

CO₂ 固定量評価に係わる貝類代謝モデルの開発

——養殖カキ——

中村義治*・奥出 壮**・寺澤知彦***
関根幹男****・三村信男*****

温室効果ガスによる地球温暖化の予測には生物資源による炭素循環の定量的評価が不可欠である。本研究では有用貝類個体群に着目し、特に養殖マガキによる炭素固定量とその排出に関する評価を行なうため代謝を含めたマガキ個体群動態モデルを開発した。マガキ個体群動態モデルの構築には①炭素収支を考慮した部位別の個体成長、②代謝の環境条件に対する応答、③3種養殖法別の計算条件、④漁獲死亡や自然死亡による減耗を考慮した。モデルを漁場に適用した結果、養殖形態による炭素収支の違いや、養殖マガキの生産量および生物資源量と炭素収支の定量的関係を明らかにした。

1. 緒 言

地球温暖化防止のために計画されている CO₂ 排出量削減に関し、生物資源を用いた対策を講じるには生物資源のバイオマスとその変動、生物資源による除去方法に対する生産諸関係の定量的評価が不可欠である。海洋における生物資源による炭素循環の中で養殖貝類の殻形成は重要な位置を占める。

そこで本研究では養殖有用貝類個体群による炭素収支の評価を行なうため、貝類個体群モデルを構築し、日本沿岸漁場に適用することを目的とする。特に今回は養殖有用貝類のうち国内における生産量がホタテに次いで多いマガキを対象とした。個体群モデルの構築に当たっては①エネルギー（炭素）収支を考慮した部位別の個体成長、②代謝の環境条件（水温・餌料濃度）に対する応答、③イクス・ヨクセイ・ノコシの3種養殖法別の計算条件、④漁獲死亡や自然死亡による減耗を考慮した。

このモデルを広島県漁場に適用し広島県養殖マガキによる炭素固定・排出量を評価し、それを基に日本沿岸におけるマガキの炭素収支を推定した。

2. 個体群動態モデル

(1) モデルの概要

個体群動態モデルの構築にあたり、代謝(摂餌、同化、呼吸、身肉殻成長、成熟、産卵放精)を考慮して個体成長を解析した。個体数増減に及ぼす因子は自然死亡、漁獲死亡、稚貝加入のみとし、移動(移入移出)による個体数増減は考慮しなかった。殻高組成モデル(明田他、2002)を採用した。

個体の体重は部位毎に考慮し、全体重は $W_t = W_f + W_g$ + W_s と書かれる。ここで W_g : 卵・精子細胞重量, W_s : 殻重量, W_f : その他軟体部(以下身肉重量と称する)。単

位は全て mgC であり、全ての代謝フラックスは炭素量で計算する。エネルギー代謝は $I = E + Pg + Pr + R$ と表わせる。ここで I : 摂餌量, E : 排泄量, Pg : 身肉成長量, Pr : 生殖巣成長量, R : 呼吸量である。同化量は $A = I - E = r_a \cdot C \cdot F$ と表わせる。ここで r_a : 同化率, C : 餌料濃度 [mgC/l], F : 濾過速度 [l/day]。計算手順としては、まず現地測定値から設定した水温および餌料濃度から摂餌量 I 及び同化量 A を求め呼吸量 R 及び生殖巣成長量 Pr を差し引くことで身肉成長量 Pg を計算する。なお今回はマガキの殻に含まれる有機基質は全重量の 10% 以下とされる知見(大越・大越, 1994; Hare・Abelson, 1965; Price ら, 1976)を踏まえて、摂餌により同化した炭素は殻成長に配分せず、殻成長量は漁場における身肉重量一般高関係式を用いて身肉重量から計算した。図-1 に個体代謝モデルにおける炭素収支概念図を示した。

(2) 日間摂餌量

カキによる濾水量として次式が提案されている(広島水試, 2001)。

$$F = (a_F + b_F T) W_f \dots \dots \dots (1)$$

ここで T : 水温[°C]。この式をそのまま用いると濾水量が身肉重量に比例するため計算上の成長が指数関数的に加速し、漁場における成長測定と一致しない。そこで式(1)を次式のように改良した。

$$F = a_F (b_F + T) (W_f)^{c_F} \dots \dots \dots (2)$$

この修正に伴い成長測定値と計算値の比較によりパラメータの調整を行い、 $a_F = 0.32$, $b_F = -5.0$, $c_F = 0.65$ とした。図-2 では式(1)・式(2)および楠木(1978)による濾過速度式を比較した。式(2)は濾過速度を他の二つよりもやや大きく見積もっているが、ほぼ実験式

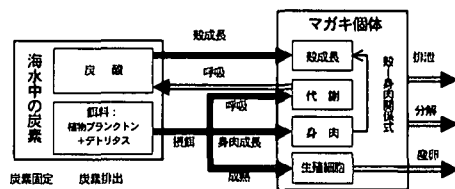


図-1 個体代謝モデルの炭素収支概念図

* 水博 (独法)水産工学研究所 水産土木工学部長
.. 理博 (株)シーティーアイ 科学技術部
*** (株)シーティーアイ 科学技術部
**** 日本海洋(株) 環境調査事業部
***** 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

を再現していると考えて以後個体群モデルに適用する。

なお広島水試 (2001) によると産卵期および産卵後の回復期にはやや濾水量が低くなる。そこでこの濾水速度低下時期には通常と異なる生理状態にあると考え、これに相当する期間 (水温が 20°C 以上になってから、二度目の産卵が終わるまで) には異なるパラメータを与えられるようにモデルを設計した。今回の設定では濾水速度低下時期のパラメータを検証計算により調整して $c_F = 0.63$ とし、 a_F および b_F は通常期と同じとした。

(3) 同 化 率

同化率に関する知見は入手できなかったため、アコヤガイのモデル (阿保, 2001) にならい $r_o = \beta / (\beta + C)$ と仮定した。ここで β は 200 [mgC/m³] と設定した。

(4) 呼 吸

広島水試 (2001) により次式が与えられている。

$$R = a_R(b_R + T) \cdot (W_f^{\text{dry}})^{c_R} \dots\dots\dots (3)$$

ここで $a_R = 0.645$, $b_R = -8.96$, $c_R = 0.750$, W_f の添字 “dry” は乾重量単位であることを示している。呼吸速度でも濾水速度低下時期と同じ時期に呼吸速度を変更できるようにモデルを設計した。今回は呼吸低下時期のパラメータを検証計算により調整して $c_R = 0.700$ と設定し、 a_R および b_R は通常期と同じにした。

なお同化量 A から呼吸量 R を差し引いた純生産 $NP = A - R$ が、負となる場合は明田他 (2002) と同様に設定した。

(5) 成熟と産卵

純生産 NP は身肉成長 P_g と再生産 Pr に配分される： $NP = A - R = P_g + Pr = (1 - r_o) \cdot NP + r_o \cdot NP$ 。ここで r_o は生殖巣配分比で $Pr = r_o \cdot NP$ 。成熟と産卵のアルゴリズムは広島水試 (2001) の報告を踏まえアコヤガイ (阿保・杜田, 2001) のモデルを参考にして下記のように設定した。

a) 生殖巣成長

成熟過程を 2 期に分け、生殖巣配分比 r_o を次のように設定した。

① 生殖巣成長期 ($T \geq 10^\circ\text{C}$ となってから産卵開始まで)

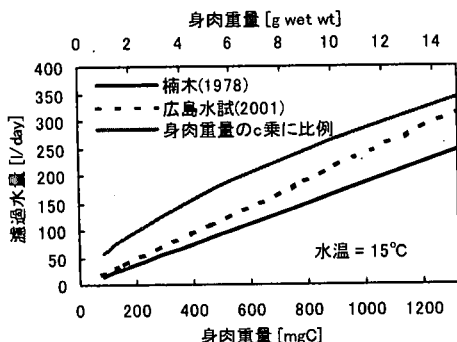


図-2 身肉重量と濾水速度の関係式の比較 (水温 15°C)

$$r_o = r_o^{\text{max}} \cdot \Gamma(W_f^{\text{wet}}), \quad T > T_s$$

$$r_o = r_o^{\text{max}} \cdot \Gamma(W_f^{\text{wet}}) \cdot (T - T_i) / (T_s - T_i), \quad T \leq T_s$$

② それ以外の時期

$$r_o = 0$$

ここで身肉重 W_f の上添字 “wet” は湿重量単位であることを示している。また T_i は基底水温で海水温が T_i 以上になったときに生殖細胞が成長を始める。 T_s は産卵水温で産卵が始まる水温の目安であり、広島県では $T_s = 23^\circ\text{C}$ である (日水資, 1981)。 r_o^{max} は $\Gamma = 1$ のときの生殖巣配分比で、個体代謝モデルの検証計算で調整し、 $r_o^{\text{max}} = 0.9$ とした。 Γ は W_f^{wet} の関数であり、以下説明する。

マガキは成長するに従い生殖巣指数が急激に増える。このことはマガキの大きさにより生殖巣配分比が異なることを示唆している。図-3 に産卵量と全身肉重量 (身肉 + 卵細胞) 減少率の関係を示す (広島水試, 2001)。この効果を考慮するために $\Gamma(W_f^{\text{wet}})$ として次の関数形を提案する。

$$\Gamma(W_f^{\text{wet}}) = W_o^{\text{wet}}(W_f^{\text{wet}}) / W_o^{\text{std}} \dots\dots\dots (4)$$

ここで $W_o^{\text{wet}}(W_f^{\text{wet}})$ [g wet wt] は身肉重が W_f^{wet} [g wet wt] のときの産卵直前の卵細胞重量、 W_o^{std} [g wet wt] は生殖巣配分比が $r_o = r_o^{\text{max}}$ となる卵細胞重量。

全身肉重量減少率を生殖巣指数 GI ($GI = W_o^{\text{wet}} / (W_f^{\text{wet}} + W_o^{\text{wet}}) \times 100$) とみなすと、図-3 より $GI = a_o \cdot \log(W_f^{\text{wet}}) + b_o$, $a_o = 14.978$, $b_o = 10.111$ と近似できる。これを

$$\Gamma(W_f^{\text{wet}}) = \frac{W_f^{\text{wet}}}{W_o^{\text{std}}} \frac{GI(W_f^{\text{wet}})}{1 - GI(W_f^{\text{wet}})} \dots\dots\dots (5)$$

に代入して Γ を算出した。なお Γ については阿保 (2001) のモデルでは考慮されておらず、またこの関数形に実験的根拠はないことを付記しておく。

b) 産卵・放精

マガキは生殖細胞の成長度合いが積算水温 ($\Sigma(T - T_i)$ [$^\circ\text{C} \cdot \text{日}$]) と関係を持つ。基底水温 T_i はほぼ 10°C である。積算水温が 600 [$^\circ\text{C} \cdot \text{日}$] 程度になると産卵・放精時期の目安とされる (菅原・小金沢, 1994)。また東京湾以南ではマガキは年に複数回産卵を行なう (広島県で

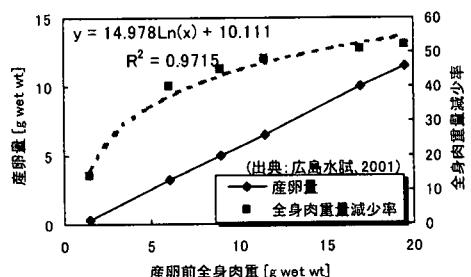


図-3 産卵前身肉重量と産卵量の関係

はおよそ二回) ことが知られている。今回広島県における検討では水温測定値から積算水温を算出して産卵期を定め、7月上旬及び8月中旬に産卵するようにした。最初の産卵では全てを放卵せず一定割合 (0.1×*I*) を残すように設定した。

(6) 殻高と身肉重量の関係

マガキの殻の形は漁場毎・個体毎にさまざまなため一意的な式で表すのは難しいが、今回広島県における計算では県中部水域の測定値 (楠木他, 1983) から関係式を導いた。

$$W_j^{wet} = 0.0407 \cdot l^{2.4842}$$

ここで *l* は殻高 [cm]。

(7) 体 成 分

マガキ身肉の乾重/湿重比は、サロマ湖における値 (草刈・鈴木, 1971)、炭素/湿重比には広島水試 (2001) による値を適用した。マガキの殻に関する知見は入手できなかったため、炭素/乾重比については乾燥殻の化学成分が炭酸カルシウム CaCO₃ とほぼ同等と仮定し 12% と設定した。また殻の乾重/湿重比はアサリの値 ((財) 海洋生物環境研究所・磯野氏より提供) を適用した。生殖巣については身肉と等しいとした。数値の一覧を表-1 に示す。

表-1 マガキの化学成分

部位	項目	値	備考 (出典等)
身肉	乾重/湿重	22.3%	サロマ湖, 黒田 (1968)
	炭素/乾重	39.4%	
	炭素/湿重	8.8%	広島水試 (2001)
殻	乾重/湿重	64.7%	
	炭素/乾重	12.0%	炭酸カルシウムと仮定
	炭素/湿重	7.8%	アサリ

(8) 個体成長の検証

a) 計算条件

以上の個体代謝モデルを用いて広島県漁場における養殖マガキを対象として成長実測値との比較により検証を行なった。広島県では (夏期を除く) 年間を通した安定収穫などのために、イキス・ヨクセイ・ノコシと呼ばれる三形態の養殖が行なわれている (広島水試, 2001)。それぞれの養殖法では垂下開始・垂下期間・収穫時期・産

卵の有無が異なる。表-2 に示した各養殖法毎の特徴を考慮して計算条件をそれぞれ設定した。

環境条件として、水温は広島県海域における 1998 年度測定値 (旬平均値, 北海道立地質研究所海洋地学部編) を三角関数で近似して与えた。餌料濃度としては 70~78 年にかけてのクロロフィル *a* 現地調査 (楠木他, 1983) の月別平均値に C/Chl-*a* 比 (=73.5, 重量比, 広島水試, 2001) を乗じ炭素量に変換して適用した。 図-4 および 図-5 にそれぞれ水温とクロロフィル *a* 測定値を示す。

b) 計算結果

3 種の養殖法を対象とした個体成長試算結果と測定値の比較を図-6~8 に示した。身肉重の測定値は広島水試 (2001) から引用したが、殻高は身肉重より算出した。いずれの検証でもモデルによる計算値は測定値をほぼ再現している。よって以上の代謝モデルを用いて個体群動態モデルに適用し、全国炭素収支評価を行なった。

3. 全国炭素収支評価

(1) 計算条件

評価対象期間として 1998 年度とした。養殖マガキは全国生産量 (199,460 t, 殻付き) のうち広島県が 44% を占めている (農水省統計情報部, 2000)。このことを考慮してまず広島県において個体群動態モデルを用いた炭素収支評価を行なった。

広島水試 (2001) では季節ごとの生産量が与えられており、それぞれ 10-12 月: ノコシ, 1-3 月: イキス, 4-6 月: ヨクセイと割り当てた。この生産量から、死亡率および漁獲時平均体重を加味して個体群動態モデルを用いて資源量を推定した。ノコシの初期資源量はヨクセイ資源量の収穫後の残りすべてとした。

平常時の自然死亡率は、垂下マガキの脱落率 4.1%/月と等しいとした。産卵期には死亡率が上昇し、特に大きな個体ほど産卵期死亡率が高い (広島水試, 2001)。

殻高組成の区分幅は 0.5 cm 間隔とした。初期殻高組成については広島県における各養殖法毎の知見が入手できなかったため、初期殻高組成のモードを図-6~8 の測定値から設定し、全体の分布は約 1 cm の幅を持たせた。

広島県漁場マガキ個体群動態モデルについての計算条件を表-3 にまとめた。また 図-9 に初期殻高組成の設定

表-2 マガキ養殖法の特徴

項目\養殖法	イキス	ヨクセイ	ノコシ
垂下開始	10~12月	2~7月	2~7月
垂下期間	約15ヶ月間	約12ヶ月間	約17ヶ月間
収穫時期	1~3月	4~5月	10~12月
産卵	あり	なし	あり
主なメリット	冬期に収穫	耐久力	大型に育つ

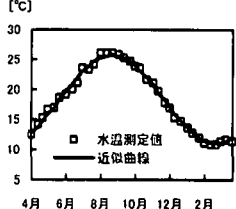


図-4 広島県沿岸水温測定値 (1998 年度)

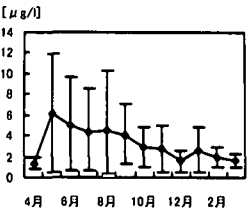


図-5 クロロフィル *a* 測定値 (1970~78 年平均)

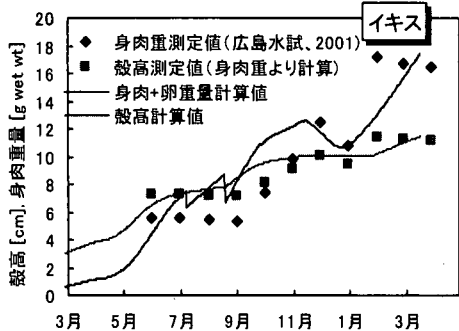


図-6 イクス個体成長における検証

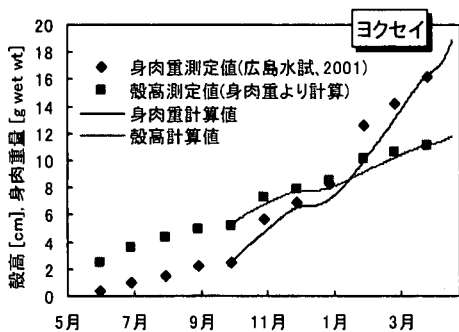


図-7 ヨクセイ個体成長における検証

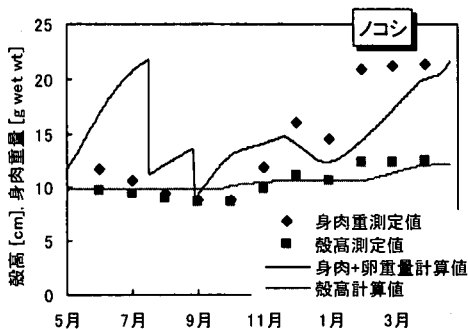


図-8 ノコシ個体成長における検証

表-3 広島県マガキ炭素収支評価の計算条件

項目・養殖法	イクス	ヨクセイ	ノコシ
計算開始	4月1日	7月1日	6月1日
計算終了	3月末日	5月末日	12月末日
計算上垂下期間〔ヶ月〕	12	12	7
生産量（むき身，t）	8,411	3,838	3,521
漁獲時平均身肉重〔g wet wt〕	16	18	22
漁獲時個体数〔×100万〕	526	213	160
産卵期後の死亡率〔%/月〕	35%	30%	43%
脱落率〔%/月〕	4.1%	4.1%	4.1%
計算期間中の通算生残率	41.0%	44.2%	44.3%
初期殻高組成モード〔cm〕	4.0-4.5	3.0-3.5	9.5-10.0
初期個体数〔×100万〕	1,119	1,412	467

して固定となった。

b) 全国マガキ炭素収支

他海区の炭素収支が広島県の炭素収支評価結果を生産量に比例すると仮定し他海区に適用した。実際は環境条件や養殖法の違いがあり精度は落ちるが、広島県と類似の条件を持つ瀬戸内海区の生産量が全国の7割弱を占めることからこうした仮定の影響は小さいと考えられる。

結果を図-12に示した。炭素固定のうち最大の項目は摂餌であり炭素排出項の合計に匹敵する。固定と排出の差引で8 ktC/yの固定となり、殻形成による炭素固定(11 ktC/y)に近い。なおマガキ現存量は季節変動があるが全国で9~17万t(殻付き湿重)と推定され、炭素表示では7~14 ktCとなり年間固定量と同程度である。

最後に、殻形成が海水中のCO₂に与える影響について

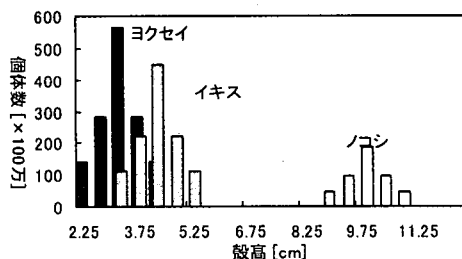


図-9 初期資源殻高組成

値を示した。

(2) 炭素収支評価結果

a) 広島県マガキ個体群動態モデル計算結果

個体群動態モデルの計算結果例として、図-10にイクスの個体数分布の推移を示した。計算結果から、図-1に示したように炭素フラックスを固定と排出に分類し各々積算した。図-11に各養殖法の月別炭素収支の計算結果を示した。成長速度が速く産卵がないヨクセイがもっとも固定量が多い。また成長が遅く自然死亡率が高く産卵量が多いノコシは年間を通して炭素を排出している。イクスは産卵期のカキに排出量が増えているが、全体と

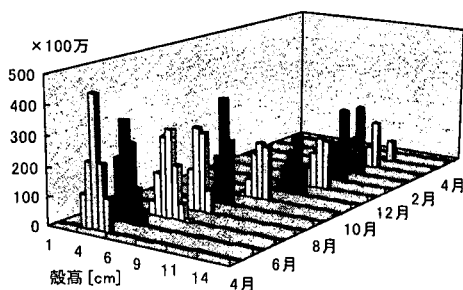


図-10 個体群動態モデル計算例（イクス個体数）

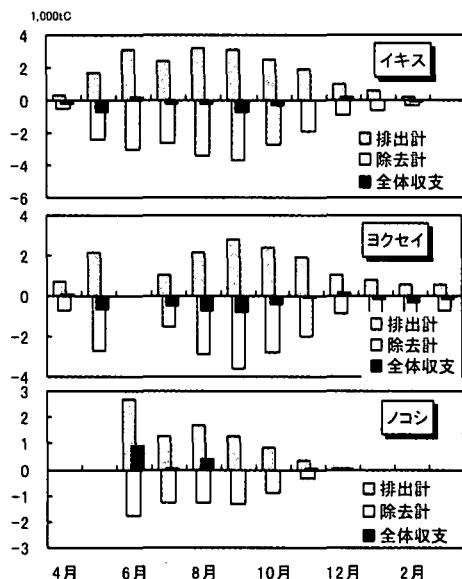


図-11 広島県の各養殖法毎の炭素収支計算結果

述べる。ここまではマガキ個体群を中心とした系での炭素収支を議論してきた。しかし一般に石灰化反応は海水のアルカリ度増加を伴いこれが海水中の CO_2 分圧を上昇させ、結局石灰形成は大気中の CO_2 濃度を上昇させることが知られている (Deffeyes, 1965)。サンゴ礁の場合には 1 mol の石灰化に伴って約 0.6 mol の CO_2 が放出される (Broecker・Takanishi, 1966; 鈴木, 1994)。これを今回のマガキ漁場に適用すると、漁場全体では 1 万 tC/y 弱の CO_2 増加 (排出) と見積もられる。

4. 結 語

代謝を考慮した部位別成長を解析できる養殖マガキ個体群動態モデルを構築し、マガキによる炭素収支評価を行なった。個体代謝モデルは成長の現地測定値を再現しており、養殖マガキの生物特性を概ね表現していると思われる。しかし各代謝のモデル式及びパラメータの設定には仮定を重ねており知見の収集・整理・拡充が重要となる。また炭素収支評価の面ではきめ細かな餌料濃度測定値の入手、広島県外における海域特性を取り入れた個体群動態計算等が精度向上に不可欠である。海水中 CO_2 分圧を含めた有用貝類養殖場全体での炭素収支評価には全炭酸他各種化学物質およびアルカリ度の精密測定および平衡計算や、貝殻形成の化学過程の解明が必要であるが、これは次の機会に譲る。

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。

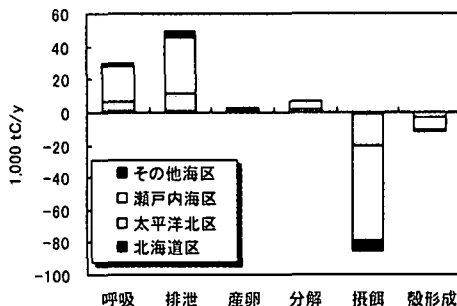


図-12 炭素収支による全国評価

参 考 文 献

- 明田定満・桑原久実・中村義治・奥出 壮・寺澤知彦 (2002): エゾアワビの個体群動態モデルの開発, 第 49 回海研論文集, pp. 1171-1175.
- 阿保勝之・杜田 哲 (2001): アコヤガイの生理と餌料環境に基づく養殖密度評価モデル, 水産海洋研究, 65 巻, 4 号, pp. 135-144.
- 大越健嗣・大越和加 (1994): 4-2 節 貝殻形成と外的生物, カキ・ホタテガイ・アワビ生産技術と関連研究領域一, 野村 正監修, 恒星社厚生閣, pp. 206-233.
- 楠木 豊 (1978): マガキ排泄物量と懸濁物質捕捉量との関係, 日本水産学会誌, 44 巻, 11 号, pp. 1183-1185.
- 楠木 豊・木村知博・馬久地隆幸・橋本俊将 (1983): カキの成育と餌料量との関係について, 広島水試研報, 昭和 57 年度, No. 13, pp. 7-33.
- 黒田久仁男 (1968): サロマ湖における養殖カキの成長度と肉質成分の変化について, 北海道水試月報, 25 巻, 4 号, pp. 10-15.
- 菅原義雄・小金沢昭光 (1994): 1-1 節 マガキ, カキ・ホタテガイ・アワビ生産技術と関連研究領域一, 野村 正監修, 恒星社厚生閣, pp. 1-17.
- 鈴木 淳 (1994): 海水の炭酸系とサンゴ礁の光合成・石灰化によるその変化, 地質調査所月報, Vol. 45, No. 10, pp. 573-623.
- 日水資 (1981): 水生生物生態資料—甲殻類, 軟体動物, その他—農水省統計情報部 (2000): 平成 10 年 漁業・養殖業生産統計年報.
- 広島水試 (2001): かき養殖体系再構築技術開発事業—平成 10~12 年度とりまとめ報告書—, 海面養殖業高度化推進対策事業.
- 北海道立地質研究所海洋地学部: URL: <http://www.gsh.pref.hokkaido.jp/> 日本全国沿岸水温.
- Broecker, W. S. and T. Takahashi (1966): Calcium carbonate precipitation on the Bahama Banks, Jour. Geophys. Res., Vol. 71, pp. 1575-1602.
- Deffeyes, K. S. (1965): Carbonate equilibria; a graphic and algebraic approach, Limnol. Oceanogr., Vol. 10, pp. 412-426.
- Hare, P. E. and P. H. Abelson (1965): Amino acid composition of some calcified proteins. Carnegie Inst. Wash. Year Book., Vol. 64, pp. 223-231.
- Price, T. J., G. W. Thayer, M. W. LaCroix and G. P. Montgomery (1976): The organic content of shells and soft tissues of selected estuarine gastropods and pelecypods, Proc. Nat. Shellfish Assoc. Vol. 65, pp. 26-31.