

二枚貝浮遊幼生の螺旋捕捉理論に基づいた 稚貝出現予測手法の提案

PREDICTION OF APPEARANCE FOR PLANKTONIC LAVAL CLAMS
BY SPIRAL TRAP THEORY

瀬戸雅文¹・北川裕人²・巻口範人³・小形 孝³

Masabumi SETO, Hiroto KITAGAWA, Norito MAKIGUTHI, Takashi OGATA

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株式会社スギヨ (〒926-8603 石川県七尾市府中町員外27-1)

³(社)北海道栽培漁業振興公社 (〒060-0003 札幌市中央区北3条西7-1)

The planktonic laval clams is gradually bottom-clinging, repeating rise movement of describing a spiral locus, and free fall accompanying the swimming stop generated intermittently. If the sediment diameter is small compared with the spiral orbit diameter, 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. But the sediment diameter is almost equal to a spiral diameter, it keeps being caught in the sediment because a spiral movement becomes possible in the sediment pore. Spiral trap theory shows that the bottom-clinging rate of planktonic larva is depended on a spiral orbital diameter and the sediment diameter. The numerical model which can reproduce swimming orbit of planktonic larva was developed, and the bottom-clinging rate of laval manila clam and laval hen clam was calculated in numerical analysis. The bottom-clinging rate calculated around the artificial leaf installed in Tomakomaishi, Hokkaido was in agreement with appearance distribution of a juvenile clams in general.

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

1. はじめに

アサリやウバガイなどの二枚貝の浮遊幼生は、螺旋軌跡を描く上昇運動と、間欠的に発生する遊泳停止に伴う砂面への沈降運動を繰り返しながら、次第に底質内に着底することが報告されている。瀬戸ら^{1),2)}は、砂面の間隙内へ沈降した浮遊幼生の再浮上プロセスに着目し、浮遊幼生の螺旋運動スケール(螺旋軌道径)と砂面内の間隙スケール(底質粒径)に依存して、底質内の間隙より海中へ再浮上できる個体の割合や底質内へ捕捉される個体の割合(捕捉率)が決定されるものとする螺旋捕捉理論を提唱した(図-1参照)。アサリ浮遊幼生は、実海域における調査結果によれば、螺旋径とほぼ等しい極粗砂に選択的に着底することが報告されているが、砂面間隙内における幼生の行動を観察することが困難なため、本理論の直接的な検証には至っていない。

本研究では、アサリおよびウバガイ浮遊幼生の遊泳状況を詳細に観察し、行動諸元を定量化した上で、浮遊幼生の遊泳行動を再現可能な数値幼生モデルを構築し、数値幼生モデルを用いて螺旋捕捉理論の妥

当性を検証するとともに、底質粒径や底面流速を変化させて様々な環境条件下における浮遊幼生の捕捉率、および着底率を数値解析的に算定した。

続いて、螺旋捕捉理論を、我が国屈指のウバガイ漁場として知られ、卓越発生群を適正に管理することによって計画的な採貝漁業が営まれている、北海道胆振海岸苫小牧海域に設置された人工リーフ周辺海域に適用した。市民の海岸環境への関心や水産資源の減少に伴って、国土保全を目的とする海岸施設においても自然環境との調和が求められている。人工リーフが設置される浅海砂浜域は、しばしば二枚貝などの漁場と競合することから人工リーフの藻場形成機能や増殖場としての機能など、水産協調機能の評価に関する研究が進められている。二枚貝漁場に設置された人工リーフが当該資源の初期生態に及ぼす影響としては、人工リーフが形成する波浪・流動場や底質の移動・分級過程が、浮遊幼生の着底条件を変化させることが考えられる。本研究では、当該地先に設置された人工リーフの周辺に形成される波浪場、流動場を数値解析するとともに、螺旋捕捉理論をもとに浮遊幼生の着底特性を推定した上で実

条件	殻長 > 間隙口幅	螺旋径 > 間隙代表長	螺旋径 = 間隙代表長
側面図	↓ 沈降 ↑ 再浮上	↓ 沈降 ↑ 再浮上	↓ 沈降
上面図	殻長 間隙口幅		
	捕捉無し	瞬間捕捉	連続捕捉

図-1 螺旋捕捉理論の概念

海域における稚貝の出現分布と比較することによって、螺旋捕捉理論に基づいた稚貝出現予測の可能性について検討した。

2. 数值幼生モデルの開発

(1) 螺旋捕捉理論

螺旋捕捉理論の概念図を図-1に示す。底質表層の砂粒間に形成される間隙口の最小幅（間隙口幅）が浮遊幼生の代表長さ（殻長）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落下した浮遊幼生は、間隙内に捕捉されることなく再び海水中に浮上することが可能となる（捕捉無し）。一方、底質の間隙口幅が浮遊幼生の殻長より大きい場合には底質の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、間隙の代表長さ（底質粒径とほぼ同スケール）が幼生の螺旋軌道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内より開放され、海水中へ再浮上して遊泳行動を継続できるものと考えられる（瞬間捕捉）。更に、底質粒径が螺旋軌道径とほぼ等しい場合には、間隙内で底質の表面と側面衝突し、間隙内部で螺旋状の遊泳が可能となる。このため、螺旋軸の上方に位置する間隙口に到達する確率が低下し、浮遊幼生の底質内への着底率が增加することが考えられる（連続捕捉）。浮遊幼生においては、光、水温、塩分、化学物質などの環境因子が着底に影響を及ぼすことが指摘されている。しかしながら、螺旋捕捉理論によれば、これらの環境因子に関わらず、浮遊幼生のサイズや螺旋軌道径などの遊泳特性値と間隙の代表長さに依存して、必然的に底質内への捕捉が発生することになる。

(2) 遊泳行動のモデル化

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、鉛直移動を可能にしているものと推定される。本研究では、間欠的に発生する遊泳停止に伴う沈降過程で、底質表面と衝突した以降も螺旋軌道を描きながら再浮上行動を継続するものとして浮遊幼生の浮遊行動をモデル化した。

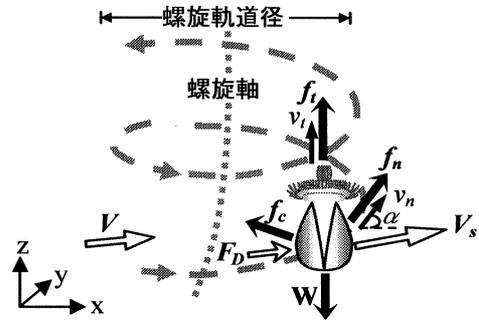


図-2 数值幼生の行動諸元

静水において、螺旋軌跡を描きながら軌道速度 v_n 、浮上速度 v_i で浮遊する幼生の推力は、螺旋軌道方向に作用する推力 f_n 、螺旋中心方向に作用する推力 f_c 、および螺旋軸方向の推力 f_i の合力として記述できる。更に、速度 $V(u, v, w)$ の流体において速度 $V_s(u_s, v_s, w_s)$ で移動する浮遊幼生には、流体力 $F_D(F_{Dx}, F_{Dy}, F_{Dz})$ 、浮力 F_B 、および重力 W が作用している。従って、直交座標系における数值幼生の運動方程式は浮遊幼生の回転角（x軸より反時計回りを正方向）を α とすれば次式で定式化される。

$$\left. \begin{aligned} m \frac{dx^2}{dt^2} &= m \frac{du_s}{dt} = f_n \cos \alpha - f_c \sin \alpha + F_{Dx} \\ m \frac{dy^2}{dt^2} &= m \frac{dv_s}{dt} = f_n \sin \alpha + f_c \cos \alpha + F_{Dy} \\ m \frac{dz^2}{dt^2} &= m \frac{dw_s}{dt} = f_i + F_B + F_{Dz} - W \end{aligned} \right\} (1)$$

幼生の推力成分 f_n は、浮遊幼生の代表長さを殻長 S_L で近似すれば

$$f_n = 3v\rho_w\pi v_n S_L \quad (2)$$

ここに、 ρ_w は海水密度、 v は海水の動粘性係数で、数值幼生の運動はレイノルズ数 (R_e) のオーダーが概して1以下となることから、 $R_e < 1$ 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 ($=24/R_e$) を定式化した。推力 f_c は、螺旋軌道径を S_d とすると

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

また、推力 f_i は数值幼生の密度を ρ_s とすると

$$f_i = 3v\rho_w\pi v_r S_L + \frac{\pi}{6}g(\rho_s - \rho_w)S_L^3 \quad (4)$$

数值幼生の密度は、成長段階別にホルマリン固定した浮遊幼生の沈降速度（終端速度）を計測し、Rubey式より算定した。さらに、数值幼生に作用する抗力 F_D はモリソン式より評価した。

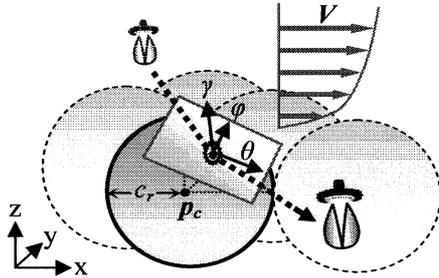


図-3 底質との衝突の取り扱い

(3) 底質との衝突条件

(1)式を離散化することによって、数值幼生の遊泳位置 (x,y,z) を経時的に計算する過程において、任意の底質との衝突の有無は、球形状で近似した底質粒子の中心点座標を $p_c(c_x, c_y, c_z)$ 、半径を c_r とし、次式で判定した。

$$(x-c_x)^2 + (y-c_y)^2 + (z-c_z)^2 \leq c_r^2 \quad (5)$$

衝突後の幼生の位置の算定は、図-3に示すように直交座標系 $(o-xyz)$ の原点を底質表面の衝突点を原点とする新たな座標系 $(o-x'y'z')$ に平行移動後、(6)式を適用して衝突直前の幼生の位置 (x'_i, y'_i, z'_i) を、衝突面に接する平面上の極座標系 $(o-\theta\phi\gamma)$ に変換した。

$$\begin{pmatrix} \theta_i \\ \phi_i \\ \gamma_i \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \cos\theta\cos\phi & \cos\theta\sin\phi & -\sin\theta \\ -\sin\phi & \cos\phi & 0 \\ \sin\theta\cos\phi & \sin\theta\sin\phi & \cos\theta \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x'_i \\ y'_i \\ z'_i \end{pmatrix} \quad (6)$$

極座標系における数值幼生の衝突直前の移動速度を $(v_\theta, v_\phi, v_\gamma)$ とすると、数值幼生の底質との摩擦係数 μ 、および反発係数 e を用いて衝突後の移動速度 $(v'_\theta, v'_\phi, v'_\gamma)$ は次式で記述できる。

$$\left. \begin{aligned} v'_\theta &= v_\theta - \mu(1-e)v_\gamma \\ v'_\phi &= v_\phi - \mu(1-e)v_\gamma \\ v'_\gamma &= -ev_\gamma \end{aligned} \right\} \quad (7)$$

(7)式をもとに底質と衝突して Δt 時間後の数值幼生の位置 $(v'_\theta\Delta t, v'_\phi\Delta t, v'_\gamma\Delta t)$ が算出できる。計算では、極座標系上で算出された衝突後の位置に、(6)式の転置行列を適用して直交座標系に変換後、(1)式をもとに数值幼生の運動を解析した。また、底面

境界層の影響は、相当粗度を底質粒径の0.75倍として、主流流速に対数分布則を適用して評価した。

3. 捕捉率・着底率の算定

(1) 遊泳行動諸元

数值幼生モデルをもとに浮遊幼生の運動を推定するためには、螺旋軌道径 S_d 、軌道速度 v_m 、浮上速度 v_i 、及び幼生比重 ρ_s を確定しておく必要がある。

本研究では、アサリおよびウバガイ浮遊幼生をケーススタディとして、瀬戸ら¹⁾が実施した浮遊幼生の行動諸元の計測指標に、補足的な遊泳行動実験を追加実施することによって、アサリ浮遊幼生における着底中期（平均殻長140 μm ）、及び後期（平均殻長190 μm ）、ウバガイ浮遊幼生における着底前期（平均殻長120 μm ）、中期（平均殻長160 μm ）、及び後期（平均殻長230 μm ）の行動諸元を図-4のように評価した。

(2) 計算条件

捕捉率の算定では、球形状で近似された、均一粒径の砂粒子が正方格子状、および千鳥状（細密）に配置された場合を対象として、底質粒径を0.1mmから2mmまで0.1mmずつ変化させた。図-5に示すように、底質の上部に11行×11列のグリッドを設定し、予め数值幼生が終端速度に達するまでの降下高さを算定した上で、グリッドの交点の0.5cm上方より総計121個体の数值幼生を1個体ずつ落下させた。x軸方向より、定常流を作用させ、主流流速を0~50cm/sまで

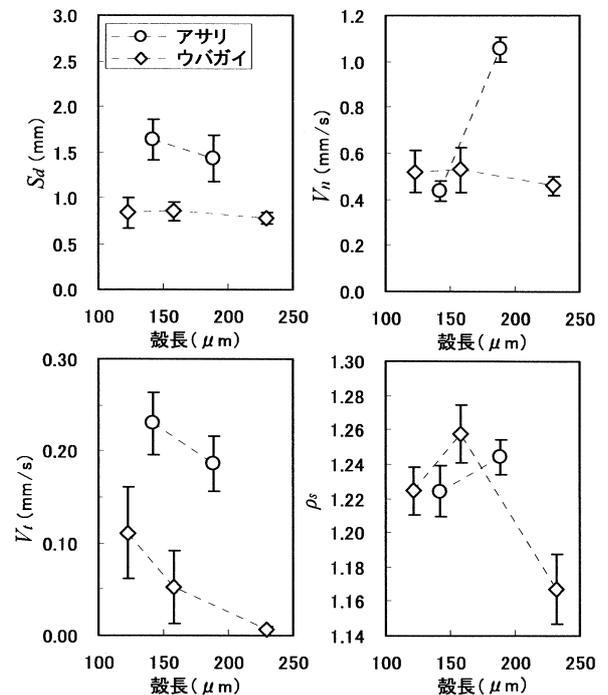


図-4 アサリ、ウバガイ浮遊幼生の行動諸元

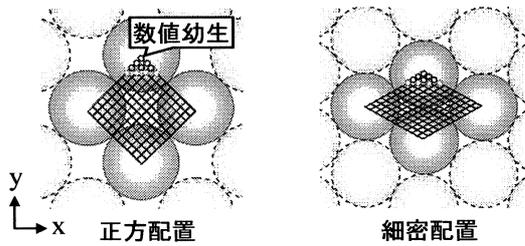


図-5 底質の配置条件

段階的に変化させながら，落下開始後の幼生の位置 $(x(t), y(t), z(t))$ を時間間隔 (Δt) 0.001秒毎に解析し，数值幼生の底質内への捕捉率を算定した。

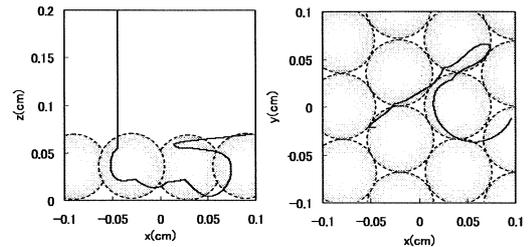
(3) 結果および考察

図-6は，細密配置された粒径0.7mmの底質上より着底中期のウバガイ数值幼生を投下した場合の行動パターンの一例を示したものである。図-6(a)は，底質側面と衝突し，一時的に間隙内に進入後，底質表面と総計6143回の側面衝突を繰り返しながら9.48秒後に底質より再浮上する瞬間捕捉に該当するケースを示している。図-6(c)は，間隙内に進入した数值幼生が底質表面と主として側面衝突しながら，連続的に捕捉されるケースについて，幼生投下後168秒（底質との接触回数は87612回）までの行動軌跡を示したものである。

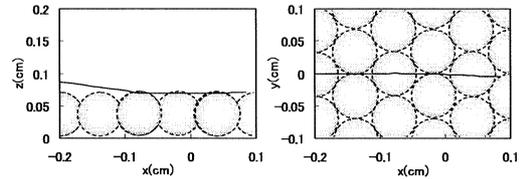
さらに，図-6(b)は，x軸方向より主流流速10cm/sの作用下で投下された数值幼生が，底質の最頂部付近に接触後，間隙内に捕捉されずに再浮上するケースの行動軌跡を1.69秒に亘って示したものである。数值幼生の行動軌跡の解析結果より，瞬間捕捉される個体の多くは，間隙内をx-y平面方向に直線的な軌跡を描きながら移動し，次第に底質より離脱することが確認された。一方，底質内へ連続的に捕捉される個体は，粒径サイズおよびその数倍程度の回転径で，間隙内をループ状に回転移動する傾向が確認された。さらに，底質内に捕捉された数值幼生は，間隙内を移動する過程で底質表面と頻りに衝突や接触を繰り返しており，実在の浮遊幼生においては衝突や接触の頻度もストレスとして作用し，遊泳活性の低下や着底初期稚貝への変態などの着底誘発要因として作用しうることが示唆される。

図-7は，数值幼生の遊泳時間を螺旋回転周期で基準化した上で，着底後期のアサリ数值幼生（螺旋回転周期4.24秒）における捕捉率の底質粒径による変化を細密配置について示したものである。これより，底質上へ投下された着底後期のアサリ数值幼生は，捕捉されずに再浮上する個体群や，間隙内に瞬間捕捉された後に再浮上する個体群が経時的に底質内より離脱してゆくため，何れの底質粒径においても捕

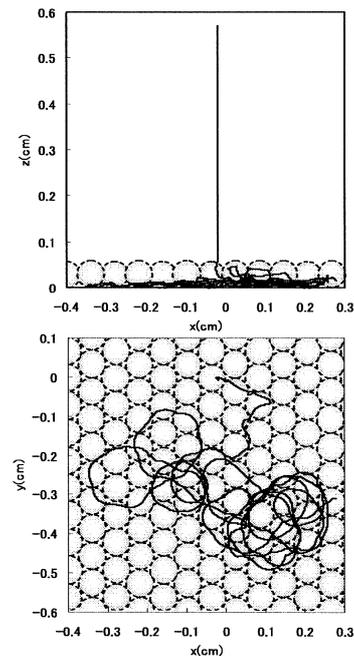
捉率は経時的な減少傾向が認められる。しかしながら，各周期毎の捕捉率には底質粒径による差違が認



(a) 瞬間捕捉の一例



(b) 捕捉無しの一例



(c) 連続捕捉の一例

図-6 数值幼生の行動軌跡の一例

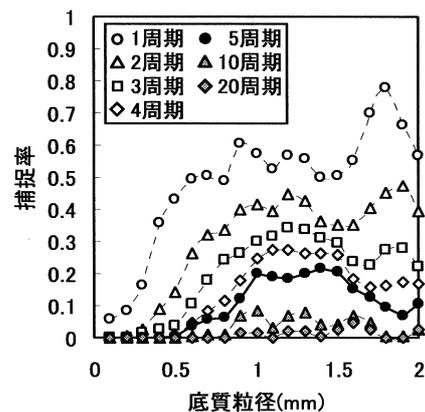


図-7 捕捉率の回転周期と底質粒径による変化

められ、着底後期のアサリ数値幼生においては粒径1mm～1.5mmにおいて捕捉率のピークが形成される。

図-8は、粒径1.2mmで細密配置された底質上より着底後期のアサリ数値幼生を投下した場合の脱出率（再浮上できる割合）の経時変化を示したものである。これより、脱出率には周期的なピーク値が存在し、投下後2秒程度に形成される第1のピークは、底質の間隙に捕捉されずに底質表面より直接再浮上する個体群、投下後14秒程度に形成される第2のピークは、底質内に瞬間捕捉後に再浮上した個体群に対応している。本論文では、捕捉無しの個体群、および瞬間捕捉後に底質を離脱した個体群を除いた第3のピーク以降の個体群を着底個体群と定義し、第2のピークがほぼ終了する5周期時間を基準として着底率を算定した。

図-9および図-10は、アサリおよびウバガイ数値幼生の各成長段階における着底率の底質粒径による変化を示したものである。

これより浮遊幼生の培養実験において底質への着底がほとんど確認されない着底中期のアサリ浮遊幼生、および着底前期のウバガイ浮遊幼生の遊泳指標をもとに算定された、数値幼生による着底率は、実在幼生と同様に極めて低位で推移した。一方、着底後期のアサリ浮遊幼生、および着底中期のウバガイ浮遊幼生においては、着底率に底質粒径による差違が認められ、ウバガイで0.7～0.8mm、アサリで1.0～1.5mm程度でピークを記録し、最大値をとる底質粒径の値は各種の螺旋軌道径（アサリで1.4mm、ウバガイで0.85mm）と概ね一致した。

図-11は、着底後期のアサリ数値幼生（底質粒径1.2mm）、および着底中期のウバガイ数値幼生（底質粒径0.7mm）における着底率の主流流速による変化を示したものである。これより、両種共に、主流流速の増加とともに着底率は急激に減少した。

浮遊幼生の成長段階（遊泳指標）、底質粒径、流動条件をもとに、図-9～図-11を用いて、任意の環境条件に対する螺旋捕捉理論に基づいた着底率を算定することが可能となる。

4. 実海域への適用

図-12 に計算対象海域の周辺地形、図-13 に計算対象海域の水深分布、および稚貝分布・底質粒度組成調査点の位置を示す。対象海域は北海道苫小牧港の南西に位置し、離岸360mの水深7m付近に堤長300mの人工リーフが開口幅150mで3基設置されている。当該域では、リーフ建設当初よりウバガイなどの二枚貝資源を主とした資源分布調査、深浅測量、底質粒度組成調査が毎年実施されている。

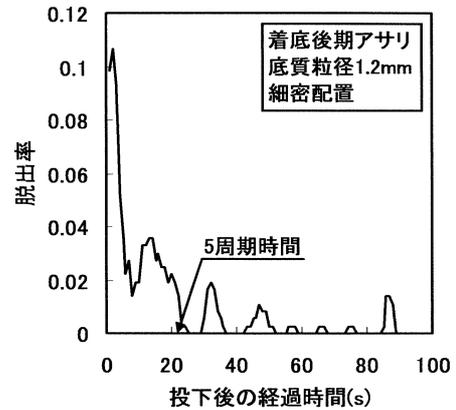


図-8 脱出率の経時変化

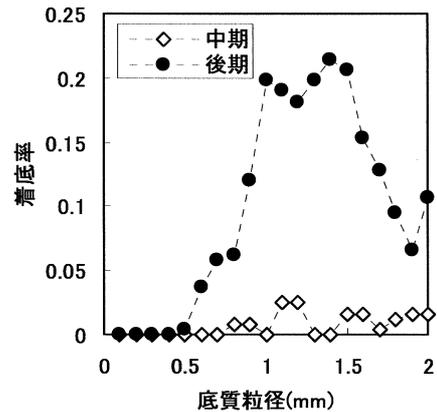


図-9 アサリ浮遊幼生の着底率

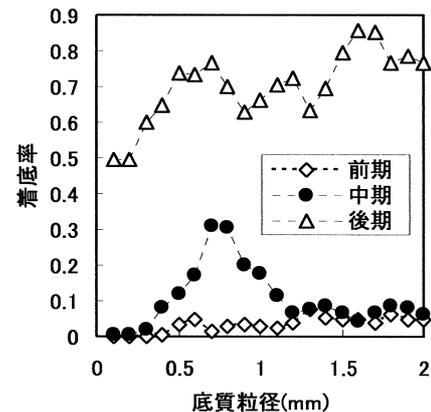


図-10 ウバガイ浮遊幼生の着底率

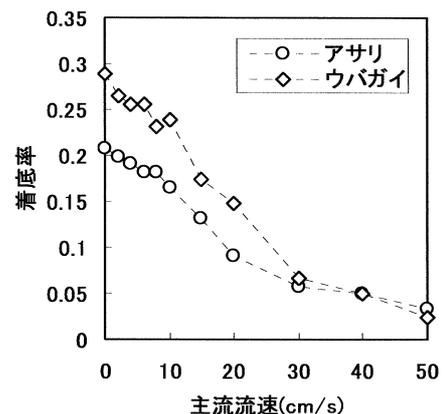


図-11 着底率の主流流速による変化

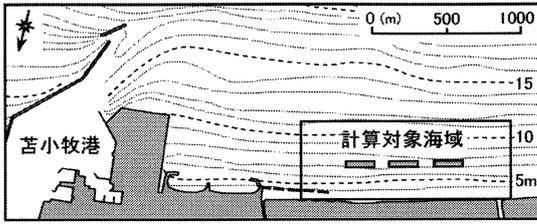


図-12 計算対象海域周辺の地形条件

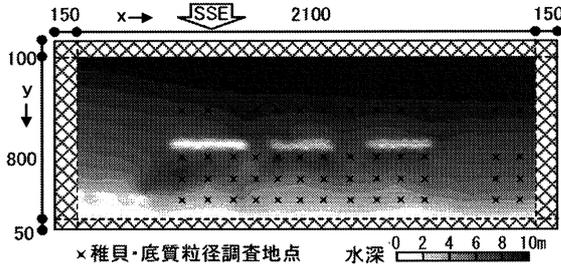


図-13 水深条件および調査地点図

当該域における浮遊幼生の着底期に相当する8月の1年確率平均有義波(波高0.54m, 周期6.2秒, 主波向 SSE)を用いて, アサリおよびウバガイ稚貝の卓越発生が認められた平成17年における平面波浪場を解析し, 螺旋捕捉理論を適用して着底率を算定した上で, 当該域で実施された稚貝出現分布調査と比較した。図-14より人工リーフ背後の遮蔽領域には静穏域が千鳥状に分布し, リーフ近傍の岸側には中央粒径1.0mm以上の極粗砂の堆積が認められる。

図-15は当該域で実施されたアサリおよびウバガイ稚貝の出現個体の密度分布と, 螺旋捕捉理論より算定された着底率の平面分布を示したものである。更に, 図-16は沿岸方向に平均化された着底率と出現個体密度の岸沖分布を示したものである。これより, ウバガイ稚貝が人工リーフ周辺の遮蔽域を中心に広域的に分布するのに対してアサリ稚貝は人工リーフ背後近傍に限定的に出現し, これらの平面分布パターンの差異は, 本研究で開発された螺旋捕捉理論に基づく着底率においても明確に再現された。

螺旋捕捉理論に基づく着底率より着底個体数や稚貝密度を定量的に評価するためには当該域における浮遊幼生の分布密度を予め調査した上で着底率に乗じることが必要となる。しかしながら, 本手法における着底率は, 人工構造物の設置が浮遊幼生の着底に与える影響を設置前や周辺海域と相対的に評価する場合や, 幼生の着底の有無(本手法に基づく算定結果より, 着底率が限りなくゼロに近い場合には, 浮遊幼生の卓越発生年においても当該域に着底することは困難である)を判断するための貴重な情報を提供することができる。

最後に, 波浪場の解析は平山ら³⁾のブシネスクモデルの提供を受けて実施した。記して謝意を表す。

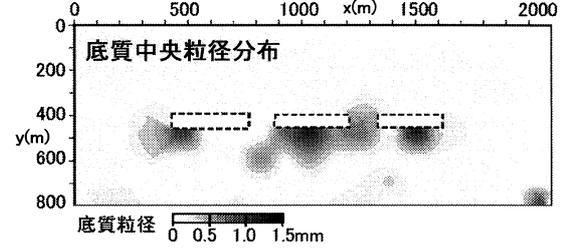
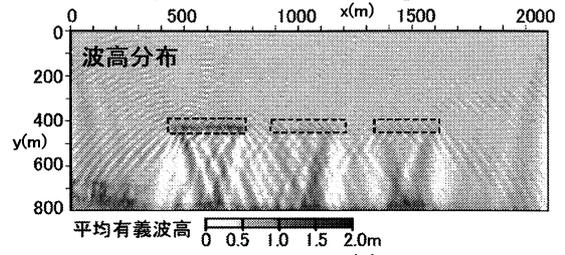


図-14 算出波高分布と底質粒径分布

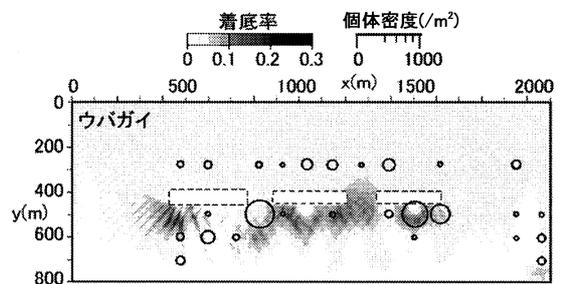
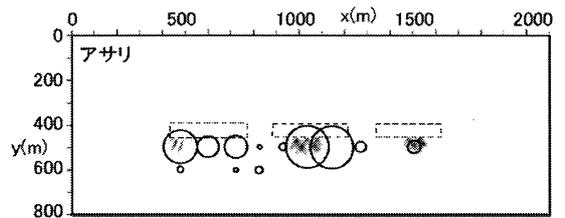


図-15 稚貝出現個体数と着底率分布

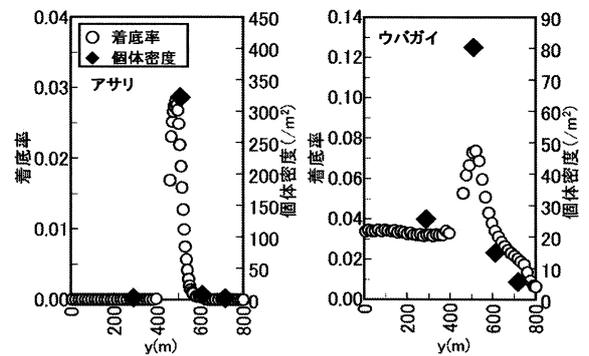


図-16 着底率と稚貝個体数の関係

参考文献

- 1) 瀬戸雅文, 栗山佳丈, 長谷栄一, 小林豊, 荒川久幸: 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, 海洋開発論文集, 第23巻, pp. 453-458, 2007.
- 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) 平山克也, 平石哲也: ブシネスクモデルによる碎波・遡上計算法とその適用性, 海岸工学論文集, 第51巻, pp. 11-15, 2004.