

十三湖におけるヤマトシジミ幼生の湖内拡散 (浮遊および着底) の解析

小林 明大¹・梅田 信²

¹正会員 いであ株式会社 国土環境研究所 (〒224-0025 神奈川県横浜市都筑区早渕2-2-2)

E-mail: kby22214@ideacon.co.jp

²正会員 日本大学教授 工学部 (〒963-8642 福島県郡山市田村町徳定字中河原1番地)

E-mail: umeda.makoto@nihon-u.ac.jp (Corresponding Author)

十三湖は青森県北西部に位置する汽水湖で、主要な水産資源であるヤマトシジミ(*Corbicula japonica*)の一大産地である。ヤマトシジミは発生初期にプランクトン幼生として水中を漂い、その後着底する。従って、浮遊幼生の分散過程により稚貝の発生量が時空間的に変化すると考えられる。また浮遊幼生は塩分選択性を伴う鉛直移動を行うことで、水平分散距離を変化させることが知られている。そこで本研究では、塩分選択行動を考慮したヤマトシジミ浮遊幼生の分散計算モデルを開発した。また作成したモデルを十三湖に適用し、湖内における個体群間の接続性を分析した。その結果、塩分選択行動によって浮遊幼生の着底率が上昇すること、十三湖においては湖東部が着底幼生の供給源であり、湖内全域に幼生を供給していることが判明した。

Key Words : brackish lake, bivalve, planktonic larvae, salinity, preference

1. 序論

ヤマトシジミ (*Corbicula japonica*) は汽水域に生息している二枚貝の一種である。日本の内水面漁業の中でヤマトシジミの漁獲量はアユやウナギを抑えて最も多く、漁獲量の約半分を占めている。しかし漁獲量の減少は著しく、昭和40年ごろには全国で約5万トンあった漁獲量が、近年では約1万トン近くまで落ち込んでいる¹⁾。ヤマトシジミ資源を保護し、安定した生産を実現させるためにも、周辺環境がヤマトシジミに与える影響を知り、成長、再生産などの動態を予測することが必要となる。

ヤマトシジミは発生初期にプランクトン幼生として水中を漂いながら生活する。そのため、親貝から遠く離れた地域に着底することが可能である一方、生息適地にたどり着くことができず死滅してしまう可能性もある。このような浮遊幼生の分散過程を把握することで、親個体群から別個体群への加入状況、すなわち個体群間の接続性を把握することが可能になる。また個体群間の接続性の把握が、休漁区域・休漁時期の設定等のヤマトシジミの効率的な保全策の考案に貢献でき

ると期待できる。例えば、着底の可能性が高い幼生を輩出する個体群など、保護の優先度が高い地域を特定することができる。

浮遊幼生の分散過程を把握するためには現地調査と数値計算の二つの方法が考えられる。しかし、浮遊幼生を現地観測で追跡調査することは技術的に困難であることから、数値計算により解析を行う方法が主流であると言える(例えばZhangら²⁾)。国内においてヤマトシジミの浮遊幼生の分散計算は数例ある³⁾。しかし、このような解析例の多くは、浮遊幼生を中立受動粒子とみなして計算が行われている。一方、ヤマトシジミの浮遊幼生は塩分を感知し、好適な塩分の層へ向かって鉛直移動を行うことが知られている⁴⁾。このような運動は、浮遊幼生が着底率や生残率を上げるための戦略の一つであると考えられている。したがって、浮遊幼生の鉛直行動を考慮した分散計算を行うことが必要だと考えられる。そこで本研究では、ヤマトシジミ浮遊幼生の鉛直移動を考慮した幼生分散モデルを開発する。また、開発したモデルを用いて、十三湖におけるヤマトシジミの個体群間の接続性を把握した。

2. 研究対象と解析方法

(1) 研究対象地

本研究の対象地域は青森県北西部、津軽半島に位置する十三湖である。図-1に十三湖の平面形状を示す。十三湖は湖面積18.6km²、平均水深0.9m、最大水深は約2mの浅い汽水湖であり、湖の容量に対して集水面積が約2500km²と大きいため、湖水の平均滞留期間が1~3日程度と非常に短いのが特徴である^{3),5)}。主な流入河川は岩木川で、全集水面積の約80%を占める。

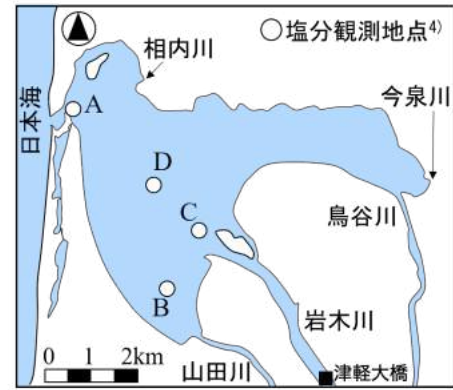


図-1 十三湖の平面形状および塩分観測地点⁵⁾

(2) 解析方法の概要

浮遊幼生の遊泳速度は水流の水平成分と比較すると小さいため、既往研究では (i) 浮遊幼生を中立受動粒子とみなすか、(ii) 浮遊幼生の鉛直遊泳行動のみを考慮するの、どちらかの考え方で追跡計算が行われる。近年の研究¹⁾では、浮遊幼生の鉛直行動は分散距離、着底の成功および地域全体の個体群間の接続性パターンを決定する上で重要であることが確認されている。

本研究でも幼生の鉛直行動を考慮した。幼生の分散計算は、水理解析モデルと幼生分散モデルを組み合わせて構築した。水理解析モデルには、新谷ら⁶⁾が開発したFantom3Dを用いた。モデルの詳細についての記述は文献⁵⁾に譲る。Fantom3Dによる水理解析としては、3次元の流速、水温、塩分の計算を行なった。

(3) 幼生分散モデル

浮遊幼生を移動する粒子とみなした追跡計算を行う。粒子追跡計算の基礎式は以下の通りである。

$$x_p^{n+1} = x_p^n + u_p \Delta t + R \sqrt{2K_H \Delta t} \quad (1)$$

$$y_p^{n+1} = y_p^n + v_p \Delta t + R \sqrt{2K_H \Delta t} \quad (2)$$

$$z_p^{n+1} = z_p^n + \left(w_p + w_{\text{swim}}(S_p, t_{\text{age}}) \right) \Delta t \quad (3)$$

ここで、 x_p 、 y_p 、 z_p ：粒子（幼生）の位置座標、 u_p 、 v_p 、 w_p ：幼生位置における流速、 R ：平均0、標準偏差1の正規乱数、 K_H ：水平乱流拡散係数である。また w_{swim} ：幼生位置における塩分 S_p と幼生の受精後経過時間 t_{age} に応じた幼生の鉛直遊泳速度であり、詳細は後述する。乱流拡散について本研究では水平方向のみ考慮し、鉛直方向は考慮しなかった。鉛直方向の乱流拡散を考慮しなかった理由は2つある。1つは、平水時の十三湖は塩分成層が強く発達する湖であることから、鉛直方向の物質移動が妨げられ、鉛直方向の物質拡散が小さいと考えられるからである。もう1つの理由は、既往研究による実験で観測された浮遊幼生の鉛直運動を本計算モデルで再現し、その遊泳速度をそのまま現地計算に適用するためである。水平乱流拡散係

数 K_H はRichardsonの4/3乗則を用い、流体力学モデルの水平格子幅を用いて求めた。幼生の位置における流速と塩分は、幼生座標の周囲8点のコロケート格子位置から、8点重み付き平均を用いて補間し求めた。時間前進は精度を確保するため、流速を空間・時間方向に内挿し4次ルンゲクッタ法を用いた。

幼生の鉛直遊泳速度 w_{swim} は、石田ら⁷⁾によるアサリの浮遊幼生についての塩分選択行動による鉛直移動再現モデルを参考に、以下のような関数で表されるものとした。

$$w_{\text{swim}} = \beta W_{\text{max}} \tanh \left[k \left(S_p - S_{\text{opt}}(t_{\text{age}}) \right) \right] \quad (4)$$

ここで、 W_{max} ：幼生の最大遊泳速度（=3.0mm/s）、 k ：塩分応答の敏感性係数（=0.25）、 S_{opt} ：受精後経過時間に応じた幼生の好適塩分、 β ：個体差を表す一様乱数（ $0.5 < \beta \leq 1$ ）である。式（4）は双曲線正接関数を用いて、幼生の位置における塩分 S_p が好適塩分 S_{opt} よりも高い場合に上昇し、低い場合は下降することを表すモデルである。最大遊泳速度 W_{max} の値は、既往研究⁷⁾を参考に3.0 mm/s とした。応答の敏感性係数 k については、山口ら⁴⁾の実験条件を模擬した数値実験を行い、感度分析を通じて0.25 に設定した。

幼生の好適塩分の与え方によって幼生の鉛直分布が変化することから、好適塩分の設定が重要な要因となる。これについても、山口ら⁴⁾の実験結果を基に決定した。浮遊幼生の好適塩分は受精後経過時間で変化する。この実験結果では、初期の幼生は高塩分から中塩分を好み、中期幼生は中塩分から低塩分を好む。そして後期幼生は塩分選択性を失い、最終的に着底する様子が見られたとしている。本研究では、この情報を参考にし、また幼生の発達段階を考慮して、塩分選択行動（好適塩分）特性の時間変化を設定した。幼生の放出直後から15時間の胞胚段階および100時間から260時間は、塩分選択行動を行わない中立浮遊粒子として $w_{\text{swim}} = 0$ とした。これに対し、放出後15時間から100

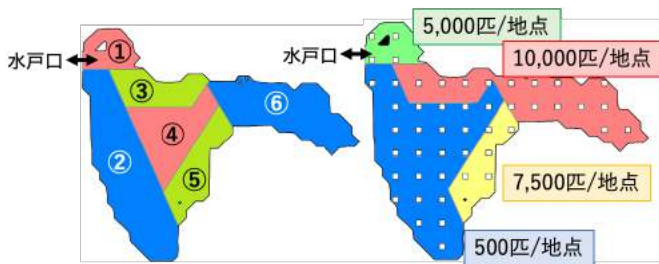


図-2 幼生の分散計算についての湖内区域分割（左図）と産卵放出数分布（右図）。

時間までは w_{swim} を式(4)により与え、塩分の選択行動を行なった。好適塩分 S_{opt} は、幼生の成長段階を踏まえて、放出後20時間、45時間、60時間目に変化させた。このような幼生の好適塩分 $S_{\text{opt}}(t_{\text{age}})$ を、本研究では文献⁴⁾の実験条件に沿った解析を行い、浮遊幼生の移動による深度分布を再現できるように、経験的に決定し、それを現地計算にも用いた。

(4) 解析条件

a) 水理解析

計算期間は、塩分等の湖内計測データが既往研究⁵⁾で得られている2008年7月1日から2008年9月30日の3か月間とした。これはヤマトシジミの産卵時期と概ね対応している。計算格子は水平方向に200m×200m、鉛直方向に0.1mの等間隔格子とした。流動計算の時間間隔は10秒である。助走計算を対象期間の前に2週間分ほどを取って行った。

海側境界条件には潮位（深浦観測所）を用いた。塩分は一律に33psuを与え、海水温には梅田ら⁵⁾が水戸口付近（地点A）で測定した水温データを用いた。河川からの流入量は、五所川原地点の岩木川流量データを用いた。ただし最大の流入河川である岩木川のほかに、山田川、鳥谷川、相内川、今泉川からの流入を考慮する必要がある。これら4河川の流入量は流域面積比を基に、岩木川流量の20%とした。既往研究を参考に、山田川と鳥谷川に岩木川流量の8%を、相内川と今泉川に4.5%を流入河川流量として設定した。流入河川の水温は津軽大橋地点（十三湖の約3km上流）で測定された水温と気温の関係より回帰式を求めて推定した。気象条件は、風向・風速（十三地点）、気温（市浦地点）、全天日射量（青森地点）、湿度（深浦特別気象観測所）のデータを用いた。

水理計算モデルの再現性は、既往研究⁵⁾による塩分観測データを利用して確認した。観測地点は図-1に示した通りである。

b) 幼生の浮遊解析

十三湖内での幼生の放出は、湖内48地点を設定し

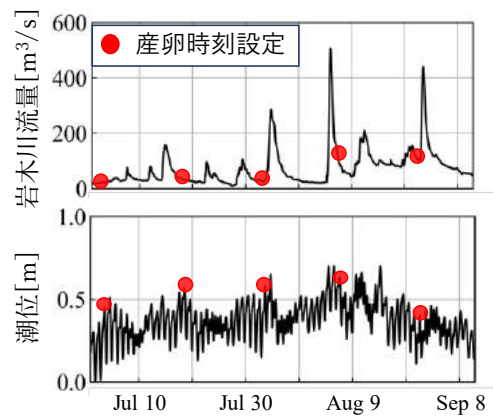


図-3 産卵（幼生放出）時刻の設定：岩木川流量（上段）、潮位（下段）との対比で示した。

た。またヤマトシジミの生息密度⁹⁾を参考にし、湖内環境（塩水や底質）条件に応じて図-2左に示すような6つの区域分けを考え、区域ごとに幼生の放出や着底の状態を検討できるようにした。幼生の着底率や加入割合を計算することで、区域間での相対的な個体群間の接続性を考察した。

浮遊幼生の放出数は、ヤマトシジミの生息密度に応じて設定した。ただし産卵の絶対数は不明であるので、解析上の値として1地点あたり10,000匹、7500匹、5000匹、500匹の幼生が1回の産卵時に放出されたとした（図-2右）。湖内全域では219,500匹の幼生が1回の産卵で放出されることになる。

産卵時刻は、7月と8月の大潮の満潮の時間に産卵があると仮定し幼生を放出した。図-3に岩木川の流量と潮位に対応させて幼生の放出時期を示した。また放出から260時間経過した幼生は着底可能な段階まで成長したとみなし、最大遊泳速度 W_{max} で湖底に向かって遊泳し着底させた。ただし計算途中で海へ流出した幼生は流失したとみなし、以後の計算を行わなかった。全ての幼生が着底もしくは湖外へ流出するまで計算を行なった。塩分に対する選択行動が、着底率に与える影響を把握するため、塩分選択行動を行わない中立浮遊粒子の条件でも計算を行った。

3. 結果

(1) 水理解析（塩分）

図-4に塩分の再現計算結果の例として、対象期間のうち2008年8月の状況を示した。塩分について8月8日から9日に掛けて全地点で測定値が欠けているのは、測定器のメンテナンスを行ったためである。細かな変動までは必ずしも再現ができていないところも見られるが、変動傾向は良く捉えられていると考えられる。

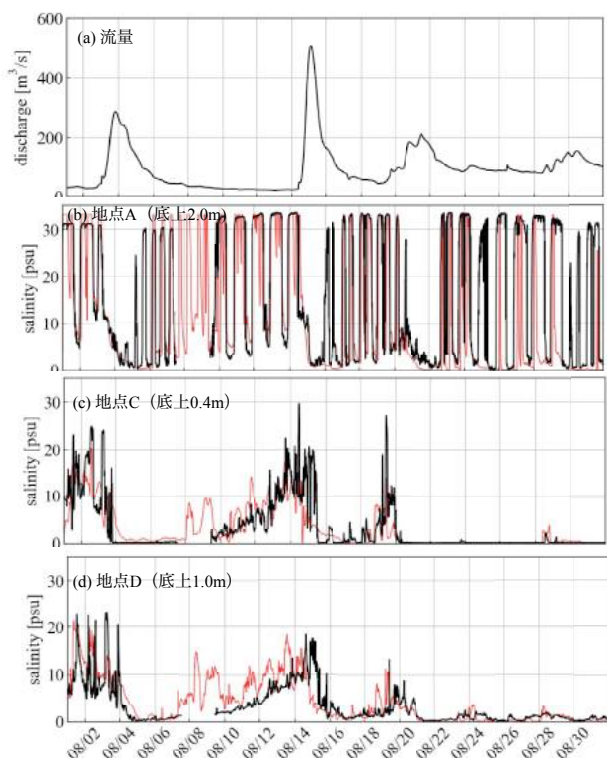


図-4 岩木川の流量条件と、塩分の再現計算結果（地点A, C, Dの3地点），2008年8月の例。
黒線：測定値，赤線：計算値

Nash-Sutcliffe (NS) 係数を、欠測を除く全期間、全地点を対象に求めたところ、地点A, B, C, Dの順に0.12, 0.53, 0.64, 0.59であった。いずれも0.7未満であるので必ずしも良好な再現性とは言えない。しかし、NS係数が全ての対象地点でゼロより大きいことから、湖内全域である程度の再現性¹⁰⁾が得られたと評価した。またFantom3Dを用いた結果、既往研究の解析⁹⁾に対して、定性的には再現性が向上したことを確認している。しかし、境界条件となる水戸口からの海水流入については、塩分負荷量の誤差が依然大きいと考えられる。そのため、水戸口近傍の地点AではNS係数が特に小さい。塩分流入の誤差については既往研究¹¹⁾などで、種々の工夫をおこなったが、改善は困難であった。十三湖のように浅く、塩水の流入出頻度が高い水域では、この誤差が影響が大きい。

(2) 浮遊幼生の好適塩分

幼生の浮遊過程の解析を現地データに基づいて確認することができるデータは得られていない。また、幼生の好適塩分に関する知見もほとんどない。そこで、前章に述べたように、既往研究文献の実験結果³⁾と浮遊幼生の挙動解析モデルの組み合わせにより検討した。その結果が図-5と図-6である。図-5は、塩分勾配カラムを用いて行なった浮遊幼生の塩分選択実験の

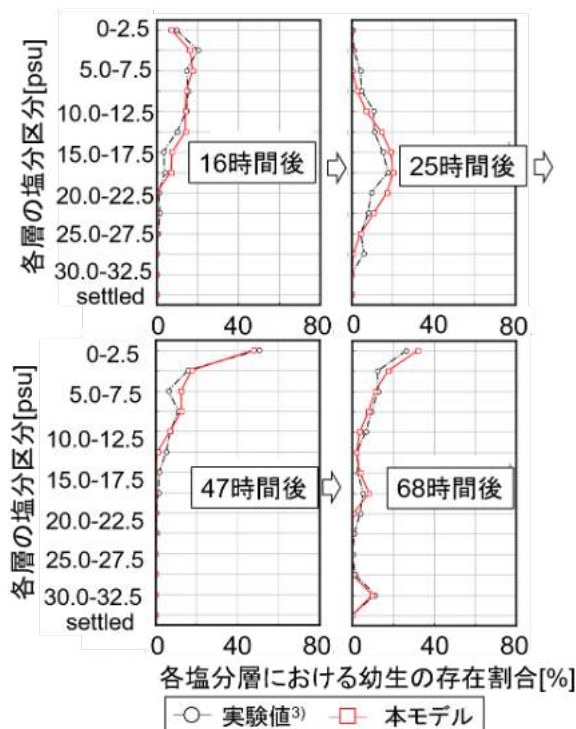


図-5 塩分に対応した浮遊幼生の鉛直分布についての実験値と解析結果の比較

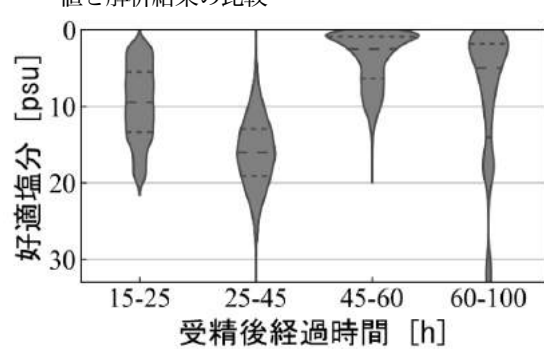


図-6 浮遊幼生の好適塩分の確率密度関数。
時間区分ごとにバイオリンプロットで示した。

結果（黒丸印）に対して、本研究で行なったモデルによる再現（赤四角）を比較した図であり、各塩分層の幼生数を相対頻度で示している。この図のように、実験結果を十分に再現できるように、幼生の好適塩分の齢変化を経験的に決定した。その結果が図-6である。生物的な現象であることから、個体差が生じていると考えられる。それを図-6のように、齢（受精後の経過時間）に応じた確率密度分布として考慮し、モデル内では乱数を使って、個体別の設定を与えて計算を行なった。

(3) 幼生分散解析

図-7に幼生の着底率を示す。全ての放出日時において塩分選択行動を考慮したほうが着底率が高かった。これは発生初期に塩分濃度の高い水塊を選択することで、湖内に侵入する塩水の流れによって水戸口から離

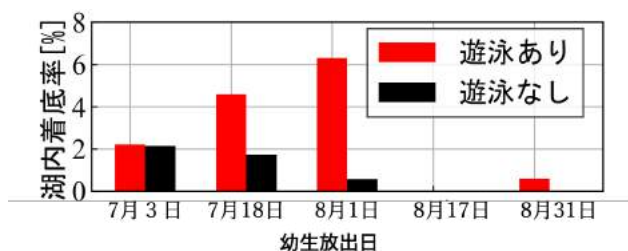


図-7 放出日別、遊泳の有無別の幼生着底率

れる方向へ輸送されたためだと考えられる。なお、8月17日と8月31日放出の幼生の着底率が低いのは、すでに図-3で示したように計算期間中に出水があったためである。図-8に幼生の着底分布（7月18日と8月1日放出）を示す。ここで着底率は、放出された幼生の全数と各計算格子に着底した幼生数の比である。7月18日放出幼生は岩木川河口以外の湖内全域に、8月1日放出幼生は湖内全域に着底する様子が見られた。塩分選択による遊泳の有無で比較すると、着底率には全体に差があり、塩分選択の遊泳がある方が高い着底率である。しかし分布の濃淡（空間分布）の点では似通っている結果であった。塩分計算条件等は大きく異なるが、ここに得られた着底率を、望月ら³⁾の結果と概略比較すると着底率（残存量）が同程度から10分の1程度となっているようである。

図-8では、遊泳のありのとき8月1日放出の方が着底率が高く、遊泳なしのとき7月18日の方が着底率が高い。このような結果の差異には、岩木川の流量と好適塩分の変化が関与していると考えられる。8月1日の幼生放出後、8月3日夜間をピークとする中程度の出水が発生していた。この時期には幼生の好適塩分が高くなっており、下層の塩水層へ遊泳していたため出水流入により流失する幼生が少なかったと考えられる。

図-9に幼生の分散に関する湖内の空間接続性を示す。この図は、区域 x （縦軸）から放出された幼生のうち地域 y （横軸）に着底した幼生の割合を百分率で示した行列的な表現である。この図では着底率が高かった2回の産卵・放出日の結果を示した。すべての区域において、区域6から放出された幼生の着底率が高い傾向がある。これは、岩木川から水戸口を結ぶ線上で海側へ流出する流れを形成すると考えられるが、区域6の湖東部はそこから外れていることが影響し、その結果、湖内への残存率が高くなっていると考えられる。また区域2と区域4から放出された幼生の着底率もやや高いが、これらの区域は成員の生息密度が小さい。そのことを考慮すると、区域6すなわち湖東部が十三湖における幼生の主要な供給源と考えられる。

幼生の着底は湖内全域でみられたが、他地域からの受け入れが多い区域は2,4,6であった。しかし区域2と

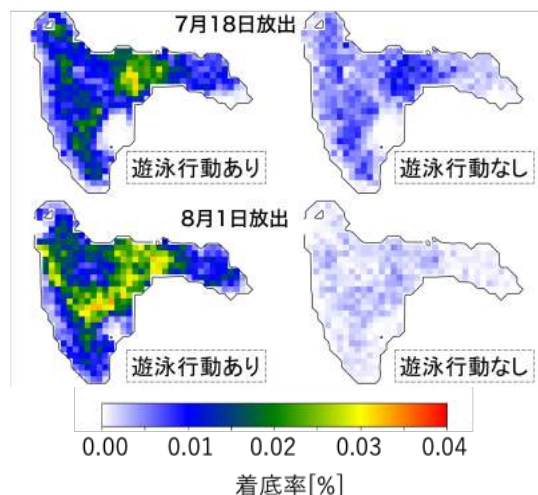


図-8 着底率として表した幼生の着底数分布

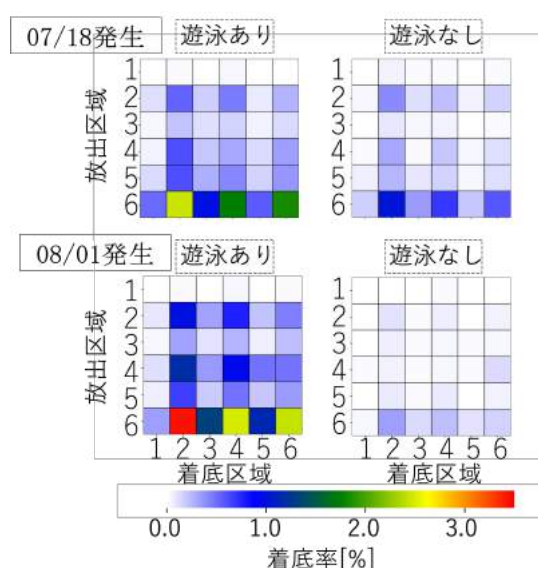


図-9 幼生の移動に関する湖内区域の接続性

区域4は、底質が泥質であるなどから、ヤマトシジミの生育に適しているとは言えない範囲が多い⁹⁾。そのため、稚貝の生残率については低い可能性がある。また、二枚貝のいくつかの種は、着底後の環境が不適の場合は再浮上し別の場所へ移動する能力があり¹²⁾。ヤマトシジミは成貝も移動する場合がある¹³⁾が、本研究では考慮していない。したがって、幼生が区域2と4に着底してから留まっていない可能性もありうる。

4. 結論

本研究では、汽水湖である十三湖において、ヤマトシジミの浮遊幼生が、産卵後に湖内で分散し着底するまでの過程を把握するため、幼生の塩分選択行動を考慮した幼生分散モデルを開発し、水理解析モデルと組み合わせた手法を構築し、十三湖に適用した。その結

果、次のような結果が得られた。

- 1) 浮遊幼生の塩分選択行動は、湖内から海域への流出率を低下させる効果がある。
- 2) 水戸口および岩木川から離れた区域である十三湖の湖東部が、着底率（湖内残存率）の結果から、幼生の最大の供給源である。

後者の結果より、湖東部の生息環境を積極的に保護し、ヤマトシジミの資源管理を強化することが、十三湖でのヤマトシジミの効率的な資源維持に貢献できる可能性があると考えられる。

謝辞：東京都立大学の新谷哲也准教授には解析ソフトFantomを提供頂き、様々な助言を頂いた。東京ガス株式会社の田中美香さんには水理解析に関して助力を頂いた。記して謝意を表する。

参考文献

- 1) 中村幹雄：しじみ学入門，p.143，日本しじみ研究所，2018。
- 2) Zhang, X., Haidvogel, D., Munroe, D., Powell, E., N., Klinck, J., Mann, R., Frederic S.C.: Modeling larval connectivity of the Atlantic surfclams within the Middle Atlantic Bight: Model development, larval dispersal and metapopulation connectivity, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, Vol.153, pp.38-53, 2015.
- 3) 望月貴文，天野邦彦，岩見洋一：十三湖における流動及び土砂移動解析とヤマトシジミの生息場評価に関する検討，土木学会論文集B1(水工学)，Vol.69，No.4., pp.I_1519-I_1524, 2013.
- 4) 山口啓子，園田武：河道地形に応じた感潮特性が二枚貝浮遊幼生に及ぼす影響：幼生プール機構の解明，河川整備基金助成事業，助成番号：27-1215-020，2015.
- 5) 梅田信，小西絵里子，田中仁，佐々木幹夫：浅い汽水湖における塩分変動解析，水工学論文集，Vol.53，pp.1423-1427, 2010.
- 6) 新谷哲也，中山恵介：環境流体解析を目的としたオブジェクト指向流体モデルの開発と検証，水工学論文集，Vol.53，pp.1267-1272, 2009.
- 7) 石田基雄，小笠原桃子，村上智里，桃井幹夫，市川哲也，鈴木輝明：アサリ浮遊幼生の成長に伴う塩分選択行動特性の変化と鉛直移動様式再現モデル，水産海洋研究，vol. 69 (2), pp. 73-82, 2005.
- 8) 三島豊秋，川崎浩司，清水涼太郎，灘岡和夫，風呂田利夫，八木宏，中川康之，二瓶泰雄，山中亮一：多摩川河口域における干潟底生生物の幼生分散数値シミュレーション，土木学会論文集B2（海岸工学），vol. 74(2), pp. I_1309-I_1314, 2018.
- 9) 青森県水産総合研究センター内水面研究所：ヤマトシジミ現存量調査報告書，2008.
- 10) Moriasi, D.N. et al.: Model evaluation guidelines for systematic quantification of accuracy in watershed simulations, *Transactions of the ASABE*, Vol. 50, pp. 885-900, 2007.
- 11) Atas Pracyoら：汽水環境解析のための十三湖水戸口流量の推定方法に関する検討，土木学会論文集B2(海岸工学)，第66巻，pp. 981-985, 2010.
- 12) Beukema, J.J. and De Vlas, J.: Tidal current transport of thread-drifting post larval juveniles of the bivalve *Macoma balthica* from the Wadden Sea to the North Sea, *Marine Ecology Progress Series*, Vol.52, pp.193-200, 1989.
- 13) Yajima, H., Morohara, R., Yamada, M.: Effects of biological behaviors of benthic bivalve (*Corbicula japonica*) on its passive transport, *Hydrobiologia* Vol.848, pp.825-839, 2021.

(Received May 31, 2022)

(Accepted September 1, 2022)

SIMULATION OF DISPERSION AND SETTLEMENT OF FLOATING LARVAE OF *CORBICULA JAPONICA* IN LAKE JUSAN

Akihiro KOBAYASHI and Makoto UMEDA

Lake Jusan is a brackish lake located in the northwestern part of Aomori Prefecture in Japan. The lake is a major fishery ground of *Corbicula japonica*, which is a popular resource of inland fishery for Japanese. The larvae of the bivalve in the early stage of development is planktonic, so they float in the water right after spawning. Therefore, study of dispersion processes of the planktonic larvae in the lake can contribute to conservation of the fishery resources. A combined model to simulate hydrodynamics in the lake and behavior of planktonic larvae was developed in this study. The floating larvae of bivalve have capability of vertical migration according to salinity preference, which was considered in our developed model. The model was applied to the actual condition of Lake Jusan, and connectivity of populations between the regions in the lake was analyzed from dispersion and settlement of the larvae. The results suggested that the settling rate of planktonic larvae increased due to salinity selection behavior, and that the eastern part of Lake Jusan was the source of larvae and supplies larvae to the entire lake.