

生活史に沿った二枚貝個体群の生物機能評価法

中 村 義 治*・金 綱 紀 久 恵**・磯 野 良 介***・三 村 信 男****

1. はじめに

我が国沿岸域に生息する貝類は漁獲量が毎年 90 万 ton 程で、養殖を含めた沿岸漁業の年間漁獲量の約 1/3 を占める重要水産物である。動物性タンパクの 4 割以上を魚介類から摂取している日本人にとって、貝類資源は良質な食料を安定提供するだけでなく、石灰化（貝殻形成）による炭酸ガス固定、摂餌による水質浄化など地球環境保全に果たす役割も大きい。これら貝類資源が人間と海域環境に及ぼす影響を正當に評価するためには、当該海域に出現する底生生物の生物機能に対する理解が不可欠である。とりわけ、海域に優先的に出現する底生生物の生活史における生理的機能の特性を把握することが重要となる。二枚貝では稚貝、未成貝、成貝でそれぞれ摂餌、排泄、呼吸、成熟等に関係する代謝速度や死亡率等が異なるため、生産、再生産、浄化等の生物機能は季節、空間、年令に対し特異的に作用する。そこで、著者は東北太平洋沿岸、北海道の砂浜域で優先的に生息するウバガイ (*Spisula sachalinensis*) を研究材料にして、特に成長段階別の代謝特性に着目した個体群レベルの生物機能評価法を提案し、琵琶湖湾における試算から、個体の成長、個体群の生産と浄化（除去）機能及び漁業の環境保全効果などについて考察した。

2. 生物モデルの概要

2.1 個体成長（代謝）モデル

北海道産ウバガイの代謝特性にもとづく炭素収支を基本とした成長過程を式（1）に示した。水温及び *Chl. a* 濃度から換算した *POC* 濃度を餌料環境条件として与え、摂餌速度より算出した同化量から、軟体部の成長量を求め、軟体部重量に見合った殻長を算出した。

a) 軟体部成長の基本式

$$dDW_c/dt = A - R - G \dots\dots\dots (1)$$

ここで、 DW_c は軟体部の炭素重量 (mgC) で軟体部乾燥

重量 DW とその炭素含有率 CC (0.405) の積である。 A は同化量 (mgC/day) で $A = C - F = C \cdot AE$, C は摂餌速度 (mgC/day), AE は同化効率で $Chl. a$ 濃度の関数 ($AE = 1.5 / (1.5 + Chl. a)$) とした。また、 F は排泄速度で $F = C (1 - AE)$, R は呼吸速度 (mgC/day), G は生殖腺への配分 (mgC/day) である。

b) 貝殻の成長

$$\begin{aligned} \text{殻長 (cm)} & l = 2.14 DW^{0.314} \\ \text{貝殻重量 (g)} & DSW = 0.0446 l^{3.446} \\ \text{貝殻の炭素重量 (mgC)} & DSW_c = DSW \cdot CS \cdot 10^3 \end{aligned}$$

ここで、 CS は貝殻の炭素含有率 (0.123) である。

c) 代謝特性

$$\text{摂餌速度 } C = POC \cdot FT \cdot 10^{-3}$$

$$FT = 0.246 \cdot 10^{0.0406 \cdot Temp} \cdot 1.2 WW^{0.446} \cdot 24 \text{ h} \dots\dots (2)$$

$$\text{呼吸速度 } R = Res \cdot CR \cdot 24 \text{ h}$$

$$Res = 0.00174 \cdot Temp^{0.785} \cdot DW^{0.741} \dots\dots\dots (3)$$

ここで、 POC は懸濁態有機炭素濃度 (mgC/m³), FT は濾水速度 (l/day) で磯野・中村 (2000) の実験式を使用した。 $Temp$ は水温 (°C), WW は軟体部湿重量 (g) である。また、 CR は呼吸量の炭素換算比 (0.536 ; g/l), Res (ml-O₂/h) は加藤 (1976) の実験式を使用した。

d) 生殖腺の発達と産卵

生殖腺の発達は最低水温 (0°C) から産卵水温 (14°C) に達するまでの期間とし、殻長が 7.4 cm 以上の個体 (生物学的最小形) が成熟するものとした。生殖腺の発達は軟体部の成長と独立した成長式を設定し、同化量から身肉と生殖腺の発達に配分する。同化量で必要な生殖腺の増加分が賄えない場合は軟体部から生殖腺に移行するものとした。産卵は水温 14°C に達した時点で全て放卵するものとし、産卵から次の成熟期までの期間は同化量の全てを身肉の成長に利用するものとする。成熟期間における生殖腺の発達は 2 つの成熟仮定から定義される。産卵までに、日々必要な生殖腺重量の増重量 ΔG (mgC/day) は餌料環境の状態に拘わらず、式 (4) で規定される。つまり、 ΔG は「産卵までに獲得すべき生殖腺重量」と「産卵までの残余日数」の比として定義される (仮定 1)。

* 水博 (独) 水産総合研究センター水産工学研究所
** 日本海洋株式会社
*** (財) 海洋生物環境研究所 実証試験場
**** 正会員 工博 茨城大学教授 広域水圏環境科学教育研究センター

$$\Delta G = (G_{\max} - G_i) \text{Temp}_i / \left(ST - \sum_{j=1}^i \text{Temp}_j \right)$$

$$G_{\max} = (WW + GW) \cdot GI_{\max} \cdot C_{\text{gonad}} \cdot 10^3 / 10^2 \cdots (4)$$

$$GI_{\max} = 32.793 / (1 + e^{8.183 - 1.168i})$$

そして、 $\Delta G = A - R$ の時は、同化量から生殖腺に配分 ($A - R$) γ し、 $\Delta G > A - R$ の時は、同化量を全て生殖腺に配分し、更に不足分を身肉から移行する。ここで、 γ は同化量の生殖腺への配分比で、 $\gamma = 0.95 \cdot (\text{Temp} - \text{最低水温}) / \text{産卵水温}$ とした (仮定 2)。 $G_{\max}$ は最大生殖腺炭素量 (mgC)、 G_i は前日までに蓄積された生殖腺炭素量 (mgC)、 j は日、 ST は最低水温から産卵までの累積水温、 $GI_{\max}$ は軟体部湿重量 WW と生殖腺重量 GW の和に対する GW の最大比 (%), $G_{\max}$ は最大生殖腺炭素量 (mgC)、 C_{gonad} は生殖腺炭素量比 ($6.66 GW^{0.511}$; gC/g-wet) である。

2.2 個体群動態モデル

ウバガイの個体群動態を連続した殻長組成の時間的推移として捉え、式 (5) に示した資源変動方程式 (中村ら, 1989) を用い計算した。計算は月別・漁区毎に行い、ウバガイの漁区間の移動はないものとした。

$$\frac{\partial N}{\partial t} + \frac{\partial UN}{\partial l} + Z \cdot N = 0 \cdots \cdots (5)$$

ここで、 $N(l, t)$ は 0.2 mm 間隔に設定した殻長別の個体数で殻長 l と時間 t に依存する。 U は殻長の成長速度で代謝モデルの計算結果から与えられる。 Z は全死亡係数 ($Z = m + f$)、このうち f は漁期中 (3 月、4 月) における漁獲係数で $f = \text{漁具効率} (0.8) \cdot \text{漁獲能率} (2.9 \cdot 10^{-5}) \cdot \text{曳網回数}$ である。また、自然死亡係数 m は 0.325 (年間) とした。漁期中の漁区別漁獲量 $Catch$ (kg) については次式で計算した。

$$Catch(t) = \int_{l_1}^{l_2} f \cdot N(l, t) \cdot (WW(l) + DSW(l)) dl$$

ここで l_1 , l_2 は銘柄の殻長区分を示す。

2.3 炭素収支モデル

個体群動態をもたらす要因の内、周辺水域との物質交換に関係する項目の炭素収支を式 (6) に表した。

$$dC_{i,t}/dt = \sum_{j=1}^{Nd} \sum_{l=1}^{NL} N_{i,j}(l) (R_i(j, l) + F_i(j, l) + G_{\max}(l) \delta_i + (1 - e^{-M/365}) \cdot DW_i(l) - C_i(j, l) - \Delta DSW_i(j, l)) \cdots \cdots (6)$$

ここで、 i は漁区、 t は月、 l は殻長区分、 j は日、 Nd は月日数、 NL は殻長区分数、 δ_i は産卵月のみ 1、その他はゼロ、 ΔDSW は貝殻中炭素量の増分 (mgC/day) である。計算は月別、漁区別、殻長別に行い、排出項として 4 項目 (呼吸、排泄、産卵、死亡貝の分解)、除去項として 2 項目 (摂餌、貝殻形成) の炭素量を月別、漁区別に集計し、それらの収支計算を行った。

3. 優占種としてのウバガイの生物機能特性

釧路東部地区水産技術普及指導所が毎年実施している貝網網を使った琵琶瀬湾 (図-1) のメガロベントス調査では、琵琶瀬湾に出現する主要なメガロベントスとして、ウバガイ、サラガイ、オオミソガイ、ピノスガイ、エソバカガイ、タマガイ等の二枚貝の他、クリガニ、ヒトデ、カシパン、ユムシ、ツブ、ヤドカリなど約 30 種が報告されている。また、メガロベントス群集の内、ウバガイが占める種類別の個体数及び湿重量比は、ともに 92% 以上で優先的に出現している状況が報告されている (釧路東部地区水産技術普及指導所, 1993)。従って、琵琶瀬湾のメガロベントス群集の種多様度 H' はウバガイの出現密度 DS に支配されており (図-2)、ウバガイ個体群の有する生物機能は海域環境に大きな影響を与えていることが予想される。

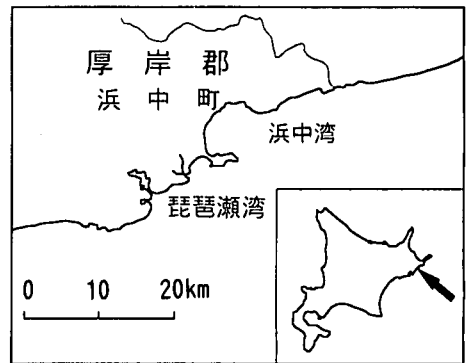


図-1 琵琶瀬湾の位置

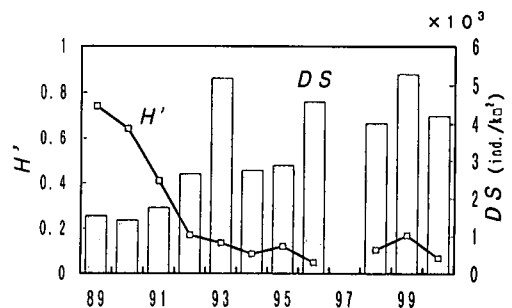


図-2 種多様度 H' とウバガイ出現密度 DS の関係

3.1 個体の代謝特性

餌料環境変動の実測値及び代表的代謝特性である呼吸速度、摂餌速度に関する実験式、同化率の設定、摂餌によって取り込まれたエネルギーの内部配分仮説などからウバガイ個体の成熟・産卵を含む成長過程を解析した。ウバガイの濾水速度及び呼吸速度は共に、体サイズ (身肉の湿重量)、水温とともに増加する傾向にあり、湿重量

10 g の貝は 15°C で約 100 l/ind./day の濾水能力を持ち、約 7 ml-O₂/ind./day の酸素消費を行う (図-3)。

餌料環境変動は琵琶瀬湾における水温及び *Chl. a* 濃度の 1993 年度調査結果を用い毎年繰り返し設定した。琵琶瀬湾の低層水温は 0°C (2 月) ~ 18°C (9 月) の範囲で変化する。また、春秋 2 回の植物プランクトンのブルミングが観測され、この時の *Chl. a* 濃度は約 10 µg/l で最低値は 1 µg/l 程である (図-4a)。なお、二枚貝の摂餌による海域の植物プランクトン量の減少は無視した。

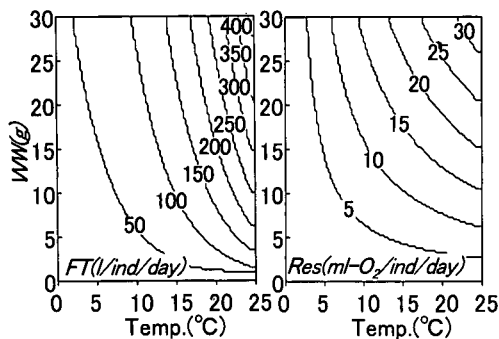
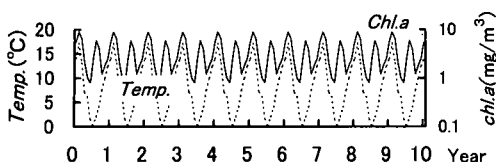
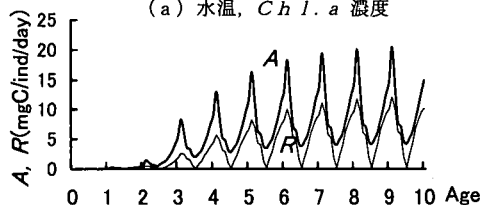


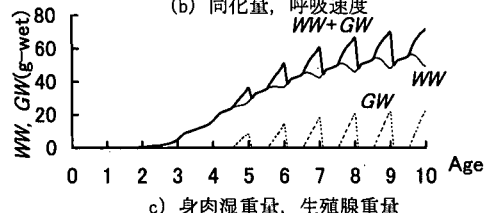
図-3 濾水速度と呼吸速度



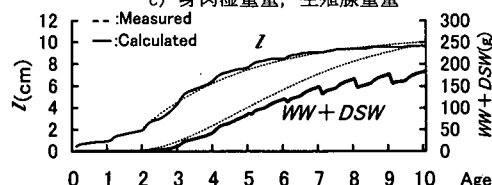
(a) 水温, *Chl. a* 濃度



(b) 同化量, 呼吸速度



(c) 身肉湿重量, 生殖腺重量



(d) 殻長, 全重量

図-4 餌料環境と個体成長の経年変化

琵琶瀬湾のウバガイの同化量が呼吸量を大幅に上回る最大成長の時期は水温, *Chl. a* 量が共に高い 8 月, 9 月に形成される (図-4b)。生物学的最小形 (5 才) 以降の成貝は成熟期 (春~夏) に餌として取り込まれたエネルギーの殆どを生殖腺の発達に消費され、必要な餌が不足する場合は身肉から生殖腺へ栄養が廻るため身肉の夏痩せ現象が発生する (図-4c)。代謝モデルから予測される殻長と湿重量の年令推移を現地調査で得られている成長曲線 (中川, 2001) と比較すると、高年令における湿重量の過小評価を除き、概略的な成長過程は再現できている (図-4d)。

3.2 個体群の生物機能

琵琶瀬湾のウバガイ漁場面積に当たる 3.3 km² の漁場において着底稚貝の加入量を 1 個/m² とし、年令経過による個体数の減少 ($N_t = N_0 e^{-mt}$, t : 年令) とバイオマス変動を推定し、個体群と周辺水域との物質交換の実態として炭素収支を解析した (図-5)。なお、ここでは漁獲は無視し、自然死亡率 m は稚貝調査や操業日誌の解析から $m = 9.26 e^{-0.8t} + 0.32$ (t : 年令) と仮定した。個体数は年令とともに急激に減少するが、個体の成長によって個体群のバイオマスは 6 才頃が最大となる。ウバガイ個体群と周辺水域環境との物質交換を炭素量をベースにして、除去項 (摂餌, 貝殻形成) 及び排出項 (排泄, 産卵, 呼吸, 死亡貝の分解) の各オードを年令毎に推定した。除去, 排出ともにバイオマスの生産量が最大となる 4 才でピークとなる。除去項に一番貢献するのが摂餌で排出項では排泄である。また、各年令における収支 (総除去量 - 総排出量) が個体群の純生産量となる。純生産量が有意にプラスの期間 (3 才 ~ 7 才) は、活発な生物活動によって周辺水域における有機, 無機炭素の個体群への貯留効果が期待される。なお、9 才以上では、貝殻形成量の減少に伴い、収支は排出効果となる。

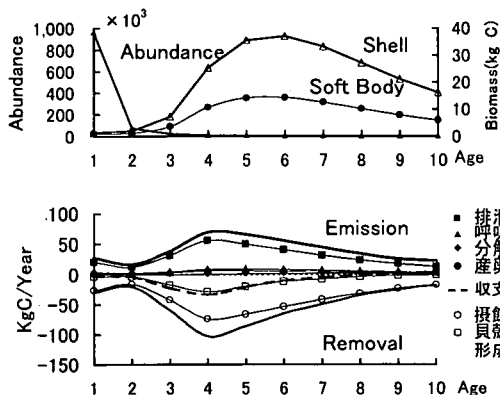


図-5 個体群の成長及び周辺水域との炭素収支

3.3 琵琶瀬湾の漁獲資源動態と生物機能

琵琶瀬湾の操業日誌記録から、1993年5月時の漁獲ウバガイの殻長組成（殻長6 cm以上）を漁区別に算出し、その漁場内分布を作成した。この殻長組成分布を初期条件にして、1994年4月までの1年間における殻長組成の月別推移を個体群動態モデルから解析した。計算期間中の殻長組成は若令群と高年令群による典型的な2峰型で7.5 cmモード（5才）は1988年級、10.5 cm付近のモード（8才以上）は1985年以前の複数の年級群から構成されている。水深の浅い岸沿いでは特に若令群の資源豊度が高く、一方湾中央部では高年令群を主体とした低水準の資源分布がみられる。1年間における殻長組成の変化は若令群において顕著で年間に約1 cm成長しているが、10 cm以上の殻長部分にはほとんど成長が確認できない（図-6）。なお、操業日誌から推定したCPUEと計算CPUEには比較的高い相関係数（ $r=0.89$ ）が得られている。殻長組成分布から推定した年平均バイオマス分布を図-7示した。また、ウバガイ個体群による周辺水域からの炭素除去量及び収支の分布を図-8、図-9にそれぞれ示した。炭素の除去量分布は平均バイオマス分布に依存して沿岸部に偏っており、湾中央部の2倍から5倍となり、湾全体の除去量は83 tonC/yearである（表-1）。なお、炭素排出量の総量は除去量とほぼ同値で分布も似ている。炭素収支分布は若令貝が多く生息する沿岸部では除去域で、高年令貝主体の湾中央部では排出域となり、年令組成によって環境への影響が反転する。次に、バイオマス及び生物機能の季節変動を図-10に示した。バイオマスの季節変動は全体ではマイナス生産（個体群の成長量<死亡量）の傾向にあり、年間で26 tonC程度減少している。減耗率は高成長期（8月、9月）では小さく、3月～4月の漁期では自然死亡に漁獲死亡も加わり若干大きくなる。また、炭素排出量及び除去量はChl. a濃度と、水温が高い8月から9月にかけて顕著に増加し、この時期の活発な生物活動を反映している。

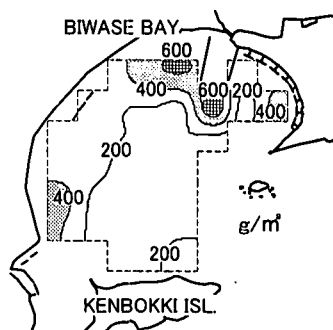


図-7 年平均バイオマス分布

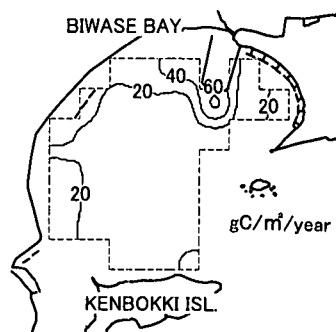


図-8 累積炭素除去量の分布

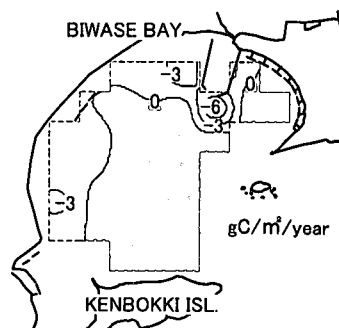


図-9 炭素収支分布（影部は排出域を示す。）

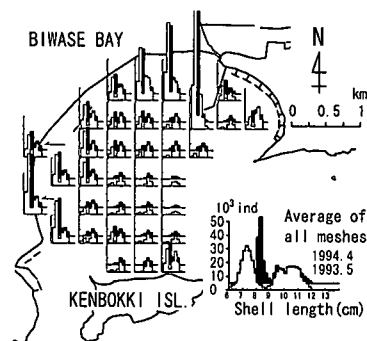


図-6 殻長組成の分布と年間推移

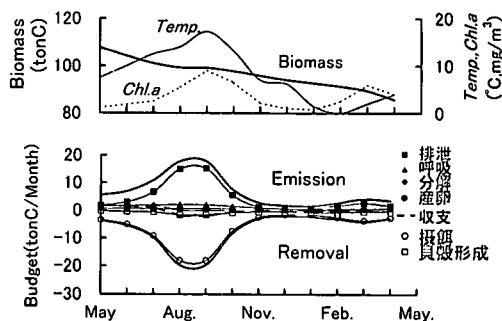


図-10 バイオマス及び炭素収支の季節変動

表-1 ウバガイ個体群による琵琶瀬湾の年間炭素収支

(単位 kgC/year)

炭素収支	環境への 回帰	生物体へ 貯留	環境への 貯留	水系外へ 搬出	合計	収支*
固定(除去)量						
摂餌 (有機)		75,521				(有機)
貝殻の成長 (無機)		8,200			83,721	-5,929
排出量						
身肉の分解 (有機)	7,277					(無機)
呼吸量 (無機)						5,625
排泄量 (有機)	56,074					
産卵量 (有機)	6,241				83,417	
その他						
自然死亡・貝殻 (無機)			23,207		23,207	
漁獲死亡						
身肉 (有機)				594		
貝殻 (無機)				2,664	3,258	

*: 環境への排出, -: 生物体へ貯留

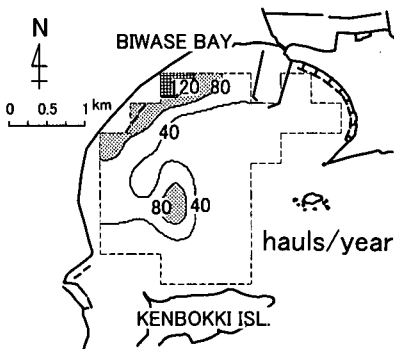


図-11 貝桁網漁業の努力量分布

呼吸による CO_2 の放出) として現れる。また、炭素貯留の形態と量的順位は、個体群への貯留 $\geq$ 環境へ回帰 $>$ 環境への貯留 $>$ 水系外へ搬出、となる。

最後に、漁業活動と環境保全効果の関係について述べる。図-11 は 1994 年漁期における努力量分布である。殻長組成分布(図-6)と比較すると、努力量が多い漁区は、豊度は高いが、経済的価値の低い若令貝が多くいる漁区を避け、経済的価値の大きい高年令貝主体の漁区に漁獲努力が投入されていることが確認できる。言い換えれば、除去機能の高い若令貝の混獲を避け、除去機能の低い高年令貝を選択的に漁獲しており、貝桁網による漁業活動は底質の耕耘効果も期待され、経済性と環境保全双方を両立させる環境調和型漁業の役割を担っている。本研究を行うにあたり、有益な知見と貴重な調査資料を提供頂いた釧路水産試験場の中川義彦氏及び釧路東部地区水産技術普及指導所の伊勢論至氏に感謝の意を表する。なお、本研究は農林水産技術会議プロジェクト研究の一環として実施した。

参考文献

- 磯野良介・中村義治 (2000): 二枚貝による海水濾過量の推定とそれにおよぼす温度影響の種間比較, 水環境学会誌, 第 23 巻, 第 11 号, pp. 683-689.
- 加藤泰久 (1976): 上磯におけるウバガイ *Spisula sachalinensis* (Schrenck) の生態学的研究, 北海道大学水産学部学位論文, pp. 1-108.
- 中村義治・平山信夫・秋元義正 (1989): 動的モデルによるウバガイ資源変動の解析方法, 日水誌, 第 55 巻, 第 3 号, pp. 417-422.
- 中川義彦 (2001): 地域重要資源の現地実態調査, 森林, 海洋等における CO_2 収支の評価の高度化, 農林水産技術会議事務局, pp. 96-97.
- 釧路東部地区水産技術普及指導所 (1993): 平成 5 年度浜中漁協ホッキガイ資源調査報告書.

4. ウバガイ個体群の生物機能評価

琵琶瀬湾に優先的に生息するウバガイ個体群の平均バイオマスは湿重量で 1,350 ton (96 tonC) で、日当たりの濾水量は水温の高い 8 月時で $1.2 \times 10^6 \text{ m}^3/\text{day}$ 程になる。

琵琶瀬湾の水容量は約 $25 \times 10^6 \text{ m}^3$ であるのでウバガイ個体群の濾水能力は湾全体の海水を 20 日で換水することになる。特に、密度成層が発達する夏期では海水の上下混合が制約されるので、ウバガイの濾水活動は近底層の浄化作用に、更に大きく貢献していることが予想される。琵琶瀬湾におけるウバガイ個体群の 1 年間の生物活動を炭素収支として集計し表-1 に示した。個体群レベルにおけるバイオマス収支は -26 tonC で僅かな純生産を自然死亡が大幅に上回った結果である。次に個体群と周辺水域との物質交換を炭素収支でみると除去量、排出量ともに 83 tonC/year と拮抗しているが、有機物では除去効果(個体群の成長)、無機物では排出効果(主として