

環境要因を考慮した生活史モデルによるトリガイ資源の動態解析

田 永軍^{†1}, 清水 誠²Analysis of Population Dynamics of the Cockle *Fulvia mutica* Using a Life Cycle Model Incorporating the Environmental FactorsYongjun TIAN^{†1} and Makoto SHIMIZU²

A numerical model of population dynamics of the cockle *Fulvia mutica* in Tokyo Bay was developed, focusing on the effects of environmental factors on survival and growth of the cockle at various life stages. In the model, the life cycle of the cockle was divided into three stages: namely the egg and pelagic larval stage, the juvenile stage and, the adult stage. Effects of wind velocity in the pelagic larval stage, dissolved oxygen and water temperature in the juvenile and adult stages were taken into account, respectively. Simulation for the base situation, in which environment is assumed stable and the stock is affected only by fishing effort, shows that yearly fluctuations in stock abundance are small, while those are large when the effect of wind velocity is involved in the simulation. It suggests that wind velocity at the pelagic larval stage play an important role in the recruitment of the stock. Further, when effects of dissolved oxygen and water temperature were also taken into account, the estimated stock abundance was consistent with the estimation made by DeLury's method. It suggests that the above environmental factors have great influence on the fluctuation of the cockle stock in Tokyo Bay.

Key words: cockle, population dynamics, life cycle model, environmental factor, Tokyo Bay

はじめに

トリガイ *Fulvia mutica* (Reeve) は日本では北海道を除く各地の内湾や内海の水深10~30 mの砂泥底質に多く分布する大型の二枚貝で、産地を問わず量的変動の大きい種として知られている(田・清水, 1997a)。東京湾では横浜市漁業協同組合柴支所所属の貝桁網漁業の重要種であるが、漁獲量は1986年をピークに減少が続き、1990年代に入って、資源が崩壊に瀕しており、その資源動態を解明し、適正な資源管理方策を構築するのが急務とされている(田・清水, 1997a)。

生物資源の変動メカニズムを明らかにするには、資源変動をもたらす要因を同定し、その影響を定量的に評価することが必要である。一方、生物の成長および生残に及ぼす環境の影響については、生物の発育段階つまり生活史段階

によって大きく異なることがよく知られている(Houde, 1987)。従って、生活史段階毎に環境の影響を明らかにした上で、資源変動に及ぼす環境の影響を定量的に評価することが望ましいと考えられる。近年、生物の生活史をいくつかの段階に分け、各発育段階毎の成長と生残に及ぼす物理的・生物的影響を定量化し、対象生物の成長および個体数変動を解く生活史モデル(資源動態モデル)が、マコガレイ、イカナゴ、ウバガイなどの魚介類について提案され、対象生物の資源変動と分布パターンの原因解析または環境要因の影響評価に適用され、資源評価の有効な手法として注目されつつある(Horiya *et al.*, 1991; Kimura *et al.*, 1992; Rose *et al.*, 1996; 田ほか, 1996)。

われわれはこれまでに東京湾柴地先のトリガイについてその成長、成熟、産卵期などの生態特性を明らかにするとともに(田・清水, 1997b)、DeLury法を用いて資源量を推定し、漁獲の影響を把握した(田・清水, 1997c)。推定初期資源量の年変動が大きく、漁獲率は大部分の年に60%を超え、漁獲圧力の大きいことが示されたが(田・清水, 1997c)、漁獲努力の変動幅に比べ漁獲量および資源量の変動がより大きく、その資源変動には漁獲以外に環境要因が関与していることを示唆している。

1999年4月16日受付、1999年6月25日受理

¹中央水産研究所生物生態部

Marine Bioecology Division, National Research Institute of Fisheries Science, Kanazawa-ku, Yokohama 236-8648, Japan

²日本大学生物資源科学部

Department of Marine Science and Resources, College of Bioresource Sciences, Nihon University, Fujisawa, Kanagawa 252-8510, Japan

[†]yjtian@nrifs.affrc.go.jp

瀬戸内海では、夏季の高水温期にトリガイの大量へい死が起こり、大きな被害を受けている(野上ほか, 1981)。東京湾でも夏季底層に高水温・貧酸素と特徴付けられる環境悪化がみられ、底生生物に対する影響が懸念されている(風呂田, 1988)。トリガイの成長には水温が大きく影響を及ぼすことがわかってきたが(Tian and Shimizu, 1998)、その生残に係わる環境の影響は明らかではない。本研究は、トリガイの各生活史段階における環境の影響を解析し、これらの要因を考慮した生活史モデルを構築することによって、トリガイ資源の動態解析を試みることを目的とした。

資料および方法

解析資料

生活史モデルの対象範囲は東京湾柴地先である。漁獲量と漁獲努力量のデータが整理され、DeLury法による資源量推定が行われている1978~1990年を対象期間とした(田・清水, 1997a, 1997c)。環境データについては、神奈川県水産試験場が行った月別浅海定線調査の結果(漁況海況予報事業結果報告書, 測点No. 124, 水深49m)による水温、塩分、溶存酸素(DO)のデータ(田・清水, 1997a, 1997b)と、気象庁刊行の気象庁月報(観測地点横浜)による風速データをそれぞれ集計して用いた。

トリガイの生活史区分

東京湾では、トリガイの主産卵期は3~7月である(田・清水, 1997b)。受精卵はふ化後数日で浮遊幼生となり、着底完了までの期間は20日前後とされている(西広, 1981)。そして満1歳で成熟して資源に加入して漁獲の対象となる(田・清水, 1997b)。以上の生態特性から、モデルではトリガイの生活史を卵・浮遊幼生期、稚貝期、成貝期の3段階に区分した(Fig. 1)。産卵は4月1日に一斉に行われ、30日間の卵・浮遊幼生期を経て着底するものとする。稚貝期は5月から翌年3月までの11か月間で、満1歳から成貝として資源に加入し再生産に寄与するものとする。また、東京湾ではトリガイは3歳以上に生き残る割合が非常に小さいので、寿命を3歳とした(田・清水, 1997b)。

生活史モデルの構造および基本式

トリガイの生活史モデルの構造は殻長と体重の変化を表す成長モデル、個体数の変動を表す資源動態モデル、漁獲過程を表す漁獲モデルおよび再生産過程を表す再生産モデル

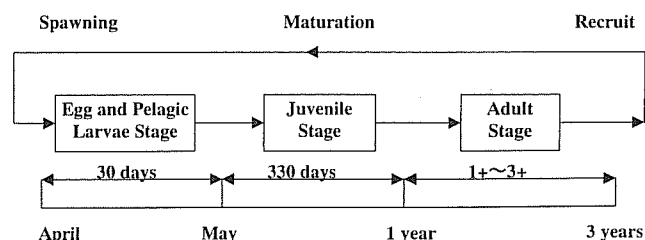


Figure 1. Life cycle of the cockle *Fulvia mutica*.

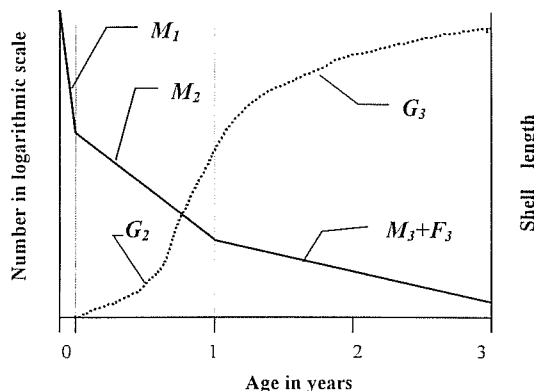


Figure 2. A schematic diagram to show the survival and growth process of the cockle. M and G represent the mortality coefficient and growth coefficient by life stages, respectively. F_3 indicates fishing mortality coefficient in the adult stage.

からなる。生残過程は自然死亡係数 M と漁獲係数 F 、成長過程は成長係数 G によって表される(Fig. 2)。 G と M を環境要因から推定して資源変動に及ぼす環境の影響を評価する。

モデルの基本式は以下の通りである。

$$\text{成長方程式} \quad \frac{dL_{t,j}}{dt} = G_{t,i}(L_{\infty} - L_{t,i}) \quad (1)$$

$$W_{t,i} = aL_{t,i}^b$$

$$\text{資源動態方程式} \quad \frac{dN_{t,j}}{dt} = -(M_{t,i} + F_{t,i})N_{t,i} \quad (2)$$

$$\text{漁獲方程式} \quad \frac{dC_{t,j}}{dt} = F_{t,i}N_{t,i} \quad (3)$$

$$C_t = \sum_{j=1}^3 C_{t,j}$$

$$P_t = \sum_{j=1}^3 C_{t,j}W_{t,j}$$

$$\text{再生産方程式} \quad E_t = \sum_{j=1}^3 N_{t,j}h_{t,j} \quad (4)$$

$$h = f(L)$$

ここで、 L は殻長(cm)、 W は個体重量(g)、 N は資源個体数、 E は総産卵量、 C は漁獲個体数、 P は漁獲重量(kg)である。 t は時刻(年)、 i は生活史区分における発育段階($i=1, 2, 3$)、 j は年級($1 \leq j \leq 3$)をそれぞれ表す。また、 L_{∞} は極限殻長(cm)、 a, b は体重と殻長の関係を決める定数、 G と M はそれぞれ成長係数(year^{-1})と自然死亡係数(year^{-1})で、各生活史段階での環境要因の関数としている。漁獲係数 F (year^{-1})は漁獲努力 X (延べ出船数)と漁具能率から求められる。 h は一個体の抱卵数で、後述

Table 1. Parameters used in the base model in which the impacts of environment were excluded.

Symbol	Definition	Value	Unit	Note
L_{∞}	asymptotic length	96.4	mm	Tian and Shimizu (1997b)
a	correlation constant	2.57×10^{-4}	$\text{g}/\text{mm}^{2.916}$	Tian and Shimizu (1997b)
b	correlation constant	2.916	—	Tian and Shimizu (1997b)
M_{1-3}	natural mortality coefficient	99.3	year^{-1}	\bar{M}_1 (pelagic larvae stage)
		5.1	year^{-1}	\bar{M}_2 (juvenile stage)
		0.8	year^{-1}	\bar{M}_3 (adult stage)
G_{2-3}	growth coefficient	0.082	year^{-1}	Tian and Shimizu (1997b)
q	catchability coefficient	1.65×10^{-3}	$(\text{day} \cdot \text{boat})^{-1}$	Tian and Shimizu (1997c)
F_3	fishing mortality coefficient	1.02	year^{-1}	Tian and Shimizu (1997c)
r	effective spawning rate	0.5	—	

のように殻長の関数で表される。rは有効産卵率（放精率）で、抱卵数のうち受精してふ化する割合である。なお、産卵量の計算については、一般に性比をかけるが、トリガイは雌雄同体であるため1とした。

平衡状態における基本パラメータの設定

トリガイ生活史モデルの安定性およびパラメータの妥当性をみるために、環境の変動がなくかつ漁獲努力を一定と仮定し、自然死亡係数のみを変化させて、20年間繰り返し計算を行い、モデルの挙動について調べた。20年間通して資源量および産卵量の解が変化せずモデルが定常状態に達することを平衡状態とし、これを得るのに用いた基本パラメータはTable 1に示す。モデルは浮遊幼生期と稚貝期の自然死亡係数に高い感度を示し、自然死亡係数の値は種苗放流実験結果（西広, 1980, 1981; 藤原・藤田, 1985）より試算した値を参考に設定した。なお、モデルの平衡状態における初期資源量の再現目標を、実測漁獲量およびDeLury法の推定結果をもとに、柴地先周辺海域全域で150トン或いは300万個体とした（田・清水, 1997a, 1997c）。

成長・生残に及ぼす環境要因

トリガイ生活史モデルでは、成長係数Gと自然死亡係数Mを環境要因の関数として定式化することで、成長・生残に及ぼす環境要因の影響を評価する。各生活史段階での成長・生残に及ぼす環境要因の影響および再生産過程の定式化について以下に述べる。

卵・浮遊幼生期における風の影響

卵・浮遊幼生の生残に及ぼす環境要因として、水温・塩分、流れ、波浪、風などの物理的要因から、餌、捕食生物などの生物的要因まで様々な要因が考えられるが、トリガイの卵・浮遊幼生は沿岸域に受動的に浮遊していることから、流れや波浪による輸送の影響が大きいと考えられる。水温・塩分、DOおよび気象観測データ等を用いて検討したところ、産卵盛期である4月の月平均風速と翌年のCPUEとの間に強い負の相関関係が見られた（Fig. 3）。トリガイの漁獲物組成は1歳年級群に支配されていることから

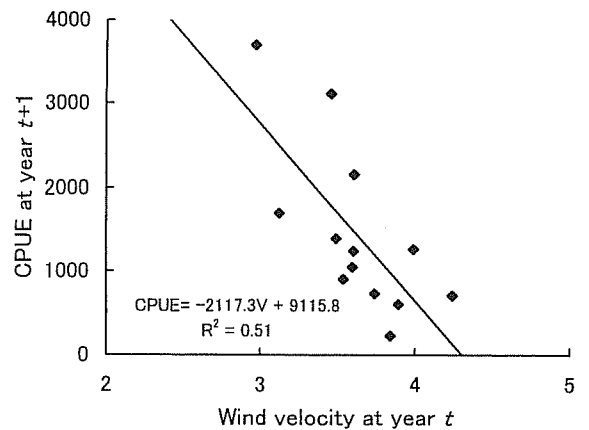


Figure 3. Relationship between CPUE at year $t+1$ in number per boat · day and mean wind velocity (V) in April of year t in m/s.

（田・清水, 1997a）, 浮遊幼生期の風速がトリガイの資源加入に大きく関与していると考えられた。

一方、自然死亡係数Mは一般に（5）式のように、環境が安定している平衡状態における部分 \bar{M} と環境の変動による変動分 ΔM の和として表すことができる。

$$M = \bar{M} + \Delta M \tag{5}$$

ここで、環境要因による ΔM の定式化にあたって、Fig. 3に示すCPUEと4月の平均風速との相関関係を考慮した対数関数を適用することで、浮遊期の死亡係数(M_{10})を推定することとした（Fig. 4）。

$$M_{10} = \bar{M}_1 - \ln\{f(V_t)/f(\bar{V})\} \tag{6}$$

ここで、 \bar{M}_1 と \bar{V} はそれぞれ平衡状態における浮遊期の自然死亡係数（Table 1）と平均風速である。f(V_t)はCPUEとVの相関式（Fig. 3）である。

稚貝と成貝期の生残に及ぼすDOの影響

トリガイが着底して底棲生活に移ると、その生残には水温、塩分、DOなどの物理的環境および餌や捕食生物などの生

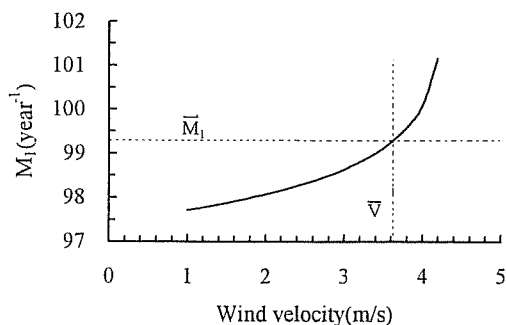


Figure 4. Relationship between natural mortality coefficient in pelagic stage (M_1) and wind velocity in April for *Fulvia mutica*. \bar{M}_1 and \bar{V} represent the value of M_1 and V in the equilibrium state, respectively.

物的環境が大きく影響すると考えられる。トリガイは高水温時に酸素消費量が低下し、死亡率が高くなることが知られている(野上ほか, 1981)。柴地先では、7月から9月にかけて底層水温が20°C以上、DOが3.5 ml/l以下になり、高水温・低酸素の環境特性を示す(Tian and Shimizu, 1998)。また、東京湾では生物相の変化がDOの変化とよく対応することから(清水, 1988)、ここでは底層のDOを指標環境要因として、Fig. 5に示す強制関数から稚貝と成貝の死亡係数を決定するものとした。なお、柴地先では水温とDOが負の相関関係にあることから(Tian and Shimizu, 1998)、間接的ではあるが、低酸素・高水温の影響も含むことになる。

$$M_{2(3)} = \bar{M}_{2(3)} \cdot \exp(1/DO - \bar{D}\bar{O}) \quad (7)$$

ここで、 $M_{2(3)}$ は稚貝期(成貝期)の自然死亡係数、 DO は底層溶存酸素濃度、 $\bar{D}\bar{O}$ はDOのしきい値(3.5 ml/l)、 $\bar{M}_{2(3)}$ は平衡状態における稚貝(成貝)の自然死亡係数である。つまり、 DO が $\bar{D}\bar{O}$ (3.5 ml/l)以下になると、 M が $\bar{M}_{2(3)}$ より指数的に大きくなるとしている。

また、成貝については、延べ出船数を漁獲努力量(田・清水, 1997a)として漁獲の影響を考慮した。

成長に及ぼす水温および加齢の影響

トリガイの成長に及ぼす環境の影響については、貝殻の弾帯受における日輪の解析から水温の影響が最も大きいことが明らかになっている(Tian and Shimizu, 1998)。そこで、水温と弾帯受の日成長速度との間の下記の関係式を用いて、水温(T)から弾帯受の日成長速度(DGR : μm)を求め、それをさらに殻長に変換した(Tian and Shimizu, 1998)。

$$DGR = -0.0078(T - 20.532)^2 + 7.216 \quad (8)$$

また、成貝については、水温以外に、成熟・産卵、加齢による影響が見られるので(田・清水, 1997b; Tian and Shimizu, 1998)、稚貝期より弾帯受の日成長速度が

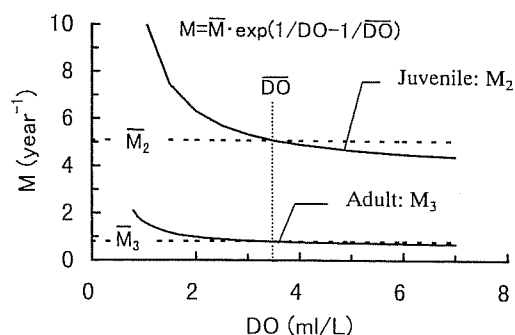


Figure 5. Relationship between natural mortality coefficient (M) and dissolved oxygen (DO) by life stage for *Fulvia mutica*. \bar{M} and $\bar{D}\bar{O}$ represent the value of M and DO in the equilibrium state, respectively.

0.0833 $\mu\text{m}/\text{月}$ (弾帯受の日成長速度は1歳の平均7 μm から3歳の平均5 μm に低下する)の割合で小さく成熟・産卵等の生理的要因による成長への影響を考慮した。

一個体の抱卵数

抱卵数は一般に体重または体長に依存するが、東京湾のトリガイについては知見がなく、抱卵数と殻長との関係が明らかにされていない。ここでは、京都府産母貝を用いて人工種苗生産実験を行った西広(1980, 1981)と藤原・藤田(1985)のデータより得られた下記の試算式を適用した。

$$h = 2.75 \times 10^4 \times L - 1.13 \times 10^6 \quad (9)$$

h は抱卵数、 L は殻長(mm)である。これによると、1~2歳で殻長60~80 mmのトリガイの抱卵数は50~110 粒となる。

結果

各生活史段階における漁獲および環境の影響を見るために、1978~1990年を対象期間に以下の4ケースの計算を行った(Table 2)。

ケース1は環境の変動がなく、成貝期における漁獲の影響のみを考慮した場合である。ケース2は、漁獲に加えて

Table 2. Conditions for model runs.

Case	Environmental impacts			
	FE	WV	DO	WT
1	+	-	-	-
2	+	+	-	-
3	+	+	+	-
4	+	+	+	+

+: Impact was included. -: Impact was excluded. FE: Fishing Effort. WV: Wind Velocity. DO: Dissolved Oxygen. WT: Water Temperature.

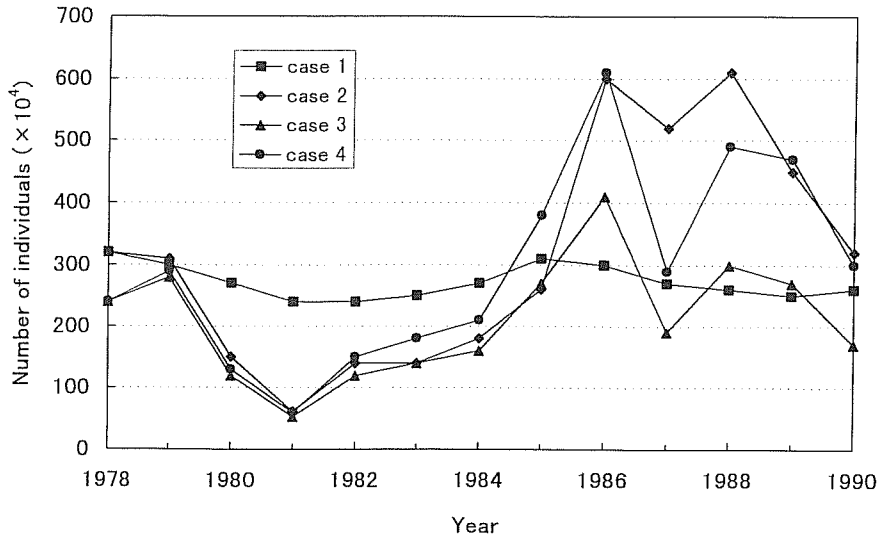


Figure 6. The estimated population size by case for *Fulvia mutica* from 1978 to 1990 in Tokyo Bay.

さらに浮遊期の環境変動、つまり風の影響を考慮したものである。ケース3は環境の影響としてさらに稚貝期と成貝期の生残における溶存酸素の影響を考慮したものである。そして、ケース4はケース3にさらに成長に及ぼす水温および加齢の影響を考慮したものである。このようにケース4は、成長および生残に及ぼす環境要因ならびに漁獲の影響をすべて考慮し、現況のトリガイの資源変動の再現を目標としている。

Fig. 6に4ケースによる推定初期資源量の経年変化をまとめた。モデルでは、稚貝・成貝の月別資源個体数および資源重量等を生残履歴として出力しているが、ここでの初期資源量は漁獲開始直前の4月における成貝(1+~3+)の個体数で表されている。これを見ると、環境の変動がなく、漁獲の影響のみを考慮したケース1では、毎年の推定初期資源量が240~320万個体となり、多い年の資源量は少ない年の1.3倍しかなく、年変動が非常に小さい。これはトリガイの資源変動に及ぼす漁獲の影響が小さいことを示している。これに対し、浮遊幼生期における風の影響を考慮したケース2では、推定初期資源量が60~610万個体となり、多い年は少ない年の10倍大きく、浮遊期の風がトリガイの資源加入に大きな影響を与えていることを示している。環境の影響としてさらに、稚貝期と成貝期におけるDOを考慮したケース3では、毎年の推定初期資源量は大きく変動するが、夏季の低酸素期に死亡が大きくなるので、資源量の変動幅がケース2に比べて小さくなっている。そして、さらに成長に及ぼす水温および加齢の影響を考慮したケース4では、推定初期資源量の変動が再び大きくなり、ケース2と同程度の10倍の変動幅を示している。これは、水温および加齢による成長への影響が、抱卵数の違いをもたらし、資源量の変動を大きくしたものと考えられる。

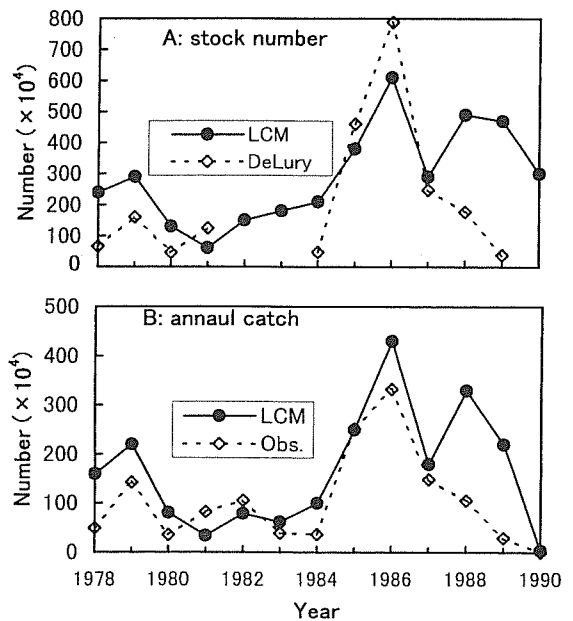


Figure 7. Verification of the Life cycle model (LCM). (A) Comparison of estimated stock numbers between LCM and DeLury's method. (B) Comparison of the catch between LCM and observation.

成貝期における漁獲の影響のみを考慮したケース1に比べ、各生活史段階における環境の影響を考慮したケース2~ケース4の推定初期資源量はいずれも大きく変動し、漁獲よりも環境の変動がトリガイの資源に大きく影響することを示している。

Fig. 7は生活史モデル(ケース4)による推定初期資源量とDeLuryによる推定結果(田・清水, 1997c)および、実際の漁獲努力からモデルによって計算された漁獲量と実測

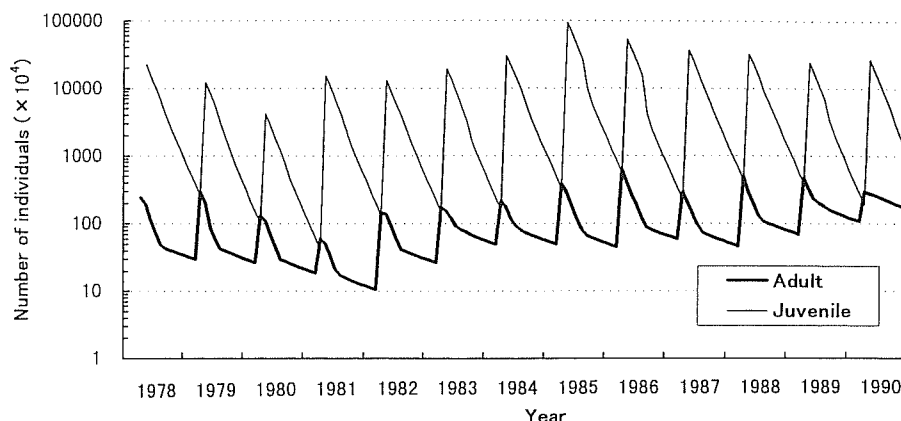


Figure 8. Monthly change in estimated adult and juvenile population size for *Fulvia mutica* from Apr. 1978 to Dec. 1990 in Tokyo Bay.

の漁獲量 (田・清水, 1997a) とをそれぞれ比較したものである。1988年以後の2ないし3か年について、生活史モデルの結果とDeLury法の結果または実測漁獲量との間に開きが見られるが、全体的によく一致した傾向を示している。なお、ケース2とケース3は資源量レベルが低い1984年までにはケース4と大きく違わないが、資源量レベルが高く変動も激しい1985~1987年の間には、ケース4に比べてモデルの再現性が悪い。以上から、ケース4はトリガイ資源の変動を概ね再現していると考えられ、漁獲以外に浮遊期の風速、水温、DOなどの環境要因がトリガイの資源変動に大きく関与していることが解析結果から強く示唆された。

Fig. 8にケース4による稚貝と成貝の個体数の経月変化を示した。稚貝は5月に着底してから翌年4月に資源に加入するまで大きく減少する。特に高水温・低酸素で特徴づけられる7~9月の間には減少が激しい。一方、成貝は4~8月に漁獲の影響で大きく減少するが、その後自然死亡のみの減少になるので、個体数の減少が緩やかになる。漁獲開始直前の4月での成貝の推定年級構造 (Fig. 9) を見ると、1歳年級群 (資源加入量) の割合は63~94%で多くの年で80%以上で、3歳年級群の割合は多くの年で2%以下であった。トリガイの資源変動が加入量に大きく依存するこのような構造は、1歳年級が支配的であるという漁獲物組成の解析結果 (田・清水, 1997a) とよく一致する。

考察

トリガイの生残に及ぼす環境の影響

生物資源の変動には、物理的・生物的要因および漁獲の影響が関与しているが、小卵・多産型の繁殖様式をとるイワシ類などの多獲性浮魚類およびウバガイなどの二枚貝にみられる大きい年級変動は、特に生活史初期の減耗過程によって決まることが広く知られている (Houde, 1987; 中村 1991; 中田, 1991; 銭谷, 1994)。トリガイについては4月の

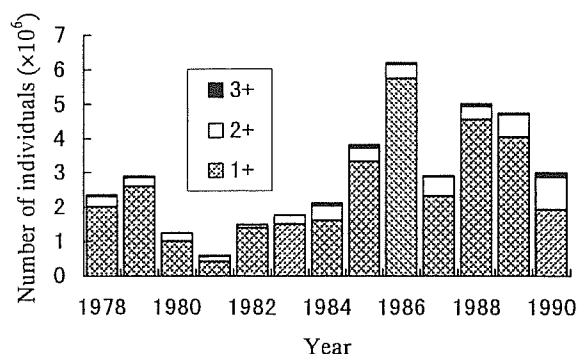


Figure 9. The estimated population size with age composition for *Fulvia mutica* from 1978 to 1990 in Tokyo Bay.

平均風速と翌年のCPUEとの間に負の相関 (Fig. 3) がみられることから、浮遊幼生期の風の強さがトリガイの資源加入に大きな影響を与えることが示唆された。風が卵・仔稚魚の生残に深く関与していることはイカナゴ、マダイなどの多くの魚介類について報告されているが、吹送流による輸送の影響や沿岸湧昇・鉛直混合による餌供給の影響などそのメカニズムは様々である (中田, 1991)。東京湾柴地先では、4月の平均風速が3~4 m/sで、最大風速は11~16 m/sを示し、北風が卓越している。東京湾では、北寄りの風が強いと吹送流が発達し、上層では湾外に向かう強い流れが形成される (宇野木, 1993)。トリガイは水深10~30 mの沿岸域に生息し、浮遊幼生は表層に浮遊していることから、強い北風による吹送流が浮遊幼生の減耗を大きくしたと推察される。ウバガイとアサリについても流れによる輸送の影響が指摘されている (中村, 1991; 西沢ほか, 1995)。

生活史モデルより卵・浮遊幼生の生残率は0.01~0.08%と推定され (Fig. 10)、風の影響によって浮遊幼生期の生残率に約8倍の差が生じている。これは浮遊幼生期の生残率が0.001~0.01%のレベルと見積もられている福島磯部産

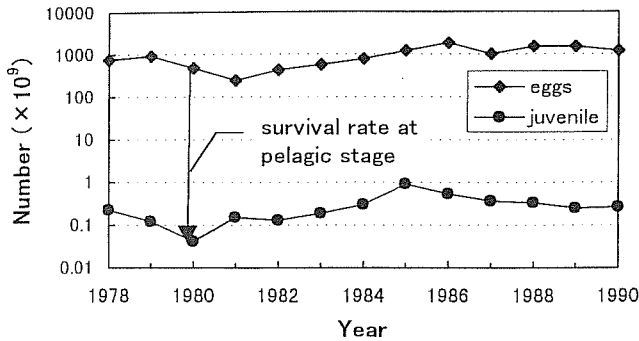


Figure 10. The estimated abundance of egg-laying and number of juvenile settled on the sea bed for *Fulvia mutica* from 1978 to 1990 in Tokyo Bay.

のウバガイに比べ (佐々木, 1993), 生残率の絶対値は大きいものの, その変動幅はほぼ同程度である. なお, モデルでは便宜的に卵・浮遊幼生期を30日間としているが, 実際のトリガイの産卵期は4~7月と長い (田・清水, 1997b). そのため着底完了まで風や被食などの多くの環境要因の影響を受け, また時期によって影響の受け方が異なることも考えられる.

一方, モデルでは着底後の生残を左右する指標環境要因が稚貝期と成貝期を通してDOであるとし, 特に夏季にみられる高水温・低酸素の影響を評価した. 実験ではトリガイの酸素消費量は水温24°C以上で急激に減少する (野上ほか, 1981). DOが3m//lを切ると, ベントスの種数や生息密度が著しく減少することが一般に知られており (今林, 1998), 東京湾ではDOが生物相の変化によく対応していると指摘されている (清水, 1988). 柴地先では, 7~9月にかけて平均DOが3.5m//l以下になるうえ, 平均水温が最高25°C近くに達するので, トリガイの生残に大きな影響を及ぼすと思われる. 瀬戸内海で夏季にみられるトリガイの大量へい死は高水温・低酸素によるものとされている (野上ほか, 1981). なお, モデルでは着底から1歳の加入までの11カ月を稚貝期としているが, 着底時の殻長は1mm未満であるのに対し, 加入時に約60mmになるので, 初期稚貝と後期稚貝に対して影響する環境要因およびその程度は異なると思われる. ウバガイの年級群強度は着底後半年間の初期減耗によって決まることが報告されている (中村, 1991; 佐々木, 1993). しかし, トリガイについては着底後の初期稚貝の減耗に関する知見がなく, モデルで生活史を細区分することができなかつた. また, 宮津湾に放流したトリガイ稚貝の減耗にヒトデ類による捕食および桁網曳網の影響が指摘されている (内野ほか, 1991, 1992) が, 東京湾では捕食生物の量および餌の量の把握が難しく, モデルでは全生活史段階を通じてこういった生物的要因の影響を考慮しなかつた. できるだけ多くの要因を考慮することおよび生活史区分を細かくすることが望ましいが, これ

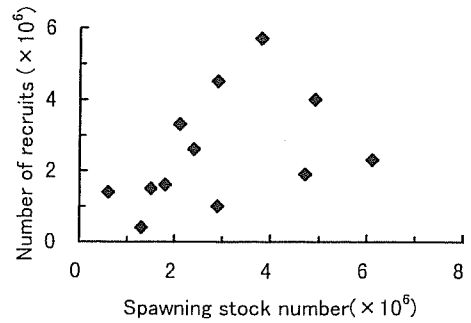


Figure 11. Estimated relationship between recruits and stock size.

には各生活史段階における環境の影響を定量的に把握できることが前提であろう.

生活史モデルの実用性と限界

生活史モデルを構築することによって, 浮遊幼生期における風, 稚貝・成貝期における水温・DO等の環境要因がトリガイの資源変動に与える影響を定量的かつ総合的に評価することができ, トリガイの資源変動のメカニズムを解明する重要な手がかりが得られたと考えられる. また, トリガイへの適用例で明らかになったように, 生活史モデルにより環境の変動に対する対象資源の応答を検討することができるだけでなく, 資源量, 稚貝着底量, 加入量, 産卵量などの詳細な資源学的情報が得られ, 漁獲量および漁獲努力のみを考慮する資源評価手法 (石井, 1983) に比べ, 年級変動の大きい資源の評価および管理に有効な手法となると考えられる.

トリガイの資源構造は1歳年級群つまり加入量に大きく依存することから (Fig. 9), 安定な加入量を確保することが本種の資源管理を実施する上で重要であろう. Fig. 11に4月における産卵資源量と翌年の1歳年級群の加入量との関係を示した. 加入量は産卵資源量の大きさよりも加入までの生残によって決まることがわかる. 近年再生産情報を重視するSPR (Spawning per Recruit) 型の管理方針が提唱されているが (松宮, 1997), 一般的に産卵量などの再生産情報を定量的に求めることは難しい. 生活史モデルによって得られる産卵量, 加入量などの情報はSPR型の管理手法にも有効であろう.

また, 生活史モデルは過去の資源変動を再現するだけでなく, 予想される環境変動を条件に, 将来の資源変動および期待可能な漁獲量を予測することが可能である. これまでに, 埋め立て等の環境変化を考慮したマコガレイの生活史モデル (Horiya *et al.*, 1991) や, 発電所の港湾の設置の影響を定量的に評価したウバガイの生活史モデル (田ほか, 1996) や, 風による仔魚輸送および成魚による仔魚の共食の影響を考慮したイカナゴの個体群モデル (Kimura *et al.*, 1992) や, スズキ類の2種の淡水魚の捕食-被食関係

に着目した生活史モデル (Rose *et al.*, 1996) など、多くの魚種について試みされている。これらの例に共通する特徴は、再生産過程および各生活史段階での環境の影響を考慮することによって、対象資源に与える環境の影響を解明しようとするものである。

一方、トリガイ生活史モデルによる1988年以後の推定初期資源量はDeLury法の推定結果と一致しなかった大きな原因は1987年4月の低い平均風速によると考えられる (Fig. 7)。1987年4月の平均風速は3.49 m/sで、モデルが平衡状態とする時の風速 (3.63 m/s) より約4%小さいだけであるが、浮遊幼生期の自然死亡係数は風速に対して対数関数的に変化するので、推定自然死亡係数は平衡状態に比べて約20%小さくなる (Fig. 3)。生活史モデルは浮遊幼生期の自然死亡係数に対して非常に敏感であるため、1987年での浮遊幼生期の自然死亡係数の過小推定が、翌年の大きい加入量をもたらしたと考えられる。このように、環境要因の定式化の手法と精度は生活史モデルの精度を大きく左右する。また上述したように、特に初期生活史段階での生残・成長に及ぼす物理的・生物的環境要因の抽出の難しさも生活史モデルの適用を困難にしているといえる。

謝 辞

本研究のとりまとめにあたり、有益な御助言とご校閲をいただいた東京大学海洋研究所中田英昭助教授および中央水産研究所数理生態研究室赤嶺達郎室長に深謝する。また、トリガイの再生産関係の定式化について貴重な助言をいただいた京都府立海洋センターの西広富夫氏および、適切なお意見をいただいた匿名の査読者の方々に心より御礼を申し上げる。

引用文献

藤原正夢・藤田真吾 (1985) 海上砂床飼育によるトリガイ稚貝の中間育成と母貝養成。京都府立海洋センター研報, **9**, 59-66。
 風呂田利夫 (1988) 東京湾における貧酸素水の底生・付着動物群集に与える影響について。沿岸海洋研究ノート, **25**, 104-112。
 Horiya, K., T. Hirano, M. Hosoda and T. Hirano (1991) Evaluating method of the marine environmental capacity for coastal fisheries and its application to Osaka Bay. Marine Pollution Bulletin, **23**, 253-257。
 Houde, E.D. (1987) Fish early life dynamics and recruitment variability. Am. Fish. Soc. Symp., **2**, 17-29。
 今林博道 (1998) 貧酸素下のベントスの生残戦略。月刊海洋, **30**, 125-132。

石井丈夫 (1983) 水産資源の解析と評価: その手法と適用例, 恒星社厚生閣, 東京, 129pp。
 Kimura, S., M. Kishi, H. Nakata and Y. Yamashita (1992) A numerical analysis of population dynamics of the sand lance (*Ammodytes personatus*) in the eastern Seto Inland Sea, Japan. Fish. Oceanogr., **1**, 321-332。
 松宮義晴 (1997) 加入乱獲回避のための水産資源の管理各論。水産海洋研究, **61**, 168-178。
 中村義治 (1991) 沿岸域の水理環境とウバガイの漁場形成機構に関する研究。福島水試研報, **7**, 1-118。
 中田英昭 (1991) 仔稚魚の輸送・生残・加入に係わる沿岸海洋過程。沿岸海洋研究ノート, **28**, 195-220。
 西広富夫 (1980) トリガイの人工採苗に関する研究-1: 産卵誘発と初期発生。京都府立海洋センター研報, **4**, 13-17。
 西広富夫 (1981) トリガイの人工採苗と放流稚貝の成長について。栽培技研, **10**, 1-12。
 西沢 正・日向野純也・田口浩一・伊藤 寛 (1995) 三河湾におけるアサリ稚貝の分布量と底質および流れとの関係。水産工学, **32**, 137-143。
 野上和彦・梅沢 敏・坂口清次・福原 修 (1981) トリガイ *Fulvia mutica* (Reeve) の酸素消費量と高水温期におけるへい死との関係について。南西水研研報, **13**, 19-28。
 Rose, K.A., J.A. Tyler, D. Singh Dermot and E.S. Rutherford (1996) Multi-species modeling of fish population. In: Computers in Fisheries Research, ed. B. A. Mergrey and E. Moksness, Chapman and Hall, London, 194-222 pp。
 佐々木浩一 (1993) ウバガイ (ホッキガイ) の生態と資源, (社) 日本水産資源保護協会, 東京, 32-53 pp。
 清水 誠 (1988) 東京湾内湾における底棲魚介類の分布。沿岸海洋研究ノート, **25**, 96-103。
 田 永軍・大島 巖・高橋美昭・都築 進・広松和親 (1996) ホッキガイ生活史モデルによる港湾施設設置の影響評価。海岸工学論文集, **43**, 1066-1070。
 田 永軍・清水 誠 (1997a) 東京湾におけるトリガイの漁獲量変動と個体群構造。日本誌, **63**, 353-360。
 田 永軍・清水 誠 (1997b) 東京湾におけるトリガイの成長, 成熟と産卵期。日本誌, **63**, 361-369。
 田 永軍・清水 誠 (1997c) 東京湾柴地先におけるトリガイの資源量推定と評価。日本誌, **63**, 542-548。
 Tian, Y. and M. Shimizu (1998) Hatch dates and growth rates of the cockle *Fulvia mutica* estimated from daily growth lines in chondrophore in Tokyo Bay. Fisheries Sci., **64**, 251-258。
 内野 憲・辻 秀一・道家章生・船田秀之助 (1991) 宮津湾におけるトリガイの減耗過程。日本海ブロック試験研究集録, **23**, 73-81。
 内野 憲・辻 秀一・道家章生・井谷匡志・船田秀之助 (1992) 宮津湾におけるヒトデ類3種によるトリガイの捕食とトリガイ種苗の放流について。京都府立海洋センター研報, **14**, 7-13。
 宇野木早苗 (1993) 沿岸の海洋物理学。東海大学出版社, 東京, 444-476 pp。
 銭谷 弘 (1994) 北大西洋におけるマイワシ。魚類の初期減耗研究, 田中克・渡邊良朗編, 恒星社厚生閣, 東京, 97-108 pp。