

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 2 年 6 月 29 日現在

機関番号：17301

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2017～2019

課題番号：17K15303

研究課題名(和文)アサリ稚貝生残に与える投石・覆砂の潜在効果の解明：漁場管理技術の躍進に向けて

研究課題名(英文)Evaluation of the effect of substrate addition on the survival of *Ruditapes philippinarum* juveniles from novel perspectives

研究代表者

竹内 清治 (TAKEUCHI, Seiji)

長崎大学・水産・環境科学総合研究科(水産)・准教授

研究者番号：50758844

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,300,000円

研究成果の概要(和文)：貝殻・底質色の関係が稚貝生残に与える影響を調べるため、野外調査と室内実験を行った。野外調査の結果、稚貝の貝殻色が地点間で有意に異なり、貝殻・底質色間に正の相関関係が存在することがわかった。さらに、室内実験の結果、貝殻・底質色の一致によりアサリ稚貝が視覚依存捕食者に捕食されるリスクが低減することがわかった。また、アサリの足糸形成頻度に影響する因子の特定のため、野外調査と足糸腺の組織学的観察を行った。調査の結果、アサリの足糸形成頻度が体サイズと肥満度により決まることがわかった。さらに、組織観察の結果、成貝での足糸形成頻度の減少が足糸腺の消失によるものでないことがわかった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究は、天然のアサリ個体群がしばしば高密度帯を形成する砂礫底が果たす「物理的安定化」以外の役割に着目し、本研究全体を通じて砂礫底がもつ新たな役割の一端を解明した。特に、アサリ貝殻色・底質色のマッチングによる被食率の低減(隠蔽効果)の存在を野外調査と室内実験の組合せにより実証し、現行の漁場管理方法で見落とされてきた“色に基づく”管理の可能性を見出すことができた点は学術的にも社会的にも意義がある。

研究成果の概要(英文)：A hypothesis that polymorphic shell coloration of juvenile *Ruditapes philippinarum* clams functions to enhance visual crypsis was examined with a combination of a field survey and laboratory experiments. The results indicate that shell coloration (brightness) is positively associated with background brightness and that prey items with comparatively light (dark) coloration on dark- (light-) colored substrate are consumed by visual predators more immediately and at a higher rate than in the color-matched combinations. In addition, field surveys to investigate the relationship among byssus production, shell size, and somatic condition of clams and a histological study for byssal glands of clams were conducted. The results show that byssus production probability decreases with increasing shell size and declining somatic condition and that the lack of byssus production is not caused by the loss of the byssal glands.

研究分野：海洋生態学

キーワード：アサリ 稚貝 生息場環境 漁場管理 投石・覆砂 足糸 隠蔽色

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

日本のアサリ漁獲量は、1960～80年代をピークに減少傾向に転じ、最盛期の3分の1程度にまで落ち込んだ。現在も資源量の完全な回復には至っておらず、この理由のひとつとして本種の生息適地条件に関する本質的な理解が進んでいないことが挙げられる。

研究代表者がこれまでにアサリ資源調査を行ってきた熊本県の白川河口干潟(有明海)には、アサリのほか、二枚貝類のシオフキガイとハマグリ、十脚甲殻類のニホンスナモグリとアナジャコが優勢、互いに餌資源と生息空間をめくり競合していた。しかし、大型底生魚アカエイの捕食圧の上昇(Takeuchi & Tamaki 2014, *Cont. Shelf Res.* 84: 139-157)と台風による水理攪乱を機に、十脚甲殻類2種の個体群サイズが著しく縮小し、競争圧の緩和がもたらされた(Takeuchi et al. 2013, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 448: 308-320)。その結果、二枚貝3種の稚貝の分布範囲は干潟全域へと広がったが、成貝まで生き残り、新たな生息場を獲得したのはアサリを除く2種であった。新たな生息場では干潟微地形の変動量が大きい。そのような場所に定着するためには、微地形変動に耐えうる高い潜砂能力を必要とする(Stanley 1970, *Relation of Shell Form to Life Habits of the Bivalvia (Mollusca)*)。アサリ稚貝は高波浪が頻発化する冬季を境に完全に消滅した。冬季には季節風に伴う波浪が頻発し、これにより稚貝の洗掘も繰り返し起こると推察される。潜砂能力を3種間で比較した実験では、アサリの潜砂能力が他2種よりも有意に低いこと、繰り返し再潜砂する過程で“疲労”(潜砂能力の低下)することが確認されている(Takeuchi et al. 2015, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 466: 9-23)。

アサリは、自然下では砂礫底においてしばしば高密度帯を形成する。これは物理的に安定した底質が稚貝の散逸を防いでいるためと考えられている。アサリ漁場においても、稚貝の散逸防止対策として、漁場への投石・覆砂による地盤の物理的補強が行われている。その手法の設計ならびに効果に対する評価においては、これまで地盤の物理的安定化に焦点が当てられていた。しかし、砂礫底が果たす生態的役割には、稚貝の足糸付着基盤としての機能や、アサリ殻色の隠蔽効果を引き出す背景としての機能等、未解明のものもいくつか残っている。本研究では、砂礫底がアサリ生息場形成に果たす役割を上記の観点から解明し、従来の投石・覆砂対策よりも格段に稚貝を定着させられるような方策の提言に資する科学的基盤の構築を目指した。

2. 研究の目的

本研究は、砂礫底がアサリ生息場形成に果たす役割のうち「物理的安定化」以外の、特にふたつの項目について検討することを目的とした。以下に、各項目について詳述する。

(1) **アサリ貝殻色の隠蔽効果を引き出す背景としての役割**：アサリがもつ多様な貝殻色は様々な基質の上では隠蔽色としてはたらく可能性がある(「アサリ殻色=隠蔽色」仮説)が、このことについて検討した事例は皆無であった。アサリは、光がない暗黒条件下よりも明条件下で素早く潜砂する(Takeuchi et al. 2015, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 466: 9-23)。このことは、生残において視覚依存性の捕食者から逃避することの重要性を暗に示している。本研究では、野外調査・室内実験の組み合わせにより、アサリ殻色の隠蔽効果とその背景色との関係について定量的な解析を試みた。

(2) **足糸付着基盤としての役割**：アサリは、堆積物中の礫や小石等に足糸を張り、付着することで自身の洗掘リスクを低減させている。このような行動特性は、ほとんどの潜砂性二枚貝が、散逸の影響を受けやすい着底初期に限って示すものであるが、アサリは成貝になっても足糸を形成することができる。しかし、足糸を形成する頻度には、成長段階による差や、場所差等が存在するようであるが、そのことを定量的に示した事例はなく、よくわかっていない。本研究では、いくつかの地点から採集したアサリの足糸腺(足糸の分泌に関わる器官)を組織学的に観察し、各個体の成長段階・栄養状態と比較検討した。

3. 研究の方法

上記項目の目的(1)、(2)を果たすため、以下の調査をそれぞれ実施した。

(1) アサリ貝殻色の隠蔽効果を引き出す背景としての役割の解明：

(1-) **野外調査**：貝殻・底質色の関係を調べるため、2017年8月23日に、白川河口干潟にて調査を実施した。干潟を自然砂域(暗色系の砂泥)と覆砂域(明色系の砂)とに区分し、各地点からアサリ稚貝(殻長15mm未満)と表層堆積物(厚さ1.5cm)をそれぞれ採取した。試料を一定の条件の下で撮影し、得られたデジタル画像をカラーチャートに基づき色調補正した。それらの画像から稚貝の貝殻表面と表層堆積物の輝度を定量し、地点間で比較した。

(1-) **室内実験**：貝殻・底質色のマッチングが被食確率と「生存」時間(「生存」としたのは、生きたアサリを実験に用いなかったため)に与える影響を調べるため、室内実験を3回実施した(以降、実験1, 2, 3)。予め貝殻色を定量した稚貝半殻(内面に軟体部ペーストを塗付)を餌、魚類クサブリ(視覚依存性捕食者・アサリの食害原因生物のひとつ)を捕食者として用いた。暗色系の砂、明色系のカキ殻、暗色系の砂利のいずれかの底質(以降、砂区、カキ殻区、砂利区)を入れた容器(34×24cm)に4個の餌を置き、これを水槽(縦1.7×横0.8×高さ0.4m)の

底面に6個×2個の並びで配置させた。水槽内にクサフグ2個体を投入後、2時間自由遊泳させた。その様子をビデオカメラで撮影し、映像から各餌の被食の有無・「生存」時間を求めた。各試行で最大48個のデータが得られたが、十分なデータ数を確保するため、各実験での試行回数を15~32回とした。貝殻輝度と底質が被食確率（または「生存」時間）に与える影響を調べるために5つの一般化線形混合モデル（GLMM；表1）をあてはめ、赤池情報量規準（AIC）に基づき最適モデルを選んだ。

表1. 貝殻輝度と底質が被食確率（または「生存」時間）に与える影響を調べるために用いた5つのモデル

モデル名	応答変数	説明変数（固定効果）	説明変数（ランダム効果）
モデル1	被食確率（または「生存」時間）	貝殻輝度、底質、交互作用	試行番号
モデル2	被食確率（または「生存」時間）	貝殻輝度、底質	試行番号
モデル3	被食確率（または「生存」時間）	貝殻輝度	試行番号
モデル4	被食確率（または「生存」時間）	底質	試行番号
帰無モデル	被食確率（または「生存」時間）	無し	試行番号

(2) 足糸付着基盤としての役割の解明：アサリの足糸形成頻度を個体群間で比較するため、長崎県内の潮間帯に位置する4地点を対象に、2018年6月（及び8月）に調査を実施した。現地にて、採取したすべての個体の足糸形成の有無を確認した。実験室にて、殻長・殻高・殻幅、軟体部湿重量を計測し、これらの値から体サイズ [殻体積 (= 殻長×殻高×殻幅) の立方根] と肥満度 (= 軟体部湿重量/殻体積×10⁴) を求めた。表2に示すGLMMを用いた解析とAICに基づくモデル選択により、足糸形成の有無と体サイズ・肥満度の関係について検討した。また、各個体の足糸腺の有無を確認するため、常法に従い厚さ5μmの薄切切片を作成し、アルシアンブルー染色液（pH 2.5）により組織染色した試料を光学顕微鏡下で観察した。

表2. 足糸形成の有無と体サイズ・肥満度の関係を調べるために用いた4つのモデル

モデル名	応答変数	説明変数（固定効果）	説明変数（ランダム効果）
モデル1	足糸形成確率	体サイズ	採取地点・日の組合せ
モデル2	足糸形成確率	肥満度	採取地点・日の組合せ
モデル3	足糸形成確率	体サイズ、肥満度	採取地点・日の組合せ
帰無モデル	足糸形成確率	無し	採取地点・日の組合せ

4. 研究成果

上記項目(1-), (2) ごとに得られた成果を、以下に示す。

(1-) 稚貝の貝殻色が地点間で有意に異なり、貝殻・底質色間に正の相関関係（明色系の堆積物に明色系のアサリ稚貝が多く、暗色系の堆積物に暗色系のアサリ稚貝が多い）が存在することがわかった（図1）。このような稚貝の貝殻色にみられた地点間差ならびに底質色との関連性については、稚貝殻色に基づく選択的捕食圧により、一年以内の比較的短期間のうちに、底質色と不一致した殻色の個体が淘汰された結果であると考えられた。

(1-) 被食確率は、貝殻色・底質色のマッチングにより低下した（図2上段）。GLMM解析の結果、3回の実験で一貫してモデル1が最適モデルとして採択され、このモデルから被食確率が、実験1の砂区での結果を除き、暗色系の砂区で貝殻色輝度の減少に伴い低下すること、明色系のカキ殻区で貝殻色輝度の増加に伴い低下すること、暗色系の砂利区で貝殻色輝

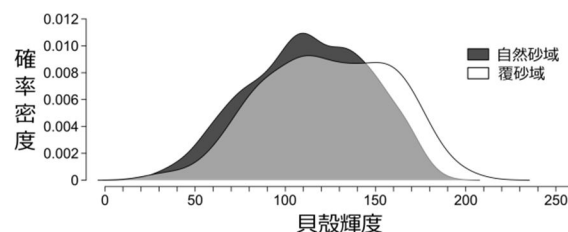


図1. 自然砂域（灰色）と覆砂域（白色）のアサリ稚貝殻色の輝度の確率密度分布

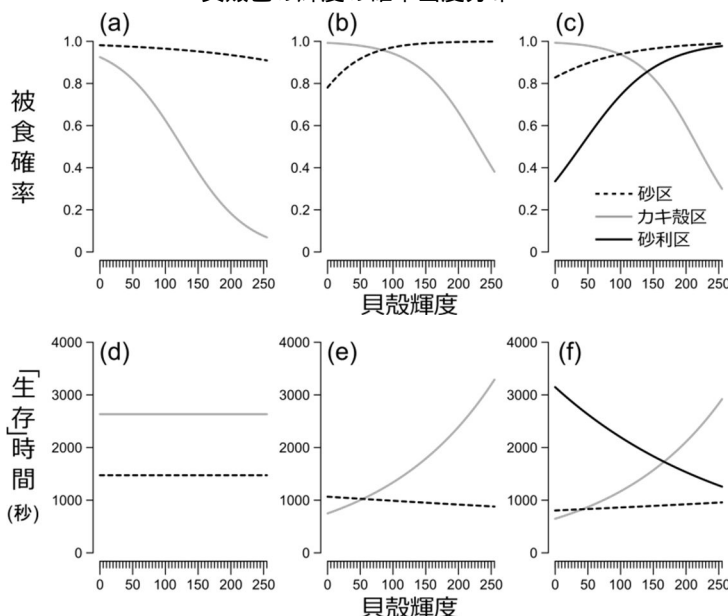


図2. アサリ稚貝殻色の輝度と底質が被食確率 (a,b,c)、「生存」時間 (d, e, f) に与える影響。実験1 (a, d)、実験2 (b, e)、実験3 (c, f) ごとに示す。

度の減少に伴い低下することがそれぞれ示唆された。

「生存」時間は貝殻色・底質色のマッチングにより長くなった (図 2 下段)。GLMM 解析の結果、実験 1 ではモデル 4 が、実験 2 と実験 3 ではモデル 1 がそれぞれ最適モデルとして採択された。前者のモデルからは、「生存」時間が貝殻色輝度にかかわらずカキ殻区よりも砂区で短いことがわかった。また、後者のモデルからは、「生存」時間が、砂区で比較的短く (= 約 1,200 秒)、カキ殻区で貝殻色輝度の増加に伴い延長すること、砂利区で貝殻色輝度の減少に伴い延長することがそれぞれわかった。

以上より、貝殻・底質色のマッチングの効果の重要性は、本室内実験の結果によっても強く支持された。その結果は、貝殻・底質色のマッチングがアサリ稚貝にとって視覚依存捕食者からの被食リスクの低減に与えることを示唆している。本実験において、各個体の貝殻色は、その色彩パタン (例えば、単色・斑点・バンド模様の違い) にみられる個体差を無視して、平均輝度によって評価された。このような制約があるにもかかわらず、本実験結果は、明色系の底質上では明色系のアサリが生き残りやすく、反対に、暗色系の底質上では暗色系のアサリが生き残りやすいことを明確に示唆するものであった。さらにこの結果から予測されるように、ある底質上ではその色にマッチした貝殻色 (隠蔽色) をもつアサリが優占することが考えられ、この予測は上述した野外調査の結果によって部分的に支持された。

(2) アサリの足糸形成頻度は体サイズと肥満度の関数で表され (図 3)、このことが、足糸形成頻度の地点間差を生じさせる原因となっていた。具体的に、足糸形成頻度は、体サイズの増加と肥満度の低下に伴い減少した。最も低い肥満度を示した個体群で最低の足糸形成確率 (27%) が記録され、反対に、最も高い肥満度を示した個体群で最高値 (80%) が記録された。また、組織観察したすべての個体において、足糸腺の存在が確認された (図 4)。以上より、個体成長に伴う足糸形成頻度の減少は、足糸腺の消失によるものではなく、個体の成長段階・栄養状態に応じた足糸形成へのエネルギー配分の変化によるものと考えられた。

さらに、矢状面における足糸腺断面積で各個体の足糸腺の発達度を評価した結果、足糸腺の発達度に個体群間で明瞭な差がみられ、足糸腺がよく発達した個体群とあまり発達していない個体群とが存在した (図 4)。

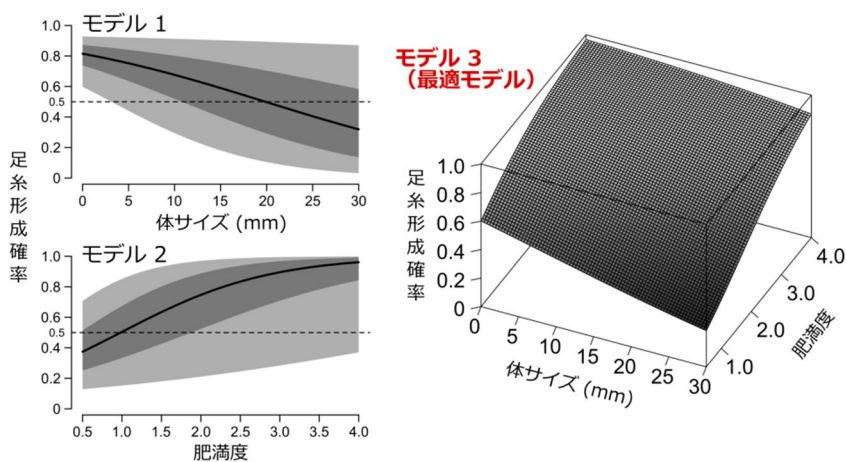
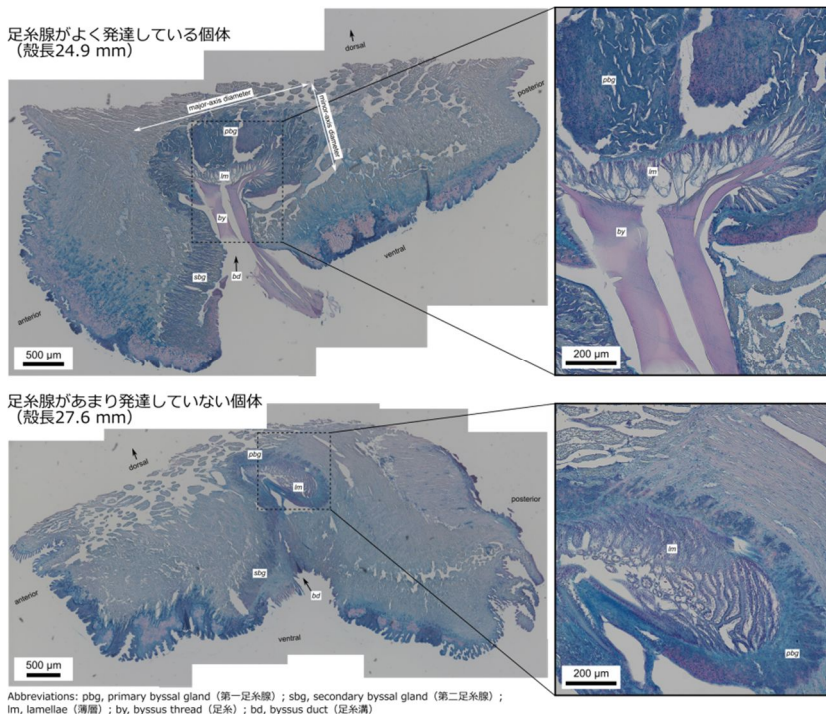


図 3. アサリ足糸形成頻度と体サイズ・肥満度の関係。AIC に基づくモデル選択の結果、体サイズ・肥満度を説明変数とするモデルが最適モデルとして採択された。



Abbreviations: pbg, primary byssal gland (第一足糸腺); sbg, secondary byssal gland (第二足糸腺); lm, lamellae (薄層); by, byssus thread (足糸); bd, byssus duct (足糸溝)
図 4. 足糸腺がよく発達している個体の一例 (上段) とあまり発達していない個体の一例 (下段)

本研究全体を通じて得られた成果により砂礫底がもつ新たな役割の一端が解明され、特に、現行の漁場管理方法で見落とされてきた“色に基づく”管理の可能性を見出すことができた。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計4件（うち査読付論文 4件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Seiji Takeuchi, Yuji Ishii, Kazuma Yoshikoshi, Takeshi Takamasu, Saki Nagae, Akio Tamaki	4. 巻 36(3)
2. 論文標題 Reproductive cycle of the razor clam <i>Solen gordonis</i> in Sasebo Bay, Kyushu, Japan	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Journal of Shellfish Research	6. 最初と最後の頁 577-584
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.2983/035.036.0305	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Seiji Takeuchi, Kota Suzuki, Taishi Nakagawa, Akio Tamaki	4. 巻 138
2. 論文標題 Visual crypsis as a possible function of polymorphic shell coloration in the infaunal clam <i>Ruditapes philippinarum</i>	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Journal of Sea Research	6. 最初と最後の頁 8-18
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.seares.2018.05.002	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Seiji Takeuchi, Kohei Honma, Katsuya Hirasaka	4. 巻 0
2. 論文標題 Byssus production ability and degree of byssal-gland development in the infaunal clam <i>Ruditapes philippinarum</i>	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Acta Zoologica	6. 最初と最後の頁 1-12
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/azo.12307	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Seiji Takeuchi, Takeshi Takamasu, Saki Nagae, Akio Tamaki	4. 巻 153
2. 論文標題 Application of a fish finder system to spatial distribution mapping for the razor clam <i>Solen gordonis</i> : Case study from coastal waters, northwestern Kyushu, Japan	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Sea Research	6. 最初と最後の頁 101794
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.seares.2019.101794	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計2件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 竹内清治・鈴木航太・中川太志・玉置昭夫
2. 発表標題 アサリ稚貝における貝殻色の隠蔽色としての機能
3. 学会等名 日本水産学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 竹内清治・本間康平・平坂勝也
2. 発表標題 アサリの足糸形成頻度と足糸腺組織の状態について
3. 学会等名 日本水産学会
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織		
氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考