

内湾の生物個体群動態モデルの開発

——大阪湾の「ヨシエビ」を例として——

小田一紀* ・石川公敏** ・城戸勝利***
中村義治**** ・矢持 進***** ・田口浩一*****

1. 緒 言

現在、沿岸開発の環境影響評価手法の一つとして物質循環モデルが一般的に用いられている。これは、栄養塩や植物プランクトン、動物プランクトン、デトリタス等で構成される低次栄養段階の生物・化学過程と流れ場などの物理過程の相互作用として水域内の物質動態を予測しようとするものであり、水質汚濁機構の総合的な理解や、生物の生息場、漁場としての海域の機能、あるいは干潟の浄化機能等の定量的評価に役立っている。しかし、このような物質循環モデルでは沿岸開発などによる甲殻類や魚類など高次生物の動態に与える影響はほとんど予測し得ない。

このような観点から、筆者らで構成する「生態系工学研究会」は、海域におけるインパクトが生物個体群に及ぼす影響を正しく予測・評価できる個体群動態モデルの開発の必要性を認識し、多分野の研究者からなる共同研究プロジェクトを発足させた。本研究をある程度のレベルまで完成させるには、(1)産卵場の特定や親子関係の鑑別など、海域現場における生物個体群の実態調査、(2)生物個体群の物理・化学環境因子に対する忌避・選択行動に関する生物水槽実験、および(3)それらの知見に基づく個体群動態の定量・定式化とその予測モデルの構築、など多くの研究課題に取り組まなければならない。

このような研究戦略の下に、本研究では、その第一段階として、生活史と生理・生態が比較的良好に把握されている「ヨシエビ」を対象生物として選び、物理環境因子に対するヨシエビ固有の応答を定式化した新たな「個体群動態モデル」を開発した。このサブモデルに従来から用いられている「傾圧流動モデル」、浮遊生態系物質循環モデル」の2つのサブモデルを組み合わせる大阪湾におけるヨシエビ浮遊幼生の動態に関する数値実験を行い、本モデルの有用性を検討した。

2. ヨシエビの生態

暖海性の重要甲殻類の1種であるヨシエビ (*Metapenaeus ensis*) はクルマエビ科に属し、わが国では瀬戸内海、有明海、土佐湾などで漁獲されている。大阪湾では、年間60-70トン漁獲され、小型底曳き網漁業の主要漁獲物の一つである。親エビは7月を最盛期として湾内の2-3ヶ所で産卵すると考えられている(安部ら, 1994)。図-1(林, 1992)に示すように、ヨシエビ幼生は産卵・孵化後に変態し、ノウプリウス期(約47hr)、ゾエア期(約120hr)、ミリス期(約144hr)の浮遊期を経てポストラーバ(体長6-7mm)となり、孵化後約2-3週間で泥質底に着底して稚エビとしての生活を始める。この稚エビは淀川河口域を中心とする湾奥沿岸域に偏在する特徴がある(有山ら, 1997)。稚エビは塩分3.2psuまで低下した汽水域に生存するだけでなく、水温25°C、酸素飽和度7-12%の環境でも25%の個体が生き残るなど(矢持, 1995)、低塩分と低酸素に対する耐性に著しく優れている。

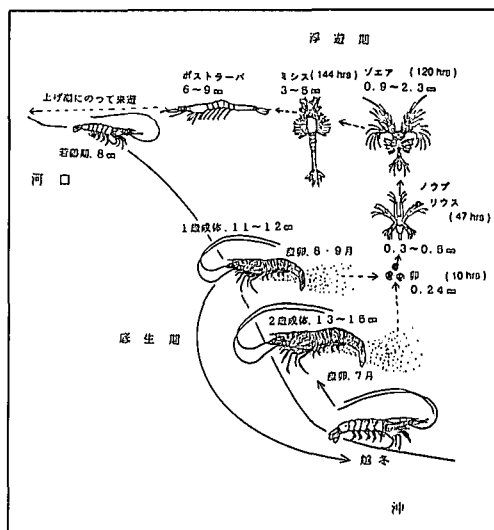


図-1 ヨシエビの生活史(林, 1992)

* 正会員 工 博 大阪市立大学教授 工学部土木工学科
** 工業技術院資源環境技術総合研究所主任研究官
*** (財)海洋生物環境研究所実証試験場長
**** 水産学博 水産庁中央水産研究所資源増殖研究官
***** 農 博 大阪府立水産試験場主任研究員
(株)CTI 科学技術事業部数理解析部長

3. ヨシエビ浮遊幼生の個体群動態モデル

3.1 ヨシエビ浮遊幼生の行動様式

環境因子に対するヨシエビ固有の行動様式はまだ十分には分っていないが、既往の知見を参考にして、ここでは次のように取り扱った。

a) 日周鉛直移動

浮遊幼生期のエビ類全般にみられる遊泳行動で、夜間に上層へ移動し昼間は下層に分布することから、太陽光の忌避や餌生物への追従に関連した行動様式とみられている。ヨシエビについても、ノウブリウスからポストラバ期までの幼生に日周鉛直移動を考慮し、夜間の上げ潮とともに上層に移動し、下げ潮に転じた段階で下降して昼間は下層に分布するものと仮定する。移動速度はノウブリウス期とゾエア期で2 m/hr (ポストラバ期の1/2)、ミシス期とポストラバ期で4-5 m/hr (計算では4.5 m/hrを採用)と想定する(倉田, 1973)。ただし、卵(期間は10 hr程度)については日周鉛直移動を考えず、流れに対し受動的な漂流者とみなす。

b) 忌避・選択行動

様々な環境因子への応答が考えられ、行動機構を含め今後解明すべき要素は多いが、当面は既往知見の範囲内で水温、塩分および溶存酸素への応答を考慮する。水温については、ヨシエビの成育好適水温が26-30°Cの範囲にある(生田, 1972)ので低水温への忌避行動が考えられる。しかし、後述する流動シミュレーションによる夏季(7-9月)平均の水温が全層で下限(26°C)を下回ったため、ここでは応答要因として考慮しない。

塩分については、クルマエビ類の低塩分忌避(塩分1 psuの低下に反応)を参考にして、ヨシエビ幼生の鉛直移動過程で塩分が下層より1-2 psu 低くなった場合に上昇運動を停止すると仮定する(生田, 1972)。酸素については情報が乏しく確証できないが、ノウブリウス期からミシス期までは、酸素飽和度が30%以下となる湾北部の海底付近を忌避するものと仮定し、その水深層で下降運動を停止すると仮定する。

3.2 個体群動態の定式化

浮遊幼生期のヨシエビの河口集中機構を調べるため、卵からポストラバに至り海底に定着するまでの個体群動態を、受動的なラグランジェ粒子の漂流に様々な環境因子に対するヨシエビ固有の応答(太陽光や水温、塩分等に対する忌避・選択行動)を考慮して次式のように定式化する。

$$\mathbf{x}^{t+\Delta t} = \mathbf{x}^t + \{v(t) \cdot \exp(i\theta) + v_p(t)\} \cdot \Delta t \quad \cdots (1)$$

$$z^{t+\Delta t} = z^t + \{w(t) + w_p(t)\} \cdot \Delta t \quad \cdots (2)$$

ここで、 t は時刻、 Δt は漂流追跡のタイムステップ、 $\mathbf{x}^t = (x^t, y^t)$ は時刻における粒子の水平座標(東西および南北

方向の位置)、 z^t は鉛直座標、 $\mathbf{v} = (u, v)$ は流れの水平速度成分、 w は鉛直成分、 $\mathbf{v}_p = (v_p^x, v_p^y)$ は浮遊幼生の水平遊泳速度、 w_p は鉛直遊泳速度、 θ は乱流輸送を考慮するための水平流速のドリフト角。ここでは $|\theta| \leq \pi/3 \cdot n (0 \leq n \leq 1)$ と仮定し、一様正規乱数を使って n を決定する。ところで、上式では環境因子に対する生物固有の応答を、水平、鉛直両方向の遊泳速度を制御する形で考慮しているが、水平方向については場の流速に比べ幼生個体の遊泳速度が小さいため、実際の計算では $v_p(t) = 0$ と設定する。

4. 流動モデル

ヨシエビ産卵期の7月は、大阪湾には河川水の流入や海面からの熱供給によって湾奥河口域に密度流が発達し、潮汐流とならんで浮遊幼生の漂流に影響することから、非定常3次元の傾圧流動モデルを使って湾内の流れ場を再現する。基礎式は流れの運動、流量保存および熱、塩分輸送に関する次式で表わされる。

$$\begin{aligned} \frac{\partial \mathbf{v}}{\partial t} + (\mathbf{v} \cdot \nabla) \mathbf{v} + w \frac{\partial \mathbf{v}}{\partial z} + f_0 \mathbf{k} \times \mathbf{v} \\ = -g \nabla \zeta - \frac{g}{\rho} \int_z^0 \nabla p dz + [\nabla \cdot (A_H \nabla)] \mathbf{v} + \frac{\partial}{\partial z} \left(A_z \frac{\partial \mathbf{v}}{\partial z} \right) \end{aligned} \quad \cdots (3)$$

$$\nabla \cdot \mathbf{v} + \frac{\partial w}{\partial z} = 0 \quad \cdots (4)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial T}{\partial t} + (\mathbf{v} \cdot \nabla) T + w \frac{\partial T}{\partial z} \\ = [\nabla \cdot (K_H \nabla)] T + \frac{\partial}{\partial z} \left(K_z \frac{\partial T}{\partial z} \right) \end{aligned} \quad \cdots (5)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial S}{\partial t} + (\mathbf{v} \cdot \nabla) S + w \frac{\partial S}{\partial z} \\ = [\nabla \cdot (K_H \nabla)] S + \frac{\partial}{\partial z} \left(K_z \frac{\partial S}{\partial z} \right) \end{aligned} \quad \cdots (6)$$

ここで、 ζ は潮位、 p は圧力、 ρ は海水密度、 T は水温、 S は塩分、 $\nabla = i\partial/\partial x + j\partial/\partial y$ は水平傾度、 i, j, k はそれぞれ x, y, z の方向の単位ベクトル、 g は重力加速度、 f_0 はコリオリ係数、 A_H, K_H と A_z, K_z はそれぞれ水平および鉛直方向の渦粘性係数、渦拡散係数。これらの式に海水密度と水温、塩分の関係を記述する状態方程式(Knudsen式)を加えて基礎式を完結する。本研究では、水平方向に比べ鉛直方向の乱流輸送過程が重要であると考えられるので、ここでも鉛直方向の乱流輸送(渦粘性係数、渦拡散係数)については、中立安定状態を基準にした勾配リチャードソン数 R_i の関数表現を採用した。すなわち、

$$\left. \begin{aligned} A_z &= C_\mu L \sqrt{e} \cdot f(R_i), K_z = \frac{C_\mu}{\sigma_T} L \sqrt{e} \cdot f(R_i), \\ R_i &= \frac{g}{\rho} \frac{\partial \rho / \partial z}{e} \cdot L^2 \end{aligned} \right\} \quad \cdots (7)$$

$$f(R_i) = \begin{cases} (1+10R_i)^{-0.5} & \text{for eddy viscosity} \\ (1+3.33R_i)^{-1.5} & \text{for eddy diffusivity} \end{cases} \dots\dots\dots (8)$$

ここに、 C_μ と σ_r は経験定数、 L は乱流の特性距離に相当する長さのスケール、 e は単位質量あたりの乱流の運動エネルギー。こうして乱流輸送は乱れエネルギー e と特性距離 L により決定されるが、ここでは L を海底境界層理論に従って経験的に決め、 e を輸送方程式により予測する 1 方程式乱流モデルの方法を用いた。乱れエネルギーの輸送は次式で表わされる。

$$\begin{aligned} \frac{\partial e}{\partial t} + (v \cdot \nabla) e + w \frac{\partial e}{\partial z} \\ = \left[\nabla \cdot \left(\frac{A_H}{\sigma_r} \nabla \right) \right] e + \frac{\partial}{\partial z} \left(\frac{A_z}{\sigma_r} \frac{\partial e}{\partial z} \right) \\ + A_z \left| \frac{\partial v}{\partial z} \right|^2 + K_H \frac{g}{\rho} \frac{\partial \rho}{\partial z} - C_D \frac{e^{3/2}}{L} \dots\dots\dots (9) \end{aligned}$$

ここに、 C_D は経験定数。

5. 浮遊生態系物質循環モデル

次に、ヨシエビ浮遊幼生の遊泳行動を規定する溶存酸素や栄養塩等の水質要因については、図-2 に示すような、一般的な浮遊生態系の物質循環モデルを用いてそれらの濃度分布を再現する。この方法は、大阪湾の水質環境を栄養塩や植物プランクトン、動物プランクトン、デトリタス等で構成される低次栄養段階の生態系で模擬し、系内の生物化学的な物質循環過程を定式化するものである。ここでは紙数の関係上、それらの記述は省略する。詳細は田口・中根 (1997) を参照されたい。

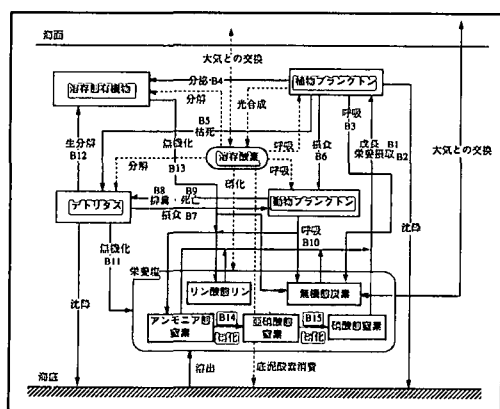


図-2. 浮遊生態系物質循環過程

6. 物理・化学環境の予備的計算

ヨシエビの浮遊幼生期における物理・化学環境を把握するため、はじめに上述の傾圧流動モデルと浮遊生態系

の物質循環モデルを使って大阪湾の流れ場と水温・塩分、溶存酸素、栄養塩類濃度等の分布を予備計算した。これらの計算には湾内 20 定点で行われた 1990-1992 年の夏季 (7-9 月) における浅海定線調査結果 (大阪府立水産試験場, 1990-1992) の平均値を初期値として用いた。

その結果、流れ (恒流) については、(1) およそ 20 m の等深線を境に西部は全般に強混合状態にあり、明石の沖には潮汐残差流を主因とする顕著な時計回りの環流が発達する、(2) 東部は淀川系淡水の流入によって上層水が低塩分化し成層を形成し、両者の間には明確なフロントが存在する、また、(3) 東部の西宮沖にも時計回りの環流が存在する、などの藤原ら (1994) がまとめた知見とほぼ一致した計算結果が得られ、流れ場の再現は合理的であったと判断できた。

流れと同様に水温、塩分についても計算結果は観測結果とほぼ一致し、水塊構造も合理的に再現されたと判断された。

溶存酸素、栄養塩類濃度などの化学環境については計算結果を日平均して求めた表層におけるクロロフィル a、動物プランクトン現存量、全窒素および全リンの濃度分布に東部海域の富栄養化を反映した特徴が見られ、河口域から沖合フロントにかけて顕著な濃度勾配が認められた。また、溶存酸素については湾奥河口域の底層が貧酸素化する様子が再現できた。これらの計算結果は前述の大阪湾内 20 定点で行われた浅海定線調査結果とほぼ一致し、全体的には満足のいくものとなった。

7. ヨシエビ浮遊幼生の個体群動態の数値実験

以上の計算で予備的に設定した大阪湾の物理・化学環境場におけるヨシエビ浮遊幼生の個体群動態の数値実験を行い、淀川河口域への集中機構を考察した。数値実験には式 (1)、(2) に示したラグランジュ粒子の移動・漂流追跡モデルを用いる。

7.1 浮遊幼生の発生場所

大阪湾のヨシエビの生息実態は未だ十分には分っていないが、大きくは図-3(a) に示すような 3 つの水域が親エビの分布域と考えられている (安部ら, 1995)。1 歳成体の分布域は湾北部の 10-15 m 水深帯付近の海域、2 歳成体の分布域は関西国際空港南部の阪南市地先海域と湾北部の須磨沖海域の 2 ケ所と推察されている。ここでは、これらの分布域を浮遊幼生の発生場所 (産卵場) と仮定してラグランジュ粒子の初期配置とした。また、親エビの産卵水深が海底上 2-3 m とみられることから、流動シミュレーションにおける最下層を浮遊幼生の発生位置とした。

7.2 計算ケース

浮遊幼生の河口集中がどのような要因で説明されるか

を探索するため、幼生の行動様式を全く考慮しない単純な条件から始め、順次考慮する要因を増やす方法で以下の5つの計算ケースを設定した。なお、図-1に示したヨシエビの生活史によると、卵からミシス末期までの幼生期の期間は約2週間(321 hr)とされるが、ここではポストラーバ期までの移動状況を調べるため、産卵以後の3週間を追跡計算の対象とした。

CASE-1: 卵からポストラーバ期までの全期間を、幼生が単純に流れに乗って受動的に漂流すると仮定した場合。

CASE-2: 漂流開始から10hr以降のノウプリウス～ポストラーバ期幼生に日周鉛直移動を考慮した場合。

CASE-3: CASE-2に低塩分に対する忌避行動を考慮

した場合。逃避行動の判定基準として塩分低下2 psuを設定。

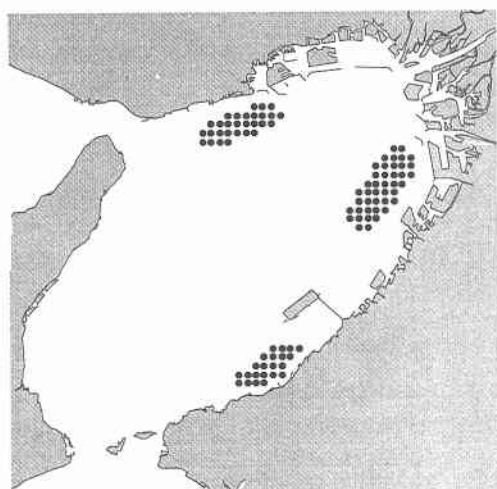
CASE-4: CASE-3にさらに低酸素による逃避行動様式を考慮した場合。低酸素忌避の判定基準として酸素飽和度30%以下を設定。

CASE-5: CASE-4の補足検討ケース。低塩分忌避の基準を2 psuから1 psuに変更し、より僅かな塩分低下に幼生が反応すると仮定した場合。

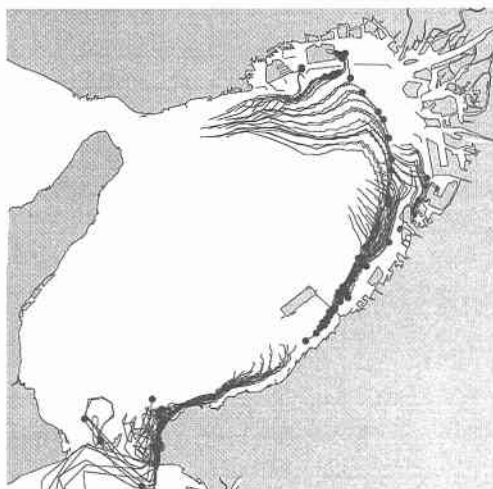
7.3 計算結果

漂流開始から3週間のCASE-1～CASE-3の移動・漂流軌跡の計算結果は図-3(b)-(d)のように得られた。

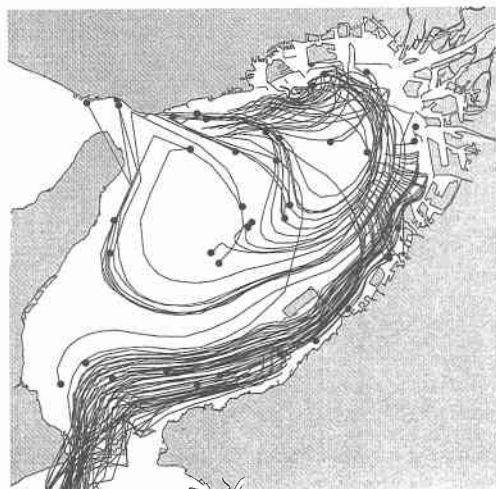
図-3(b)によると、幼生の応答を考えないCASE-1では河口集積の傾向が全くみられず、大阪湾の須磨沖から



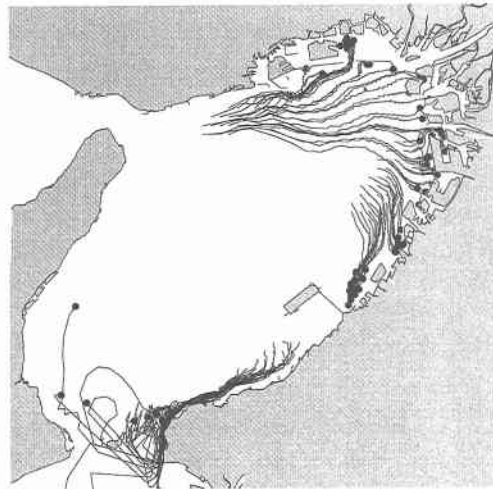
(a) 浮遊幼生個体の初期配置



(c) CASE-2: 日周鉛直移動のみを考慮



(b) CASE-1: 流れに受動的に漂流する場合



(d) CASE-3: 日周鉛直移動に低塩分忌避行動を考慮

図-3 ヨシエビ浮遊幼生の移動・漂流軌跡の計算結果

発した粒子が環流に乗って時計回りに湾を循環する一方、他の2海域から発した粒子は流れに乗って湾を南下し、紀伊水道を経て湾外へ流出する結果となった。

図-3(c)に見られるように、日周鉛直移動を考慮したCASE-2では状況が大きく異なり、幼生が長時間下層の流れを利用するため、これを反映して流程も短縮し、部分的にはやや沿岸漂着の傾向を示し始めている。しかし、全体的には依然として沖合流出の傾向にあり、日周鉛直移動だけでは未だ河口集積を説明できないことがわかる。

これに対し低塩分に対する忌避行動を考慮したCASE-3では、図-3(c)に見られるように、北部2海域からの粒子について明確な河口域集積の現象が捉えられた。淀川河口から堺沖にかけての湾奥部沿岸に濃密な稚エビの生息が確認されているが(矢持, 1995)、この数値実験の結果はそれらが主に須磨沖の産卵場から供給されることを示唆している。これに対して南部地区からの粒子は、このケースでも南流に輸送され湾外へ流出することが確認された。このことから、南部地区での産卵は幼生の河口域への集積には関わらず、湾内の再生産サイクルにもほとんど寄与しないことが示唆される。

計算結果の掲載は省略したが、低塩分に加え低酸素への忌避行動をも考慮したCASE-4の計算結果はCASE-3とほとんど変わらなかった。これは貧酸素水がヨシエビ幼生の行動にはあまり影響しないことを示すもので、本種の稚エビが貧酸素耐性に非常に優れているという知見(24時間の半数致死酸素飽和度が7-12%以下)とも合致している。低塩分忌避の判定基準を変えたCASE-5では、上下層間に僅かな塩分差(1psu)があっても幼生が忌避するように設定したため、粒子の挙動は相当変化すると予想されたが、結果はCASE-3やCASE-4と大差ないものとなった。ただし、湾奥部のより岸際まで幼生が移動する傾向は見られた。

8. 結 論

本研究で開発した個体群動態モデルによる数値実験から以下のことが結論される。

(1) ヨシエビ浮遊幼生の河口域への集積は、単に流れに受動的に乗って漂流するシナリオやそれに日周鉛直移動のみを考慮したシナリオでは合理的に説明できず、さらに低塩分に対する忌避行動を考慮したシナリオで初

めて再現できる。

(2) ヨシエビ浮遊幼生の行動に影響を及ぼす環境因子として重要なものは塩分である。溶存酸素については、飽和度30%程度以上であればほとんど影響しない。水温については、成育好適水温が26-30°Cの範囲にあるが、今回の計算では大阪湾のほぼ全水域で好適水温の下限(26°C)を下回ったため、その影響について評価できなかった。

(3) ヨシエビ浮遊幼生の河口域集積をもたらす主な産卵場は湾北部地区、特に須磨沖あたりであると推定される。

以上、本研究では従来の物質循環モデルでは予測し得なかった生物個体群の動態を予測しうる個体群動態モデルの構築を試み、その有用性と今後の発展の可能性を示すことができた。本モデルはヨシエビ幼生という特定の単一個体群を対象例として開発したが、他の個体群にも本手法を適用するとともに、個体群間の捕食・被捕食関係など、さらに高次の生物動態をモデル化し、また環境要素に対する個体群の忌避・選択行動や生存限界のモデル化についても今後さらに水槽実験などによって信頼性を高めていく必要がある。

参 考 文 献

- 安部恒之・日下部敬之・鍋島昭信・辻野耕賢(1994): 大阪湾におけるヨシエビの漁業生物学的研究, 大阪府立水産試験場研究報告, 第9号, pp. 57-75.
- 有山啓之・矢持 進・佐野雅基(1997): 大阪湾奥部における大型底生動物の動態について2. 主要種の個体数・分布・体長組成の季節変化, 沿岸海洋研究, 第35巻(印刷中).
- 生田哲朗(1972): ソエア期幼生に人工餌料を投与しての稚苗生産実験, 昭和45年度京都府水産試験場報告, pp. 8-13.
- 倉田 博(1973): クルマエビ栽培における稚苗とその繁殖に関する諸原理について, 南海海区水産研究所研究報告, 第32巻, pp. 33-75.
- 田口浩一・中根 徹(1997): 浮遊生態系モデル—構造と応用例—, Ecosystem Engineering (生態系工学研究会第17回シンポジウムテキスト), pp. 9-23.
- 矢持 進(1995): 稚エビなどの成育場としての大阪湾湾奥部—淀川河口域におけるヨシエビの分布と貧酸素—, 瀬戸内海, 第2・3巻, pp. 99-104.
- 林 凱夫(1992): 大阪府水産試験場漁業者研修会資料.
- 大阪府立水産試験場(1990-1992): 浅海定線調査結果, 平成2年度~4年度.
- 藤原建紀・澤田好史・中辻啓二・倉本茂樹(1994): 大阪湾東部上層水の交換時間と流動特性—内湾奥部にみられる高気圧性渦—, 沿岸海洋研究ノート, 第31巻, 第2号, pp. 227-238.