

# 高水温がトリガイの濾水速度に及ぼす影響 (短報)

谷本 尚史

Influence of high water temperatures on the filtration rate  
of the cockle *Fulvia mutica*

Naofumi Tanimoto

キーワード: 高水温, 濾水速度, トリガイ, 成長, 生残

トリガイの濾水速度が水温により変化することは、藤原 (1986) により明らかにされており、両者には正の相関が認められている。しかしながら、この関係は水温 11°C から 25°C の範囲において確認されているものの、それを超える水温においては未確認である。近年、京都府内各湾において「丹後とり貝」(育成トリガイ) の成長停滞や生残低下が認められており (大畑ら, 2015)、その原因として夏季の海水温の高温状態 (28°C 以上) の持続\*<sup>1</sup> が指摘されている。そこで、本報では、既報の水温帯に加え、高水温下でのトリガイの濾水速度を調べ、両者の関係を確認するとともに、高水温が成長・生残へ影響を及ぼすメカニズムを考察した。

## 材料と方法

試験は 2020 年 10 月 20 日から 23 日にかけて実施した。試験には海洋センター海面筏で育成中のトリガイ 5 個 (平均殻長  $47.5 \pm 1.6$  mm, 平均全重量  $28.1 \pm 3.8$  g) を用いた。アンスラサイト (無煙炭) を厚さ 5 cm 程度になるように底面に敷いた 30 L 円形ポリカーボネート水槽に、1  $\mu$ m 目合のフィルターカートリッジ 2 種類 (ゼット工業株式会社製 ZW-PP-001-250L および Cobetter Filtration Equipment 社製 HPBT0100DOE10S) を詰めたフィルターハウジング (ADVANTEC 製 1PP-1-FS-000 およびオルガノ株式会社製 PF-III 形) を 2 連結して濾過した海水 (塩分約 33 psu) を 17 L 張り、エアストーンで通気し、水槽当たり 1 個のトリガイを収容した。試験水温は、空調のある室内で室温調整により調温し、初日 19°C、翌日 22°C、翌々日 25°C、4 日目 28°C の順に設定した。初日の試験に向け、前日夕方から供試個体を自然水温 (22.6°C) から当日試験水温に馴致した。初日の試験終了後、試験水温と同じ水温に調節した濾過海水を満たした同じ規格の水槽に試験個体を移し、翌

日の設定水温への馴致を開始した。以後、同様の操作を各日の試験前に実施した。各試験への水温には約 15 時間かけて馴致した。

二枚貝類の濾過水量の測定法には直接法と間接法がある (辻井・大西, 1957; 楠木, 1977)。本報では止水式の間接法を採用し、辻井・大西 (1957) に従い以下の式により一単位・一時間あたりの濾過水量 (L/ 個体/h) (以下、濾水速度) を算出した。

$$Ct = C_0 e^{-\gamma t} \quad (1)$$
$$-\gamma = m/M \quad (2)$$

ここで、 $C_t$  と  $C_0$  は  $t$  時間後および餌料添加直後の餌料密度 (海水 1 ml 中の餌数)、 $e$  はネイピア数、 $\gamma$  は海水中の餌の減少率、 $t$  は時間 (h)、 $m$  は濾水速度 (L/ 個体/h)、 $M$  は容器内の最初の水量 (L) である。藤原 (1986) の給餌量を参考に、各日の試験開始時に餌として当所培養の *Chaetoceros* sp. を約 50,000 細胞/ml の密度となるように添加し、餌料添加直後から 120 分後までの餌料密度を粒子計数分析装置 (Sysmex 製 CDA-1000) により 20 分毎に測定した。密度測定は全て 1 サンプルあたり 2 回測定し、その平均値を用いた。試験中に *Chaetoceros* が増殖しないよう、水槽を配置した実験室内の照度は 5 lux 以下に保った。

全ての試験終了時に各試験個体の軟体部乾燥肥満度 (以下、C.I.) を以下により算出した。

$$C.I. = (\text{軟体部乾燥重量 g}) / (\text{殻長 mm} \times \text{殻高 mm} \times \text{殻幅 mm}) \times 10^6 \quad (3)$$

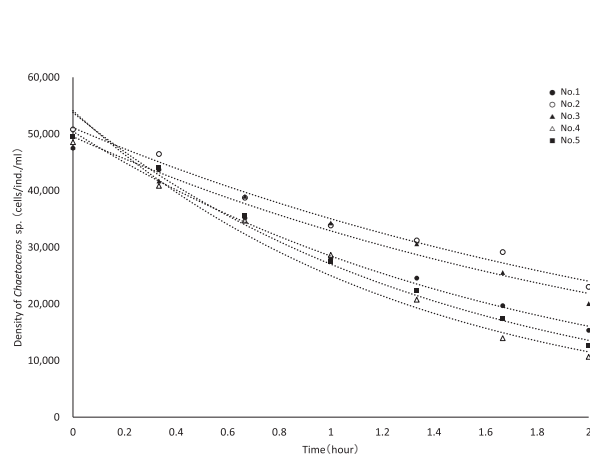
C.I. はトリガイの活力を評価する指標であり、10 を下回ると衰弱し死亡するとされる (久田, 未発表)。従って、この数値が 10 を下回った個体があった場合、衰弱していたとみなし、解析から除外することとした。トリガイの軟体部乾燥重量について、各個体の

\*<sup>1</sup> 京都府農林水産技術センター海洋センター取水水温モニタリング

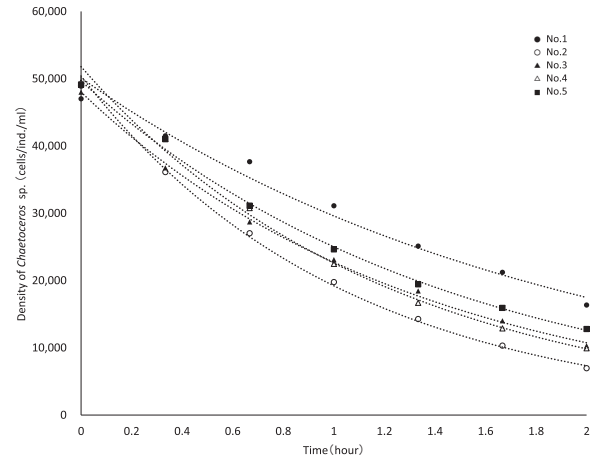
**Table 1** Estimated models to express change over time of *Chaetoceros* sp. density in each experimental tank containing a cockle, at different water temperatures

Temperature(°C)	19	22	25	28
Tank No.				
1	$Ct = 50452e^{-0.572t}$ ( $r^2 = 0.990, p < 0.01$ )	$Ct = 49939e^{-0.712t}$ ( $r^2 = 0.994, p < 0.01$ )	$Ct = 50119e^{-0.527t}$ ( $r^2 = 0.982, p < 0.01$ )	$Ct = 55183e^{-0.418t}$ ( $r^2 = 0.977, p < 0.01$ )
2	$Ct = 51111e^{-0.378t}$ ( $r^2 = 0.979, p < 0.01$ )	$Ct = 48892e^{-0.959t}$ ( $r^2 = 0.997, p < 0.01$ )	$Ct = 50407e^{-0.964t}$ ( $r^2 = 0.998, p < 0.01$ )	$Ct = 50144e^{-0.648t}$ ( $r^2 = 0.999, p < 0.01$ )
3	$Ct = 49525e^{-0.409t}$ ( $r^2 = 0.967, p < 0.01$ )	$Ct = 46770e^{-0.917t}$ ( $r^2 = 0.996, p < 0.01$ )	$Ct = 48016e^{-0.749t}$ ( $r^2 = 0.997, p < 0.01$ )	$Ct = 52046e^{-0.495t}$ ( $r^2 = 0.953, p = 0.138$ )
4	$Ct = 54121e^{-0.773t}$ ( $r^2 = 0.973, p < 0.01$ )	$Ct = 47736e^{-0.867t}$ ( $r^2 = 0.998, p < 0.01$ )	$Ct = 51798e^{-0.831t}$ ( $r^2 = 0.997, p < 0.01$ )	$Ct = 57196e^{-0.628t}$ ( $r^2 = 0.969, p < 0.01$ )
5	$Ct = 53788e^{-0.689t}$ ( $r^2 = 0.988, p < 0.01$ )	$Ct = 50170e^{-0.839t}$ ( $r^2 = 0.997, p < 0.01$ )	$Ct = 49662e^{-0.686t}$ ( $r^2 = 0.998, p < 0.01$ )	$Ct = 52073e^{-0.449t}$ ( $r^2 = 0.984, p < 0.01$ )

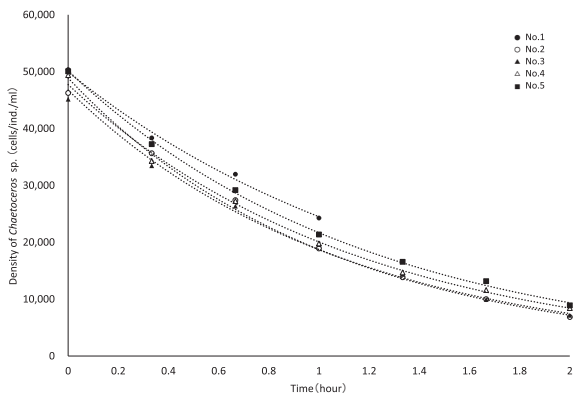
$r^2$  is the coefficient of determination. All the regressions were significant, except for Tank No.3 at 28°C.



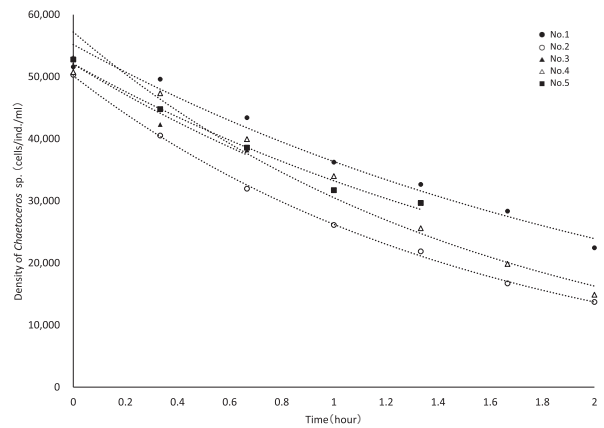
**Fig. 1** Changes in *Chaetoceros* sp. density in each experimental tank with a cockle, at 19°C.



**Fig. 3** Changes in *Chaetoceros* sp. density in each experimental tank with a cockle, at 25°C.



**Fig. 2** Changes in *Chaetoceros* sp. density in each experimental tank with a cockle, at 22°C.



**Fig. 4** Changes in *Chaetoceros* sp. density in each experimental tank with a cockle, at 28°C.

殻から軟体部全体を取り出し、定温乾燥器（アズワン株式会社製 ON-450）で 100°C・24 時間以上乾燥させた直後に計量した。

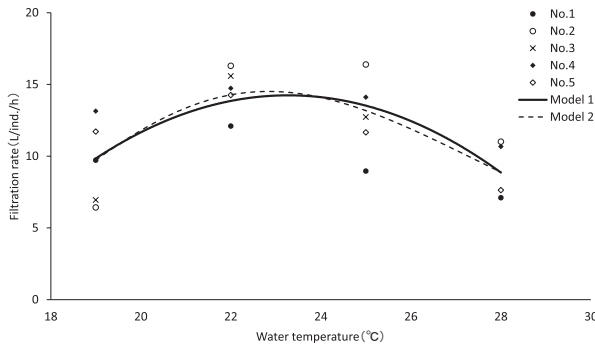
## 結 果

試験終了時のトリガイの C.I. は全て 10 を上回っていた。これより、衰弱貝はなかったとみなし、以下の解析では全ての個体を用いることとした。

水温別の各水槽の餌料密度の推移を Fig. 1～4 に

示すとともに、図示した回帰曲線の近似式、回帰の有意性の検定結果および決定係数を併せて Table 1 に示した。なお、回帰の有意性および決定係数の算出は Ct を自然対数変換した値と t の直線回帰分析による。近似式は直線回帰式を非線形式に変換したものである。いずれの水温においても餌料密度は時間経過とともに指数関数的に減少した。すなわち式 (1) により表すことができた。

ただし、個体 No.1 について、22°C 試験中に潜砂



**Fig. 5** Relationship between water temperature and filtration rate of cockles. Each symbol indicates a different filtration rate of the individual cockles at each temperature; solid and dashed lines indicate the two estimated models to express the profile of the filtration rate against water temperature.

行動（砂上への浮上および再潜砂）が観察され、この間には餌料密度は低下しなかった。また、個体 No.5 について、28°C 試験中に同じく餌料密度が低下しなくなったが、原因は不明であった。よって、これらの個体については、それぞれ該当する試験において餌料密度が減少を続けていた期間のデータのみを濾水速度の解析に用いた。さらに、個体 No.3 について、28°C 試験期間中に産卵・放精が確認され、粒子径数分析装置による餌料密度の計数が不可能となったため、産卵・放精が確認される直前までの餌料密度の計測データを基に回帰分析を行ったところ、回帰が有意でなかった ( $p = 0.138$ , Table 1)。よって当該水温における No.3 のデータは濾水速度の解析からは除外した。

供試個体ごとの水温と濾水速度の関係を Fig. 5 に示した。個体によって多少の差はあるものの、両者についていずれの個体でも同様の関係が見てとれた。各個体の平均値からその関係は次の式 (4) の二次関数または式 (5) の指数関数で近似したモデルにより表された。なお、各モデルの係数は Microsoft Excel ソルバーを用いて最小二乗法により求めた。

$$\text{モデル 1 : } m = -0.24x^2 + 11.21x - 116.22 \quad (4)$$

$$\text{モデル 2 : } m = 14.51e^{-0.5\left(\frac{\ln\left(\frac{x}{27.34}\right)}{0.21}\right)^2} \quad (5)$$

ここで、 $m$  は濾水速度 (L/個体/h)、 $e$  はネイピア数、 $x$  は水温 (°C) である。各モデルの AIC は順に 16.7、11.5 であった。

## 考 察

本報で求めた水温と濾水速度の関係を表すモデル

では、いずれの場合にもトリガイの濾水速度は 19°C から上昇していき、23°C 付近を変曲点とし、28°C にかけて低下していくと予測された。近似した二つのモデルのうち AIC の小さい式 (5) の方がより適合性が高いとみなすことができる。本モデルはヨーロッパヒラガキ *Ostrea edulis* の水温上昇に伴う濾水速度の動態予測に用いられており (Eymann *et al.*, 2020)、ある水温までは昇温に伴い濾水速度が上昇するものの、それ以上の水温では低下に転じることが報告されている。同じモデルで他の二枚貝類の水温と濾水速度の関係と同様の動態を表現していることや AIC を考慮すると、本報のトリガイの水温と濾水速度の関係予測にモデル 2 を適用することは妥当であると考えられた。

一方、本報の水温範囲ではどちらのモデルでもほぼ同じ予測が得られていることから、モデル 1 を適用しても支障はないように思われる。ただし、より広い水温範囲の場合には、Eymann *et al.* (2020) の報告同様、二次関数的ではなく指数関数的な動態を示す可能性があるため、モデルの選択は AIC の比較結果も考慮しつつ慎重におこなう必要があるだろう。

藤原 (1986) は、トリガイの濾水速度は水温 11 ~ 25°C の範囲では水温が高いほど速くなると報告しているが、本報の結果はこれと一致しない。本報の試験に供したトリガイのサイズ (平均殻長 47.5 mm) は藤原が用いたサイズ (殻長 3.6 ~ 16.3 mm) より明らかに大きい。藤原は、サイズが大きくなるほど昇温にともなうトリガイの濾水速度の増加率は低くなる傾向にあることも報告しており、サイズによって水温に対する濾水速度の応答の仕方は異なることが示唆される。トリガイのサイズや設定水温以外の試験設定はほぼ共通していることから、藤原と本報で用いたトリガイのサイズの違いに、水温と濾水速度の関係が大きく変化する、すなわち濾水速度が極大値となる水温帯が低温側にずれる段階が存在する可能性がある。これを確認するためには、殻長 15 ~ 50 mm の個体を用い、サイズ別に本報と同一水温での濾水速度を測定する必要がある。

本報により、28°C の高水温時にはトリガイの濾水速度が大きく低下することが明らかとなった。濾水速度の低下は濾過食性二枚貝であるトリガイにとって摂餌量の減少に繋がることから、夏季の高水温下におけるトリガイの成長停滞、生残率低下には濾水速度の低下が関係していると推察される。

高水温下での本種の成長に関して、藤原ら (1985) は、稚貝 (概ね殻長 1 ~ 30 mm まで) の成長は 10 ~ 30°C の範囲内では水温が高いほど良いとしているが、これは高水温期を含む一定期間飼育した時の日間平均成長量の評価によるものであり、高水温時のみの成長については評価されていない。一方、大

畑ら (2015) のトリガイ育成試験では、試験水深の平均水温が 24.9°C (23.6 ~ 26.7°C), 28°C (25.8 ~ 28°C) および 28.5°C (27.3 ~ 29.9°C) であった各一ヶ月間の成長を調べた結果、平均殻長の成長量は順に 14 ~ 15.3 mm, 9.2 ~ 14.2 mm および 1.6 ~ 3.5 mm と、水温が高いほど成長量が減少しており、特に期間中ほぼ 28°C を超えた平均水温 28.5°C での減少が顕著であった。当該期間においては他の期間に比べ相対的に餌料が少なかったことも成長停滞の一因である可能性はある (大畑ら, 2015) もの、一連の結果は、高水温下での本種の成長停滞が濾水速度の低下に起因することを示唆している。

高水温下での本種の生残に関して、松野ら (2002) は好適餌料環境下でのトリガイの高水温耐性を調べ、本種の耐水温限界は 29°C であると報告している。本府のトリガイ育成海域においては、夏季の育成水深の水温が 29°C を上回る事例が幾度か確認されている (藤原ら, 1985 ; 大畑ら, 2015)。この間のトリガイの平均生残率は最大で 90.5% から 18.1% へと大きく低下しており、高水温下でのへい死原因として耐水温限界を超える水温に暴露されることによる活力の低下が示唆されている (大畑ら, 2015) が、大畑らが述べる活力の定義は曖昧である。鈴木ら (1998) は水温と活力の関係について、同じ二枚貝であるアサリでは、水温と酸素消費量の関係 (海老原・村田, 1967)、および水温と濾水速度との関係 (秋山, 1985) を念頭に置いた上で、摂餌活動や生理状況に適した水温を推察し、適水温を超える高水温下においては、基礎代謝速度の上昇による疲弊を防ぐため、摂餌等の機能を低下させる結果、酸素消費量が減少すると考察している。すなわち酸素消費量と濾水速度を活力の指標としている。一方、野上ら (1981) はトリガイの水温と酸素消費量の関係を調べ、23 ~ 26°C の範囲に酸素消費量が減少しはじめる変曲点が存在することを明らかにした。本報と野上らの結果を基に、上述の鈴木ら (1998) によるアサリの活力指標の考察をトリガイでも踏襲すると、高水温下における濾水速度低下と酸素消費量の減少は、基礎代謝速度増加による疲弊抑止の結果として起こる生理的反応であり、直接の死亡の原因となるとは考えにくい。しかしながら、耐水温限界である 29°C を超えた場合には濾水速度および酸素消費量、すなわち摂餌および酸素消費による好気代謝が生命を維持できないほど低下してしまうのかもしれない。一般に、二枚貝は酸素飽和度が低下すると酸素呼吸速度が低下し、体内に蓄積されたグリコーゲンを嫌氣的に代謝することで生存する (Hochachka, 1984) とされる。高水温下においても同様に、好気代謝の代替として生命を維持しようとするものの、グリコーゲンを使い果たした結果、死亡するのではないかと考えられ

る。これを検証するには、水温 29°C 以上での本種の濾水速度を測定し、水温と濾水速度の関係予測モデルを更新するとともに、高水温下でのトリガイのグリコーゲン含量の経時的な変化を調べる必要がある。

以上のように、高水温に伴う濾水速度の低下はトリガイの成長、生残に少なからず影響する可能性があることから、夏場の育成トリガイの飼育作業には特に気を配る必要がある。具体的には、日々の水温状況をチェックしながら、飼育水深の水温が高温化してきた時には水温のより低い下層の水深帯に飼育容器を避難させ致死的水温への暴露を防ぐことや、大畑ら (2015) が提示した低密度飼育の実践により個々の餌料摂餌効率を良くし、濾水速度の低下による成長停滞を最小限に抑えることが肝要である。

## 文 献

- 秋山章男. 1985. 底生生物の挙動と食物連鎖. 「潮間帯周辺海域における浄化機能と生物生産に関する研究」. 昭和 59 年度研究成果報告書, 農林水産技術会議事務局: 99-104.
- 海老原天生・村田靖彦. 1967. アサリ (*Venerupis semidecussata*) の酸素消費量 (第 1 報). 千葉県内湾水産試験場試験調査報告書, 9: 89-96.
- Eymann C., Götze S., Bock C., Guderley H., Knoll H. A., Lannig G., Sokolova M. I., Aberhan M., Pörtner H-O. 2020. Thermal performance of the European flat oyster, *Ostrea edulis* (Linnaeus, 1758) – explaining ecological findings under climate. *Marine Biology*, 167: 17.
- 藤原正夢. 1986. トリガイおよびアカガイ稚貝の濾過水量に及ぼす水温の影響について. 京都海セ研究報告, 10: 19-24.
- 藤原正夢・藤田真吾. 1985. 海上砂床飼育によるトリガイ稚貝の中間育成と母貝養成. 京都海セ研究報告, 9: 59-66.
- \*Hochachka, P.W.. 1984. 二枚貝におけるグルコースとアミノ酸分解代謝の共役. 低酸素適応の生化学(橋本周久他訳). 40-54. 恒星社厚生閣.
- 楠木 豊. 1977. マガキの濾過水量の測定法について. 日水誌, 43 (9) : 1069-1076.
- 松野進・木村博. 2002. 山口県大島郡北部海域におけるトリガイの生態と資源管理に関する研究 – V. トリガイの高水温耐性および低酸素耐性. 山口県水産研究センター研究報告, 1: 23-29.
- 野上和彦, 梅沢 敏, 阪口清次, 福原 修. 1981. トリガイ *Fulvia mutica* (REEVE) の酸素消費量と高水温期におけるへい死との関係について. 南西海区水産研究所業績, 103: 19-28.
- 大畑亮輔, 田中雅幸, 今西裕一, 久田哲二, 尾崎 仁.

2015. トリガイ養殖における清掃作業と低密度飼育の有効性 (短報). 京都海セ研究報告, **37**: 25-27.

鈴木輝明, 青山裕晃, 甲斐正信. 1998. 三河湾における貧酸素化によるアサリ (*Ruditapes philipinarum*) の死亡率の定式化. 海洋理工学会誌, **4** (1) : 35-40.

辻井 禎・大西侯彦. 1957. アコヤガイの濾過水量及び捕食の実験的研究 I. 濾過水量について. 国立真珠研究所報告, **3**: 194-200.

(\* 印を付したものは直接参照できなかった)