

## 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

阿保勝之<sup>†1</sup>, 杜多 哲<sup>2</sup>

### Evaluation Model of Farming Density of Japanese Pearl Oyster, *Pinctada fucata martensi*, Based on Physiology and Food Environment

Katsuyuki ABO,<sup>†1</sup> Satoru TODA<sup>2</sup>

A numerical model, combined by pearl oyster physiology submodel (POPS) and food density dynamics submodel (FDDS), was developed to evaluate the farming density of pearl oysters. POPS describes relationships between physiological parameters (assimilation rate, respiratory rate, growth rate and development of reproductive system) and environmental parameters (temperature, salinity and food density). Food density (as chlorophyll *a*) of FDDS is determined by the balance among the phytoplankton growth, filtration of pearl oysters and outflow by water exchange. We applied this model to Gokasho Bay, central Japan, and simulated the food density and growth of pearl oysters associated with change in the farming density. The calculated food density and growth rate of pearl oyster were higher when the farming density was lower, while the food density and the growth rate were lower when the farming density was higher. Thus, the filtration intensified by overcrowded pearl oysters have a possible impact on the planktonic ecosystem in the farming grounds and then restrains the growth of the pearl oysters. This model also suggested that the present farming density of the pearl oysters is appropriate under the food condition of their habitat in Gokasho Bay.

**Key words:** pearl oyster, *Pinctada fucata martensi*, modeling, physiology, food environment, farming density, Gokasho Bay

#### はじめに

真珠養殖場においては、過密養殖に伴う漁場老化や養殖貝の成長・活力の低下などが大きな問題となっている。1996年（平成8年）には、アコヤガイの貝柱の赤変を伴う大量へい死が顕在化した。当初、過密養殖も大量へい死の原因の一つに考えられたが、その後の研究の結果、大量へい死の原因は感染症であることが明らかにされた（黒川ほか、1999）。しかし、過密養殖による餌不足や活力低下は、大量へい死の直接的な原因ではないとしても、病気蔓延の間接的な原因となり得ることが危惧されており、それぞれの養殖場においてアコヤガイの適正養殖密度を科学的に求める必要性が高まっている。過密養殖が行われている漁場では、餌となる植物プランクトンの量が少なくアコヤガイの

成長が劣ることが知られており（関、1972），漁場の環境収容力を解明し適正な養殖管理を行うためには漁場の餌料環境に関する知見が重要であることが指摘されている（沼口、1996）。つまり、適正養殖密度を考える場合には、餌料環境が最も基本的であり重要であると考えられる。そこで、本研究では「養殖対象種の正常な生物生産を保証する生物餌料供給」を適正養殖密度決定のための視点として考え、餌料環境を基本にした適正養殖密度算出のためのアコヤガイ養殖密度評価モデルを開発した。

このモデルは、アコヤガイ生理サブモデルと餌料動態サブモデルから成る。アコヤガイ生理サブモデルでは、過去の知見を整理してアコヤガイの生理活動を水温、塩分や餌密度などの環境要素の関数として数式化した。餌料動態サブモデルでは、餌密度（植物プランクトン密度）の時間変化が植物プランクトンの増殖、アコヤガイによる摂餌、海水交換による流出のバランスによって決まると仮定してモデルを作成した。さらに、養殖密度評価モデルを三重県五ヶ所湾の真珠養殖場に適用した。現地調査から海水交換および植物プランクトンの増殖に関するパラメーターを求め、養殖密度を変化させたときの餌密度とアコヤガイ成長

2001年6月18日受付、2001年9月21日受理

<sup>†</sup> 水産総合センター養殖研究所

National Research Institute of Aquaculture, Fisheries Research Agency,  
Mie 516-0193, Japan

<sup>‡</sup> 水産総合センター日本海区水産研究所

Japan Sea National Fisheries Research Institute, Fisheries Research  
Agency, Niigata 951-8121, Japan

<sup>†</sup> E-mail: abo@fra.affrc.go.jp

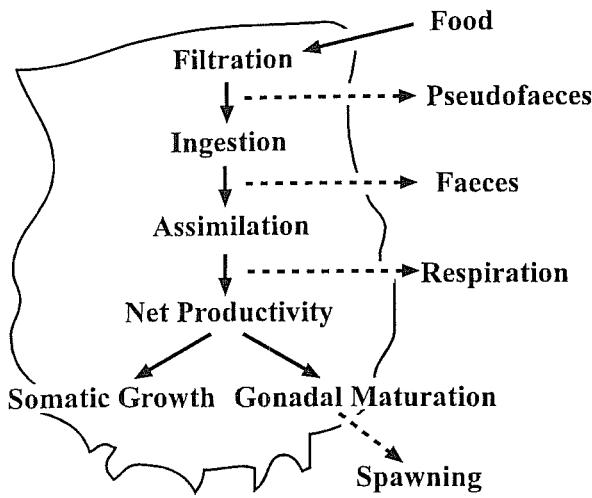


Figure 1. Schematic view of energy flow in pearl oyster.

Table 1. Conversion factors for caloric unit.

Caloric equivalent for oyster tissue	6.1 (kcal/g)*
Caloric equivalent for phytoplankton (diatom)	3.34 (kcal/g)**
Caloric equivalent for respiration	3.4 (cal/mgO <sub>2</sub> )*
Ratio of chlorophyll for phytoplankton (diatom)	1/250**

\* Powell *et al.*, 1992, \*\* Tanaka, 1997

量の変化を試算した。これにより、養殖密度が餌料環境およびアコヤガイの成長に及ぼす影響を検討して養殖密度の評価を行った。

#### 養殖密度評価モデル

##### 1. アコヤガイ生理サブモデル

**1-1. 生理サブモデルの基礎式** アコヤガイのエネルギー収支（カロリー単位）に着目し、アコヤガイの生理サブモデルを作成した。モデル作成にあたっては、同じ二枚貝であるカキを対象としたモデル (Powell *et al.*, 1992) を参考にした。アコヤガイが取り込んだ餌料は一部が擬糞、糞として排出され、残りが同化される。このうち呼吸に使われた残りが純生産となり成長および成熟にエネルギーが使われる (Fig. 1)。Table 1に各エネルギーの換算係数を示す。各カロリー当量は季節や環境条件により変動することが予想される。しかし、現時点ではそれらの変動をモデルへ組み込むだけの知見は整っていないので、本モデルでは平均的な値としてこの換算係数を使用した。また、現場調査における簡便性を考えて、餌密度を表す指標としてはクロロフィル量を用いた。

アコヤガイの純生産量 (NP) は同化量 (A) と呼吸量 (R) の差として表せる。純生産量は体組織 (s) と再生産 (生殖腺) 組織 (g) の増加および産卵・放精 (E) に (1-r) : r の割

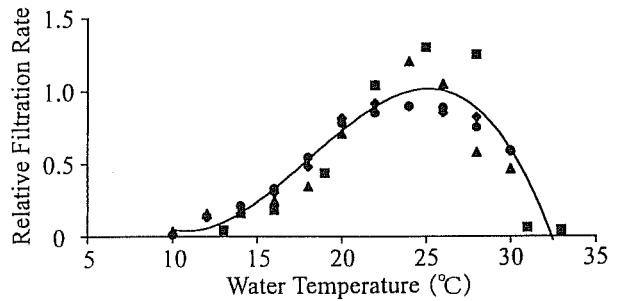


Figure 2. Relation between relative filtration rate of pearl oyster and water temperature. Solid triangles, solid diamonds and solid circles represent 2, 3 and 4 year pearl oyster, respectively (Miyauchi, 1962). Solid squares represent 3 year pearl oyster (Numaguchi, 1994). The curve indicates the empirical relationship [relative filtration rate=2.568-0.5451·Temp (°C)+0.03597Temp<sup>2</sup>-0.000667·Temp<sup>3</sup> (10.9<T<32.2), relative filtration=0 (T<10.9, T>32.2)].

合で分配されると仮定すると次式が得られる。ただし、Wはアコヤガイの重量。

$$A - R = NP = (1-r)NP + rNP = ds/dt + dg/dt + E = dW/dt + E \quad (1)$$

この式で、同化量 A、呼吸量 R、再生産への分配率 r、産卵条件を与えれば、アコヤガイの成長量  $\Delta W$  を求めることができる。

**1-2. 同化量** アコヤガイが餌を摂取する量はろ水量 Fと餌密度 Cによって決まる。さらに同化効率を e とすると同化量 (A) はこれらの積で与えられる。

$$A = e \cdot F \cdot C = e \cdot f_T(T) \cdot f_S(S) \cdot f_W(W) \cdot C \quad (2)$$

ここで、 $f_T(T)$  および  $f_S(S)$  は、それぞれ水温と塩分の影響を表す最大値 1 の無次元の関数であり、 $f_W(W)$  は最適な水温と塩分のもとでアコヤガイの大きさによって決まるろ水量である。それぞれの関数をアコヤガイの飼育実験に関する既存の文献を利用して決定した。まず、水温の影響について考える。既存の研究のうち、水温を広範囲で変化させてろ水量を測定したものとしては、宮内 (1962), 沼口 (1994) の研究がある。これらの文献値を用いて水温の影響についての関数  $f_T(T)$  を決定した。それぞれの測定結果によれば、貝の年齢 (2~4年貝) に関わらず水温に対するろ水量の変化傾向はよく似ている。ただし、その絶対値は大きく異なっているので、それぞれの実験結果について 10°C から 33°C の間での平均ろ水量で除して測定値を無次元化した後に最小二乗法により 3 次式をあてはめた。さらに、3 次式の極大値で除して最大ろ水量が 1 になるように調整して次式が得られた (Fig. 2)。

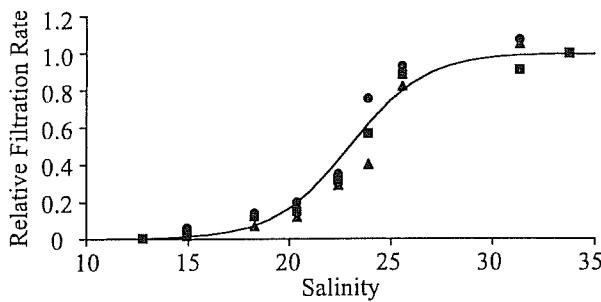


Figure 3. Relation between relative filtration rate of pearl oyster and salinity. Solid triangles, solid circles and solid squares represent 2, 3 and 4 year pearl oyster, respectively (Miyauchi, 1962). The curve indicates the empirical relationship [relative filtration rate=1/(1+exp(-0.5353(Salinity-23)))].

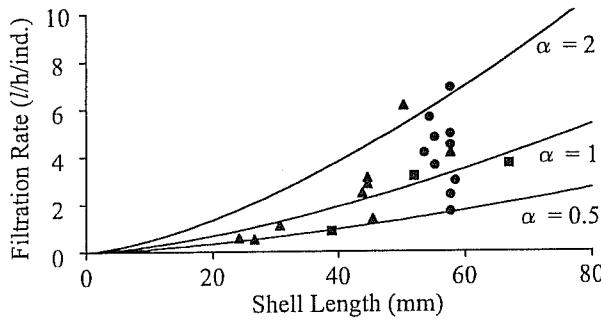


Figure 4. Relation between filtration rate and shell length of pearl oyster. Solid triangles represent 2, 3 and 4 year pearl oyster (Miyauchi, 1962). Solid circles and solid squares represent data measured by indirect method and direct method, respectively (Tsujii and Ohnishi, 1957). The curves indicate the empirical relationship [filtration rate (l/h/ind.)=0.0075 $\alpha\cdot$ length (mm) $^{1.5}$ ].  $\alpha$  represents a parameter of filtration rate. The figure shows high gear ( $\alpha=2$ ), low gear ( $\alpha=0.5$ ) and the intermediate ( $\alpha=1$ ) curves.

$$f_T(T) = 2.568 - 0.5451T + 0.03597T^2 - 0.000667T^3 \quad (10.9 \leq T \leq 32.2)$$

$$= 0 \quad (T < 10.9, T > 32.2) \quad (3)$$

つぎに、宮内(1962)の実験結果を用いて塩分(比重)の影響についての関数  $f_S(S)$  を決定した。この実験結果では、貝の年齢に関わらず、比重( $\sigma_{15}$ )が20以上ではほとんど影響がなく20以下になると急にろ水量が少なくなっている。実験結果から比重を塩分に換算し、さらに水温の影響の場合と同様に無次元化した後、シグモイド曲線をあてはめて次式を得た(Fig. 3)。

$$f_S(S) = 1/(1+\exp(-0.5353229(S-23))) \quad (4)$$

大きさの影響については、宮内(1962)、辻井・大西(1957)の実験結果を用いて関数  $f_W(W)$  を決定した。Fig. 4

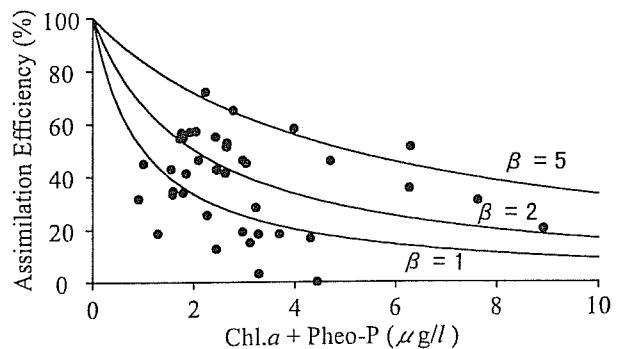


Figure 5. Relation between assimilation efficiency of pearl oyster and food concentration (Itoh, 1978b). The curves indicate the empirical relationship [assimilation efficiency=  $\beta/(\beta+\text{food conc.}(\mu\text{g/l}))$ ].  $\beta$  represents a parameter of assimilation efficiency. The figure shows the curves in the cases of  $\beta=1, 2$  and  $5$ .

は、殻長とろ水量の関係を表したものである。ただし、ろ水量は式(3)を用いて25°Cの値に換算してある。実験値は大きくばらついており実験条件や測定方法による影響が大きいことを示している。Powell *et al.* (1992)は数多くの種類の二枚貝の殻長とろ水量の関係を検討し、2つの曲線(hight gear, low gear)で表されることを示した。これらの曲線および測定値の中間を通る曲線を次式で近似した。

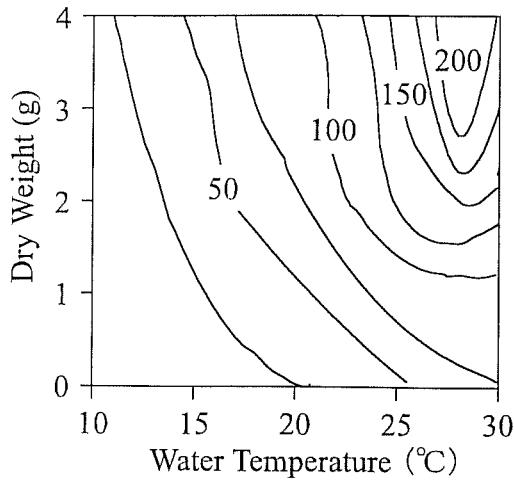
$$f_W(L) = 0.0075\alpha L^{1.5} \quad (5)$$

ただし、Lは殻長(mm),  $f_W(L)$ はろ水量(l/h/ind.)である。Fig. 4にはhigh gear( $\alpha=2$ ), low gear( $\alpha=0.5$ )およびその中間を通る曲線( $\alpha=1$ )を示した。アコヤガイ生理サブモデルの計算に際しては $\alpha$ の値を調節し、アコヤガイの成長を最もよく再現する値を用いた。さらに殻長と乾燥重量  $W_D$ (g)の関係を用いると、ろ水量  $f_W(W_D)$ (l/h/ind.)は以下のようになる。

$$f_W(W_D) = 2.11\alpha W_D^{0.4513} \quad (6)$$

最後に、同化効率について考える。二枚貝の同化効率は種によって大きく異なり、また同種であっても餌粒子の質によって異なる(山室, 1992)。伊藤(1978b)は餌料中および糞中の有機物含量を測定し同化効率を求めており、このときの同化効率と餌密度との関係は大きくばらついているが、餌密度が高いと同化効率が低い傾向がある(Fig. 5)。この結果は、餌密度が高くなるにつれ *Mytilus* の同化効率が低くなるとした Widdows and Bayne (1971) および Widdows (1978) の結果と一致している。本モデルでは、先の $\alpha$ と同様にパラメータ  $\beta$ を導入して、同化効率を次式で表した。

$$e = \beta/(\beta+C) \quad (7)$$



**Figure 6.** Respiration rate of pearl oyster as related with water temperature and dry weight of oyster tissue (Itoh 1976, 1978a). Numerals in the figure indicate the respiration rate ( $\mu\text{gO}_2/\text{h}$ ).

ただし,  $e$ は同化効率,  $C$ は餌密度である。Fig. 5には,  $\beta=1, 2, 5$ の場合を示してある。

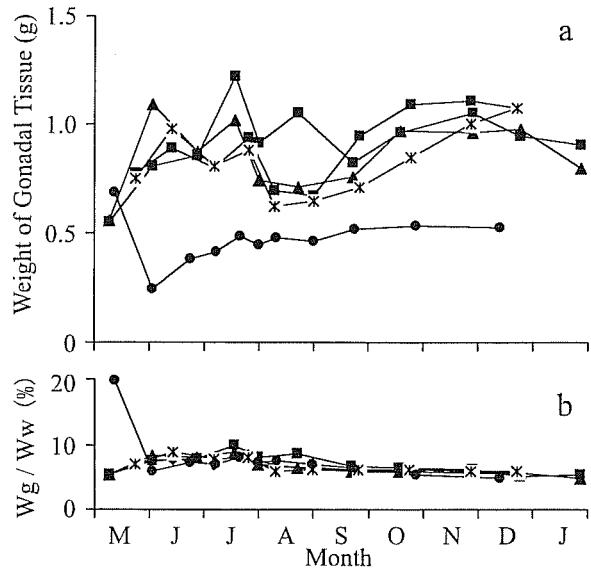
**1-3. 呼吸量** 伊藤(1976, 1978a)は、アコヤガイの特定個体の酸素消費量を年間を通して測定した。これらの結果に基づき、水温と貝の大きさ(乾燥肉重量)に対して呼吸量を等値線として図示した(Fig. 6)。この結果を用いて、呼吸量(エネルギー消費量)を表す式を求めた。一般に標準代謝量は体重の $3/4$ 乗に比例することが多くの動物で知られているので、呼吸量が水温と乾燥肉重量の $3/4$ 乗の関数であると仮定し、対数回帰により次式を得た。

$$R' = 0.023149 T^{2.4932} W_D^{0.75} \quad (8)$$

ここで、 $R'$ は酸素消費量( $\mu\text{g atoms}/\text{h}/\text{ind.}$ )、 $W_D$ は乾燥肉重量(g)、 $T$ は水温(°C)である。これをカロリー単位に直すと、エネルギー消費量 $R$ (cal/h/ind.)は次式となる。

$$R = 0.0012527 T^{2.4932} W_D^{0.75} \quad (9)$$

**1-4. 再生産** 伊藤(1978a)は、アコヤガイの成熟度の指標として主要内臓塊重量と全肉重量の比を求めている。このデータを用いて、まず体組織と生殖巣への分配率( $r$ )を求める。この主要内臓塊重量( $w_i$ )は、全肉重量( $w$ )から閉殻筋、外套膜、鰓その他を除去したものであるので、生殖巣重量そのものではなく他の組織の重量も含まれている。ここでは田中(1997)にならない、生殖巣重量( $w_g$ )を次のようにして求めた。主要内臓塊中に含まれる生殖巣以外の重量( $w_i - w_g$ )が、閉殻筋、外套膜、鰓などの他の重量( $w - w_i$ )に比例し、その係数 $\gamma$ が一定であると仮定すると、生殖巣重量( $w_g$ )は次式で示される。



**Figure 7.** Fluctuations of gonadal tissue weight (a) and ratio of gonadal tissue weight ( $W_g$ ) to wet tissue weight ( $W_w$ ) of pearl oyster (b). Solid circles, solid triangles, solid squares, solid diamonds and asterisks represent 2 year pearl oyster rearing at 0.5 m depth in 1974, at 2 m depth in 1976, at 7 m depth in 1976, at 2 m depth in 1977 and at 7 m depth in 1977, respectively (Itoh, 1978a).

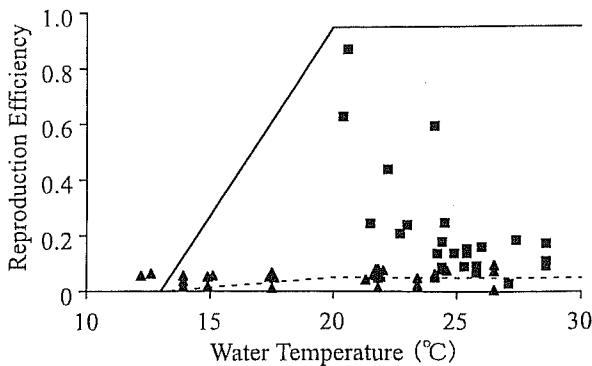
$$w_g = w_i - \gamma(w - w_i) \quad (10)$$

ここで、 $w_g \geq 0$ であるので次式が得られる。

$$\gamma = w_i/(w - w_i) - w_g/(w - w_i) \leq w_i/(w - w_i) \quad (11)$$

$\gamma$ の値は、生殖巣重量( $w_g$ )がわからないので正確には求められないが、少なくとも $w_i/(w - w_i)$ 以下であることが分かる。一方、伊藤(1978a)に示されたデータを用いて計算した $w_i/(w - w_i)$ の値は0.25~0.52の範囲であった。 $\gamma$ の値は一定であると仮定しているので、 $\gamma$ は高々0.25であることが分かる。ここでは $\gamma=0.25$ として生殖巣重量を計算した(Fig. 7)。図には、全肉重量に占める生殖巣重量の割合も併せて示してある。生殖巣重量の割合は、5月から7月に高い値を示し、最大は5月の約20%であった。また、年による違いや一年貝と二年貝による差は顕著ではなかった。

モデルでは、純生産(NP)が再生産と体組織に $r : (1-r)$ の割合で配分されると設定している(式(1))。しかし、産卵量(E)が不明であるため正確な分配率は求められない。そこで、まず産卵量 $E=0$ と仮定して分配率を計算した。Fig. 7から差分により生殖巣重量の増加速度( $dg/dt$ )と肉重量の増加速度( $dw/dt$ )を求めると、産卵がない( $E=0$ )と仮定した場合にはその比が分配率 $r$ となる。Fig. 8には、このようにして求めた分配率を水温に対してプロットしてある。産卵期(3月~8月)には、分配率は大きくばらついて



**Figure 8.** Relation between reproduction efficiency of pearl oyster and water temperature. Solid squares, spawning season; solid triangles, non-spawning season. Solid and dotted lines indicate the empirical relationships in the spawning season and non-spawning season, respectively.

いる。一方、それ以外の期間（非産卵期）には分配率はほぼ一定の低い値（約0.05）を示した。

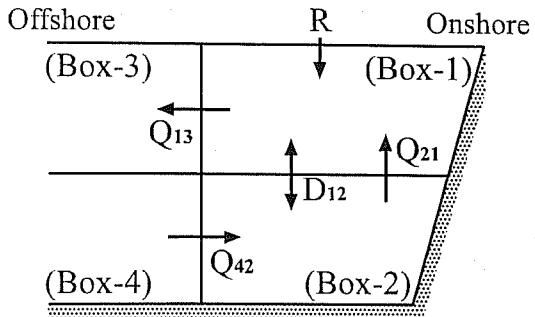
非産卵期（9月～2月）については、産卵は行われず $E=0$ とみなすことが出来るので、Fig. 8の分配率をそのまま適用できる。ただし、水温13°C以下では成熟が生じないという和田（1976）の実験結果との整合性を保つために以下のように分配率 $r$ を設定した。ここで、 $T$ は水温（°C）である。

$$\text{非産卵期: } \begin{cases} r=0.05 & (T>20) \\ r=0.05(T-13)/7 & (13 < T < 20) \\ r=0 & (T<13) \end{cases} \quad (12)$$

一方、産卵期（3月～8月）については、産卵しない（ $E=0$ ）と仮定して求めた分配率は大きくばらついている。實際には $E\neq 0$ であるため、産卵量の分だけ分配率は低く見積もられているからである。産卵量が不明であるため正確な真的分配率は求めることが出来ないが、産卵しないと仮定して求めた分配率の最大値0.9より大きな値であると考え、カキに関するモデル（Powell *et al.*, 1992）で用いられた値と同じく、 $r=0.95$ とした。さらに、水温13°C以下では成熟が生じないという和田（1976）の実験結果との整合性を保つために以下のように分配率を設定した。

$$\text{産卵期: } \begin{cases} r=0.95 & (T>20) \\ r=0.95(T-13)/7 & (13 < T < 20) \\ r=0 & (T<13) \end{cases} \quad (13)$$

産卵（放卵・放精）にはそれまでの生殖巣の発達程度や、水温・塩分の刺激などが関係すると考えられる。しかし、これらをモデルに組み込むまでの知見は整っていない。カキに関するモデル（Powell *et al.*, 1992）では、生殖巣重量が



**Figure 9.** Schematic view of the box model analysis.  $Q_{42}$ ,  $Q_{13}$  and  $Q_{21}$  represent transfer coefficient from Box-4 to Box-2, from Box-1 to Box-3 and from Box-2 to Box-1, respectively.  $D_{12}$  represents vertical mixing.  $R$  represents inflow of fresh water.

生物量の20%を越えると放卵・放精するものとしている。Fig. 7に示した肉重量に占める生殖巣重量の割合は最大で約20%であったことから、本モデルにおいても生殖巣重量が生物量の20%を越えると産卵するものとした。

## 2. 餌料動態サブモデル

アコヤガイ生理サブモデルを用いて、養殖場の評価や適正養殖密度の算出を行うためには、餌料環境の動態をモデル化する必要がある。つまり、アコヤガイの養殖密度を変化させた場合の餌密度の変化を計算し、アコヤガイの成長に反映させなければならない。本研究では、餌密度の時間変化が、餌料生物の増殖、アコヤガイによる摂餌、海水交換による流出のバランスによって決まる仮定し、簡単なボックスモデルを用いて餌料生物の動態をモデル化する。ただし、餌料動態サブモデルのパラメータ（海水交換、増殖率）は各養殖場毎に毎年異なっており、それぞれに現場調査を行って決定する必要がある。なお、本研究では餌料生物として植物プランクトンを想定したので、植物プランクトン密度を餌密度として考え、Chl. *a*濃度で表現した。

**2-1. 海水交換の推定方法** 海水交換を推定する方法としては、ボックスモデル解析（木村ほか, 1985）を用いる。海域をいくつかのボックスに分け、ボックス内の塩分収支により海水交換係数を求める。ここでは、内湾で鉛直循環流が卓越する成層期を想定し、海域を2層2ボックスに分け、湾内水が上層から流出し、湾外水が下層から流入するモデルを採用した（Fig. 9）。各ボックス内の塩分収支を考えると、次式が得られる。

$$\begin{cases} R + Q_{21} - Q_{13} = 0 \\ V_1 \Delta S_1 / \Delta t = S_2 Q_{21} + D_{12}(S_2 - S_1) - S_1 Q_{13} \\ Q_{42} - Q_{21} = 0 \\ V_2 \Delta S_2 / \Delta t = -S_2 Q_{21} + D_{12}(S_1 - S_2) + S_4 Q_{42} \end{cases} \quad (14)$$

ここで,  $V_1, V_2$ はそれぞれボックス1, 2の容積,  $Q_{21}$ はボックス2からボックス1への輸送係数,  $Q_{13}$ はボックス1からボックス3への輸送係数,  $Q_{42}$ はボックス4からボックス2への輸送係数,  $D_{12}$ は鉛直拡散,  $S_1, S_2, S_3, S_4$ はそれぞれボックス1, 2, 3, 4内の平均塩分,  $R$ はボックス1への淡水流入量である。経時に  $R, S_1 \sim S_4$  を測定すれば、式(14)より輸送係数と鉛直拡散を求めることができる。

**2-2. 餌料生物の増殖率の推定方法** ボックス1, 2内における植物プランクトンの収支は次のようになる。ただし、養殖アコヤガイは上層(ボックス1)にのみ存在すると仮定する。

$$\begin{cases} V_1 \Delta C_1 / \Delta t = C_2 Q_{21} + D_{12}(C_2 - C_1) - C_1 Q_{13} + C_1 a_1 V_1 - C_1 F N \\ V_2 \Delta C_2 / \Delta t = -C_2 Q_{21} + D_{12}(C_1 - C_2) + C_4 Q_{42} + C_1 a_2 V_2 \end{cases} \quad (15)$$

ここで、 $C_1 \sim C_4$ はそれぞれボックス1~4内の植物プランクトン密度(Chl. *a*濃度),  $a_1, a_2$ はそれぞれボックス1, 2における植物プランクトンの増殖率,  $N$ はアコヤガイ個体数,  $F$ はアコヤガイのろ水量である。この式において、海水交換に係わる係数  $Q_{21}, Q_{13}, Q_{42}, D_{12}$ は塩分収支に関するボックスモデル解析により求めることができ、アコヤガイによる摂餌はアコヤガイ生理サブモデルにより求めることができる。したがって、植物プランクトン密度  $C_1 \sim C_4$ を測定すれば、増殖率  $a_1, a_2$ を上式により計算することができる。これらの値が求まれば、アコヤガイの個体数( $N$ )を変化させた場合の、植物プランクトン密度の変動を予測することができる。

### 3. 五ヶ所湾真珠養殖漁場への適用

これまでに得られたアコヤガイ生理サブモデルと餌料生物動態サブモデルを組み合わせることにより、水温、塩分、海水交換、アコヤガイ養殖密度などの環境条件から、植物プランクトン密度の時間変化とアコヤガイの成長を初期値から順次計算することができる(Fig. 10)。これにより、養殖密度を変化させた場合の植物プランクトン密度の変化およびアコヤガイ成長量の変化を試算することができる。本研究では、五ヶ所湾の真珠漁場にモデルを適用する(Fig. 11)。五ヶ所湾では、湾奥部の神津佐・下津浦で特に集中して真珠養殖が行われている。湾内の真珠漁場では近年筏の数は2000台前後で推移していたが、大量へい死の影響もあって1997年には筏数は1240台であった。このうち約70%に当たる913台の筏が五ヶ所漁業地区にあり、そのほとんどが湾奥部の神津差・下津浦に設置されている。また、五ヶ所漁業地区の真珠浜上げ量は490 kgと湾内の約80%を占めている。五ヶ所真珠組合への聞き取り調査によると、当該漁場においては1997年春の時点では前年の秋に購入した秋貝と当年春に購入した春貝(いずれも満2歳の3年貝)合わせて約200万個体を垂下養殖していたが、1997年秋(9月)の時点までに60%がへい死した。なお、真珠養

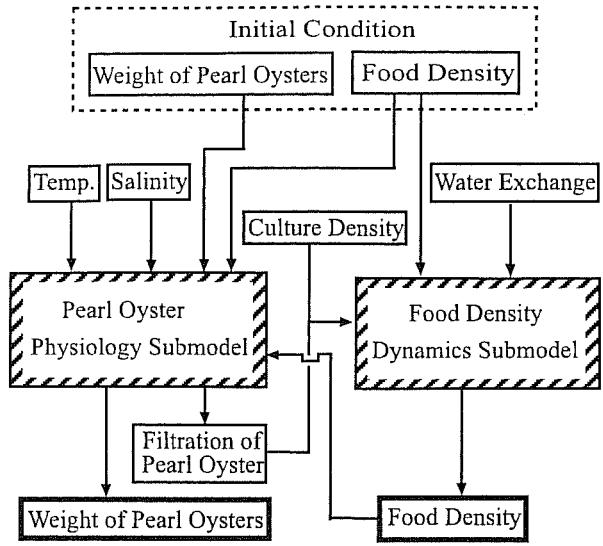


Figure 10. Outline of the evaluation model for pearl oyster density.

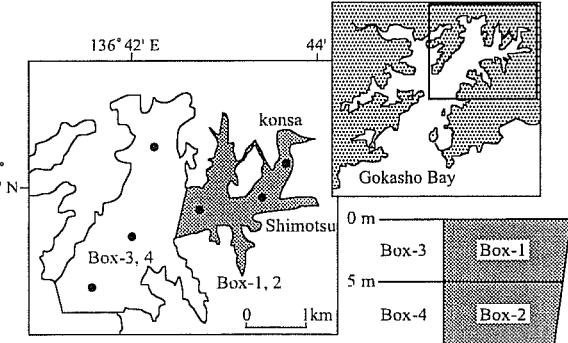


Figure 11. Map of Gokasho Bay, located along the Pacific coast of central Japan, showing the observation stations (solid circles) and reservoirs of the box model analysis.

殖の最盛期であった1970年頃における五ヶ所漁業地区の筏数は約6000台であり、最盛期には現在の約7倍の密度で養殖されていたと推定される。

本研究では、この湾奥部(神津差・下津浦)を研究対象海域とし、1997年に行った現地調査に基づいてモデルの適用を行った。餌料生物動態サブモデルにおける海域区分は2層2ボックスとし、上層と下層の区分は水深5mに設定して、養殖アコヤガイが湾奥部の上層(ボックス1)にのみ存在するものとした(Fig. 11)。解析に必要なデータは、各ボックス内の水温、塩分、餌密度およびアコヤガイの現存量である。1997年3月25日から12月24日までFig. 11に示す測点で毎月観測を行い、水温、塩分、植物プランクトン密度の鉛直分布を測定した(アレック電子社製クロロテック ACL1150-DKを使用)。この測定結果から各ボックス

ス内の平均水温、平均塩分、平均植物プランクトン密度を求めた。これら値を用いて、塩分収支から海水交換に関する係数を求め、さらに植物プランクトンの収支から植物プランクトンの増殖率を求めた。また、アコヤガイ生理サブモデルにおける初期値としては、1997年3月25日に3年貝が200万個体養殖されているものとし、乾重量を1.8gと設定した。アコヤガイのへい死率については、6月から9月にかけて同じへい死率であったと仮定し、9月30日の時点で60%がへい死（生残個体数80万）したものとして設定した。

## 結果と考察

### 1. アコヤガイ生理サブモデルの計算例

まず、アコヤガイ生理サブモデルに含まれるパラメータ $\alpha$ ,  $\beta$ を決定するため、五ヶ所湾に隣接する英虞湾において伊藤（1978a）が1976年に行ったアコヤガイの飼育実験結果を用いた。春（5月）の乾重量の測定値を初期値として与え、その後の環境条件（水温、塩分、植物プランクトン密度）の測定値を与えて、 $\alpha$ と $\beta$ を系統的に変化させながらアコヤガイの成長を計算した。その結果、実験結果をよく再現する値として、ろ水量に関するパラメータ $\alpha=2$ 、同化効率に関するパラメータ $\beta=2$ が得られた（Fig. 12-a）。つぎに、この値を用いて、関（1972）が1965年に英虞湾の生産性の高い漁場と低い漁場で行った飼育実験結果の再現を試みた。その結果、生産性の高い良好な漁場（Fig. 12-b）、過密養殖により生産性の低下した湾奥部漁場（Fig. 12-c）のいずれにおいても、モデル計算値は実測値とよく一致し、モデルの有効性が示された。

### 2. 五ヶ所湾真珠漁場への適用

**2-1. 海水交換と餌料生物の増殖率** 1997年3月25日から12月24日まで毎月行った観測結果から、各ボックス内の平均水温、平均塩分、平均植物プランクトン密度を計算した（Fig. 13）。6月から9月には水温成層が形成されており、上層（ボックス1, 3）で水温が高く下層（ボックス2, 4）で低かった。水温が最も高かったのは8月であり、上層で約27°C、下層で25°Cであった。塩分は降雨の多い夏に低く、特に降水量の多かった8月には低い値を示した。植物プランクトン密度は6月から8月に高く、特に上層で高濃度であった。一方、3月から5月では下層の方が高濃度であり、10月には湾奥部（ボックス1, 3）でのみ高濃度であった。

まず、塩分収支に関するボックスモデル解析（式(14)）により海水交換に関する係数を求めた（Fig. 14）。輸送係数 $Q_{42} (=Q_{21})$ と $Q_{13}$ の値はほとんど等しく、6月から8月に低い値を示した。この輸送係数の大きさは、海水の滞留時間（ボックス1, 2の容積を輸送係数で除した値）で表すと1.9~11.6日に相当する。海水交換の悪い6月から8月には海水の滞留時間は8.1~11.6日と長く、海水交換の良かった

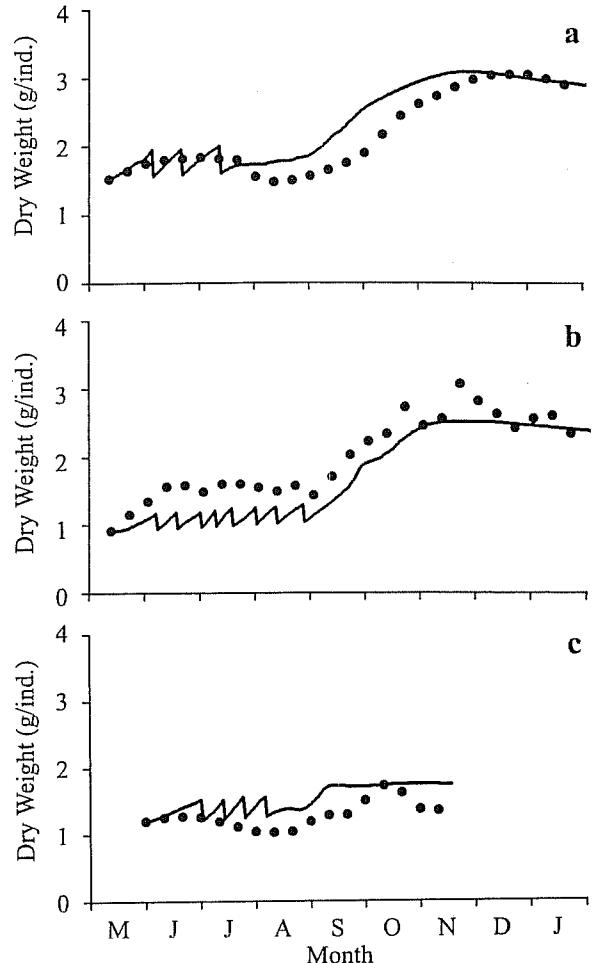
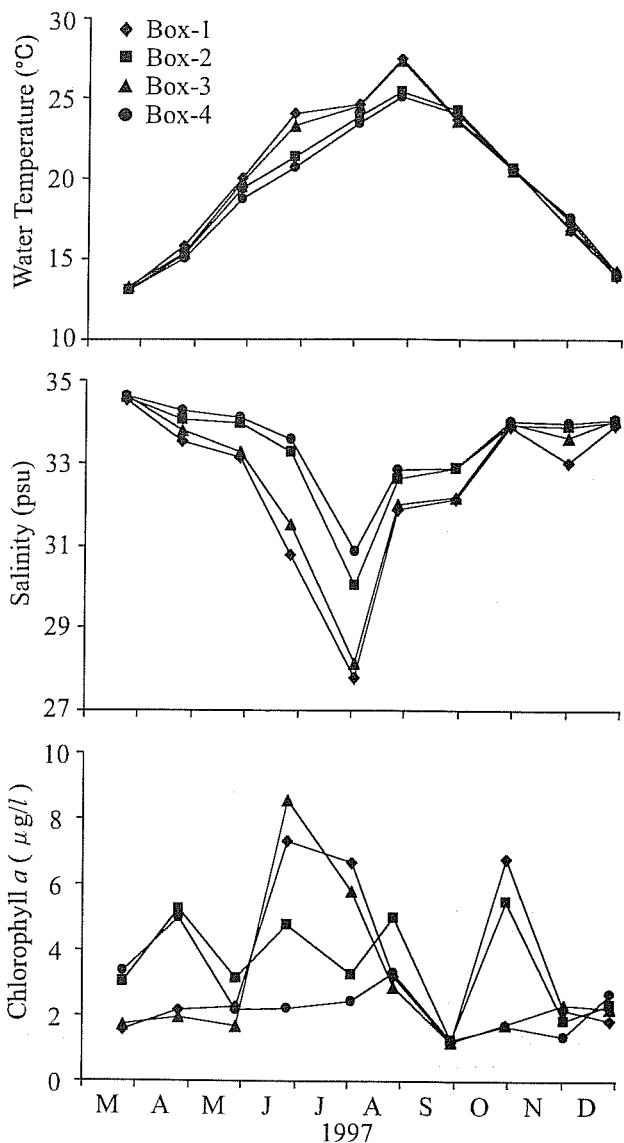


Figure 12. Comparison of dry weights (solid lines) of individual pearl oyster simulated by POPS (see text) with those (solid circles) observed by previous works (a: Itoh, 1978a, b: c: Seki, 1972) in Ago Bay adjacent to Gokasho Bay.

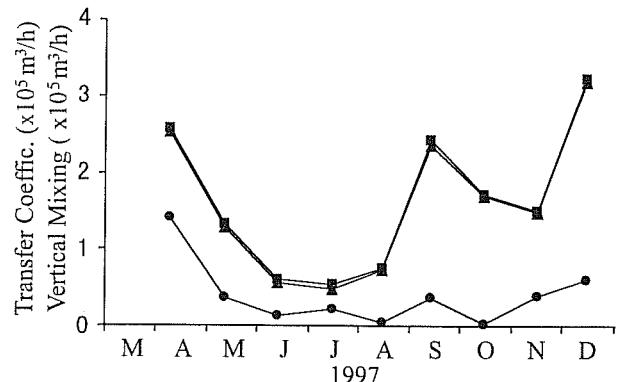
3月、9月、12月には滞留時間は3日未満であった。また、鉛直拡散 $D_{12}$ は $0.015\sim1.4 (\times 10^5 \text{ m}^3/\text{h})$ の範囲にあり、5月～10月に低い値を示した。

つぎに、植物プランクトンの収支（式(15)）から植物プランクトンの増殖率を推定する。収支計算に必要な各項目の設定値のうち主要なものをFig. 15-aに示した。植物プランクトン密度は観測値を線形補完して日単位で求めた。輸送係数は各観測日間は一定である。アコヤガイのろ水量については、水温、塩分、植物プランクトン密度を観測値から線形補完して日単位で求め、さらにアコヤガイの初期乾重量を1.8gに設定してアコヤガイ生理サブモデルにより日単位でろ水量を計算した。また、アコヤガイの個体数は4月の200万個体から10月の80万個体（へい死率60%）へ順次減少したものとし、アコヤガイ全個体による総ろ水量を求めた。総ろ水量は、水温が高くなるに従って増加して6月に最大となったが、へい死に伴う個体数の減少により

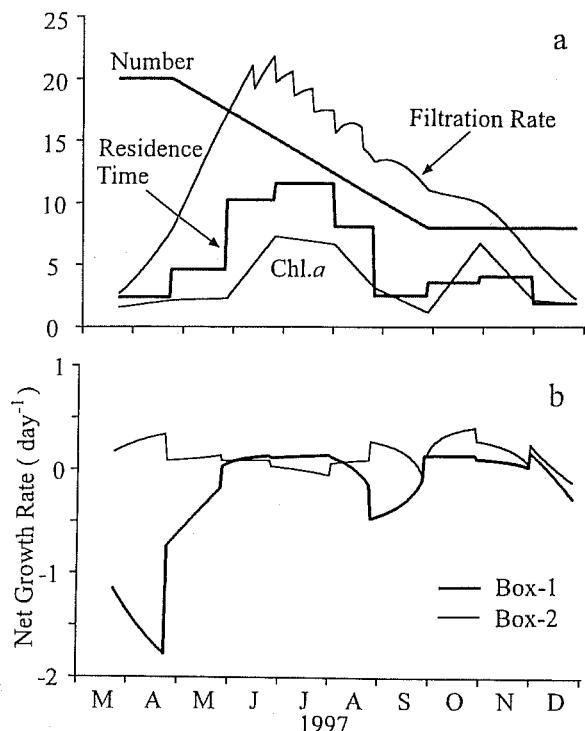


**Figure 13.** Mean values of water temperature, salinity and Chlorophyll *a* concentration in Box-1 (solid diamonds), Box-2 (solid squares), Box-3 (solid triangles) and Box-4 (solid circles).

る水量は減少し、さらに11月以降は水温低下により水量が減少した。なお、モデルでは水量を体重の関数として扱っているため、産卵に伴うアコヤガイの体重変動を反映して、6月から8月には水量が小刻みな変動を示している。これらの値を用いて植物プランクトンの増殖率を式(15)に従って日単位で計算した(Fig. 15-b)。増殖率は、上層(ボックス1)で変動が大きく、3月~5月および9月には負の値を示した。この時には上層の植物プランクトン密度が下層よりも低く、下層から供給された植物プランクトンが何らかの原因で上層で減耗したと考えられる。餌料動態サブモデルでは、海水交換による流出、アコヤガイによ



**Figure 14.** Transfer coefficient and vertical mixing calculated by the box model analysis. Solid triangles, solid squares and solid circles represent transfer coefficient from Box-4 to Box-2 ( $Q_{42}$ ), transfer coefficient from Box-1 to Box-3 ( $Q_{13}$ ) and vertical mixing ( $D_{12}$ ), respectively.



**Figure 15.** Parameter conditions for the food density dynamics submodel in Box-1. a: the number of pearl oysters ( $\times 10^5$ ), total filtration rate ( $\times 10^4 \text{ m}^3/\text{day}$ ), Residence time of basin water (day) and chlorophyll *a* concentration ( $\mu\text{g/l}$ ). b: growth rate of phytoplankton in Box-1 and Box-2 ( $\text{day}^{-1}$ ).

る摂餌と植物プランクトンの増殖とが釣り合うとしている。したがって、これ以外の要因(例えば動物プランクトンや付着生物などアコヤガイ以外の生物による摂餌や物理化学的要因による植物プランクトンの増殖阻害など)の影響は全て増殖パラメーターに含まれることになる。今回見

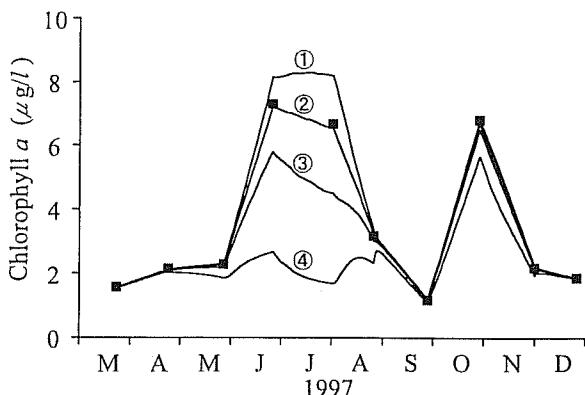


Figure 16. The calculated food density in Gokasho Bay in the cases where the farming density is ① 0.5 times, ② 1.0 times, ③ 2.0 times, ④ 7.0 times as much as in situ farming density.

られた減耗の原因については今後の検討課題である。一方、下層における植物プランクトンの増殖率は変動が小さく、 $-0.11\sim0.42(\text{day}^{-1})$  の範囲であった。

**2-2. アコヤガイ養殖密度の評価** 決定したパラメータを用いてアコヤガイの養殖密度を変えた場合の植物プランクトン密度およびアコヤガイの成長量の変化を試算した。ただし、ろ水量および同化効率に関するパラメータ  $\alpha, \beta$  について、先に英虞湾における再現計算で決定した値 ( $\alpha=2, \beta=2$ ) を用いた。計算は3月25日から12月24日まで行った。計算条件（アコヤガイの養殖密度）は、①実際の養殖密度の0.5倍、②実際の養殖密度、③実際の養殖密度の2倍、④実際の養殖密度の7倍（最盛期の養殖密度に相当）とした。餌料生物動態の計算結果をFig. 16に示した。アコヤガイの養殖密度を低くして計算した場合には植物プランクトン密度が高く、養殖密度を高くした場合には植物プランクトン密度は低く計算され、この傾向は夏季（6月から8月）に強かった。特に最盛期の養殖密度（7倍）で計算した場合には、夏季の植物プランクトン密度の低下が著しかった。しかし、それ以外の期間は植物プランクトン密度にあまり差はなかった。夏季は海水交換が小さかったためにアコヤガイ摂餌の影響が大きく、他の期間は海水交換が大きく養殖漁場外からの植物プランクトンの供給が大きいため、アコヤガイ摂餌の影響が相対的に小さかったと考えられる。つぎに、アコヤガイ成長の計算結果をFig. 17に示した。養殖密度の増加に伴って植物プランクトン密度が減少するため、アコヤガイの摂餌量が減少して貝の成長量が低下した。また、養殖密度が高くなると、産卵期に行われる放卵・放精の回数が少なくなった。特に、最盛期の養殖密度で計算した場合には成長量が低下し、産卵・放精も少なくなった。一方、養殖密度が低下すると植物プランクトン密度が高くなり、アコヤガイの成長量は大きくなつた。

これらの計算結果は、アコヤガイによる摂餌が真珠養殖場内の生態系に大きな影響を与えていることを示してお

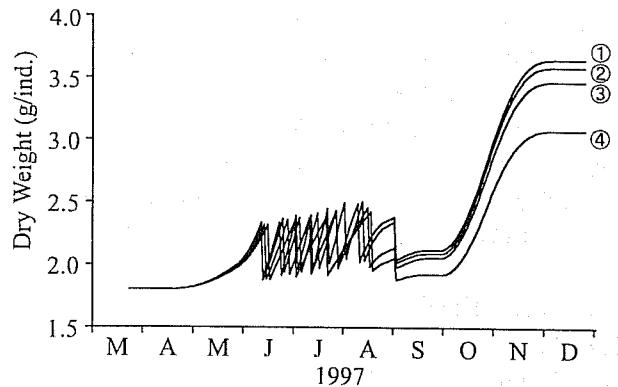


Figure 17. The calculated weight of individual pearl oyster in Gokasho Bay in the case when the farming density is ① 0.5 times, ② 1.0 times, ③ 2.0 times, ④ 7.0 times as much as in situ farming density.

り、養殖密度の増減は植物プランクトン密度やアコヤガイの成長に大きな影響を及ぼすと考えられる。特に夏季には、海水交換が小さくアコヤガイ摂餌の影響が相対的に大きいために餌不足となり易く、過密養殖がアコヤガイの成長や産卵に悪影響を及ぼすことを示している。餌料環境に基づいてアコヤガイの適正養殖密度を設定する際には、過密養殖の影響が大きく現れる夏季を基準にする必要があると考えられる。また、今回の計算結果から考えると、五ヶ所湾においては、真珠養殖の最盛期（1970年頃）には過密養殖により餌不足状態であったことが推察されるが、現在（1997年）の養殖密度は餌料環境の面からみると比較的良好な状態であると考えられる。

## おわりに

本研究では、アコヤガイに関する既往の知見を整理し、アコヤガイの生理特性（ろ水量、呼吸量、成長、再生産）と環境要因（水温、塩分、餌密度）との関係を数式化した。数式化においては、カキに関するモデル（Powell *et al.*, 1992）を参考にした。Powellらのモデルは個体群動態を扱っており、カキをサイズ別に分け、各サイズ毎のエネルギー収支を連立微分方程式の形で解いて個体群成長を計算している。一方、本研究では個体成長をモデル化した。このモデルではアコヤガイの個体成長を計算するので、現場での飼育実験結果との直接比較が容易であり、各地の養殖場毎にパラメータを補正しモデルを修正することが出来る。また、餌料生物動態のモデル化については、ボックスモデル解析を基本とした。このモデルは、簡便であり必要な調査項目も限られているので、各地の養殖場へのモデルの応用が比較的容易である。しかし、今回開発したモデルにはいくつか問題が残されている。アコヤガイ生理サブモデルにおいては、アコヤガイの生理特性について不確定な要素も多く、今後さらに飼育実験等を行って生理特性を定

量的に明らかにし、モデルの精度を向上させる必要がある。また、植物プランクトン密度としてクロロフィル濃度を用いたが、実際には植物プランクトンの種類やサイズによってアコヤガイの同化効率は異なると考えられる。さらに、疾病やアコヤガイにとって有害なプランクトンなど、本論文では考慮していない要素の影響についても今後明らかにしてモデルに組み込む必要がある。餌料生物動態サブモデルについては、植物プランクトンの増殖率を収支計算により求める点で不正確さがあると考えられる。より精度良く餌料生物（植物プランクトン）の動態をモデル化するためには、生態系モデルの構築と利用が有効であり、今後検討する必要がある。

二枚貝養殖場における適正養殖密度（漁場環境容量）の決定方法としては様々な視点が考えられる。「環境への有機物負荷」を適正養殖密度決定のための視点とした場合には、その環境負荷が自然の浄化能力を超えない養殖密度が適正と考えられる。一方、「養殖対象種の正常な生物生産を保証する生物餌料供給」を適正養殖密度決定のための視点として考えた場合には、アコヤガイの餌料要求と海域の餌密度のバランスを適正養殖密度を求める際の基本的な考え方とすることができる。本研究では、生物餌量供給を基本にした適正養殖密度の算出を念頭に置いて、養殖密度評価モデルを開発した。すなわち、養殖密度を変化させたときの植物プランクトン密度の変化およびアコヤガイ成長量の変化を試算することにより、適正養殖密度を設定する際の指針とすることが可能となった。しかし、真珠養殖において重要なのは貝の成長ではなく真珠の生産（質・量）であることは言うまでもない。アコヤガイの場合には他の二枚貝と異なりその適正養殖密度については更に慎重に考える必要がある。また、餌料環境や貝の成長が適正であったとしても、環境負荷が養殖場の持つ浄化能力を超えた場合には養殖密度が適正であるとは言えない。養殖場の持続的生産を考えた場合には、「環境への有機物負荷」を基準にする必要があり、その場合には適正養殖密度はより厳しい値になるものと考えられる。今後、適正養殖密度の算定にあたっては、本研究の結果だけでなく養殖場の自家汚染や環境負荷などを考慮した上で総合的に判断する必要があると考えられる。

## 謝 辞

本研究の実施に当たり御指導と御助言をいただいた水産総合研究センター東北区水産研究所伊藤克彦所長並びに論文を校閲していただいた水産総合研究センター養殖研究所飼育環境技術部平川和正部長に深く感謝申し上げる。

## 引用文献

- 伊藤克彦 (1976) 異なる水温条件下におけるアコヤガイの酸素消費量ならびにアンモニア態窒素排泄量と肉重量との関係. 国立真珠研報, **20**, 2254-2275.
- 伊藤克彦 (1978a) アコヤガイの代謝・成長量からみた養殖深度の特徴. 国立真珠研報, **22**, 2337-2362.
- 伊藤克彦 (1978b) 英虞湾真珠漁場におけるアコヤガイの栄養環境について. 国立真珠研報, **22**, 2363-2381.
- 木村晴保・宗景志浩・渡辺久芳 (1985) 講座ボックスモデル. 水産土木, **22**, 91-95.
- 黒川忠英・鈴木徹・岡内正典・三輪理・永井清仁・中村弘二・本城凡夫・中島員洋・芦田勝郎・船越将二 (1999) 外套膜移植および同居飼育によるアコヤガイ *Pinctada fucata martensi* の閉殻筋の赤変化を伴う疾病の人為的感染. 日本国水学会誌, **65**, 241-251.
- 宮内徹夫 (1962) アコヤガイの濾過水量II. 濾化水量に及ぼす水温と比重の影響. 水産増殖, **10**, 7-13.
- 沼口勝之 (1994) アコヤガイのろ水率におよぼす水温の影響. 水産増殖, **42**, 1-6.
- 沼口勝之 (1996) アコヤガイの餌料環境と摂食生態. 中央水研研報, **8**, 123-138.
- Powell, E. N., E. E. Hoffman, J. M. Klink and S. M. Ray (1992) Modeling oyster populations I. A commentary on filtration rate. Is faster always better? J. Shellfish Res., **11**, 387-398.
- 関政夫 (1972) 養殖環境におけるアコヤガイ, *Pinctada fucata* の成長および真珠品質に影響を及ぼす自然要因に関する研究. 三重県水産試験場報告, **1**, 32-149.
- 田中啓陽 (1997) 真珠養殖場の餌環境4. アコヤガイのエネルギーの流れ. 養殖, **11**, 74-77.
- 辻井禎・大西侯彦 (1957) アコヤガイの濾過水量及び捕食の実験的研究I. 濾過水量について. 国立真珠研報, **3**, 194-201.
- 和田克彦 (1976) 採卵成績の年変動などから見たアコヤガイの成熟と積算水温の関係. 国立真珠研報, **20**, 2244-2253.
- Widdows, J. and B. L. Bayne (1971) Temperature acclimation of *Mytilus edulis* with reference to its energy budget. J. Mar. Biol. Ass. U. K., **51**, 827-843.
- Widdows, J. (1978) Combined effects of body size, food concentration and season on the physiology of *Mytilus edulis*. J. Mar. Biol. Ass. U. K., **58**, 109-124.
- 山室真澄 (1992) 懸濁物食性二枚貝と植物プランクトンを通じた窒素循環に関する従来の研究の問題点. 日本ベントス学会誌, **42**, 29-38.