

成長モデルを用いた東京湾盤洲干潟での 二枚貝による懸濁物除去量の推定

小 沼 晋*・五 島 勇 樹**・中 村 由 行***

干潟に生息する二枚貝は、大量の海水を濾過しながら懸濁物を摂取することから、干潟の持つ懸濁物除去機能の主要な担い手であると認識されている。そこでこの機能を定量化するために、二枚貝の生物機能の変動を記述するいくつかのモデルが提出されている。このうち Solidoro ら (2000) のアサリの個体成長モデルは、餌とアサリ自身双方の熱量を考慮したエネルギー論的背景を持ち、二枚貝の飽食状態を表現できる点でユニークなものである。本研究では、このモデルに拡張を加えつつ、東京湾盤洲干潟での現地調査データと文献から得たパラメータを用いてシミュレーションを行い、二枚貝による懸濁物除去量の変動を推定する枠組みを提案する。

1. はじめに

干潟は閉鎖性内湾の水質を改善する機能を持っている、と論じられるようになって、既に久しい(栗原, 1980)。そして、干潟に生息する数々の生物の中でも、潮間帯・潮下帯におびただしく分布する二枚貝は、干潟の持つ懸濁物除去機能の主要な担い手であると認識されている (Officer ら, 1982)。二枚貝は、海水を大量に濾過しながら懸濁物を摂取するからである。二枚貝の持つこの機能を定量的に把握することは、閉鎖性内湾の環境管理を行う上での重要なステップの一つとなるはずである。

ところが、底泥に身を隠した二枚貝の懸濁物摂取速度を現実の干潟で常時観測するのは極めて困難であり、実際に測定可能なのは、実験室内での瞬間的な濾水速度である (例えば細川ら, 1996) ことが多い。干潟での環境変動は激しく、二枚貝の餌である懸濁物濃度や、二枚貝の生理活性そのものが大きく変動するために、瞬間的な濾水速度を単に外挿するだけでは、定量的な懸濁物除去量の把握には結びつかない。そこで、実験的に得られたデータを元に数理モデルを構築し、これを用いて懸濁物摂取などの生物機能を推定する試みが続けられている (例えば中村ら, 2001a; 中村ら, 2001b; 磯野, 1998)。

以上の研究の流れを踏まえた上で、本研究では、Solidoro ら (2000) が提案したアサリの個体成長モデルを取り上げる。このモデルと既往のモデルとの相違点は、餌の熱量・アサリ自身の熱量を考慮したエネルギー論を背景に、成長速度を最大にするために必要な餌の最低濃度を制限餌濃度として設定していることである。このことによって二枚貝の飽食状態を表現でき、現場での二枚貝の動的な濾水量の変化をより良く推定することが可能になる。このモデルに若干の拡張を加えつつこれを利用して、干潟での二枚貝群集の懸濁物除去量を推定する枠

組みを構築することを本研究の目的とした。

研究にあたっては、東京湾盤洲干潟を具体的なフィールドとした。現存量が多いアサリ (*Tapes philippinarum*) とシオフキ (*Macra veneriformis*) について、現地調査・文献調査の両面にわたるデータ収集を行い、成長モデルのパラメータの多くを新規に得られたデータで置き換えた。このモデルを適用した二枚貝の成長シミュレーションを行い、懸濁物除去量の推定を試みた。

2. 研究方法

(1) 現地調査・二枚貝試料の測定・殻長成長実測値の算出

千葉県木更津市久津間地先 (小櫃川河口南部) の盤洲干潟に設定した 6 か所の測点 (図-2 中の Stn. 1~6) にて、2000 年 6 月から 2001 年 10 月までの間、1 か月~2 か月に 1 回、コドラート法で殻長 1 mm 以上の二枚貝を採取した。得られた二枚貝を種別に分け、殻長 10 mm 以上の二枚貝全てについて殻長と湿重量を計測した。殻長 1 mm~10 mm の二枚貝については 1 mm 単位の殻長カテゴリに選別して個数を記録した。無作為抽出した一部試料に対しては軟体部乾重量測定もあわせて行った。

得られたデータのうち、殻長については各月別のヒストグラム化を行い、同時発生群の成長を追跡することで二枚貝の成長実測値を得た。具体的には、沖側の Stn. 3 と Stn. 6、岸-沖方向の中間に位置する Stn. 2 と Stn. 5、岸側の Stn. 1 と Stn. 4 のデータをそれぞれ併合したヒストグラムを描き、ヒストグラム上から同時発生群を判定して、その平均殻長を算出した。この操作を各月別に繰り返し、同時発生群の平均殻長の変化を二枚貝の殻長成長実測値とした。沖側地帯 (Stn. 3+Stn. 6) に生息するシオフキについて、この一連の操作をまとめた例を図-1 に示す。

(2) 成長モデルの拡張とシミュレーション

本研究で利用したのは、Solidoro ら (2000) が提案し、Pastres ら (2001) がベネチアラグーンでのアサリ漁場最適配置モデルの中で利用している、アサリの個体成長モ

* 正会員 博 (工) (独法) 港湾空港技術研究所 海洋・水工部 沿岸生態研究室 研究官
** 日本大学 生物資源科学部 海洋生物資源科学科
*** 正会員 工 博 (独法) 港湾空港技術研究所 海洋・水工部 沿岸生態研究室長

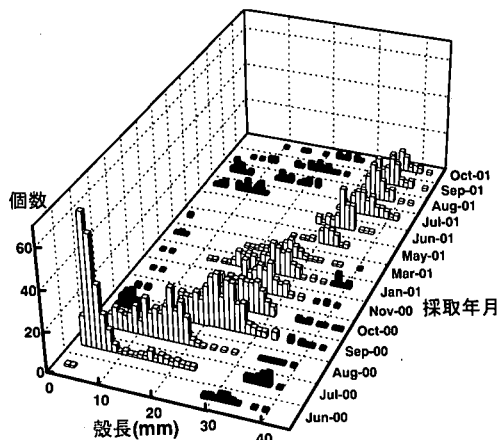


図-1 干潟沖側地帯に生息するシオフキ同時発生群の殻長の変化 (白抜き縦棒が目目している同時発生群)

デル (以下「成長モデル」と表記) である。このモデルの中核は、アサリの殻長成長速度に関する微分方程式である。本研究で追加した拡張を含めてまとめると、式(1)として表現される。

$$\frac{dL}{dt} = \tau \left\{ \min \left(1, \frac{F}{F^*} \right) G_{Lmax} f_{\sigma T}(T) f_{\sigma F}(F) - r_{Lmax} f_{\sigma T}(T) L \right\} \dots \dots \dots (1)$$

ここで、 L は殻長 (mm)、 τ は干潟上の測点での1日あたり冠水時間割合 (範囲: 0~1)、 F は餌としての Chl. a 濃度 ($\mu\text{g liter}^{-1}$)、 G_{Lmax} はアサリの自己代謝による成長減速を考慮しない最大殻長成長速度 (mm day^{-1})、 $f_{\sigma T}(T)$ は殻長成長の温度依存項 (範囲: 0~1)、 $f_{\sigma F}(F)$ は餌濃度依存項 (範囲: 0~1)、 r_{Lmax} は自己代謝によって引き起こされる殻長成長の最大減速 (day^{-1})、 $f_{\sigma T}(T)$ は自己代謝の温度依存項 (範囲: 0~1) である。

この式の基本構造は、[代謝による成長減速を考慮しない成長速度] - [代謝による成長減速] で成長速度を表現する、という単純なものである。本研究では、二枚貝は冠水している間にしか摂餌できないことを考慮して、この基本構造全体に冠水時間割合 τ をかけ、測点の冠水時のみ成長と代謝が起こる設定とした。このことにより、元は潮下帯専用であった成長モデルが、潮下帯・潮間帯の両方の場に対応できるように拡張されたことになる。

F^* は制限餌濃度 ($\mu\text{g (Chl. } a) \text{ liter}^{-1}$) である。餌濃度 F がこの値を超過すると、アサリは飽食状態となり、殻長成長速度はそれ以上増加しない。 F^* は式(2)のように設定される。

$$F^* = \frac{G_{dmax} f_{\sigma T}(T) w_d^{(1-\frac{1}{3p})} \varepsilon_T}{V_f f_v(T) w_d^3 \varepsilon_F} \dots \dots \dots (2)$$

ここで、 G_{dmax} は軟体部乾重量の最大成長速度、 w_d は

軟体部乾重量、 V_f は最大濾水速度、 $f_v(T)$ は濾水速度の温度依存項、 p は軟体部乾重量一般付き湿重量換算係数、 q は軟体部乾重量-最大濾水速度換算係数、 ε_T はアサリ軟体部の熱量、 ε_F は餌の熱量である。このように、アサリと餌の熱量を考慮している点が、本モデルのユニークな点の一つである。

式(2)を導出する過程で、濾水速度 V (liter day^{-1}) が以下の式(3)のように得られる。

$$V = V_f \min \left(1, \frac{F}{F^*} \right) f_v(T) w_d^3 \dots \dots \dots (3)$$

すなわち、濾水速度は最大濾水速度・温度・軟体部乾重量に依存するが、現場での餌濃度が制限餌濃度を上回ると、アサリは飽食状態となり、濾水速度は減速し始める。これが本モデルのもう一つのユニークな点である。

本研究の成長モデルを用いて、現場での二枚貝の成長を再現するようにシミュレーションを行うと、同時に式(3)から濾水量の変動を得ることができる。これに懸濁物濃度と二枚貝の現存量をかけ合わせると、二枚貝による懸濁物除去量の変動を推定することができる。本研究では懸濁物濃度の実測値が得られなかったため、同様の性質を持つ指標として懸濁物濃度の代わりに Chl. a 濃度を用い、Chl. a 除去量の推定を行った。対象とする二枚貝としては、盤洲干潟での現存量が多いアサリ (*Tapes philippinarum*) とシオフキ (*Macra veneriformis*) を選択した。

成長モデルに必要なその他の各種パラメータは、本研究での実測ならびに文献から得た。この成長モデルはアサリ向けに開発されたものであるが、シオフキについてもアサリと同様の方法論でパラメータ取得・シミュレーション・Chl. a 除去量の推定を行った。

(3) 成長モデルへの温度と Chl. a 濃度の入力

成長モデルへの基本的なインプットとなる温度と Chl. a 濃度に関して、本研究では測点での継続的な観測を行わなかったため、東京湾海況情報 (千葉県水産研究センター富津研究所, 2001) の中の盤洲干潟沖合 (小櫃川河口西方約 5 km) での水温・Chl. a 濃度の実測値を利用した。測定日以外のデータは、前後の測定値から直線的に補完して推定した。

補完された水温データはそのままモデルに投入した。Chl. a 濃度については、測点での Chl. a 濃度が沖合の Chl. a 濃度に比例して変化する設定とした。具体的には、佐々木 (1997) が提出したデータを参考に、沖側地帯 (Stn. 3+Stn. 6) での Chl. a 濃度は沖合の 0.5 倍であるとした。岸-沖方向の中間地帯 (Stn. 2+Stn. 5) での Chl. a 濃度は、モデル上でのフィッティングにより、沖合の 0.15 倍であると設定した。

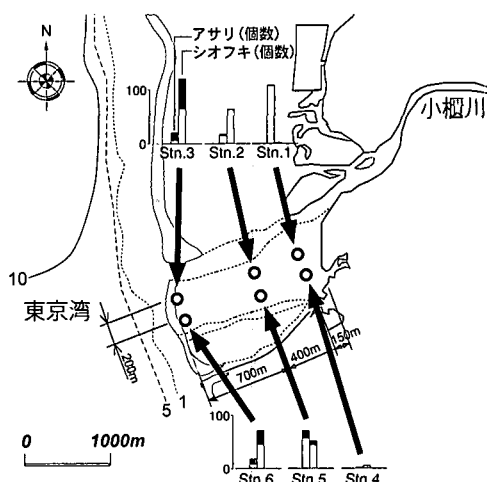


図-2 盤洲干潟での調査地点と、2000年6月～11月のアサリ・シオフキの0.25 m²あたり平均現存量(個数)。黒い部分は殻長2 cm以上の個数を示す。

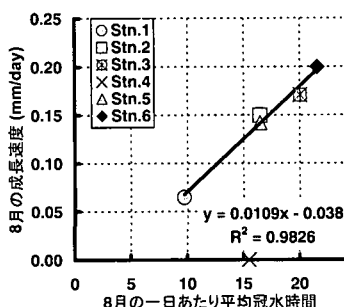


図-3 2000年8月のアサリの殻長成長速度と一日あたり平均冠水時間との相関

3. 結果と考察

(1) 盤洲干潟での二枚貝の現存量と、冠水時間—成長速度相関

成長モデルによるシミュレーションと解析に先立って、このフィールドにおける二枚貝の基本的な分布特性の把握を試みた。図-2には2000年6月から11月までの現地調査で得られたアサリとシオフキの平均個数を示した。Stn. 4を除いて、岸側から沖側へと見ていくと、アサリの場合は個数が減少する傾向が、シオフキの場合は増加する傾向が見られた。双方ともに、沖側に行くほど殻長が大きくなった。Stn. 4は他Stn.より細粒分含有率が突出して高く、これがStn. 4で二枚貝の生息量が少ない一因と思われた。この期間、このフィールドは潮干狩り場として運用されており、殻長2～3 cm以上のアサリの放流と採捕が頻繁に行われているが、このことはシオフキと殻長2 cm以下のアサリの分布特性に直接的な影響を与えていないと考えられた。

次に、2000年8月の一日あたり殻長成長速度と一日あたり平均冠水時間との関係を検討した。アサリについての結果を図-3に示す。Stn. 4を除いて考えると、成長速度の地点間の違いは最大で3倍近くに及んだ。そして、成長速度と平均冠水時間との相関は極めて高いことから、摂餌可能時間を決定する平均冠水時間は、成長速度の大きな決定要因になっている可能性が示唆された。

(2) 成長モデルのパラメータ

成長モデルによるシミュレーションのために必要なパラメータの多くは、Solidoroら(2000)によって示された値から盤洲干潟あるいは国内で得られた値に変更された。そのうち、殻長—殻付き湿重量換算係数 a 、殻付き湿重量—軟体部乾重量換算係数 b と p を得る過程を、アサリの場合について図-4、図-5に示す。ここで得たパラメータ a 、 b 、 p と、文献から得たパラメータをまとめると、表-1となる。アサリについては、実測結果と文献からパラメータを可能な限り収集し、それだけでは決定できないものに対してはSolidoroら(2000)による値をそのまま採用した。先に述べた、岸—沖方向の中間地帯(Stn. 2+Stn. 5)でのChl. a 濃度(沖合に比べて0.15倍)以外はフィッティングには頼らなかった。

シオフキについては文献的なデータが十分に存在しないため、実測と文献から決定できないパラメータについ

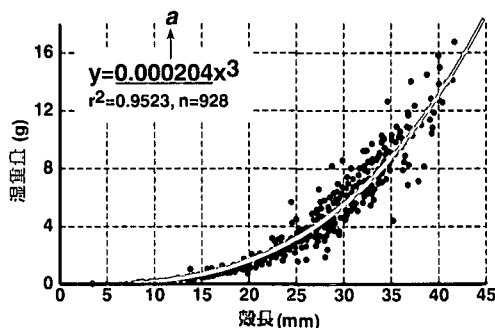


図-4 アサリの殻長と殻付き湿重量との相関：パラメータ a の取得

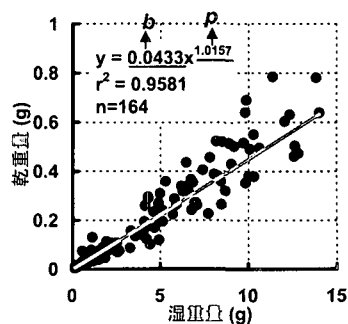


図-5 アサリの殻付き湿重量と軟体部乾重量との相関：パラメータ b 、 p の取得

表-1 本研究で設定した成長モデルパラメーター一覧 (アサリ用・シオフキ用)

パラメータ名	Solidoro ら (2000) による説明	単位	アサリ用 パラメータ	出典	シオフキ用 パラメータ	出典
G_{wmax}	Max. growth rate on a wet weight basis	$gdw^{1/3}d^{-1}$	0.045	本研究 (2002)*	0.058	本研究 (2002)*
r_{wmax}	Max. respiration rate on a wet weight basis	d^{-1}	0.014	本研究 (2002)**	0.022	本研究 (2002)**
G_{dmax}	Max. growth rate on a dry weight basis	$gdw^{0.265}d^{-1}$	0.016	本研究 (2002)*	0.018	本研究 (2002)*
R_{dmax}	Max. respiration rate on a dry weight basis	d^{-1}	0.014	磯野ら (1998)	0.020	国立環境研究所 (2000)
G_{Lmax}	Max. growth rate on a length basis	$mm d^{-1}$	0.24	本研究 (2002)*	0.34	本研究 (2002)*
R_{Lmax}	Max. respiration rate on a length basis	d^{-1}	0.0046	本研究 (2002)**	0.0072	本研究 (2002)**
a	Coeff. of allometric equation relating w_w to L	$gdw mm^{-3}$	0.00020	本研究 (2002)	0.00019	本研究 (2002)
b	Coeff. of allometric equation relating w_d to w_w		0.0433	本研究 (2002)	0.0447	本研究 (2002)
p	Coeff. of allometric equation relating w_d to w_w		1.02	本研究 (2002)	0.936	本研究 (2002)
q	Coeff. of allometric filter velocity		0.32	Solidoro ら (2000)	0.32	Solidoro ら (2000)
T_{mc}	Max. temperature for growth	$^{\circ}C$	35	倉茂 (1957)	32	本研究 (2002)***
T_{oc}	Optimal temperature for growth	$^{\circ}C$	25	磯野ら (1998)	25	磯野ら (1998)
β_c	Coeff. of temperature growth	$^{\circ}C^{-1}$	0.2	Solidoro ら (2000)	0.2	Solidoro ら (2000)
T_{mr}	Max. temperature for respiration	$^{\circ}C$	35	Solidoro ら (2000)	35	Solidoro ら (2000)
T_{or}	Optimal temperature for respiration	$^{\circ}C$	23.4	喜多村 (1937)	25	本研究 (2002)***
β_r	Coeff. of temperature respiration	$^{\circ}C^{-1}$	0.17	Solidoro ら (2000)	0.17	Solidoro ら (2000)
T_{mv}	Max. temperature for filtration	$^{\circ}C$	32	Solidoro ら (2000)	32	Solidoro ら (2000)
T_{ov}	Optimal temperature for filtration	$^{\circ}C$	28	秋山 (1985)	25	本研究 (2002)***
β_v	Coeff. of temperature filtration	$^{\circ}C^{-1}$	0.2	Solidoro ら (2000)	0.2	Solidoro ら (2000)
e_f	Energetic content of food	$J \mu g^{-1} chl a$	4.7	Solidoro ら (2000)	4.7	Solidoro ら (2000)
e_r	Energetic content of bivalve	$J gdw^{-1}$	19200	Solidoro ら (2000)	20000	本研究 (2002)****
V_f	Max. filtration rate	$liter d^{-1}(gdw)^{-1}$	55.2	Pastres ら (2000)	41.4	本研究 (2002)***

* G_{Lmax} を実測値から得て、 G_{wmax} 、 G_{dmax} に変換** R_{dmax} を文献値から得て、 R_{Lmax} 、 R_{wmax} に変換

*** フィッティングにより決定

**** 近縁種であるバカガイの熱量を参考に決定

ては、まずアサリ用パラメータを採用することにした。

そして、最低限のいくつかのパラメータについて、モデル上でのフィッティングで推定を行った。

(3) 成長モデルを用いたシミュレーション

パラメータの最適化を行い、測点ごとに異なる冠水時間と餌濃度を導入した結果、アサリとシオフキの測点別の殻成長を良く再現できるようになった。2000 年の春に殻長 1 mm 以上として出現した同時発生群に対してシミュレーションを行った結果を、アサリに関しては図-6、シオフキに関しては図-7 に示した。異なる冠水時間の導入だけでは、地点間の成長の違いをこれだけ明確に表現することはできなかったことから、冠水時間だけでなく干潟上での餌濃度の分布が、二枚貝の影響に無視できない影響を与えていること、そしてこのことを考慮しなければ、妥当なシミュレーションができないことが分かった。

このモデルを利用して、二枚貝の 1 個体あたりの濾水量的変動や、二枚貝群集としての水中懸濁物取り込み量的変動などを数値実験的に容易に推測することができる。シオフキについてこれらを推定した結果を図-8 に示す。Chl. a の除去量は夏高く冬低い傾向が現れるが、それは基本的にはシオフキ個体数の増減によって支配されていることが見て取れる。また、1 個体あたり濾水量は Chl. a の変動に対して非常に敏感に反応するため、真夏ではなく餌濃度が急激に低下する秋に最大を、また、春期プランクトンブルームが起こる春先に最低を迎えるなど、興味深い結果が示されている。

例えば、9 月から 2 月にかけて Chl. a 除去量が低下していくメカニズムについては、次のように考察すること

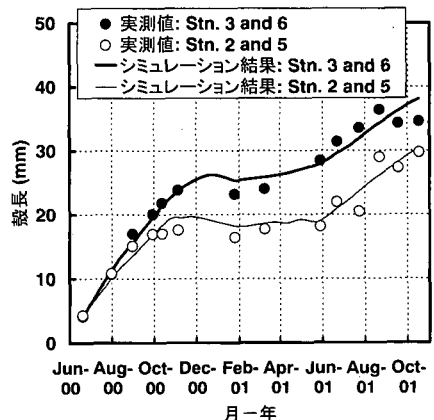


図-6 アサリの成長モデルと実測値との比較

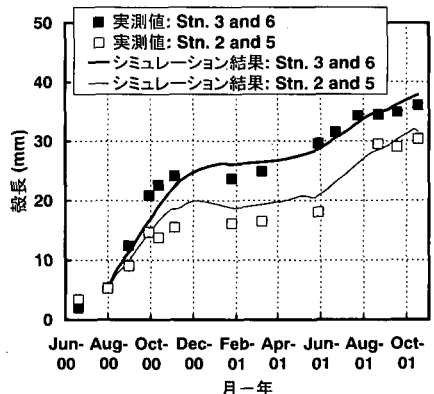
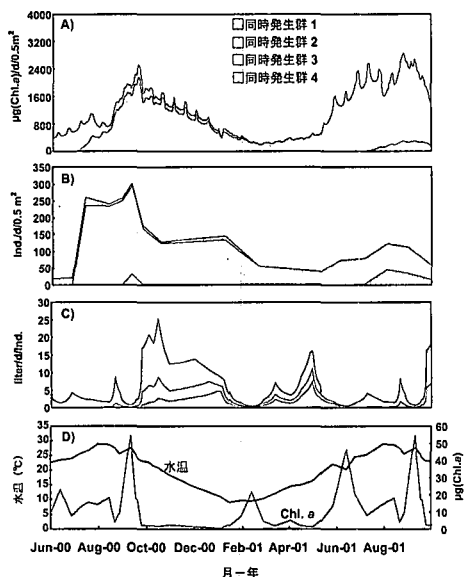


図-7 シオフキの成長モデルと実測値との比較



図一八 沖側地帯 (Stn. 3+6) でのシオフキの植物 Chl. a 除去量のモデル解析

- A) 同時発生群別に分けた個体群による植物プランクトン除去量の季節変化
 B) 同時発生群別に分けた個体数の季節変化
 C) 同時発生群別に分けた1個体当りの濾水量の季節変化
 D) 水温と Chl. a 濃度の季節変化

ができる。まず、最も支配的なメカニズムは個体数の減少である。しかし、個体レベルで見た場合、秋に入り Chl. a 濃度が急激に減少しても、ある程度の水温があれば、二枚貝は濾水量を上げて摂餌量、すなわち Chl. a 除去量を維持しようということが分かる。したがって、Chl. a 除去量は急激には低下しない。しかし、水温が低下していくにつれ、低水温による活性低下のために濾水量が上げられなくなり、Chl. a 除去量は下降していく。

4. おわりに

東京湾盤洲干潟での現地調査と文献から得たパラメータを Solidoro ら (2000) が提案したアサリの個体成長モデルに適用して、二枚貝の成長シミュレーションを行い、懸濁物除去量の推定を試みた。このモデルを用いることで、二枚貝の生理状態を考慮に入れた、より実態に近い推定が可能になった。したがって、これを干潟での物質循環モデルの中にコンポーネントとして組み込めば、二枚貝が関与するプロセスをより良く記述できるようになると期待される。今後、この成長モデルをベースモデルとして、二枚貝類の排世や資源量変動なども表現できる

方向に拡張することにより、干潟の持つ水質浄化機構のダイナミズムに迫っていきたいと考えている。

謝辞：本研究の現地調査を実施するにあたり、久津間漁業協同組合、江川漁業協同組合に御協力頂いた。またデータ収集にあたり、鹿見文昭氏 (日本大学生物資源科学部海洋学研究室 (当時))・安藤 宏氏 (長岡技術科学大学建設工学課程 (当時)) に多大なる御支援を頂いた。ここに付記して深く感謝の意を表したい。

参考文献

- 秋山章男 (1985): 底生動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産機能に関する研究, 昭和 59 年度研究成果報告書, 東海区水研・南海海区水研, pp. 99-104.
 磯野良介 (1998): 東京湾盤洲干潟のアサリによる窒素摂取量の推定とその季節変動に係わる要因, 水環境学会誌, 第 21 巻, 第 11 号, pp. 751-756.
 磯野良介・喜田 潤・岸田智穂 (1998): アサリの成長と酸素消費量におよぼす高温の影響, 日本水産学会誌, 第 64 巻, 第 3 号, pp. 373-376.
 喜多村 勇 (1937): アサリの鰓の纖毛運動と温度との関係, 日本水産学会誌, 第 6 巻, 第 3 号, p. 154.
 倉茂英次郎著・松本文夫編 (1957): アサリの生態研究, 特に環境要素について, 水産学集成, pp. 611-655.
 栗原 康 (1980): 干潟は生きている, 岩波書店, 219 p.
 国立環境研究所 (2000): 海域保全のための浅海域における物質循環と水質浄化に関する研究 (特別研究), 平成 8~10 年度, 国立環境研究所特別研究報告, 49 p.
 佐々木克之 (1997): 内湾および干潟における物質循環と生物生産 [22] 夏季の盤洲干潟の窒素, リンおよびクロロフィル a の分布, 海洋と生物, 通巻第 109 号, 第 19 巻, 第 2 号, pp. 128-134.
 千葉県水産研究センター富津研究所 (2001): 東京湾海況情報, <http://www.awa.or.jp/home/cbsuishi/04tokyowan.html>.
 中村義治・金網紀久恵・磯野良介・三村信男 (2001 a): 生活史に沿った二枚貝個体群の生物機能評価法, 海岸工学論文集, 第 48 巻, pp. 1231-1235.
 中村義治・寺澤知彦・中村幹雄・三村信男 (2001b): 宍道湖ママトシジミ個体群の水質浄化機能の評価解析, 海岸工学論文集, 第 48 巻, pp. 1236-1240.
 細川恭史・木部英治・三好英一・桑江朝比呂・古川恵太 (1996): 盤洲干潟 (小櫃川河口付近) におけるアサリによる濾水能力分布調査, 港湾技研資料, No. 844, 21 p.
 Officer, C. B., T. J. Smayda and R. Mann (1982): Benthic filter feeding: A natural eutrophication control, Marine Ecology Progress Series, Vol. 9, pp. 203-210.
 Pastres, R., C. Solidoro, G. Cossarini, D. Melaku Canu, C. Dejak (2001): Managing the rearing of *Tapes philippinarum* in the lagoon of Venice: a decision support system, Ecological Modelling, Vol. 138, pp. 231-245.
 Solidoro, C., R. Pastres, D. Melaku Canu, M. Pellizzato and R. Rossi (2000): Modelling the growth of *Tapes philippinarum* in Northern Adriatic lagoons, Marine Ecology Progress Series, Vol. 199, pp. 137-148.