

波浪場における二枚貝浮遊幼生の 着底・分散機構に関する研究

BOTTOM-CLINGING AND DISPERSION MECHANISM OF WAVE FIELD TO THE PLANKTONIC LAVAL CLAMS

瀬戸雅文¹・栗山佳丈²・長谷栄一³・小林 豊⁴・荒川久幸⁵

Masabumi SETO, Yoshitake KURIYAMA, Eichi HASE, Yutaka KOBAYASHI, Hisayuki ARAKAWA

¹正会員 水博 福井県立大学 生物資源学部海洋生物資源学科 (〒917-0003 福井県小浜市学園町 1-1)

²田崎真珠株式会社 (〒650-0000 兵庫県神戸市中央区港島中町6-3-2)

³サカイオーベックス株式会社 (〒918-8012 福井県花堂北2丁目24-20)

⁴千葉県水産総合研究センター 東京湾漁業研究所 (〒293-0042 千葉県富津市小久保3091)

⁵水博 東京海洋大学 海洋科学部海洋環境学科 (〒108-8477 東京都港区港南4-5-7)

The swimming behavior of laval manila clam *Ruditapes philippinarum* and laval hen clam *Pseudocardium sachalinense* can be modeled by repeating the rise by a spiral movement and the swim stop generated intermittent settling. The planktonic larva of bottom-clinging stage increases the swimming speed and the diameter and the fall speed of a spiral movement with growth, and the rotation cycle of a spiral movement has decreased. If the particle diameter of the sediment is larger than the shell length, the planktonic larva is caught in the pore of the sediment when reaching bottom by the settling. If the particle size of the sediment is significant small compared with the diameter of a spiral movement, the planktonic larva caught in the sediment pore is gradually opened from the pore while repeating the surface of the sediment and the head-on collision. On the other hand, if the particle size of the sediment is almost equal to a spiral diameter, the planktonic larva keeps being caught in the sediment because a spiral movement becomes possible in the sediment pore. Larva's dispersion process after the bottom-clinging can be formulated by the advection dispersion equation, and can be evaluated by dispersion coefficient.

Key Words : manila clam, hen clam, planktonic larva, bottom-clinging, dispersion

1. はじめに

アサリなどの二枚貝類は、産卵後、数週間程度の浮遊幼生期に広範囲に分散し、出現密度が比較的高い海域でも海水1L当たり数個体程度にまで密度低下することから、浮遊期間内の分散過程や着底条件、および着底後の分散過程が資源加入量の多寡に大きな影響を及ぼすことが指摘されている。一方、アサリ稚貝の発生が良好な海域における浮遊幼生の着底個体数は、1m²当たり数十万個体と極めて高濃度に集積することが現場調査より指摘されている¹⁾。著者らは、アサリ稚貝の集積が認められる海域の底質粒径が一般に極めて粗いこと、及び底質粒径が粗い砂地盤内には潮間帯付近で浸透し、潮下帯以深で再び海中へ放出される海岸地下浸透流（以下、浸透流）が形成されることに着目し、着底後期の浮遊幼生は潮汐の干満とともに、繰り返し発生する浸透流

の影響を受けて、浸透流が発達する粒径の比較的に粗い地盤の表面に累積的に高密度に集積するものと仮説を立てた上で、定常流場を対象とした着底行動実験を実施して仮説の妥当性を確認した²⁾。しかしながら、着底行動実験では浸透流が存在しない静水条件下においてもアサリ浮遊幼生の底質選択性が認められた。このため、静水下における着底率と底質粒径の関係を実験的に定量化した上で、着底直後の幼生の流れに伴う物理的な安定性を加味することによって、本種の定常流場、および浸透流場における着底率を推定した。本研究では、外洋性二枚貝であるウバガイと内湾性二枚貝であるアサリの浮遊幼生を用いて、生息条件の差違が浮遊行動諸元に及ぼす影響に着目しながら遊泳行動をモデル化し、浮遊幼生が着底に至る過程を考察するとともに、静水下における本種の底質選択性の発現要因について新たな理論を提案する。さらに、着底直後の幼生の波浪や

流れによる移動分散に関わる行動実験を実施して、着底初期稚貝の移流・分散過程をモデル化するとともに定量的に評価することを目的とした。

2. 浮遊幼生行動諸元のモデル化

(1) 遊泳行動のモデル化

アサリは卵形約60～70 μm 、ウバガイは卵形約70～80 μm で産卵後、受精し、トロコフォア幼生を経て面盤が発達し、翌日にはベリジャー幼生（D状期）となり幼殻が完成する。D状期以降の浮遊幼生は20～30日後の着底に至るまで、面盤の繊毛を運動させて螺旋軌道を描きながら遊泳し、単細胞藻類を摂餌する。日向野ら³⁾は、チョウセンハマグリ浮遊幼生の遊泳行動を詳細に観察し、本種は発生直後より螺旋遊泳を行うものの、トロコフォア幼生期とD状期以降で下降時の遊泳パターンに差違が認められることを指摘した。すなわち、幼殻形成途上のトロコフォア幼生期は下降時も螺旋遊泳するのに対して、D状期以降は面盤を殻内に収容して落下するパターンが認められた。アサリやウバガイの浮遊幼生の遊泳行動に関わる既往知見は皆無であるが、本研究では、D状期以降の浮遊期を主対象として、螺旋遊泳による上昇と間欠的に発生する遊泳停止に伴う沈降のくり返しによって幼生の浮遊行動をモデル化した。

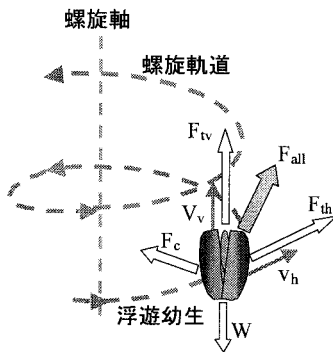


図-1 浮遊幼生の行動諸元

図-1に示すように、螺旋運動を行いながら鉛直上方に浮上する浮遊幼生の推力 F_{all} は、螺旋の軌道方向に作用する推力成分 F_{th} 、螺旋の中心方向に作用する推力成分 F_c 、および螺旋軸方向の推力成分 F_{tv} の合力として定式化できる。螺旋軌道方向の推力成分 F_{th} は、浮遊幼生の代表長さを殻長 S_L で近似すれば

$$F_{th} = 3\nu\rho_w\pi v_h S_L \quad (1)$$

ここに、 v_h は軌道方向の遊泳速度成分、 ρ_w は海水密度、 ν は海水の動粘性係数で、浮遊幼生の運動はレイノルズ数（ Re ）のオーダーが概して1以下となることから、 $Re < 1$ の任意形状の3次元物体に適用可能なレイノルズの式をもとに抗力係数（24/

Re ）を定式化した。螺旋の中心方向に作用する向心力である F_c は、螺旋軌道の直径を S_d とすると

$$F_c = \frac{\pi}{3} \rho_s v_h^2 S_d S_L^3 \quad (2)$$

また、浮遊幼生の密度を ρ_s 、浮上速度を v_v とすると、鉛直方向の推力成分 F_{tv} は

$$F_{tv} = 3\nu\rho_w\pi v_v S_L + \frac{\pi}{6} g(\rho_s - \rho_w) S_L^3 \quad (3)$$

浮遊幼生の密度は、成長段階別にホルマリン固定した幼生の沈降速度（終端速度 w_f ）を計測し、以下のRubey式より算定した。

$$\frac{w_f}{\sqrt{(\rho_s - 1)gS}} = \sqrt{\frac{2}{3} + \frac{36\nu^2}{(\rho_s - 1)gS^3}} - \sqrt{\frac{36\nu^2}{(\rho_s - 1)gS^3}} \quad (4)$$

ここに、 S は浮遊幼生の代表径で殻長と殻高の平均値として与えた。(1)式から(3)式をベクトル合成することによって浮遊幼生の推力 F_{all} を算出し、幼生の成長に伴う各推力成分の発現状況を解析することによって、遊泳行動特性を力学的に考察した。

(2) 着底初期稚貝の分散過程のモデル化

着底直後の浮遊幼生は次第に面盤が消失し、変態が完了すると着底初期稚貝として底生生活を開始するが、潜砂能力は限られており底質の物理的攪乱に応じて移流・分散するものと考えられる。

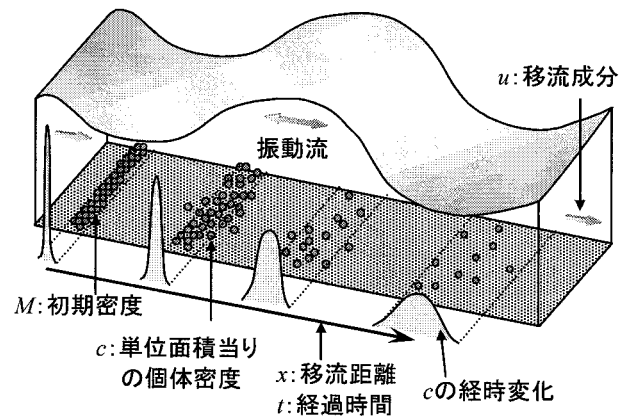


図-2 一次元移流分散モデル

本研究では、図-2に示すように、波浪による振動流と潮汐や海浜流の移流成分が同一方向に作用する場合を対象として、これらの物理的攪乱に応じた着底初期稚貝の分散過程を一次元の移流拡散方程式をもとに定式化した。

$$\frac{\partial c}{\partial t} + u \frac{\partial c}{\partial x} = D(\nu_p) \frac{\partial^2 c}{\partial x^2} \quad (5)$$

ここに、 u は流れの移流成分、 c は着底稚貝の任意の x 地点における時間 t に対する個体密度、 D は着底稚貝の分散係数で、着底初期稚貝の物理的攪乱に対する安定指標 Ψ_p ²⁾の関数として次式で評価した。

$$c = \frac{M}{\sqrt{4\pi D(\psi_p)t}} \exp \left[-\frac{(x-ut)^2}{4D(\psi_p)t} \right] \quad (6)$$

$$\psi_p = \frac{(u^*)^2 \sqrt{S_L(2d_{50} + S_L)}}{\left\{ \left(\frac{\rho_s - \rho_w}{\rho_w} \right) g S_L + \frac{18}{S_L} v_w \right\} d_{50}} \quad (7)$$

ここに、 M は着底稚貝の初期密度、 d_{50} は底質の中央粒径、 w は浸透流速、 u^* は摩擦速度である。

3. 実験の概要

(1) 供試幼生

実験で使用したアサリ浮遊幼生は、2005年10月にフルグロウン期、11月にアンボ期の幼生各10万個体を千葉県水産総合研究センター東京湾漁業研究所より入手後、図-3に示すように精密濾過海水をかけ流した馴致水槽内（L80×W30×H25cm）に収容し、18℃で調温しながら給餌飼育した。ウバガイ浮遊幼生は、2006年7月に北海道白老郡白老町地先、8月に野付漁業組合（北海道野付郡別海町）より親貝を入手後、人工授精により供試幼生を発生させ、アサリ浮遊幼生と同様な手順で給餌飼育した。

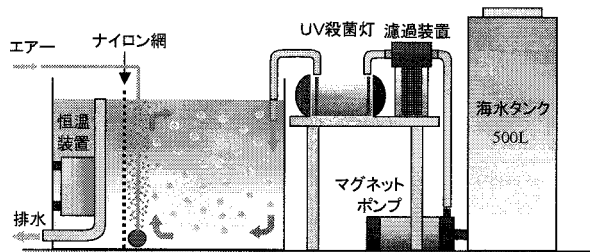


図-3 飼育水槽

飼育期間中は*Chaetoceros caicitrans*を投餌しながら定期的に飼育海水を採取し、ローズベンガルで染色後、5%ホルマリンで幼生を固定した上で画像解析装置を用いて殻長を測定した。

(2) 遊泳行動解析

浮遊幼生の飼育期間中、図-4に示すように定期的に遊泳行動を計測した。底面に中央粒径0.212mmおよび1.21mmのガラスビーズを敷き詰め、海水で満たしたガラスセル（L10×W10×H10mm）に浮遊幼生を約3個体ずつ収容し、幼生の螺旋遊泳行動や沈降・着底行動を水槽の上面および側面よりデジタルビデオカメラで撮影した。撮影された動画データをもとに画像解析ソフト（MOVIAS Pro）を用いて、浮遊幼生の各個体毎の三次元位置を経時データへと変化後、螺旋遊泳行動に関わる諸元（螺旋の代表径、回転周期、遊泳軌道速度、浮上速度など）を算定した。

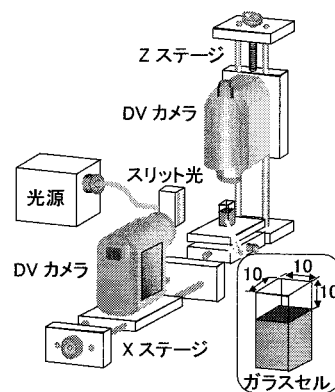


図-4 行動計測の概念図

(3) 分散特性解析

着底初期稚貝の分散実験では、福井県立大学所有の鉛直循環式小型振動流水槽（観測部L150×W15×H20cm）の水路部を3等分に瀬割りした上で、各水路底部に粒径（中央粒径0.609～1.60mm）の異なる珪砂を砂層厚8cmまで敷き詰めた。各水路の中央部に着底初期稚貝100個体程度を着底させた上で、振動流（周期3～12秒、流速振幅0.15～0.6m/sの12パターン）を一定期間作用させた後に、図-5に示すように、各水路内を流軸方向に小分割し、区画内の個体を底質ごとに取り出し稚貝数を計数することによって、振動流に伴う着底初期稚貝の初期移動、全面移動の発生条件や経時的な分散特性を調べた。

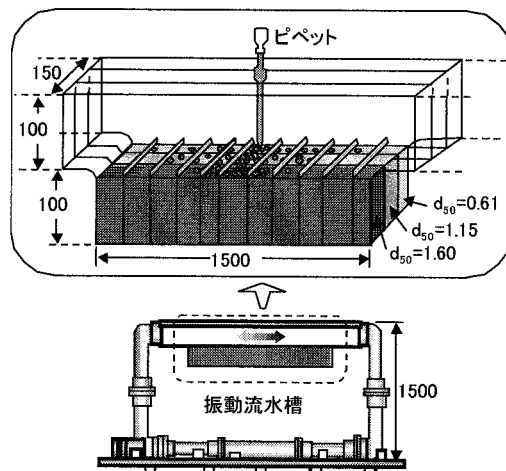


図-5 分散実験の概念図

4. 結果および考察

(1) 浮遊幼生の遊泳行動特性

図-6 は、沈降実験より算定されたアサリ浮遊幼生とウバガイ浮遊幼生の成長に伴う密度変化を示したものである。これより、両種ともD状期からアンボ期にかけて密度のピーク（アサリで1.3、ウバガイで1.34程度）を形成後、着底後期にかけてほぼ同密度（1.2～1.25）に収束した。

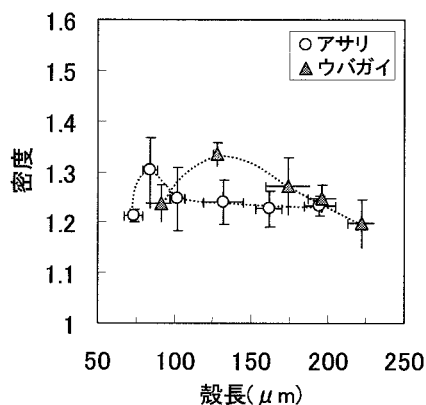


図-6 幼生密度の殻長による変化

図-7 は、殻長 $126\mu\text{m}$ (着底中期) のアサリ浮遊幼生、および殻長 $142\mu\text{m}$ (着底中期) のウバガイ浮遊幼生の上面、および側面における遊泳位置の経時変化の一例 (上昇時のトレース結果) を示したものである。アサリおよびウバガイ浮遊幼生の遊泳行動は螺旋運動による上昇と間欠的に発生する遊泳停止に伴う沈降 (ホルマリン固定した浮遊幼生の沈降速度と遊泳時に発生する沈降速度はほぼ一致した) のくり返しによりモデル化が可能である。

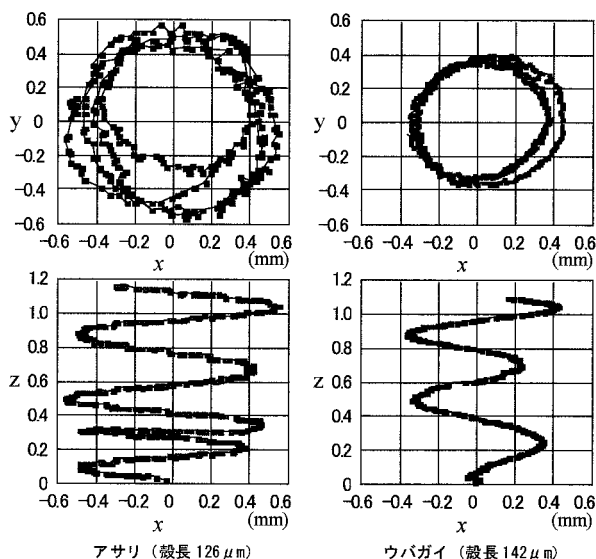


図-7 浮遊幼生遊泳過程の一例

図-8、および図-9 は、浮遊幼生の螺旋遊泳運動に伴う螺旋軌道方向の速度成分 v_h および浮上方向の速度成分 v_v の成長段階による変化を示したものである。これより、ウバガイ浮遊幼生は成長に伴う個体の大型化とともに遊泳速度の軌道方向成分および浮上方向成分の何れもが低下する傾向が認められた。一方、アサリ浮遊幼生においては、成長とともに遊泳能力を活性化させ、個体重量が増加しても、一定の浮上能力を維持していることが確認され、幼

生の成長に伴う遊泳行動の発現形態には両者で明確な違いが認められた。瀬戸ら²⁾はアサリ浮遊幼生の着底に関わる海岸地下浸透流の影響について定常流場を対象として着底後期の浮遊幼生を用いた実験を実施した。その結果、浮遊幼生の着底効率 (浸透流および定常流形成下における浮遊幼生の着底率を、浸透流や定常流が存在しない静水下における着底率で除した値) は、定常流速や底質粒径に依存しながら変化するものの、浸透流速に対しては、何れの条件下においても 0.1mm/s より増加するに従って、着底効率が増加する傾向が認められた。図-9 より、着底効率が増加した原因は、浸透流速が着底後期におけるアサリ浮遊幼生の浮上速度を上回ることによって、浮遊幼生が底質内に吸い込まれる割合が増加したことによるものと考えられる。

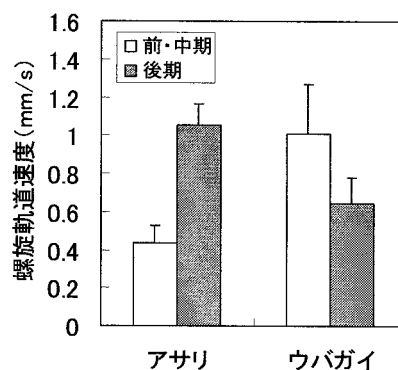


図-8 螺旋軌道速度の殻長による変化

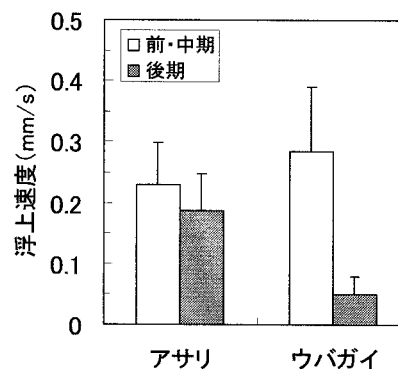


図-9 浮上速度の殻長による変化

図-10 および図-11 はアサリおよびウバガイ浮遊幼生の螺旋遊泳運動に関わる回転直径 (螺旋径)、及び回転周期を成長段階別に示したものである。これより、成長段階に関わらず、アサリ浮遊幼生の螺旋径はウバガイ浮遊幼生のほぼ2倍程度を維持していることがわかる。さらに、アサリ浮遊幼生の螺旋径は、実海域調査より高濃度の集積が認められる底質粒径とほぼ一致するとともに、ウバガイ浮遊幼生はアサリと比較して粒径の細かい底質上に着底することが指摘されている。

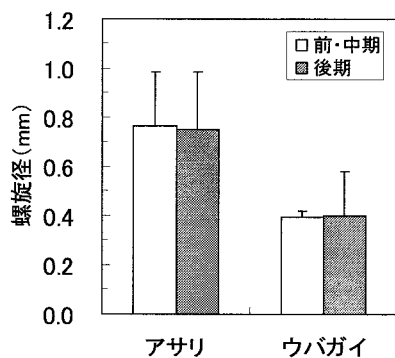


図-10 螺旋径の殻長による変化

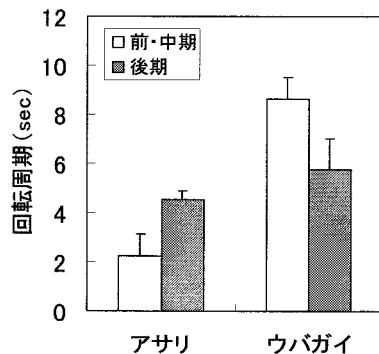


図-11 螺旋回転周期の殻長による変化

螺旋径が着底促進海域の底質粒径とほぼ等しいこと、螺旋遊泳能力などと異なり成長段階に依存しないこと、および一度着底した浮遊幼生が再浮上する行動がしばしば観察されることに着目し、本研究では二枚貝浮遊幼生の着底に関わる螺旋捕捉理論を提案する。

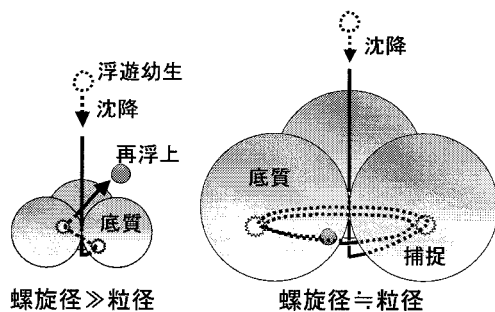


図-12 螺旋捕捉理論の概念図

螺旋捕捉理論の概念図を図-12 に示す。底質の表層の砂粒間に形成される間隙の代表サイズが浮遊幼生の代表長さより小さい場合には、遊泳行動で間欠的に発生する沈降過程で底質上に到達した浮遊幼生は、再び海水中に螺旋浮上することが可能となる。一方、底質の間隙サイズが浮遊幼生の代表長さより大きい場合には、沈降過程で間隙内へ捕捉される場合が生じる。間隙内に捕捉された浮遊幼生は、砂粒間の空隙サイズ（底質粒径とほぼ同サイズと仮定）が螺旋径より極端に小さい場合には、螺旋浮上開始

直後に間隙内の底質表面とほぼ正面衝突後、跳ね返りと再衝突をくり返ししながら徐々に間隙より開放され海水中へ再浮上し遊泳行動を継続できる。一方、粒径が螺旋径とほぼ等しい場合には、間隙内で底質と側面衝突し、間隙内を回転遊泳することが可能となるため間隙内に捕捉される確率が増加し、その結果、着底率が増加するものと考えられた。

二枚貝浮遊幼生は螺旋運動で発生する向心力と個体に作用する重力を利用して、螺旋軸に対する個体の体勢を維持しながら、螺旋軸を鉛直方向に維持することによって、浮遊期を形成しているものと推定されるが、アサリとウバガイでは向心力の維持機構に違いが認められた。すなわち、図-8～図-11 より、粒径の粗い底質に着底するアサリ浮遊幼生は、螺旋径の増加による向心力の低下を螺旋軌道速度（回転周波数）を増加させることで補い、アサリより粒径の細かい底質に着底するウバガイ浮遊幼生は、螺旋軌道速度（回転周波数）の低下に伴う向心力の低下を螺旋径の減少によって補っていることが考えられた。波浪や海浜流などの物理的な攪乱・移流機構が卓越する外洋に面した砂浜域に生息するウバガイは、発生後、早い段階での着底の可否が生残を左右する。このため、ウバガイ浮遊幼生は浮上速度や螺旋軌道速度を低下させて底質内に捕捉されやすい遊泳形態を形成したものと考えられる。一方、塩分濃度、餌料環境、底質の化学的性状などが多岐に亘る内湾砂泥域を生息場とするアサリは、浮遊期間内の底質選択の善し悪しが着底後の生残や成長過程を左右する。このため、アサリ浮遊幼生は浮上速度や螺旋軌道速度などの遊泳能力を活発化させ底質選択能力を獲得しているものと推察された。

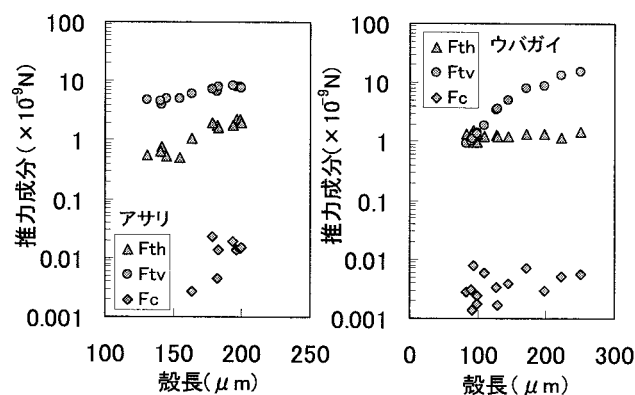


図-13 推力成分の殻長による変化

図-13 は、浮遊幼生の遊泳行動に関わる推力成分の殻長による変化を示したものである。これより、何れの種においても、螺旋軸方向の推力成分が卓越し、浮遊幼生の螺旋遊泳運動に要するエネルギーの大部分が重力に抗して浮遊を維持するために使われ

ていることがわかる。図-14 は、浮遊幼生の水中重量に対する推力の割合の成長による変化を示したものである。これより、両種とも殻長の増加とともに推力に対する重力の影響が増加し、成長に伴う個体重量の増加を推力が支えきれなくなった時点で着底が発現している状況が推察された。また、ウバガイはアサリと比較して早い段階より重力の影響を受け、鉛直方向の釣り合い条件より物理的な着底が可能となる期間 (W/F_{all} が 1 程度を維持する期間) も長期間に及ぶことが推定された。

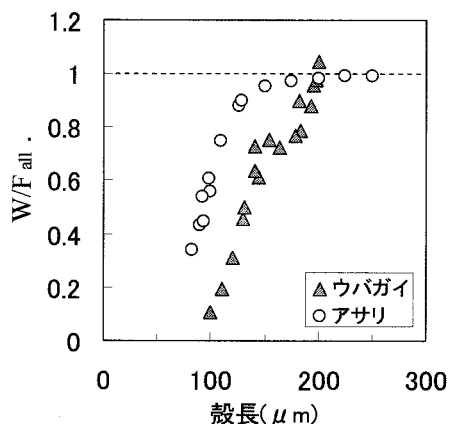


図-14 推力と水中重量の発生状況

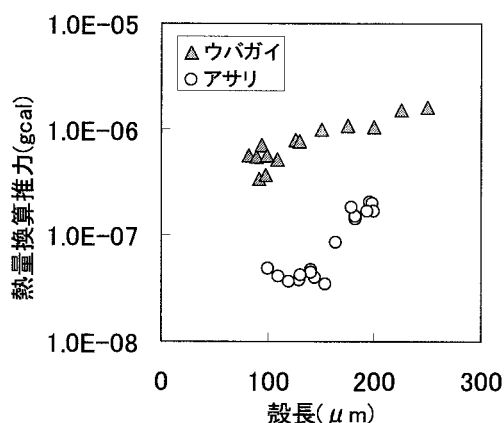


図-15 熱量換算推力の殻長による変化

図-15 は、浮遊幼生の推力を熱の仕事当量をもとにエネルギー換算して示したものである。餌料藻類である *Chaetoceros calcitrans* の含有炭水化物量を 1.47pg/cell 、炭水化物量に対するタンパク質、脂質、灰分の配分比をそれぞれ 3.73, 1.14, 2.68 として熱量を算出すると $5.28 \times 10^{-8}\text{gcal/cell}$ となり、遊泳行動に要する熱量は餌料換算で最大数十 cell/day に相当する。浮遊幼生の摂餌 cell 数は不明であるが、給餌量より推定すれば少なくとも数千～数万 cell/day 程度となるため、遊泳行動に消費されるエネルギーは摂取エネルギーの 1%未満と僅かであることが示唆された。

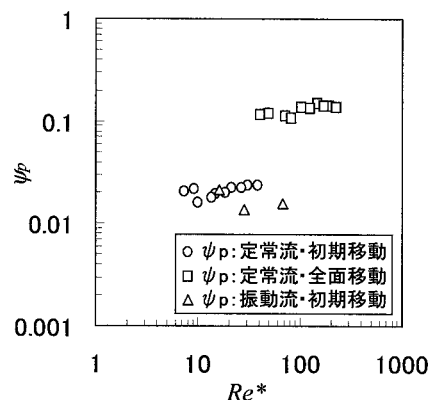


図-16 アサリ初期稚貝の移動条件

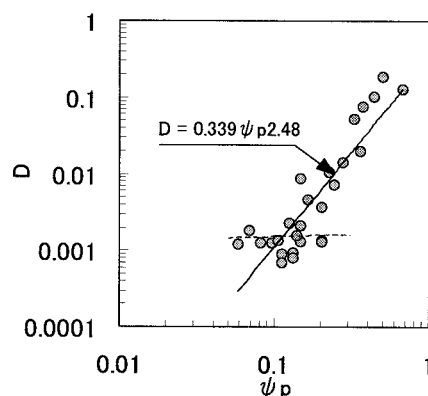


図-17 アサリ初期稚貝の分散係数

図-16 は、振動流場および定常流場に着底した稚貝の移動限界条件の、摩擦速度を代表流速とするレイノルズ数 (Re^*) による変化を、安定指標 ψ_p で示したものである。これより初期移動限界条件は、流動条件やレイノルズ数によらず、 ψ_p をもとに、ほぼ一定値 (0.02 前後) を維持し、 ψ_p で評価できた。図-17 は、振動流場における着底初期稚貝の分散実験より算定された分散係数 D の ψ_p による変化を示したものである。これより、着底初期稚貝の着底後の分散過程は、稚貝の諸元、底質条件、及び波浪・流動条件をもとに推定することが可能となることが示唆された。今後、実験ケースを増やして分散係数の精度の向上を図るとともに、現地調査結果などとの整合性について検討してゆきたい。

参考文献

- 1) 柳橋茂昭:アサリ幼生の着底場選択性と三河湾における分布量, 水産工学, 第 29 巻 1 号, pp. 55-59, 1992.
- 2) 瀬戸雅文, 吉田勇人, 荒川久幸, 小林豊:浸透流によるアサリ浮遊幼生の着底促進効果に関する基礎的研究, 海洋開発論文集, 第 21 巻, pp. 253-257, 2005.
- 3) 日向野純也, 安永義暢:チョウセンハマグリ浮遊幼生の遊泳行動に関する基礎的研究, 水産工学研究所報告, 第 11 巻, pp. 43-50, 1990.
- 4) 鳥羽光晴, 夏目洋, 山川紘:東京湾産アサリの成熟と産卵に関する二・三の知見, 水産工学, 第 29 巻 1 号, pp. 47-54, 1992.