# 原著

# アサリ(Ruditapes philippinarum)資源動態に係る 餌料環境解析手法としての個体成長モデルの比較検討

# 芝 修一\*1 吉田 司\*1 鶴島 大樹\*2 蒲原 聡\*3 田中 義人\*4 鈴木 輝明\*5

- \*1 株式会社シャトー海洋調査, 〒530-0043 大阪市北区天満1-13-14
- \*2 いであ株式会社, 〒224-0025 横浜市都筑区早渕 2-2-2
- \*3 愛知県水産試験場,〒443-0021 愛知県蒲郡市三谷町若宮97
- \*4 名城大学理工学部, 〒468-8502 名古屋市天白区塩釜口501
- \*5 名城大学大学院総合学術研究科, 〒468-8502 名古屋市天白区塩釜口501

2020年6月30日受付, 2020年10月13日採録

#### Abstract

Since the 1990s, the harvest of Manila clams *Ruditapes philippinarum* has decreased in one of the main fisheries areas on the eastern coast of Ise Bay. Furthermore, there were less than 400 tons in 2014, and it has decreased to 1 ton or less after 2016, which is similar to the successive tendency for the decrease harvests nationwide. Various factors have been considered about the nationwide decrease of Manila clams, but the causative factors remain to be verified. Recently in Ise Bay, the analysis using the individual growth model revealed the association of the decrease of Manila clams and a drop in the quantity of phytoplankton. However, the conclusions may have been influenced by the characteristics of the models that were used. Therefore, using three different individual growth models, I examined the reproducibility of the models as an index for the growth and mortality of Manila clam on the Kosugaya tidal flat, eastern coast of Ise Bay. As a result, the Shiba model and DEB model were able to reproduce the growth and mortality by resetting the parameter level with values determined from field observations. It was shown that the growth model is an effective tool to analyze the relation between the reduction in stock resource of Manila clam and the food environment in Ise Bay.

Keywords: Ruditapes philippinarum, Manila clam, growth model, food environment, Ise Bey

# 1. はじめに

アサリ Ruditapes philippinarum の全国漁獲量は1980年 代前半までは10数万トンを維持していたが,1984年以 降減少に転じ2016年では9千トンを下回っている.主 要漁場の一つである伊勢湾の東部沿岸域におけるアサリ 漁獲量は,1991年の4,689トンをピークに減少に転じ, 2014年には400トンを下回り,2016年では1トンにま で減少し,現在も回復傾向はみられていない(Fig.1).

全国的なアサリ漁獲量の減少要因として松川 ら(2008)は、生息場の減少、過剰な漁獲、貧酸素水塊 によるへい死,捕食者・競合者の増加などの可能性について検討し,過剰な漁獲が最も重要な要因としている. また,水野ら(2009)は,伊勢湾西部沿岸域のアサリ資源の減少要因については,漁獲圧力の増大,食害・迷惑 生物の影響,漁場環境の悪化と再生産機構の崩壊などを あげている.伊勢湾においては,これらの要因以外に富 栄養化対策としての流入負荷削減に伴う栄養塩類の濃度 低下がアサリ資源の減少に影響している可能性が論じら れ(鈴木, 2018),鶴島ら(2019),芝ら(2020)はそれぞ れ水温,餌料量と個体成長との関連を解析するアサリ成



Fig. 1 Yearly changes of harvested adult and transplanted young Manila clams on the eastern coast of Ise Bay from 1971 to 2017. Broken and solid lines show the amount of harvested clams in Japan and eastern coast of Ise Bay, respectively. Bar graph indicates amount of transplanted young clams



Fig. 2 Location of surveyed area (rectangle). Shaded area indicates the Kosugaya tidal flat

長モデルを作成し、餌料不足の可能性を指摘した.

アサリ等の二枚貝類における個体成長モデルは、その 基礎は貝類の代謝特性に基づくエネルギー収支を数式 化したものであるが、モデルによって餌料摂取やエネル ギー配分等の考え方に違いがみられる.したがって得ら れた結論がそれぞれ使用したモデルの特性に影響されて いるのではないかという疑問が残っており、同一データ を用いた結果の相互比較が必要とされている.

そこで本研究では、伊勢湾東部沿岸域小鈴谷干潟(以後、小鈴谷干潟とする. Fig. 2)におけるアサリ計測 データおよび植物プランクトン濃度、水温の時系列デー タに対して、上記の二つのモデルと二枚貝類の成長を 表現する汎用モデルとして開発された Dynamic Energy Budget モデル(Flye-Sainte-Marie *et al.*, 2007a, 2007b)(以 下 DEB モデルと称する)を当てはめ、成長および死亡 時期を指標としてモデルの再現性についての比較検討を 行なった.

#### 2. 材料と方法

#### 2.1 アサリ測定データ

本研究で用いたアサリ計測データは芝ら (2020) と同 じであり,小鈴谷干潟の潮間帯の2 地点 (D.L.+0.4m お よび+0.2m) において,2012 年1 月から2016 年12 月に かけてアサリの殻長,殻高,殻幅および軟体部湿重量を 計測した.

## 2.2 植物プランクトン濃度,水温の時系列データ

成長モデルに入力する植物プランクトン濃度と水温 データは芝ら(2020)と同じであり、国立研究開発法人 港湾空港技術研究所によって開発された伊勢湾シミュ レーター(田中ら, 2011; 永尾ら, 2015, 2017, 2018)に より計算された2014年4月1日から2017年3月31日に おける日平均値(http://www.pa.cbr.mlit.go.jp/file/content/ file/dosya-8doc22.pdf, 2020年6月19日)を入力した.伊 勢湾シミュレーターの計算メッシュは、水平方向には 最大800m,最小200mの可変格子で、鉛直方向には水



Fig. 3 (a) Schematic diagram of the Shiba model (Modified from Shiba *et al.*, 2020). (b) Schematic diagram of the Turushima model (Modified from Turushima *et al.*, 2019). (c) Schematic diagram of the DEB model (Modified from Flye-Sainte-Marie *et al.*, 2007a, 2007b)

深4m までは0.5m 刻み,水深4~11mは1m 刻み,水深 11m 以深は2m 刻みの全35層であることから,今回の 計算には,小鈴谷干潟上に該当する複数の水平メッシュ を対象としてアサリが摂餌する最下層のデータを平均し て用いた.なお,伊勢湾シミュレーターでは植物プラン クトン濃度は炭素ベース (mgC·L<sup>-1</sup>)で求められており, 芝モデルおよび鶴島モデルにおいてはそのままの値を 用いた. DEB モデルにおいては植物プランクトン濃度 はクロロフィル a濃度を用いているため, C·Chl. $a^{-1}$ 比 (0.0347)を用いてクロロフィル a濃度 ( $\mu$ g·L<sup>-1</sup>) に換算 した値を入力した.

#### 2.3 比較検討を行ったモデルの構造

観測期間中,様々なコホートが検出(芝ら,2020) されたが,そのうち最も長く成長を追うことが出来た 2014年6月25日に採取された稚貝(殻長4mm,軟体部 乾重量0.000189gDW)について,その後の成長および死 亡時期を三つの個体成長モデルで推定した.なお,この コホートについては,その後冬季に消失することが確認 されている(芝ら,2020).

各モデルにおけるエネルギーの流れを模式的に表し, Fig. 3 に示す. また, これらのモデル式の詳細は, 参考 資料に示す.

#### 2.3.1 芝モデル

Solidoro *et al.* (2000) は, 摂餌による同化量(*A*)から呼吸による異化量(*C*)を差し引いて軟体部の成長を求める 式を提唱した(以後, Solidoro モデルと称する). この式 の特徴は, 摂食したエネルギー量が最大成長のために必 要なエネルギー量に満たない場合には成長が抑制される モデルであることから、アサリの成長と水温,現場の餌 濃度との関係を検討できる点である.この成長式を参 考として、芝ら (2020) は、生殖腺へのエネルギー配分 を考慮した項を追加した式を提案した(以後、芝モデル と称する)(Fig. 3(a)および参考資料.1).芝モデルは、 2012 年1 月から2016 年12 月における個体計測結果をも とに肥満度(式1)を計算し、その経年的変化のなかで、 最低値を指標として算出される軟体部乾重量をアサリの 生理的死亡が起こる限界値と想定し、生死を判定してい る.さらに、肥満度の最高値を指標として算出される軟 体部乾重量を用いてアサリの放卵・放精のタイミングを 規定している.また、生殖腺配分率(*Rratio*)は、鳥羽・ 深山(1994)の飼育実験から産卵までに要する日数と餌 制限でない時の同化速度を参考に一律15%と設定している.

#### 肥満度(Condition Factor)

$$=\frac{\text{軟体部湿重量}(g)}{\overline{\partial}_{z} \in (mm) \times \overline{\partial}_{z} \in (mm) \times \overline{\partial}_{z} \in (mm) \times \overline{\partial}_{z} \in (mm)} \times 100 \qquad (1)$$

使用した各種パラメータを Table 1 に示す. アサリの 形状を表すアロメトリー式に由来するパラメータ値 a, b および p は, それぞれ Fig. 4 に示すアサリの殻長と殻付

Parameters	Unit	Shiba et al.,2020	Turushima et al.,2019	Revision of Turushima (This study)
а	gWW/mm <sup>3</sup>	0.000234	0.00022	0.000234
a <sub>max</sub>	$\mathrm{gWW}/\mathrm{mm}^3$		0.00030	0.00030
b	gDW/gWW <sup>p</sup>	0. 0233	0.0603	0.0233
С	gC/gDW	0.436	0. 436	0.436
р	no dimension	0.993	0.9368	0.993
A <sub>dmax</sub>	gDW <sup>1/3p</sup> /day	0.0132	0.00995gC <sup>1/3p</sup> /day	0.0132
C <sub>dmax</sub>	day <sup>-1</sup>	0.0155	0.00940	0.0155
A <sub>Lmax</sub>	mm/day	0.257	0.28	0.257
C <sub>Lmax</sub>	day <sup>-1</sup>	0.00521		
R <sub>ratio</sub>	no dimension	0.15		
$R_{reff}$	no dimension		0.65	0.65
R <sub>reg</sub>	gC/day		0.145	0.145
L <sub>∞</sub>	mm	49.27	50	49.27
Vf	L/gDW <sup>q</sup> /day	34.8	0.0423 m³/gCq/day	34.8
<u>q</u>	no dimension	0.651	0.32	0.651
٤ <sub>T</sub>	J/gDW	12940. 2	83712.0 J/gC	12940.2
ε <sub>F</sub>	J/gC	47697.6	47697.6	47697.6
AssE	no dimension	0.696-0.0069 • L	0.5	0.696-0.0069*L
T <sub>mg</sub>	°C	35	32	35
T <sub>og</sub>	°C	25	25	25
$\beta_{g}$	$^{\circ}C^{-1}$	0.2	0.17	0.2
T <sub>mr</sub>	°C	35	36	35
T <sub>or</sub>	°C	23.4	23.4	23.4
$\beta_{\rm r}$	$^{\circ}C^{-1}$	0.17	0.28	0.17
T <sub>mv</sub>	°C	32	32	32
T <sub>ov</sub>	°C	28	25	28
β	$^{\circ}C^{-1}$	0.2	0.17	0.2

Table 1 Input parameters used in the growth model



Fig. 4 Relationships between (a) shell length (mm) and total weight including shell (gWW), (b) total weight including shell (gWW) and total soft tissue weight (gDW)

湿重量との関係式の係数, 殻付湿重量と全軟体部乾重量 との関係式の係数およびべき指数を用いた.また,アサ リ軟体部のエネルギー熱量 ( $\varepsilon_T$ )は,日本食品標準成分 表(文部科学省,2015)に示されているアサリ可食部の 30kcal·100gWW<sup>-1</sup>を計量法(平成4年5月20日法律第 51号)の1cal=4.184Jを用いて熱量(J)に変換した.餌 のエネルギー熱量 ( $\varepsilon_F$ )は,Platt and Irwin(1973)が求め た11.4 cal·mgC<sup>-1</sup>を $\varepsilon_T$ と同様の方法で熱量(J)に変換し た.

#### 2.3.2 鶴島モデル

鶴島ら (2019) も芝モデルと同様に,アサリの成長と水 温,現場の餌濃度との関係を検討できる Solidoro モデル を主軸としている.しかし,生理的死亡や放卵・放精量 を規定する指標については芝モデルと異なり,Hofmann *et al.* (2006) を参考にアサリの標準重量からのずれを表 す Condition Index (*CI*,式2) をもとに,生理的死亡,殻 長および放卵・放精量を規定する成長モデル(以後,鶴 島モデルと称する)を提案している.

$$CI = \frac{W(t) - W_{std}(L)}{W_{max}(L) - W_{std}(L)}$$
(2)

W(t):時刻 tの軟体部炭素重量, W<sub>std</sub>(L): 殻長 L(mm)
 に応じて決まる標準重量, W<sub>max</sub>(L): 殻長 L(mm) に
 応じて決まる最大重量.

鶴島モデル (Fig. 3(b)および参考資料. 2)は、生殖腺へのエネルギー配分を、A-R が正の場合にのみその65%を生殖腺の発達に回し、負の場合には生殖腺にはエネル

ギーを回さないように設定しており、その点が芝モデル と異なっている.

使用した各種パラメータを Table 1 に示す. なお, 鶴 島モデルでは, アサリの形状を表すアロメトリー式に 由来するパラメータ値 a(0.00022), b(0.0603) および p(0.9368) は, 観測値ではなく既往の文献(長谷川ら, 2010; 花町ら, 2010) を参考にそれぞれ別々の文献値を 引用している.

## 2.3.3 DEB モデル

Kooijman (2000) は、一般的な二枚貝類の生息状態に ついて、体容積(V)、蓄積エネルギー(E)、蓄積生殖エ ネルギー( $E_R$ )の三つの状態変数で表現した動的エネ ルギー収支モデル (DEB モデル)を提唱し、Flye-Sainte-Marie *et al.* (2007a, 2007b) はそれをもとにアサリに適用 した. なお、DEB モデルを我が国のアサリへ適用した 事例はないが、青森県十三湖におけるヤマトシジミの資 源解析に用いられている (Pracoyo *et al.*, 2011, 2012; 梅田 ら、2016).

DEB モデル (Fig. 3(c) および参考資料. 3) は、同化 により取り込まれたエネルギー  $P_A$  は、個体の維持と成 長および生殖に用いられる. 代謝エネルギー  $P_c$  は一定 の割合 ( $\kappa$ : 89%) で体容積 (V) および個体維持 ( $P_A$ ) に、 残りの割合 ( $1-\kappa$ : 11%) を生殖腺 ( $E_R$ ) および成熟維持 ( $P_J$ ) に配分しており、一定量を生殖腺に配分する考え 方は芝モデルと同じである. なお、 $P_A > P_c$ の場合は、そ の差分を蓄積エネルギー(E) として蓄えられる点が前者 二つの個体成長モデルと大きく異なる. さらに、餌料摂 取についても、前者二つの個体成長モデルでは温度に依 存して変化する濾過速度と現場餌量濃度から求められる  $F^*$  によって摂取量が定められるが、DEB モデルでは餌 料半飽和定数 ( $X_K$ ) によってのみもとめられている.

繁殖可能な体積 ( $V_p$ ) に到達すると,成熟のためのエ ネルギー ( $\dot{P}_R$ ) は,蓄積生殖エネルギー ( $E_R$ ) へと回さ れる.産卵・放精は,生殖腺係数 (Gonad Index:全軟体 部乾燥重量に対する生殖腺の重量比) が26%を超えた時 (Pouvreau *et al.*, 2006) に行われ,  $E_R$  は産卵後ゼロになる としている.餌不足の時 ( $\kappa \cdot \dot{P}_C > \dot{P}_A$ ) は,成長が停止し,  $\dot{P}_C$ がすべて維持に使われるとしている.餌不足が長期 間にわたり蓄積エネルギー(E)がゼロとなったら, $E_R$  か ら補填され,さらに  $E_R$  もゼロとなると体容積(V)からあ てると仮定している.

使用した各種パラメータを Table 2 に示す. この DEB モデルには多数のパラメータが存在し, Flye-Sainte-Marie *et al.* (2007a, 2007b) は, アサリに関する値が得られ なかったパラメータについては,大きさや生息環境が類 似した他の二枚貝類について得られた値を用いている. なお,餌料半飽和定数 (*Xk*)の値は,文献中には具体的 に示されていないため,金綱ら (2003)が東京湾盤洲海 域でアサリ個体群の生物機能を評価するために DEB モ デルと同様な餌料摂取機構を取り入れた炭素収支評価モ デルで用いている値 (3.1)を使用した.

また、DEB モデルにはアサリの生理的死亡の概念は

Parameters	Interpretation	Dimension	Flye-Sainte-Marie et al., 2009
κ	Fraction of mobilised reserve allocated to soma	no dimension	0.89
[EG]	Volume-specific costs of growth	J•cm <sup>-3</sup>	1900
X <sub>K</sub>	half-saturation constant	$\mu$ g • L <sup>-1</sup>	3.1*
$\{P_{Am}\}$	Surface-area specific maximum assimilation rate	J • cm <sup>−2</sup> • day <sup>−1</sup>	91.9
[Em]	Maximum storage density	J • cm <sup>-3</sup>	2200
V <sub>P</sub>	Volume at start of reproductive stage	$cm^3$	0.0125
δ	Shape coefficient	no dimension	0.29
g	Energy investment ratio	no dimension	1.384
υ	Energy conductance	cm • day <sup>-1</sup>	0.042
k <sub>M</sub>	Maintenance rate coefficient	day <sup>-1</sup>	0.013
T <sub>A</sub>	Arrhenius temp.	К	6071
T <sub>L</sub>	Lower boundary of tolerance range	К	275
Т <sub>н</sub>	Upper boundary of tolerance range	К	300
T <sub>1</sub>	Reference temp.	K	288
k <sub>1</sub>	Reference physiological reaction rate at $\mathrm{T_1}$	no dimension	1
T <sub>AL</sub>	Arrhenius temp. for lower boundary	K	299859
T <sub>AH</sub>	Arrhenius temp. for upper boundary	K	30424
ρ	Structural volume to dry weight coefficient	gDW • cm <sup>-3</sup>	0.216
μΕ	Energy content of reserves	$J \cdot gDW^{-1}$	17500
K <sub>R</sub>	Fraction of reproduction energy fixed in eggs	no dimension	0.95

Table 2 Input parameters used in DEB model

\*:  $X_K$  is taken from Kanatuna *et al.*(2003).

ないことから,芝モデルを踏襲し,肥満度の最低値を指 標として算出される軟体部乾重量をアサリの生理的死亡 が起こる限界値と想定し,生死を判定した.

#### 3. 結果

## 3.1 軟体部乾重量および殻長の推定

小鈴谷干潟で2014年6月25日に採取された稚貝(殻 長4mm,軟体部乾重量0.000189gDW)について、2014年 4月-2015年3月の植物プランクトン濃度と水温を用い て軟体部乾重量の成長を再現した結果をFig.5に示す. その軟体部乾重量や計算されるCIをもとに各調査日にお ける殻長を推定した結果をFig.6に、さらに再現計算期 間中におけるその両者の関係をFig.7に示す.なお、Fig. 6およびFig.7には、アサリの実測結果も併せて示す.

芝モデル (Fig. 5(a)) では, 稚貝の軟体部乾重量 (DW) と生殖腺重量(R)を合計した全軟体部乾重量は, 計算開始 直後から増加傾向を示し, 11月16日に最大の0.0604gDW となり, 最大生殖腺重量を上回り, 放卵・放精が起こっ ていた. DWは, 11月26日に最大の0.0445gDW となっ た後減少に転じ, 2015年1月11日に生存限界乾重量 (0.0359gDW) を下回った.

鶴島モデル(Fig. 5(b))では、軟体部乾重量(W(t)) と生殖腺重量(Wg(t))を合計した全軟体部炭素重量は、 計算開始直後から緩やかな増加傾向を示し、7月29日から11月3日にかけて断続的に放卵・放精を行いながら 11月30日に最大の0.529gCとなった。その後、一旦は 減少傾向を示すものの2015年1月1日以降再び増加に 転じ、2015年3月31日時点では0.776gCとなった。鶴 島モデルではパラメータa,bおよびpは文献情報の引用 により設定されているが、それらの値を用いて小鈴谷干 潟で採取されたアサリのCIを計算した結果(Fig. 8(a))、 *CI*は-2.09から-1.04で推移したことから, 生存限界値 は-2.09と推定された.一方, 鶴島モデルの試算におけ る *CI*(Fig. 5(b))は, 再現計算の期間中0から22.9で推 移し, *CI*の値が生存限界値(-2.09)を下回ることはな かった.

DEB モデル (Fig. 5(c)) では、軟体部乾重量 (DW) と 生殖腺重量を合計した全軟体部乾重量 (TDW) は、計 算開始直後から増加傾向を示し、11月26日に最大 の0.0530gDW となった.12月20日にGI が26%を上 回ったことから放卵・放精が起こり、TDW は著しく 減少した.DW は、11月22日に最大の0.0426 gDW と なった後減少傾向が続き、12月27日に生存限界乾重量 (0.0343 gDW) を下回った.

稚貝の殻長 (Fig. 6) はすべてのモデルにおいて良好に 再現されていた.一方,軟体部乾重量と殻長との関係 (Fig. 7) は,芝モデルおよび DEB モデルでは実測値と 近い値を示したが,鶴島モデルでは大きく乖離し,殻長 に対して軟体部乾重量が重く計算された.

#### 4. 考察

各個体成長モデルにおける既往のパラメータにもとづ き稚貝の成長を推定した結果,芝モデルでは軟体部乾 重量,殻長ともに現場観測値と大きな違いはなく,また 生理的死亡についても再現された.一方,鶴島モデルで は,殻長は良好に再現されたが,軟体部乾重量は大き く乖離し,生理的死亡は再現されなかった.また,DEB モデルでは,殻長は低く推定されるものの,生理的死亡 も再現された.これらの再現性の良否については,既往 のパラメータ,特にアサリの形態を表している*a*,*b*,*p*や 最大成長速度(*A*<sub>dmax</sub>)による影響が大きいと考えられた ことから,小鈴谷干潟のアサリの実測にもとづいたパ



Fig. 5 Changes of calculated soft tissue weight of Manila clams (gray and yellow curves), estimated critical lethal starved level of soft tissue weight and *CI* (chain curves), and phytoplankton concentration in the Kosugaya tidal flat (solid line, see Fig. 2), and *CI* (blue curve). Panel (a), (b) and (c) corresponds to the Shiba model, Turushima model and DEB model, respectively. Vertical arrows indicate the first date when DW became lower than the critical lethal starved level



Fig. 6 Monthly-mean shell length of identified cohort of Manila clams collected in the Kosugaya tidal flat from June 2014 to Oct. 2014. Solid color lines indicate the shell length calculated by the model at each parameters. Error bars indicate the range of shell length

ラメータ (芝ら, 2020) で, 鶴島モデルのパラメータの 再設定を行い (Table 1), 再度, 稚貝の成長 (軟体部乾重 量, 殻長および両者の関係)の推定を行った. それらの 結果を, Fig. 9, Fig. 10 および Fig. 11 に示す. なお, CI



Fig. 7 Relationships between shell length (mm) and total soft tissue weight (gDW) of Manila clams collected in the Kosugaya tidal flat from Jan. 2012 to Dec. 2016. Solid color lines indicate the shell length and total soft tissue weight calculated by the models

値についても再計算を行い, Fig. 8(b)に示す.

パラメータを改変した鶴島モデルでは,軟体部乾重 量,殻長ともに現場観測値と大きな違いはなく,また



Fig. 8 Temporal variation of condition index of Manila clams collected in the Kosugaya tidal flat from Jan 2012 to Dec 2016. Panel (a) and (b) corresponds to Turushima (2019) and revision of Turushima, respectively. Error bars indicate ranges. Horizontal dashed and solid lines indicate critical lethal starved level and spawning level assumed in this study, respectively



Fig. 9 Changes of calculated soft tissue weight of Manila clams (gray and yellow curves), estimated critical lethal starved level of *CI* (chain curves), and phytoplankton concentration in the Kosugaya tidal flat (solid line, see Fig. 2), and *CI* (blue curve). Vertical arrows indicate the first date when *CI* became lower than the survival limit



Fig. 10 Monthly-mean shell length of identified cohort of Manila clams collected in the Kosugaya tidal flat from June 2014 to Oct. 2014. Solid color lines indicate the shell length calculated by the model in this study. Error bars indicate the range of shell length

CI 値は2014年12月15日に生存限界値(-1.14)を下 回ったことから,生理的死亡についても再現された.こ の結果は,個体成長モデルの計算において,そのもとと なるモデルパラメータのうち特にアサリの形態を表して いる a, b, p や最大成長速度(A<sub>dmax</sub>)は,文献値と併せて 計算を実施する海域において現場観測結果から得た値を



Fig. 11 Relationships between shell length (mm) and total soft tissue weight (gDW) of Manila clams collected in the Kosugaya tidal flat from Jan. 2012 to Dec. 2016. Solid color lines indicate the shell length and total soft tissue weight calculated by the model in this study

考慮する必要があることを示している.西沢ら (1992) は、殻幅と殻長の比 (丸型指数)を指標として、干潟岸 側の丸型指数が高い場所ではアサリの成長、生残が干潟 の沖側と比較して悪いことを報告しており、アサリの形 態と成長、生残には何らかの関係があることも推測され ることから、やはり対象海域で現場観測から得た a, b お よび p 値を用いる必要があると思われる. なお, その他 のパラメータ値についても, 調整的なパラメータはでき る限り少なくし, それぞれの海域で現場観測結果から得 た値を用いることが望ましい.

芝モデルと鶴島モデルでは、生殖腺へのエネルギー配 分の考え方やその割合は異なっていたが、2014年の小 鈴谷干潟におけるアサリの成長と死亡時期は再現でき た.さらには、餌料摂取やエネルギー配分の考え方が大 きく異なる DEB モデルでも、成長と死亡時期を再現す ることができ、現在の伊勢湾東部沿岸域のアサリ資源の 低下の要因が餌料不足による可能性が高いことが改めて 示された.

今後,他の海域にそれぞれのモデルを適用する際に は、芝モデルでは生殖腺配分率(*Rratio*)を一律ではなく 対象とするアサリの大きさごとに設定する必要がある. 鶴島モデルでは、放精・放卵の開始時期が4-5月になる ように生殖腺配分率(*Reff*)を調整によって求めている ことから、それぞれの海域の産卵時期に合わせる再調整 の必要があるだろう.DEBモデルでは、餌料摂取につ いては他の二つのモデルと異なり餌料半飽和定数(*X<sub>k</sub>*) によってのみ求められており、近年問題となっている海 域の餌濃度の低下を考慮するうえで、同化量の算出精度 が懸念される.また、同化、代謝、個体維持および成熟 維持に関わる温度関数は、同一の*k*(*T*)が用いられてい ることから、芝モデルおよび鶴島モデルにおける摂餌、 濾過、呼吸のようにそれぞれ個別のパラメータ値を実験 等から求める必要があるだろう.

# 5. まとめ

本研究では、三つの異なる個体成長モデルについて、 同一の水温、植物プランクトン量を用いて2014年の伊 勢湾東部沿岸域小鈴谷干潟のアサリの成長および死亡時 期を指標としてモデルの再現性の比較検討を行った.そ の結果、芝モデルおよび DEB モデルは、発表文献にも とづくパラメータで成長と死亡時期を再現することがで き、鶴島モデルも、アサリの形状を表すアロメトリー式 に由来するパラメータ値を現場観測結果から得た値で再 設定を行なった結果成長と死亡時期を再現することがで きた.これらのことから、アサリ成長モデルは現在の伊 勢湾のアサリ資源量低下と餌料環境との関連解析に有効 なツールであることが改めて示された.

#### 謝 辞

本研究の現地調査にご協力いただいた小鈴谷漁業協同 組合の畠豊春組合長をはじめ組合関係の皆様に深く感謝 申し上げる.アサリの性成熟に関するご助言をいただい た,愛知県水産試験場漁業生産研究所の曽根亮太博士に 感謝致します.

# 参考文献

Flye-Sainte-Marie, J., Jean, F., Paillard, C., Ford, S., Powell, E., Hofmann, E. & J. Klinck, 2007a. Ecophysiological dynamic model of individual growth of *Ruditapes philippinarum*. Aquaculture, 266(1–4), 130–143.

- Flye-Sainte-Marie, J., Pouvreau, S., Paillard, C. & F. Jean, 2007b. Impact of Brown Ring Disease on the energy budget of the Manila clam *Ruditapes philippinarum*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 349(2), 378–389.
- 花町優次,東 博紀,樋渡武彦,水野知已,村上正吾,木幡 邦男,2010.成長モデルを用いた伊勢湾伊勢地区にお けるアサリ資源量の変動要因の推定.水工学論文集, 54,1603-1608.
- 長谷川夏樹, 日向野純也, 2010. 伊勢湾におけるアサリの殻 長-重量換算式, 水産増殖, 58(1), 155-158.
- Hofmann, E., Klinck, J., Kraeuter, J., Powell, E., Grizzle, R., Buckner, S. & V. Bricelj, 2006. A Population Dynamics Model of the Hard Clam, *Mercenaria Mercenaria*: Development of the Age- and Length-Frequency Structure of the Population. J. Shellfish Res., 25(2), 417–444.
- 金綱紀久恵,中村義治,上月康則,村上仁士,柴田輝和, 2003.炭素収支による東京湾アサリ個体群の生物機能 評価.海岸工学論文集,50,1291-1295.
- Kooijman, S. A. L. M., 2000. Dynamic energy and mass budgets in biological systems. Cambridge University Press, Cambridge.
- 松川康夫,張 成年,片山知史,神尾光一郎,2008. 我が国 のアサリ漁獲量激減の要因について.日本水産学会 誌,74,137-143.
- 水野知己,丸山拓也,日向野純也(2009)三重県における伊 勢湾のアサリ漁業の変遷と展望(総説).三重水研報, 17,1-21.
- 永尾謙太郎,田中陽二,中田喜三郎,恩田 充 (2015)伊勢 湾での詳細な観測データに基づく微生物を含めた物 質循環解析.土木学会論文集 B2 (海岸工学),71(2), 1411-1416.
- 永尾謙太郎,中村由行 (2017)伊勢湾における微生物ループの 実態把握とそのモデル化.土木学会論文集 B2 (海岸工 学),73(2),1327-1332.
- 永尾謙太郎,中村由行 (2018)伊勢湾における窒素・リン濃度 に対する微生物ループの応答.土木学会論文集 B2 (海 岸工学),74(2),1243-1248.
- 西沢 正,柿野 純,中田喜三郎,田口浩一,1992.東京湾 盤洲干潟におけるアサリの成長と減耗.水産工学,29, 61-68.
- 小沼 普, 五島勇樹, 中村由行, 2002. 成長モデルを用いた 東京湾盤洲干潟での二枚貝による懸濁物除去量の推 定. 海岸工学論文集, 49, 1126-1130.
- Platt, T. & B. Irwin; T-Platt, 1973. Caloric content of phytoplankton. Limnol. Oceanogr., 18(2), 306–310.
- Pouvreau, S., Bourles, Y., Levebvre, S., Gangnery, A. & M. Alunno-Bruscia, 2006. Application of a dynamic energy budget model to the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, reared under various environmental conditions. J. Sea Res., 56(2), 156– 167.
- Pracoyo A., 梅田 信, 田中 仁, 佐々木幹夫, 長崎勝康, 2011. 十三湖におけるヤマトシジミ産卵期の塩分・水 温と稚貝生息数に関する検討. 土木学会論文集 B2, 67, 1001–1005.
- Pracoyo, A., Umeda, M., Tanaka, H., Sasaki, M. & M. Nagasaki, 2012. Factors effecting on mortality rate of Corbicula japonica in Lake Jusan. Japan Society of Civil Engineer Ser.

B1, 68, 295-300.

- Solidoro, C., Pastres, R., Melaku, D., Pellizzato, M. & R. Rossi, 2000. Modelling the growth of *Tapes philippinarum* in Northern Adriatic lagoons. Mar. Ecol. Prog. Ser., 199, 137–148.
- 田中陽二,中村由行,鈴木高二朗,井上徹教,西村洋子, 2011. 微生物ループを考慮した浮遊生態系モデルの構築. 港湾空港技術研究所報告, 50(2), 3-68.
- 芝 修一, 姫野天領, 吉田 司, 蒲原 聡, 田中義人, 鈴木 輝明, 2020. 個体成長モデルを用いた伊勢湾東部沿岸 域におけるアサリ Ruditapes philippinarum 資源の減耗 要因の検討.水産海洋研究, 84, 11-26.
- 鈴木輝明,2018. 浚渫砂を利用した大規模干潟・浅場造成と 今後の栄養塩管理の必要性—三河湾を例として—.水 環境学会誌,41,256-261.
- 鳥羽光晴,深山義文, 1994. 飼育アサリのサイズと成熟,産 卵の関係. 日本水産学会誌, 60, 173-178.
- 鶴島大樹,永尾謙太郎,中田喜三郎,2019.数値シミュレー ションを用いた伊勢湾におけるアサリの餌料不足に関 する一考察.土木学会論文集 B2,75,1111-1116.
- 梅田 信, 西村亜紀, Pracoyo A., 田中 仁, 佐々木幹夫, 2016. 汽水湖におけるヤマトシジミ生息に関する解析 方法の構築. 土木学会論文集 B1, 72, 649-654.

\* \* \* \* \* \* \*

# A Comparative Examination of Individual Growth Models, as the Method to Assess the Food environment in Relation to the Resource Level of Manila Clam *Ruditapes philippinarum*

Shuichi Shiba\*<sup>1</sup>, Tukasa Yoshida\*<sup>1</sup>, Daiki Tsurushima\*<sup>2</sup>, Satoru Kamohara\*<sup>3</sup>, Yoshito Tanaka\*<sup>4</sup>, Teruaki Suzuki\*<sup>5</sup>

\*1 Chateau Marine Survey Co., Ltd., 1-13-14 Tenma, Kita, Osaka 534-0043, Japan

\*2 IDEA Consultants, Inc., 2–2–2 Hayabuchi, Tuzuki, Yokohama 224–0025, Japan

\*3 Aichi Fisheries Research Institute, 97 Wakamiya, Miya, Gamagori, Aichi 443-0021, Japan

\*4 Department of Science and Engineering, Meijo University, 501 Shiogamaguchi, Tempaku, Nagoya, Aichi 468–8502, Japan

\*5 Graduate School of Environmental and Human Sciences, Meijo University, 501 Shiogamaguchi, Tempaku, Nagoya, Aichi 468–8502, Japan

Received: June, 30. 2020, Accepted: October, 13. 2020

Appendix

# 参考資料. 1

芝モデルの式を下記に示す.

$$\frac{dDW}{dt} = A - C - R \tag{1}$$

$$A = DW^{(1-1/3p)} \times A_{dmax} \times f_{gT}(T) \times min\left(1, \frac{F}{F^*}\right)$$
<sup>(2)</sup>

$$C = (DW + R) \times C_{dmax} \times f_{rT}(T) \tag{3}$$

$$R = A \times R_{ratio} \tag{4}$$

$$A_{dmax} = p \times A_{Lmax} \times 3a^{1/3} \times b^{(1/3p)}$$
<sup>(5)</sup>

$$C_{dmax} = 3 \times p \times C_{Lmax} \tag{6}$$

$$A_{Lmax} = \frac{dL}{dt} + C_{Lmax} \times L \tag{7}$$

$$C_{Lmax} = A_{Lmax} / L_{\infty} \tag{8}$$

$$DW = \mathbf{b} \times WW^p \tag{9}$$

$$WW = \mathbf{a} \times L^3 \tag{10}$$

$$\frac{F}{F^*} = \frac{F \times V_f \times f_{vT}(T) \times DW^q \times AssE \times \varepsilon_F}{DW^{(1-1/3p)} \times A_{dmax} \times f_{gT}(T) \times \varepsilon_T}$$
(11)

DW:軟体部乾重量 (gDW), A:同化速度 (gDW·day<sup>-1</sup>), C:異化速度 (gDW·day<sup>-1</sup>), R:生殖腺配分速度 (gDW·day<sup>-1</sup>). A<sub>dmax</sub>:最大成長速度 (gDW<sup>1/3p</sup>·day<sup>-1</sup>),  $f_{eT}(T)$ :成長の温度制限関数, F: 餌としての植物プランクトン濃度 (gC·L<sup>-1</sup>),

- $F^*$ :成長速度が最大となるために必要な植物プランクトン濃度 (gC·L<sup>-1</sup>),  $C_{dmax}$ :最大呼吸速度 (day<sup>-1</sup>),  $f_{rt}(T)$ :呼吸の温度制限関数, *Rratio*:生殖腺配分率(%).
- $A_{Lmax}$ : 殻長当たり最大成長速度 (mm·day<sup>-1</sup>), a: 殻長–殻付湿重量換算係数, b および p: 殻付湿重量–軟体部乾重量換 算係数,  $C_{Lmax}$ : 殻長当たり最大呼吸速度 (day<sup>-1</sup>), L: 殻長 (mm),  $L_{\infty}$ : 当該海域で確認された最大殻長 (mm), WW: 殻付湿重量 (gWW).
- $V_f$ :最大濾水速度, $f_{v\tau}(T)$ :濾過の温度制限関数, q:単位重量当たり濾過速度に関する係数, AssE:同化効率,  $\varepsilon_F$ : 餌のエネルギー熱量,  $\varepsilon_{\tau}$ :アサリ軟体部のエネルギー熱量.

# 参考資料. 2

鶴島モデルの式を下記に示す.

軟体部重量の成長式

$$\frac{dW(t)}{dt} = A - R - G \tag{1}$$

$$A = V_f \times f_{vT}(T) \times W(t)^q \times \frac{\varepsilon_F}{\varepsilon_T} \times AssE \times min(F^*, F)$$
<sup>(2)</sup>

$$R = R_{dmax} \times f_{rT}(T) \times W(t) \tag{3}$$

$$G = S_{max} \times f_{sT}(T) \times \left(\frac{1}{1 + e^{-rL(CI - 0.5)}}\right) \times W_g(t)$$

$$\tag{4}$$

$$F^* = \frac{A_{dmax} \times f_{gT}(T) \times W(t)^{1-1/3p} \times \varepsilon_T}{V_f \times f_{yT}(T) \times W(t)^q \times \varepsilon_F \times AssE}$$
(5)

$$f_{sT}(T) = exp\left(-\frac{(T-20.0)^2}{2 \times 3.0^2}\right)$$
(6)

殻長の成長式

$$\frac{dL}{dt} = L_{max} \times f_{gT}(T) \times \left(\frac{L_{inf} - L}{L_{inf}}\right) \times \left(\frac{1}{1 + e^{-rL(CI - 0.5)}}\right)$$
(7)

生殖腺の発達式

$$\frac{dW_g(t)}{dt} = R_{eff}(A - R) - R_{reg} \times W_g(t)$$
(8)

アサリの標準重量,最大重量

$$W_{std} = a^p \times b \times c \times L^{3p} \tag{9}$$

$$W_{max} = a_{max}^p \times b \times c \times L^{3p} \tag{10}$$

W(t):軟体部炭素重量 (gC), A:同化速度 (gC·day<sup>-1</sup>), R:異化速度 (gC·day<sup>-1</sup>), G:放卵・放精に伴う軟体部の減耗 量 (gC·day<sup>-1</sup>),  $V_f$ :最大濾水速度,  $f_{rT}(T)$ :濾過の温度制限関数, q:単位重量当たり濾過速度に関する係数,  $\varepsilon_F$ : 餌の エネルギー熱量,  $\varepsilon_T$ :アサリ軟体部のエネルギー熱量, AssE:同化効率,  $F^*$ :成長速度が最大となるために必要な植 物プランクトン濃度 (gC·m<sup>3</sup>), F: 餌としての植物プランクトン濃度 (gC·m<sup>3</sup>),  $R_{dmax}$ :最大呼吸速度 (day<sup>-1</sup>),  $f_{rT}(T)$ :呼 吸の温度制限関数,  $S_{max}$ :放卵・放精に伴う最大減耗速度 (day<sup>-1</sup>),  $f_{sT}(T)$ :放卵・放精の温度依存関数, rL:シグモイ ド関数のゲイン, CI:肥満度,  $W_g(t)$ :生殖腺重量 (gC·day<sup>-1</sup>),  $A_{dmax}$ :最大成長速度 (gC<sup>1/3</sup>P·day<sup>-1</sup>),  $f_{gT}(T)$ :成長の温度 制限関数, p:設付湿重量–軟体部乾重量換算係数,  $L_{max}$ : 殻長当たり最大成長速度 (mm·day<sup>-1</sup>),  $L_{inf}$ :最大殻長 (mm), L: 殼長 (mm), Reff:生殖腺配分率,  $R_{eg}$ :生殖腺の退行速度 (day<sup>-1</sup>), Wstd:アサリの標準重量 (gC), a: 殼長–殻付 湿重量換算係数 (標準), b: 殼付湿重量–軟体部乾重量換算係数, c:炭素重量–乾重換算係数,  $W_{max}$ : アサリの最大重 量 (gC),  $a_{max}$ : 殼長–殼付湿重量換算係数 (最大).

# 参考資料. 3

DEB モデルの式を下記に示す.

なお,基本式中の変数の記述については,Kooijman *et al.* (2000) にならい,上付き点で時間変化を表す変数,中括 弧 { } で体表面積あたりの量を表す変数,大括弧[]で体容積あたりの量を表す変数を示している.

$$\frac{dE}{dt} = \dot{P}_A - \dot{P}_C \tag{1}$$

$$\frac{dV}{dt} = \frac{\kappa \times \dot{P}_C - \dot{P}_M}{[E_G]} \tag{2}$$

$$\frac{dE_R}{dt} = (1 - \kappa)\dot{P}_C - \dot{P}_J \tag{3}$$

$$\dot{P}_A = k(T) \times f \times \{\dot{P}_{AM}\} \times V^{2/3} \tag{4}$$

$$\dot{P}_{C} = k(T) \times \frac{[E]}{[E_{G}] + \kappa \times [E]} \times \left( \frac{[E_{G}]}{[E_{m}]} \times \{\dot{P}_{AM}\} \times V^{2/3} + [\dot{P}_{M}] \right)$$
(5)

$$\dot{P}_M = k(T) \times [\dot{P}_M] \times V \tag{6}$$

$$\dot{P}_{J} = \frac{1-\kappa}{\kappa} \times k(T) \times [\dot{P}_{M}] \times min(V, V_{P})$$
<sup>(7)</sup>

$$k(T) = k_1 \times e^{\left(\frac{T_A}{T_1} - \frac{T_A}{T}\right)} \times \left[1 + e^{\left(\frac{T_{AL}}{T} - \frac{T_{AL}}{T_L}\right)} + e^{\left(\frac{T_{AH}}{T_H} - \frac{T_{AH}}{T}\right)}\right]^{-1}$$
(8)

$$f = \frac{X}{X + X_K} \tag{9}$$

$$[\dot{P}_{M}] = \frac{\kappa \times \{P_{AM}\}}{\delta \times L_{m}} \tag{10}$$

$$L_m = \frac{\dot{\upsilon}}{g \times k_M} \tag{11}$$

$$V = (\delta \times L)^3 \tag{12}$$

$$DW = \frac{E}{\mu_E} + V \times \rho \tag{13}$$

$$TDW = DW + \frac{K_R \times E_R}{\mu_E} \tag{14}$$

E:蓄積エネルギー (J·day<sup>-1</sup>),  $P_A$ : 同化により取り込まれたエネルギー (J·day<sup>-1</sup>),  $P_c$ : 代謝エネルギー (J·day<sup>-1</sup>), V: 体容積 (cm<sup>3</sup>),  $\kappa$ : エネルギー配分率,  $P_M$ : 個体維持エネルギー (J·cm<sup>-3</sup>·day<sup>-1</sup>),  $E_G$ : 成長エネルギー (J·cm<sup>-3</sup>),  $E_R$ : 蓄積 生殖エネルギー (J·day<sup>-1</sup>),  $\dot{P}_1$ : 成熟維持エネルギー (J·day<sup>-1</sup>), k(T): 温度依存係数, f: 餌料応答関数,  $\{\dot{P}_{Am}\}$ : 単位 表面積あたり同化率 (J·cm<sup>-2</sup>·day<sup>-1</sup>),  $E_m$ : 最大蓄積エネルギー密度 (J·cm<sup>-3</sup>),  $V_P$ : 繁殖可能体積 (cm<sup>3</sup>),  $k_1$ : 291K に おける基準生理反応係数,  $T_A$ : アレニウス温度(K),  $T_1$ : 基準水温(K), T: 水温(K),  $T_{AL}$ : 下限アレニウス温度(K),  $T_L$ : 成長下限水温(K),  $T_{AH}$ : 上限アレニウス温度(K),  $T_H$ : 成長上限水温(K), X: 餌料濃度 ( $\mu$ g·L<sup>-1</sup>),  $X_K$ : 餌料半飽和 定数,  $\delta$ : 形状係数, Lm: 最大組織長 (cm),  $\dot{v}$ : エネルギー伝導率 (cm·day<sup>-1</sup>), g: エネルギー導入率,  $k_M$ : メンテナン ス割合係数 (day<sup>-1</sup>), L: 殻長 (cm), DW: 生殖腺を除く軟体部乾燥重量 (gDW),  $\mu$ E: 蓄積エネルギー密度係数 (J·g<sup>-1</sup>),  $\rho$ : 軟体部乾燥密度 (g·cm<sup>-3</sup>), TDW: 全軟体部乾燥重量 (gDW),  $K_R$ : 生殖腺能率.