  時における位置 ( $Z(t)$ ) での塩分濃度 ( $SALT(Z(t))$ ) がその成長段階での  $SALT_{base}(t)$  と異なる場合、 $SALT_{base}(t)$  に近づくための移動を行うものとし、この塩分選択行動による鉛直移動速度 ( $W_{salt}(t)$ ) は (1) 式に示すように最大鉛直移動速度 ( $W_{max}$ ) を上限に  $SALT_{base}(t)$  と  $SALT(Z(t))$  との差の  $\tanh$  関数値に比例するものとし、その際、その差に対する応答の鋭敏さを規定する定数  $k$  (応答特性係数) を導入した。また、一様乱数  $\beta$  ( $0 \leq \beta \leq 1$ ) で個体差による速度のばらつきを表現した。

$$W_{salt}(t) = \beta \cdot W_{max} \cdot \tanh(k \cdot (SALT(Z(t)) - SALT_{base}(t))) \quad (1)$$

また、幼生は、(2) 式に示すように、塩分選択行動による移動に加えて、塩分に規定されない自由移動を行うとし、この自由移動の速度は最大移動速度 ( $W_{max}$ ) から塩分選択行動による移動 ( $W_{salt}(t)$ ) を差し引いた速度を上限としたランダムな移動とし、一様乱数  $\alpha$  ( $-1 < \alpha < 1$ ) を与えた。ここで、 $Z(t+\Delta t)$ 、 $Z(t)$  は、それぞれ時刻  $t+\Delta t$ 、 $t$  における浮遊幼生の鉛直位置を示す。

$$Z(t+\Delta t) = Z(t) + \{W_{salt}(t) + \alpha \cdot (W_{max} - |W_{salt}(t)|)\} \cdot \Delta t \quad (2)$$

### 2.2 塩分選択行動実験再現計算

2.1の鉛直移動モデルを用いて、1.1の塩分選択行動実験を再現する計算を行なった。Table 2に計算条件を示した。計算では、密度成層水柱を30層で90cmの高さとし、最下層40psu、最上層10psuで、その間は直線補間で徐々に塩分が低下するように勾配を設定した。最大鉛直移動速度については、1.2で述べた実験結果から受精後の経過時間 ( $t$ ) の一次関数として求めた。 $SALT_{base}$  が29.0+ $\gamma$ から22.0+ $\gamma$ に移行する時期  $T_0$  については、選択塩分が幼生の発育に従って順次変化してゆくように設定した。ここでは感度解析の結果から全個体数の30%は4.5dayで22.0+ $\gamma$ に移行し、残り70%には一様乱数  $T_0$  (4.5day <  $T_0$  < 12day) を与え、4.5日から12日の間に徐々に22.0+ $\gamma$ に移行するように設定した。計算時間は、室内実験の静置時間である

Table 2. Computational conditions for salinity preference simulations.

Layer thickness ( $dz$ )	3 cm
Total height	90 cm—3 cm×30 layers
Salinity gradient	Salinity of bottom and top layer was set up to 40.0 psu and 10.0 psu, respectively. Salinity at each layer between bottom and top was calculated using linear interpolation.
Maximum vertical velocity ( $W_{max}$ )	$0.016 \times t + 0.0388 \text{ cm} \cdot \text{sec}^{-1}$ ( $t$ is total time since fertilized (day))
Transition time ( $T_0$ )	70% of all ... uniform distribution from day 4.5 to day 12 30% of all ... 4.5 day
Initial condition	27.5 psu
Simulation period	1 hour
Time step	60 sec
Response coefficient ( $k$ )	0.25
Variance in salinity preference ( $\gamma$ )	±2 psu

1時間とし、タイムステップは60秒、 $k$ 及び $\gamma$ は、感度解析を行って、それぞれ0.25及び $\pm 2$ psuに設定した。

## 結果

### 1. 密度成層水柱による実験

#### 1.1 塩分選択行動実験

実験時の幼生の発生段階を全国沿岸漁業振興開発協会(1997)のアサリ生育段階に従って分類すると、受精後18時間の幼生は、ほぼすべてトロコフォア幼生であり、受精後2日、受精後6日はD状期幼生、受精後9日はアンボ期幼生が主体で一部D状期幼生、受精後12日はほとんどがアンボ期幼生、受精後15日はフルグロウン期幼生がほとんどで一部アンボ期幼生が混在していた。また、飼育開始から受精後15日の飼育終了時までの生残率は73%であった。幼生の成長はFig. 2に示したように、1日あたり $8.3\mu\text{m}$ で、受精後15日には平均殻長 $199.5\mu\text{m}$ に達した。

Fig. 3に、実験毎の密度成層水柱におけるアサリ浮遊幼生の鉛直分布を示した。(○)は明条件、(●)は暗条件での結果をそれぞれ示した。

受精直後(Fig. 3a)の卵は、注入点(27.5psu)よりも高塩分層(29psu~36psu)にほとんどが分布した。分布形態は上記塩分範囲内でほぼ均等分散であった。

受精後18時間のトロコフォア幼生(Fig. 3b)は、受精卵

とは逆に、明条件で20~24psu、暗条件で18~22psuの低塩分層に集中分布した。明条件における分布は、暗条件とほとんど差がないが、やや高塩分側に多く分布する傾向を示した。幼生は、この低塩分層の4psuの間に全体の44~49%が集中し、16psu以下の低塩分側や29psu以上の高塩分側にはほとんど分布しなかった。

受精後2日のD状期幼生(Fig. 3c)は、明条件では21~34

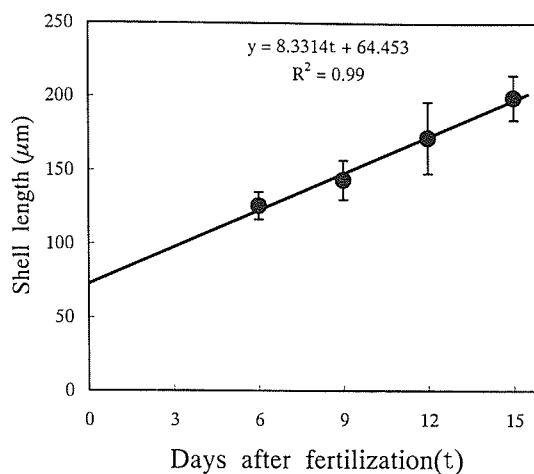


Figure 2. Growth of the pelagic larvae of Japanese little-neck clam used in this study.

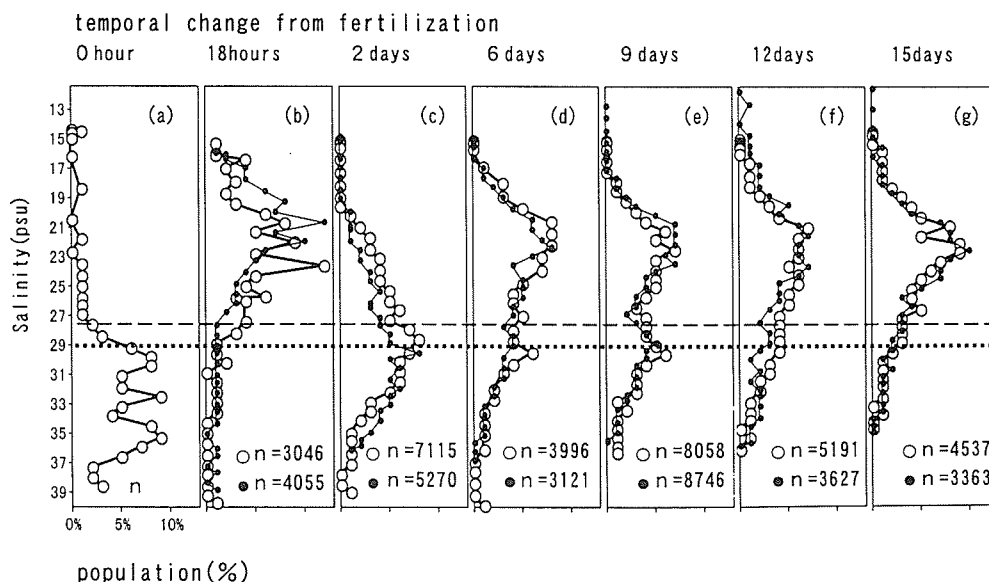
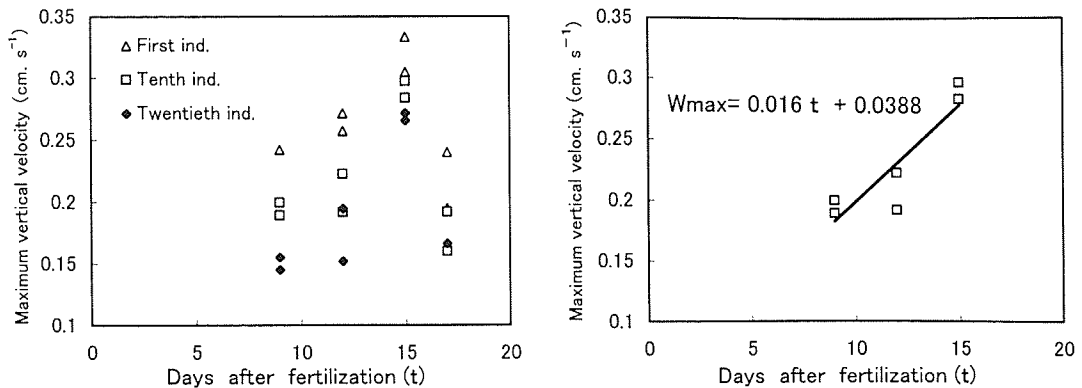


Figure 3. Temporal changes in the vertical distribution of the pelagic larvae of the Japanese little-neck clam, *Ruditapes philippinarum*, one hour after insertion into the water column with a density-gradient.

White circles (○) and black circles (●) show the relative population percentages at each salinity under light and dark conditions, respectively. Long dotted line shows the salinity into which the larvae were inserted. Short dotted line shows the average salinity at 3m depth in Mikawa Bay from spatial patterns of mean salinity calculated using a hydrodynamic model (Suzuki et al. 2002). In this Figure, (a), (b), (c), (d), (e), (f), and (g) show the vertical distribution patterns at 0 hours, 18 hours, 48 hours, 6 days, 9 days, 12 days and 15 days after fertilization, respectively. The main growth stage in each experiment is (a) Fertilized egg, (b) Trochophore, (c) & (d) D-Shaped veliger, (e) & (f) Umbonal veliger, and (g) Pedit-veliger.



**Figure 4.** The figure on the left shows the changes in the vertical movement velocities of the pelagic larvae of Japanese littleneck clam, *Ruditapes philippinarum*. Triangle ( $\Delta$ ), square ( $\square$ ) and black circle ( $\blacklozenge$ ) show the velocities of the first, tenth and twentieth individual that passed the mark of 25 cm height from the bottom of the column, respectively. The figure on the right shows the correlation between days after fertilization and vertical movement velocity calculated from the data of the tenth individual.

psuの範囲に分布し、29 psu 付近にピークが見られた。明条件における分布は、暗条件とほとんど差がないが、受精後18時間の場合とは逆にやや低塩分側に多く分布する傾向を示した。

受精後6日のD状期幼生 (Fig. 3d) の明条件と暗条件における分布は、ほとんど一致し、受精後2日のD状期幼生より2~3 psu 低い18~32 psu の範囲に分布した。また、受精後18時間、受精後2日と異なって二峰型の分布を示し、受精後2日のD状期幼生でみられた29 psu 付近のピークを残しながら、低塩分側の20~22 psu を中心とする大きなピークを形成した。

受精後9日のアンボ期幼生 (一部D状期幼生) (Fig. 3e) は、受精後6日と同様に明条件と暗条件における分布はほとんど一致し、受精後6日のD状期幼生とほぼ同じ19~32 psu の範囲に分布した。また、受精後6日のD状期幼生と同様に2峰型の分布を示し、29 psu 付近に小さなピークを残しながら、低塩分側の21~23 psu 付近に大きなピークを形成した。

受精後12日のアンボ期幼生 (Fig. 3f) は、受精後6日、9日と同様に明条件と暗条件における分布はほとんど一致し、受精後9日のD状期幼生と同じ19~32 psu の範囲に分布した。しかし、これまで見られた29 psu 付近のピークは消失し、27 psu 付近の分布量が増加し、21~23 psu がピークとなる緩やかな集中分布を示した。

受精後15日のフルグロウン期幼生 (Fig. 3g) でも、明条件と暗条件における分布はほとんど一致した。受精後12日のアンボ期幼生と比較すると、29 psu 付近のピークは完全に解消されるとともに、29 psu よりも高塩分に分布していたものが減少し、21~23 psu 付近への集中が一層顕著となった。

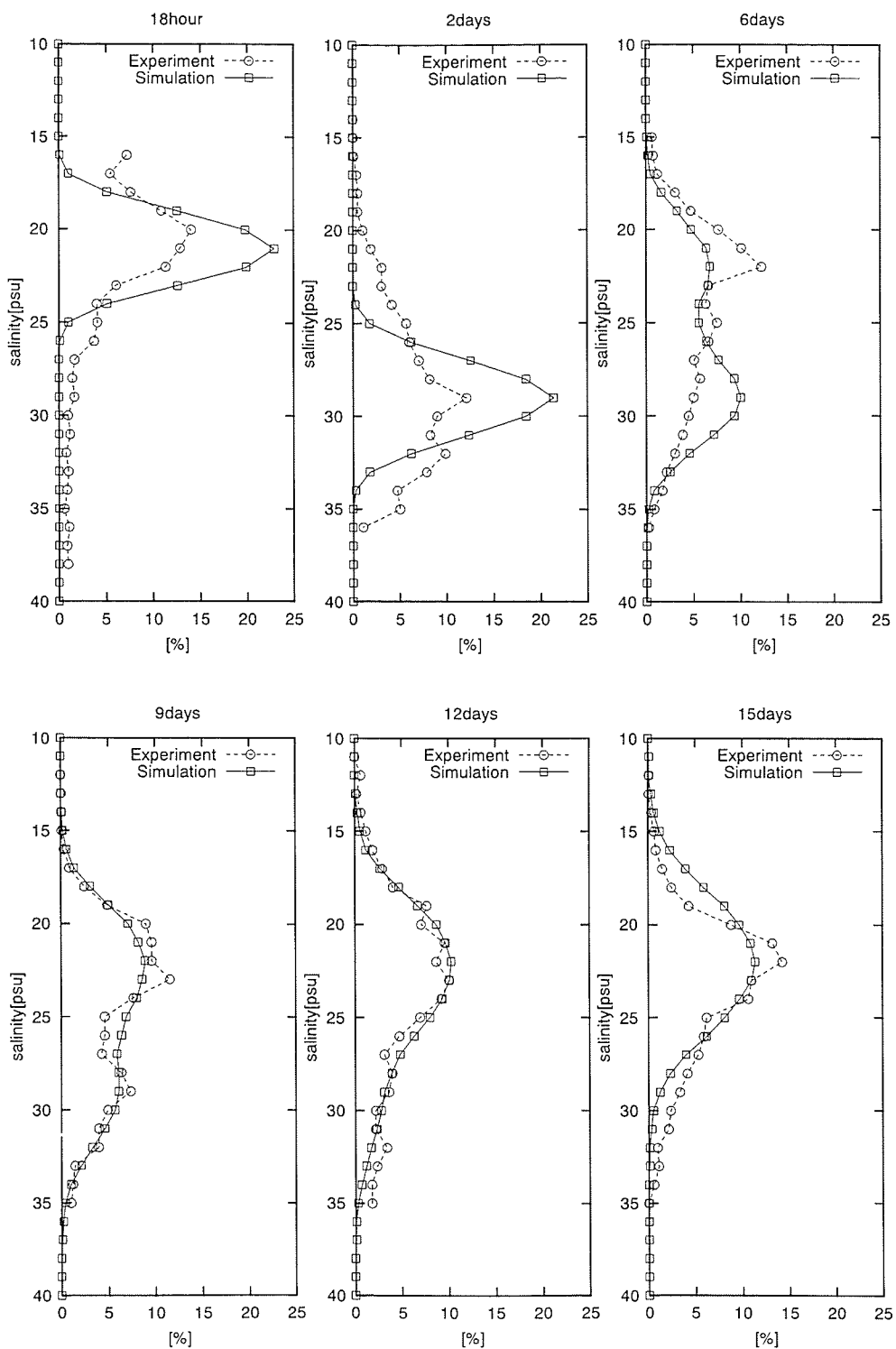
## 1.2 最大鉛直移動速度測定実験

実験に用いた幼生は、塩分選択行動実験に用いた幼生の飼育水温と等しい19~20°Cで育成し、餌料条件も同じに設定したが、塩分選択行動実験に用いた幼生に比べ成長が劣り、受精後9日、12日、15日、17日のアサリ浮遊幼生の平均殻長は、それぞれ119  $\mu\text{m}$ 、143  $\mu\text{m}$ 、159  $\mu\text{m}$ 、167  $\mu\text{m}$ であった。受精後17日の幼生については、特に成長が不良で、活動がやや不活発であったため近似式を求める際は除外した。

Fig. 4に1個体目、10個体目及び20個体目で計算した各速度を示す。それぞれの個体の速度には0.02~0.05  $\text{cm}\cdot\text{sec}^{-1}$ の差がみられ、9日、12日、15日と日数を経るにしたがって移動速度は速くなった。ここでは、便宜的に10個体目で求めた移動速度を供試群の最大移動速度と考え、受精後日数 ( $t$ ) との回帰直線式を求め、Table 2中に示す  $W_{max}$  ( $\text{cm}\cdot\text{sec}^{-1}$ ) =  $0.016t(\text{days}) + 0.0388$  の近似式を得た。

## 2. 塩分選択行動実験再現計算

実験式 (1), (2) に基づき Table 2 に示した条件で計算した結果を1.1で行った塩分選択行動実験の結果とともに Fig. 5 に示した。その際、実験値は Fig. 3 で示した結果を1 psu あたりの分布率に換算して示した。全体として計算値は鉛直分布様式の時間変化を良く再現できたが、受精後18時間、受精後2日の分布形状が計算結果では実験値の分布幅よりも狭く、ピーク付近に集中する傾向が見られた。また、受精後6日の数値計算結果では、ピークの二峰性は再現できたが、それぞれのピークへの集中度はあまり良好ではなかった。受精後9日以降では、計算は実験結果を良く再現した。また、受精後9日の計算における鉛直分布状況を Fig. 6 に示した。この計算結果では、10分後にはほぼ定常分布に達しており、塩分選択行動実験の目視観察における



**Figure 5.** Calculated (simulated) temporal changes in the vertical distributions of the pelagic larvae of the Japanese littleneck clam, *Ruditapes philippinarum*, one hour after insertion to the density-gradient water column compared to the observed temporal changes. White circle (○) and square (□) show the observed and calculated population percentages at each salinity, respectively.

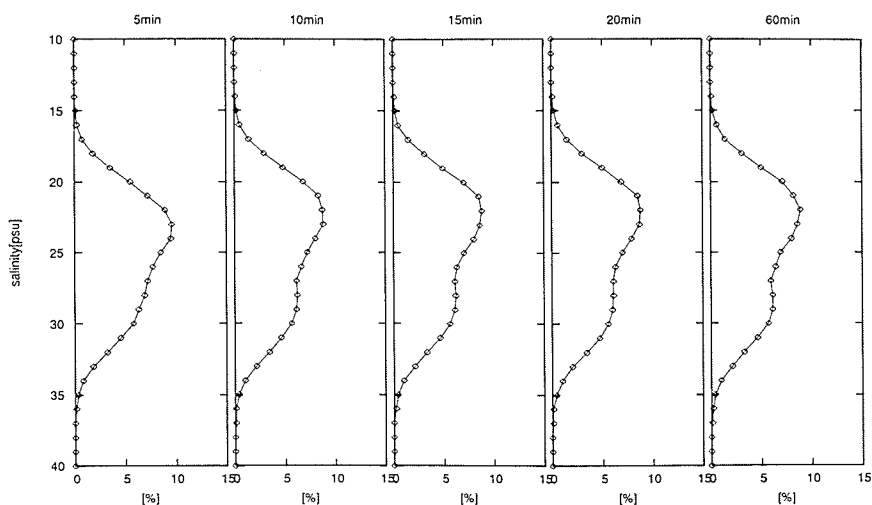


Figure 6. Temporal changes in the calculated vertical distributions of larvae 9 days after fertilization.

幼生分散の確認結果とほぼ一致した。

#### 考察

今回塩分選択行動実験に供したアサリ浮遊幼生の日間成長率は Fig. 2 に示したように  $8.3 \mu\text{m}$  で、鳥羽 (1992a) の成長実験式 ( $GR=0.377 \times T-2.96$ ) から導き出した飼育水温  $20^\circ\text{C}$  における日間成長率 4.58 の 1.8 倍程度であり、受精後 2 日から受精後 15 日までの生残率も 73% と良好であったことから、実験に供したアサリ浮遊幼生の生理状態は極めて良好であったと判断される。

光に対する応答としては、受精 18 時間後のトロコフォア期に、明条件で相対的にやや高塩分（下層）側に分布し、48 時間後の初期 D 状期に、明条件で相対的にやや低塩分（上層）に分布する傾向が見られたが、いずれも明瞭な差ではない。さらに、6 日目以降では、明条件暗条件での差はほとんどない。このことは、アサリ浮遊幼生が浮遊期間中を通じて正または負の走光性を持たず、昼夜の定期的な鉛直移動を行わないことを示唆している。また鉛直分布形状が明条件と暗条件でほとんど一致したことは実験の再現性が高いことを意味していると考えて良いだろう。

受精卵は 30~36 psu の高塩分層に分布していたが、これは遊泳能力が無いためであろう。

受精後 18 時間のトロコフォア幼生が 18~22 psu の低塩分層へ集中分布した要因としては、1) 何らかの要因による能動的移動と、2) 発生に伴って体積が増加し、幼生の比重が低下したことによる受動的な浮上が考えられる。2) については、同時期のヤマトシジミを用いた実験で、死亡個体は沈んでいくという結果が得られており（齊藤ほか、2002）、検鏡下でも活発に遊泳し続けるトロコフォア幼生が比重の低下のみで浮上するとは考え難く、浮上は能動的な移動と推定される。能動的移動については低塩分層への選択的な

移動と、塩分によらない負の走地性による上方への移動が考えられる。全国沿岸漁業振興開発協会 (1997) は、アサリのふ化直後の幼生は強い負の走地性を示すとしており、塩分勾配の無い水槽でのアサリ浮遊幼生飼育においても、ふ化直後の正常なトロコフォア幼生は、ほとんど水面に浮上、蟄集することから、低塩分層への選択的移動とは考え難い。しかし、20 psu 以下の塩分域に分布が少ない理由については幼生の塩分選択性が関与していると考えられる。Robinson and Breese (1984) は、アサリ浮遊幼生は、塩分 15 psu 以下では変態まで達する個体はなく、正常な発生のためには 20 psu 以上の塩分が必要としている。16 psu 程度の低塩分域まで浮上しないのは、この Robinson and Breese が示した低塩分限界と合致している。したがって、受精後 18 時間のトロコフォア幼生が 18~22 psu の低塩分層へ集中分布したのはアサリ浮遊幼生が持つ負の走地性と低塩分に対する忌避の結果と考えられる。

受精後 2 日の D 状期幼生が、29 psu 付近に集まる理由については、殻の形成による比重の増加が考えられる。即ち、殻の形成が進んで急激に比重が増加する一方で、遊泳能力が追いつかず、一旦沈降したのではないかと考えられる。

ヤマトシジミでも同様に受精後 47 時間後の初期 D 状期幼生が一旦高塩分層に移動する結果が得られており（齊藤ほか、2002; 中山ほか、2002）、河口域から内湾域に生息する二枚貝類幼生に共通の生態かもしれない。

受精後 6 日の D 状期幼生、9 日のアンボ期幼生（一部 D 状期幼生）で、ピークが 2 つに分かれた理由については、受精後 2 日の D 状期幼生及び受精後 12 日のアンボ期幼生におけるピークの位置からみて、29 psu 付近に分布中心を持った幼生が、成長に伴って 22 psu 付近に選択性を移し、過渡的に 2 つのピークを持ったと推測される。その際、成長の早いものから次第に低塩分側へ移るとすれば、低塩分

ピークの幼生と高塩分ピークの幼生との間に殻長差があると考え、受精後6日及び9日の明条件実験における高塩分ピーク及び低塩分ピークに該当するサンプルから幼生を抽出し、それぞれ30個体ずつ殻長を計測した。その結果、幼生の殻長は受精後6日の低塩分ピークおよび高塩分ピークでそれぞれ  $126.4 \pm 8.8 \mu\text{m}$ ,  $123.4 \pm 8.4 \mu\text{m}$ , 受精後9日ではそれぞれ  $147.6 \pm 18.7 \mu\text{m}$ ,  $150.4 \pm 13.4 \mu\text{m}$  であり、いずれのピークにおいても幼生の殻長差はみられなかった。したがって、二峰性の原因は殻長に表れない感覚器等の成長差である可能性も考えられるが、現時点では不明である。

受精後12日のアンボ期幼生及び15日のフルグロウン期幼生では、高塩分側のピークが消え、21~23 psu の低塩分を選択する傾向が強まっている。特に15日のフルグロウン期幼生は平均殻長  $199.5 \mu\text{m}$  で着底期と考えられるが、予想された着底期への移行に伴う高塩分側への塩分選択性の変化は示さなかった。したがって、何時どのような契機で着底行動に移行するかについては今後の課題であるが、アサリ浮遊幼生がその成長後期に高塩分層を選択し、エスチュアリー循環を利用して湾奥河口域への回帰を行う可能性は低いと考えられた。

浮遊幼生の最大鉛直移動速度は個体差が大きい、成長にしたがって移動速度が速くなる様子がみられ、この結果から得られた近似式から計算される最大鉛直移動速度は、受精後2日目~15日目では  $7.0 \times 10^{-2} \sim 2.8 \times 10^{-1} \text{ cm} \cdot \text{sec}^{-1}$  であった。この値はCragg (1980) が整理した二枚貝類浮遊幼生の鉛直移動速度である  $7.5 \times 10^{-2} \sim 1 \text{ cm} \cdot \text{sec}^{-1}$  と比べると、成長初期にはほぼ合致するものの、後半ではやや低い値であった。今回の鉛直移動速度実験で使用した浮遊幼生の成長速度は5月に実施した塩分選択行動の実験に使用した浮遊幼生よりも何らかの理由で低く、受精後17日には鉛直移動速度もそれ以前に比べ低下したことから、得られた回帰直線式の傾きは過小評価になっている可能性があると思われる。その点を考慮すれば浮遊幼生後期の値はCragg (1980) が整理した値の方がより正確な値かもしれない。この点に関しては今後水温の違い等を試験条件に含めたアサリ浮遊幼生の移動速度測定実験を繰り返してみる必要があると考えている。

導き出した実験式によるアサリ浮遊幼生の塩分選択行動実験再現計算結果 (Fig. 5) は、受精後18時間、受精後2日のピーク付近における分布率が観測値よりやや大きくなる傾向を示し、受精後6日の結果は二つのピークの大きさがうまく再現されていない傾向が見られたが、受精後9日、受精後12日、受精後15日の結果は良く一致していた。また、Fig. 6 に示した受精後9日における経時変化の再現についても、実験開始後10分程度で定常状態に達しており、実験時の目視観察による分散の経過と類似していることから、ここで定式化したアサリ浮遊幼生の鉛直移動モデルはアサリ浮遊幼生の発育段階に応じた鉛直分布を推測する手

段として妥当であると考えられる。受精後18時間、2日目のピーク幅の再現が不十分であったのは選択塩分偏差  $\gamma$  の値を実験期間中一律に2 psu に設定したためと思われ、発育段階に応じて  $\gamma$  を変化させる定式化を検討することによって再現性はより良好になると思われ、また、受精後6日目の二峰分布形状の相違についても  $T_0$  の設定を検討することにより改善されると思われ、これらの改良は今後の検討課題としたい。

一般に底生動物浮遊幼生の着底可能域への供給は流動場に支配されており、成長後期に好適な着底場所に運ばれた幼生だけが個体群に加入できる。このような幼生の加入成功について、幼生自身による水深の選択を重要視し、それによって水平移動をコントロールすることで着底可能域以外への無効分散の確立を低減させていると推測している研究は多い (Raby et al., 1994; Hill, 1995; Shanks, 1995; Bakun, 1996)。

しかし、Shanks et al. (2002) は、チェサピーク湾口域における31種の底生動物浮遊幼生の分布観測結果から幼生の空間分布をクラスター解析した結果、種によって幼生の挙動が異なることを示し、流動に対して受動的な種が60%を超え、それ以外の種よりも多いことを明らかにした。そのうち二枚貝類の浮遊幼生は、6種が流動に対し受動的な種に、10種が流動に対し能動的な種に整理されている。また、Roegner (2000) は内湾系水の滞留時間 (residence time) が浮遊期間より短い内湾における軟体動物浮遊幼生の出入を求め、浮遊幼生が自律的に湾内に留まることはなく、湾外からの幼生供給がより重要であると述べ、海域全体の幼生供給ネットワークについて考察している。これらの報告から推測されるように、浮遊幼生の干潟・浅場への加入成功に一義的に重要な要素は内湾系水の滞留時間と幼生の浮遊期間とのバランス及び着底可能域の分布と面積であると思われる。着底可能域の分布と面積が一定と仮定すれば、産卵期における海水の滞留時間が浮遊期間よりも長ければ、浮遊幼生の水深選択に関わらず湾内に留まって着底に成功する確率は高くなり、もし滞留時間が浮遊期間より短かければ、一旦湾外に搬出された幼生が浮遊幼生の後期に何らかの物理的輸送機構によって再び湾内に回帰するというRoegner (2000) の指摘したシナリオや、幼生の水深選択による湾内への自立的滞留のシナリオが重要になる。

このような視点で三河湾を見ると、成層期の湾内系水の滞留時間は約1.0月 (宇野木, 2001)、東部の渥美湾だけでは約20日間 (松川, 1989) であり、アサリ幼生の浮遊期間が  $20 \sim 23.5^\circ\text{C}$  の時14~19日程度 (鳥羽1992a, 1995; 井手尾, 1994; 上妻, 1994) であることから、基本的に浮遊幼生が留まりやすい湾であるといえる。言い換えれば、アサリ浮遊幼生の塩分選択による自立的鉛直移動は、それがどの様な様式であれ、着底可能域回帰に果たす役割は二義



的なものかもしれない。しかし、密度流循環が卓越する三河湾では、流速や流向がわずかな深度差で大きく変化するため、干潟・浅場の造成適地選定を目的とする浮遊幼生の挙動推定にあたっては、幼生が塩分選択によってどのような水深に位置するかは結果に大きな影響を与える。1998年5月の三河湾における鉛直流速は、数値計算の結果(鈴木ほか, 2002)によれば湾口や沿岸部で $\pm 1 \times 10^{-2} \text{ cm} \cdot \text{sec}^{-1}$ を越えているが、ほとんどの海域で $\pm 5 \times 10^{-3} \text{ cm} \cdot \text{sec}^{-1}$ の範囲にある。一方、今回実験で得られた最大鉛直移動速度は、これをはるかに上まわる $7.0 \times 10^{-2} \sim 2.8 \times 10^{-1} \text{ cm} \cdot \text{sec}^{-1}$ であることから、アサリ浮遊幼生は、その主たる浮遊期間を低塩分を選択する能動的な移動によって表層付近に分布し、その水平方向の移動も制御していることが推定された。干潟・浅場造成の適地選定については、今回得られた実験式をもとにアサリ浮遊幼生の漂流に関する数値計算を実施して、その移動経路を推定する中で詳細に検討する予定である。

## 要約

温度刺激法によって得たアサリの受精卵、及び飼育した浮遊幼生を用いて行った塩分選択行動実験を行ったところ次のような結果が得られた。アサリの受精卵はほとんどが29~36 psuの高塩分層に沈降し、浮遊幼生は、成長段階を通じて走光性を持たず、トロコフォア期には低塩分層(18~24 psu)へ浮上、D状期の初期には一旦やや高塩分層に沈降し(29 psuをピークとするなだらかな分布)、その後アンボ期からフルグロウン期にかけて次第に低塩分層(21~23 psu付近を中心とする層)へ浮上する傾向を強めた。このD状期からフルグロウン期への移行期には、一旦沈降した幼生が次第に浮上する過程と推定される二つのピークを持つ二峰型の分布を示した。また、着底期であるフルグロウン期においても低塩分層を選択し、アサリ浮遊幼生がその成長後期に高塩分層を選択し、エスチュアリー循環を利用して湾奥河口域等への回帰を行う可能性は低いと考えられた。

鉛直移動速度については、成長するに従い次第に速くなることが見出され、最大移動速度 $W_{\max} (\text{cm} \cdot \text{sec}^{-1}) = 0.016 t (\text{days}) + 0.0388$ の近似式を得た。

これらの実験結果から、アサリ浮遊幼生の成長段階を4段階に分け、それぞれの段階の選択塩分濃度を設定した。浮遊幼生は、現位置における塩分を感知し、その成長段階における選択塩分濃度を求めて移動するものとし、その際の鉛直移動速度( $W_{\text{salt}}(t)$ )を、選択塩分濃度と現位置における塩分濃度との差の $\tanh$ 関数値から導き出し、さらに、塩分に規定されない自由移動も含め一定時間後の幼生の鉛直位置を求める実験式を導いた。この実験式を用いて、塩分選択行動実験における成長に伴うアサリ浮遊幼生の鉛直分布の変化を計算したところ、計算結果は実験結果を良く

再現したことから、実験式はアサリ浮遊幼生の発育段階に応じた鉛直分布を推測する手段として妥当であると考えられた。

## 謝辞

今回の密度成層水柱を利用した実験の実施にあたっては、独立行政法人水産総合研究センター水産工学研究所の齊藤肇氏に、実験手法等について懇切な指導を頂いた。ここに記して謝意を表する。

## 引用文献

- Bakun, K. (1996) Patterns in the Ocean. California Sea Grant College System, 323 pp.
- Coombs, S. H. (1981) A density-gradient column for determining the specific gravity of fish eggs, with particular reference to eggs of the mackerel *Scomber scombrus*. Mar. Biol., **63**, 101-106.
- Crag, S. M. (1980) Swimming behaviour of the larvae of *Pecten maximus* (L.) (Bivalvia). J. Mar. Biol. Ass. U.K., **60**, 551-564.
- Hill, A. E. (1995) The kinematical principles governing horizontal transport induced by vertical migration in tidal flows. J. Mar. Biol. Ass. U.K., **75**, 3-13.
- 井手尾寛・岩本哲二・大橋 裕 (1994) アサリ種苗生産試験。山口県内海水産試験場報告, **23**, 64-68.
- 粕谷智之・浜口昌巳・古川恵太・日向博文 (2003) 夏季東京湾におけるアサリ (*Ruditapes philippinarum*) 浮遊幼生の出現密度の時間変動。国土技術政策総合研究所研究報告, **8**, 1-13.
- 菊池泰二 (1982) 海産無脊椎動物の繁殖生態と生活史 VIII. 幼生の分散について (1). 海洋と生物, **23**, 444-449.
- 上妻智行 (1994) アサリ種苗生産における採卵および幼生飼育技術。福岡県水産海洋技術センター研報, **2**, 67-77.
- 桑原久美・齊藤 肇 (2003) 下流沼沼川におけるヤマトシジミ浮遊幼生の挙動特性。海岸工学論文集, **50**, 1106-1110.
- 松川康夫 (1989) 内湾域における物質輸送機構と窒素、隣の取支と循環に関する研究。中央水研報, **1**, 1-74.
- 中山和子・齊藤 肇・渡辺 淳・村上知里・小山利郎・中村義治 (2002) ヤマトシジミ *Corbicula japonica* 幼生の塩分選好性に対する光の影響。日本ベントス学会, 第16回大会要旨集。
- Raby, D., Y. Lagadeuc, J. Dodson and M. Mingelbier (1994) Relationship between feeding and vertical distribution of bivalve larvae in stratified and mixed waters. Mar. Ecol. Prog. Ser., **103**, 275-284.
- Robinson, A. M. and W. P. Breese (1984) Gonadal development and hatchery rearing techniques for the Manila clam, *Tapes Philippinarum* (Adams and Reeve). J. Shellfish Res., **4**, 161-163.
- Roegner, G. C. (2000) Transport of molluscan larvae through a shallow estuary. J. Plankton Res., **22**, 1779-1800.
- 齊藤 肇・中山和子・渡辺 淳・村上知里・小山利郎・中村義治 (2002) ヤマトシジミ *Corbicula japonica* 幼生の個体発生に伴う塩分選好性の変化に関する室内実験。日本ベントス学会, 第16回大会要旨集。
- (社) 全国沿岸漁業振興開発協会 (1996) アサリの生態と漁業, 第3編。アサリ増殖場造成計画, 増殖場造成計画指針 ヒラメ・アサリ編, 123-164.
- Shanks, A. L. (1995) Mechanisms of cross-shelf dispersal of larval invertebrates and fish. In: Ecology of Marine Invertebrate Larvae, ed. McEdward, L. R., CRC Press, Boca Raton, FL, 324-367.
- Shanks, A. L., J. Largier, L. Brink, J. Brubaker and R. Hooff (2002) Observations on the distribution of meroplankton during a downwelling event and associated intrusion of the Chesapeake Bay estuarine plume. J. Plankton Res., **24**, 391-416.

- 鈴木輝明・市川哲也・桃井幹夫 (2002) リセプターモードモデルを利用した干潟域に加入する二枚貝浮遊幼生の供給源予測に関する試み—三河湾における事例研究—, 水産海洋研究, **66**, 88-101.
- 鈴木輝明・武田和也・本田是人・石田基雄 (2003) 三河湾における環境修復事業の現状と課題, 海洋と生物, **146**, 187-199.
- 田中祐志 (1991) 魚卵・仔魚の比重変化と流れの構造に関連した分布・移動, 流れと生物と—水産海洋学特論—, 川合英夫編, 京都大学学術出版会, 61-78.
- Suzuki, T (2001) Oxygen-deficient waters along the Japanese coast and their effects upon the estuarine ecosystem. *J. Environ. Qual.*, **30**, 291-302.
- 鳥羽光晴 (1992a) アサリ幼生の成長速度と水温の関係, 千葉水試研報, **47**, 17-20.
- 鳥羽光晴 (1992b) アサリ産卵誘発方法の比較, 水産増殖, **40**, 303-311.
- 宇野木早苗 (2001) 川と海の関係—物理的観点から—, 沿岸海洋研究, **39**, 69-81.