

# 円柱状基盤に付着した二枚貝の積層構造の 現地調査と数値解析

## Field Investigation and Numerical Analysis of Multilayer Structure of Bivalves on Cylindrical Substrata

北澤 大輔\*・藤本 周平\*\*

Daisuke KITAZAWA and Shuhei FUJIMOTO

**要旨:** 二枚貝は、沿岸域の人工基盤に積み重なって生息する。二枚貝の活動による物質循環や食物連鎖の変化を予測する場合、一個体の摂餌速度や呼吸速度に、全付着個体数を乗じると、群集全体のこれらの速度を過大評価する場合が多い。これは、群集内部の二枚貝の摂餌速度や呼吸速度が小さいためである。本研究では、東京湾隅田川河口域の円柱状基盤であるロープに付着したムラサキイガイ群集の積層構造を調査し、活発に活動していると考えられる個体数の比率を明らかにした。また、円柱状基盤に付着するムラサキイガイの個体群モデルを構築し、群集の積層構造を再現した。2層構造の場合は、全個体が活動すると仮定した場合に比べ、摂餌速度や呼吸速度が20~30%小さくなることを示した。

**キーワード:** ムラサキイガイ, 積層構造, 円柱状基盤, 個体群モデル, 物質循環

### 1. 緒言

ムラサキイガイは、温帯域と亜寒帯域の沿岸域に設置された突堤、防波堤、直立護岸、浮体式構造物、船舶等の人工構造物の表面に大量に付着する代表的な二枚貝である (Gosling<sup>1)</sup>)。ムラサキイガイの大量付着は、周辺の海水の流体力学的特性を変える。たとえば、発電所の取水管の壁面に大量に付着したムラサキイガイは、取水管内部の海水の流れを阻害する (Rajagopal et al.<sup>2)</sup>)。また、ムラサキイガイが船舶やそのプロペラに付着すると、抵抗の増加により、船舶の推進性能が低下する (Townsin<sup>3)</sup>)。

一方、ムラサキイガイの人工構造物への付着は、人間活動のみならず、周辺の食物連鎖や物質循環の変化を通して海洋生態系にも影響を及ぼす。たとえば、風力発電施設 (Hiscock et al.<sup>4)</sup>) や浮体式

構造物 (北澤ら<sup>5)</sup>) を設置した場合 (Fig.1), 表面に付着したムラサキイガイは周辺のプランクトンと酸素をろ過、摂取するため、プランクトンを摂取する海洋生物と競合関係となる。また、ムラサキイガイは呼吸、排泄活動を通して栄養塩を放出するが、これが植物プランクトンのブルーミングの原因となる。さらに、ムラサキイガイの糞や擬糞、ムラサキイガイの海底への落下は、海底生態系の変化を招くとともに、底泥の嫌気化による貧酸素水塊の発生と栄養塩の溶出を引き起こす (Lindegarth<sup>6)</sup>, 矢持ら<sup>7)</sup>, Jovanovicら<sup>8)</sup>)。人工構造物表面や海底に落下したムラサキイガイが、その捕食者を引きつけることもある (Davis et al.<sup>9)</sup>)。

沿岸域に新たな人工構造物を設置する場合、その表面に付着したムラサキイガイが食物連鎖や物質循環の変化を通して周辺の海洋生態系に及ぼす

\* 正会員 東京大学生産技術研究所, \*\* 内閣官房総合海洋政策本部事務局

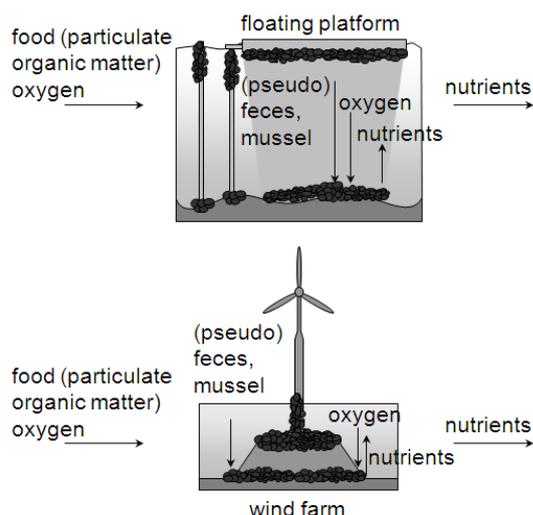


Figure 1: Schematic representation of changes in material cycle due to activities of mussels on the surface of artificial structures such as floating platforms and wind farms.

影響を事前に予測、評価する必要がある。その評価方法として、ムラサキガイの数値モデルの利用が有効であり、これまでは SFG (Scope for Growth) コンセプトに基づくバイオマスモデルが良く用いられてきた (Bayne and Newell<sup>10)</sup>, Bayne et al.<sup>11)</sup>). このモデルは、単位重量あたりの摂餌速度、呼吸速度などにバイオマスを乗じて群集全体の摂餌速度、呼吸速度などを推定するモデルである。バイオマスモデルでは、体重量中の骨格物質の重量と脂質、グリコーゲンなどの蓄積物質の重量とを区別しないため (VanHaren and Kooijman<sup>12)</sup>), 肥えたムラサキガイと飢えたムラサキガイを区別できない。しかし、実際には、ムラサキガイはお互いに積み重なって生息するため (Camacho et al.<sup>13)</sup>), 群集内の一部のムラサキガイは摂餌活動を行っているものの、成長とともに骨格物質を維持するだけのエネルギーを確保できない状態にある。したがって、群集全体の摂餌速度、呼吸速度を予測する場合は、群集内部の肥えた個体と飢えた個体とを区別して取り扱う必要がある。

著者らは、これらの問題に対処するため、平板に付着するムラサキガイの個体群モデルを開発

した (Kitazawa et al.<sup>14)</sup>). この個体群モデルは、DEB (Dynamic Energy Budget) モデル (Kooijman<sup>15)</sup>) に基づくムラサキガイ個体の成長サブモデルと、餌と空間に対する競争サブモデルとから構成されたものである。ムラサキガイの成長や酸素消費速度の観測結果と比較し、個体群モデルの妥当性を検証した。しかし、付着基盤の形状として、平板のみを対象とした個体群モデルであった。

そこで、本研究では、付着基盤として、沿岸域で多く用いられる杭、橋脚、ロープ等の円柱状基盤に着目し、沿岸域で付着する代表的な二枚貝であるムラサキガイを対象として、その積層構造の現地調査と個体群モデルによる数値解析を行った。円柱状基盤に付着したムラサキガイ群集のうち、活発に活動していると考えられる個体数の比率を明らかにした後、個体群モデルを円柱状基盤に付着するムラサキガイに適用し、その妥当性を検証した。最後に、ムラサキガイ群集全体の摂餌速度と呼吸速度を推定した。

## 2. ムラサキガイの積層構造の現地調査

### 2.1 調査地点

ムラサキガイの積層構造の調査は、東京湾の隅田川河口域で実施された (Fig.2)。隅田川河口域には、東京海洋大学所有の汐路丸を係留するためのポンツーン型浮体が設置されている。周辺の直立護岸や杭には、大量のムラサキガイが付着しており、ムラサキガイの活動が活発な海域であることが確認された。

### 2.2 調査方法

調査項目は、個体群モデルによる数値解析の境界条件として用いる水質と、円柱状基盤上のムラサキガイの積層構造である。積層構造の調査では、群集内部のムラサキガイの位置と成長との関係から活動している個体の比率を明らかにし、

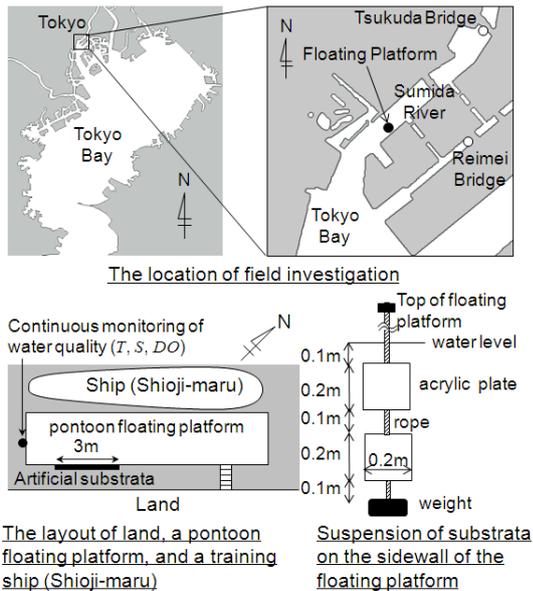


Figure 2: The location of field investigation and the layout of land, a pontoon floating platform, and a training ship (Shioji-maru). Substrata were suspended on the sidewall of the floating platform.

そのデータを個体群モデルの妥当性検証に用いた。

水質の連続計測は、2005年4月から2006年11月まで10分ごとに行った。水温、塩分、溶存酸素濃度、クロロフィル *a* 濃度の計測を目的として、(株)アレック電子製の小型メモリー水温塩分計 (Compact-CT)、小型メモリーDO計 (Compact-DOW)、小型メモリークロロフィル濁度計 (Compact-CT) をポンツーン浮体より垂下し、センサーの位置を海面下50cmに固定した。懸濁態有機物と懸濁態無機物の濃度に関しては、佃橋と黎明橋の下で1998年4月から2005年3月まで月に1回計測されたデータより推定した(国立環境研究所<sup>16)</sup>)。黎明橋で計測された化学的酸素要求量、全有機炭素濃度、溶存態有機炭素濃度より、化学的酸素要求量と全有機炭素濃度の比、懸濁態有機炭素濃度と溶存態有機炭素濃度の比を算出した。次に、佃橋と黎明橋で計測された化学的酸素要求量の平均値より、全有機炭素濃度、懸濁態有機炭素濃度を推定した。懸濁態有機物濃度は、懸濁態有機炭素濃度を0.43で除することにより求めた(Clausen and Riisgard<sup>17)</sup>)。さらに、佃橋と黎明

橋で計測された懸濁物質濃度(SS)の平均値と、懸濁態有機物濃度との差を懸濁態無機物濃度とした。懸濁態無機物は、ムラサキガイの餌ではないが、そのろ過活動に大きな影響を及ぼす。

ムラサキガイを付着させるための基盤として、2005年4月より一辺20cmの亚克力製平板と直径10mmのナイロン製ロープをポンツーン浮体より垂下した(Fig.2)。平板をロープで結合し、これらの基盤の位置を固定するためにロープの先におもりを付けた。ムラサキガイの積層構造の分析方法は以下の通りである。

- ・ ムラサキガイのサイズとその群集内の位置との関係を調べるための予備実験では、亚克力製平板100cm<sup>2</sup>の面積に付着したムラサキガイを回収した。また、本実験では、ロープ10cmの長さには付着したムラサキガイを回収した。回収したムラサキガイをただちに研究室に輸送した。
- ・ 各ムラサキガイの群集内での位置をある基準に基づいて求めた。その具体的方法については2.3.2で述べる。
- ・ 各ムラサキガイ表面の海水を拭き取り、湿重量を電子天秤で計測した。
- ・ 各ムラサキガイの軟体部を殻から取り出し、1日乾燥させた後、乾重量を電子天秤で計測した。
- ・ 各ムラサキガイの殻長を定規で計測した。

## 2.3 観測結果

### 2.3.1 水質の連続計測結果

Fig.3に、2005年9月1日から1年間の水温、塩分、溶存酸素濃度の時間変化、および1998年4月から2005年3月までの各月平均の懸濁物質(SS)、懸濁態有機物質(POM)、懸濁態無機物質(PIM)、化学的酸素要求量(COD)の変化を示す。水温は、10°C~28°Cの範囲にあり、短期的な変動

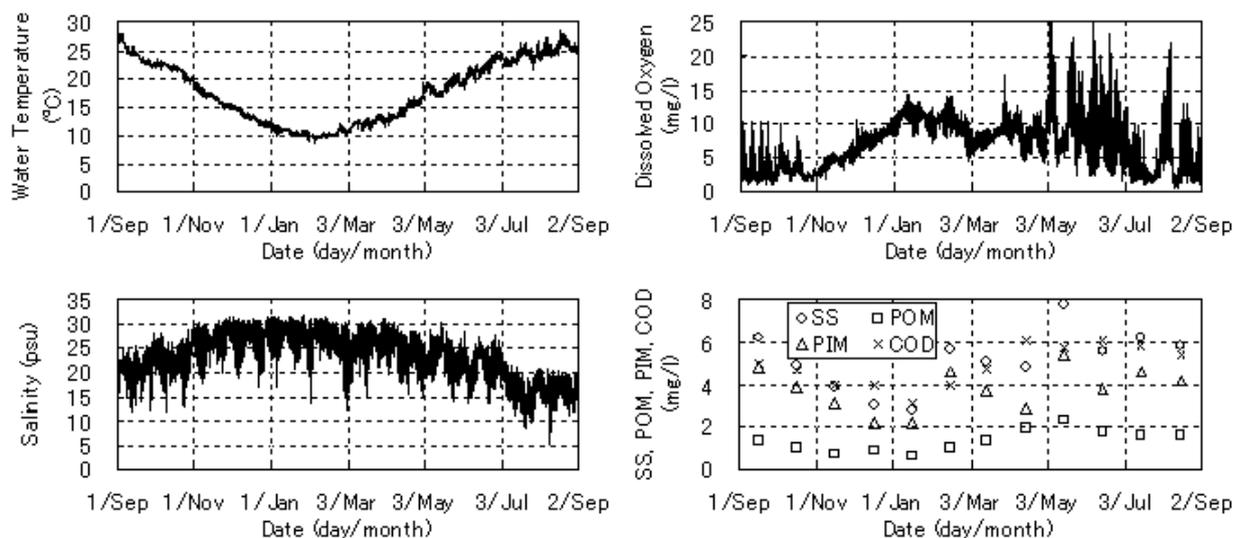


Figure 3: Time histories of water temperature, salinity, and dissolved oxygen concentration during September 2005 and August 2006, and seasonal changes in the monthly mean concentrations of suspended solid (SS), particulate organic matter (POM), particulate inorganic matter (PIM), and chemical oxygen demand (COD) during April 1998 and March 2005.

は小さい。塩分は、潮汐周期にあわせて 1 日に 10psu 程度変化することがあり、夏季はしばしば 15psu を下回る。溶存酸素濃度は、夏季には 2 mg/l 程度にまで低下することがある。これらの低塩分、低溶存酸素濃度はムラサキイガイの活動を制限する可能性がある。懸濁態有機物濃度は 6 月に最も高く、1 月に低い。懸濁態無機物濃度は、懸濁態有機物濃度の 1.5~3 倍程度であり、ムラサキイガイのろ過活動への影響が大きいものと考えられる。

### 2.3.2 積層構造の解析

2005 年 4 月に設置した基盤に、同年 9 月より生物が付着し始めた。当初は、フジツボが優占していたが、徐々にムラサキイガイやコウロエンカワヒバリガイが優占種となった。ロープ上では、ムラサキイガイが優占し、個体数ベースで全体の 9 割近くを占めていた。まず、予備実験用として、2006 年 5 月 31 日と 6 月 16 日に、ムラサキイガイをアクリル製平板より採取した。次に、7 月 31 日、8 月 10 日、8 月 21 日、9 月 5 日、11 月 6 日に、ロープに付着したムラサキイガイを採取した。

Fig.4 に、ロープから採取したムラサキイガイの殻長と乾重量との関係を示す。(a)はすべて、(b)は 5 月、(c)は 7 月、(d)は 9 月のムラサキイガイを対象とした殻長と乾重量の関係である。乾重量は概ね殻長の 3 乗に比例するが、同じ殻長でも乾重量は大きく異なっている。このことは、同じ殻長のムラサキイガイの中に、肥えたものから飢えたものまで様々な状態のムラサキイガイが含まれていることを示唆している。ただし、5 月のムラサキイガイは乾重量が小さい傾向にあるが、これは放卵、放精による影響であると考えられる。

次に、ムラサキイガイのサイズとその群集内の位置の関係について調査した。予備実験において、平板上に付着したムラサキイガイを用いて、基盤からの距離とムラサキイガイの乾重量、殻長との関係を調べたが、有意な関係は見られなかった。そこで、ムラサキイガイの群集内の位置を規定する基準として、群集表面からの距離を採用した。ムラサキイガイは殻の隙間から餌や酸素を含んだ海水を取り入れる。本研究では、Fig.5 に示すように、ムラサキイガイの周囲の 30%を海水の取り込

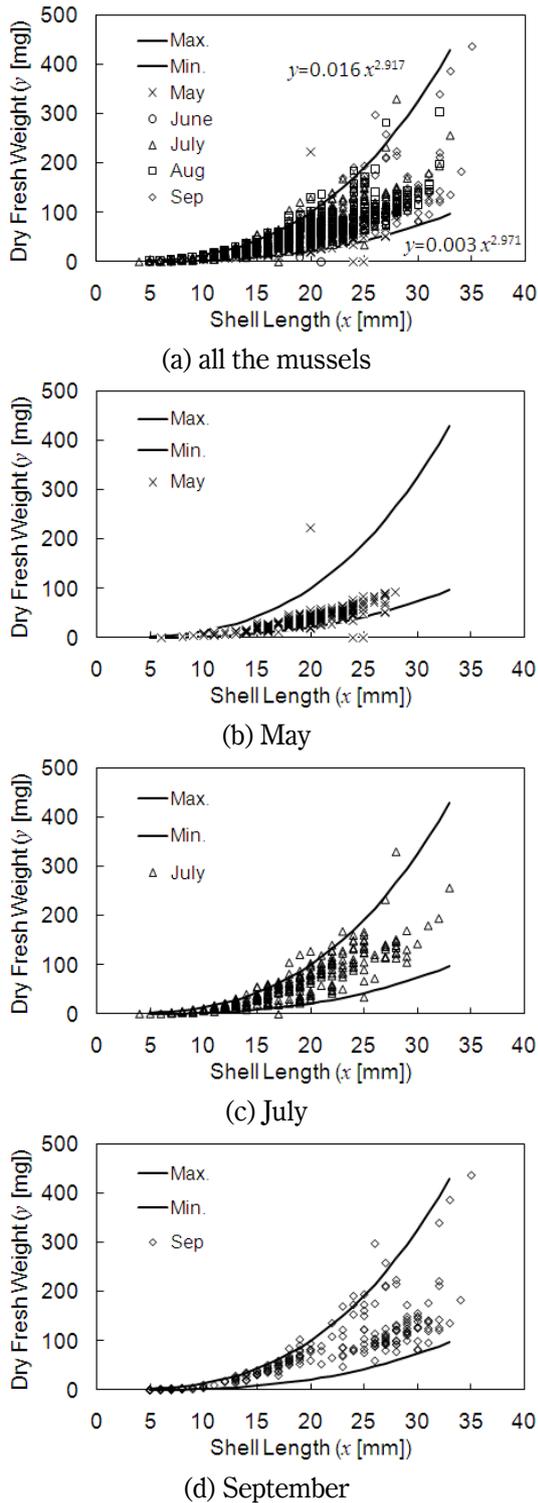


Figure 4: The relationship between shell length and dry fresh weight of the mussels.

み口と仮定した。これは、ムラサキガイ一個人の活動を観察したときに、概ね糞と擬糞の排出位置から足の位置までの距離に相当する。ただし、実際には、殻のどの部分から海水を取り込んでい

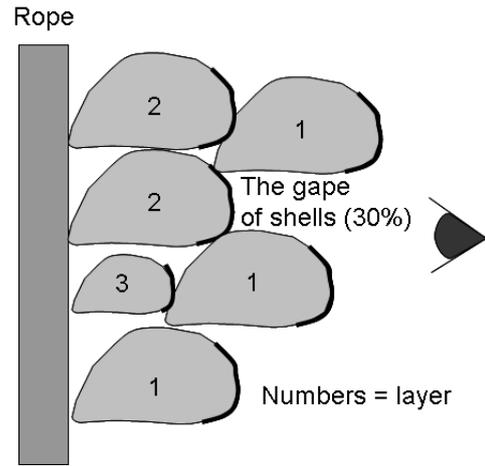


Figure 5: Schematic representation on how to categorize the positions of mussels.

るかは不明であり、今後の課題として殻近傍の水流の可視化が必要である。本研究では、Fig.5で定義した取り込み口の群集表面からの見え方によって下記の3つのカテゴリーに分類した。

- 1 層目はムラサキガイの海水の取り込み口が完全に群集から出ているもの
- 2 層目はムラサキガイの海水の取り込み口の一部が群集から出ているもの
- 3 層目はムラサキガイの海水の取り込み口が完全に群集に埋もれているもの

具体的には、現地より持ち帰った群集を表面から観測し、1層目、2層目のムラサキガイに異なる色のマーカーで印を付けることにより区別した。

Fig.6に、8月21日に採取したムラサキガイの殻長別個体数分布を示す。群集内部の3層目のムラサキガイは、摂餌活動を行っているものの、成長とともに骨格物質を維持するだけのエネルギーを確保できず、蓄積物質を基礎呼吸により少しずつ消費しながら生き延びていると考えられ、平均殻長は7.2mmであった。1層目と2層目の平均殻長はそれぞれ21.8mmと17.0mmであった。通常、殻に他のムラサキガイが付着した場合は摂餌活動を十分に行えないため、2層目のムラサキ

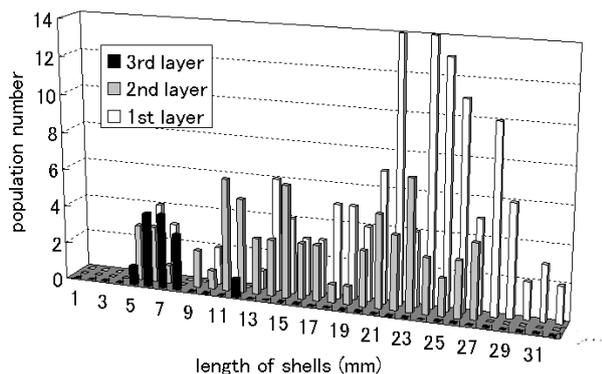


Figure 6: Distributions of the population of mussels in each layer for each category of shell length.

イガイは成長が止まり、小型化すると予想される。しかし、調査日近くまで表層に存在し、調査日の直前に群集内部に閉じ込められたムラサキイガイも多く存在したため、1層目と2層目のムラサキイガイの平均殻長に大きな違いが見られなかったものと考えられる。

Table 1に、各観測日の各層におけるムラサキイガイの個体数（ロープ10 cmあたり）とその占める面積とを示す。ムラサキイガイ一個体が占める面積 ( $S_{A,j}$  [ $\text{m}^2$ ]) は、その殻長 ( $L_j$  [mm]) より、以下の式を用いて計算した（細見<sup>18)</sup>）。

$$S_{A,j} = \begin{cases} 0.55 \cdot L_j^{1.44} \cdot 10^{-6} & (L_j < 10) \\ 0.1587 \cdot L_j^2 \cdot 10^{-6} & (L_j \geq 10) \end{cases} \quad (1)$$

ロープ表面の面積は、ロープの直径が1 cmで長さが10 cmであるから、 $31.4 \text{ cm}^2$ となる。Table 1の各観測日のムラサキイガイが占める総面積は、すべて  $31.4 \text{ cm}^2$ 以上であったため、積層構造が形成されていることが分かる。また、1層目のムラサキイガイが活動していると仮定すれば、群集で活動している個体数の比率は46~75%となった。

### 3. 個体群モデルによる数値解析

#### 3.1 個体群モデル

個体群モデルは、個々のムラサキイガイの成長

Table 1: The population number of mussels in each layer and the area occupied by mussels (per 10 cm of the rope).

Date	1st layer	2nd layer	3rd layer
31 July	147 49.4	49 13.8	
10 Aug.	74 58.7	41 20.9	13 4.8
21 Aug.	133 108.5	72 37.7	13 1.3
5 Sep.	161 121.5	53 40.5	16 1.8
6 Nov.	108 80.4	110 45.6	15 1.6

upper: population number (individuals)

lower: the area occupied by mussels ( $\text{cm}^2$ )

を予測するための成長サブモデルと、ムラサキイガイ間の競争サブモデルからなる。従来用いられてきたバイオマスモデルでは、群集の全バイオマスが1つの状態変数として表され、その状態変数の時間変化が、摂餌によって得たエネルギーと呼吸によって失ったエネルギーとのバランスに基づいて計算された。一方、本研究で提案する個体群モデルでは、群集の中で個々のムラサキイガイの生態的な状態が異なることを考慮し、群集内部に閉じ込められる期間に基づいて群集をいくつかのグループに分割する。グループ  $j$  の個体群密度を  $N_j$  [individuals  $\text{m}^{-2}$ ], その平均炭素重量を  $W_j$  [ $\text{mgC m}^{-1}$ ]とすると、

$$B = \sum_{j=1}^{NL} N_j W_j \quad (2)$$

ここで、 $B$  [ $\text{mgC m}^{-1}$ ]は全バイオマス、 $NL$ はグループ数を示す。グループ  $j$  が1の場合は群集表層のムラサキイガイ、グループ  $j$  が2から  $NL-1$ の場合は群集内部のムラサキイガイ、グループ  $j$  が  $NL$ の場合は、死亡したムラサキイガイを示す。全バイオマスの時間変化は、以下の式で表される。

$$\frac{\partial B}{\partial t} = \sum_{j=1}^{NL} \left( N_j \frac{\partial W_j}{\partial t} + W_j \frac{\partial N_j}{\partial t} \right) \quad (3)$$

(3)式より，全バイオマスの時間変化は，成長サブモデルによって計算される各グループの重量の変化と，個体群サブモデルによって計算される各グループの個体数の変化とから計算される。

### 3.1.1 成長サブモデル

ムラサキガイの成長サブモデルは，Kooijman<sup>15)</sup>によって提案された DEB (Dynamic Energy Budget) モデルに基づいて構築した。Fig.7 にムラサキガイのエネルギー収支を示す。ムラサキガイの体重量を，蓄積物質 ( $W_{Rj}$  [mgC/m])，骨格物質 ( $W_{Sj}$  [mgC/m])，生殖物質 ( $W_{Gj}$  [mgC/m]) の3つの部分に分割し，それぞれをロープの単位長さ (1m) あたりの炭素量で示した。ムラサキガイは，まず有機物質と無機物質からなる懸濁態の物質をろ過する。一部の有機物質とすべての無機物質は糞や擬糞として周辺に排出される。残りの有機物質は蓄積物質となり，骨格物質や生殖物質の形成に用いられる。呼吸活動は，活動呼吸，標準呼吸，基礎呼吸の3つのレベルに分類される。成長サブモデルの詳細は，Kitazawa et al.<sup>14)</sup>に示されている。

### 3.1.2 競争サブモデル

ムラサキガイ間の空間競争は，付着基盤表面の個体群密度に依存する。基盤への付着当初は，基盤表面に稚貝が1層で付着するが，稚貝の成長とともに群集表面にとどまる個体と群集内部に閉じ込められる個体とが現れる。ムラサキガイ一個体が占める面積は(1)式で計算されるため，すべてのムラサキガイが占める面積 ( $S_{TA}$  [m<sup>2</sup>]) は以下の式で計算される。

$$S_{TA} = \sum_{j=1}^{NL} N_j S_{A,j} \quad (4)$$

グループ数  $NL$  の初期値は1である。ムラサキガイが占める面積がロープの表面積 ( $S_C$  [m<sup>2</sup>])

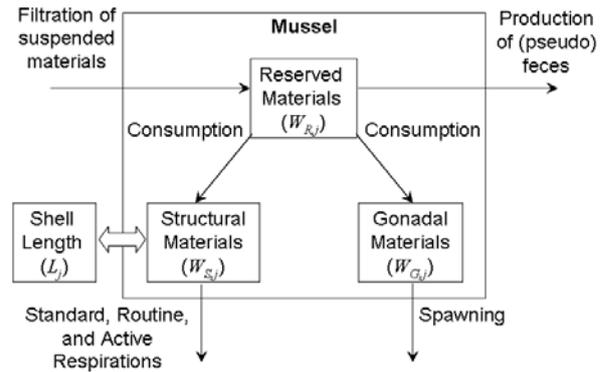


Figure 7: A growth submodel for a mussel based on DEB (Dynamic Energy Budget) model.

を超える場合は，第2層が形成される。グループは，ムラサキガイが群集内部に閉じ込められた期間に応じて設定されるため，新しいグループも同時に形成される。ここで，第1層と第2層の個体群密度の時間変化は次式で示される。

$$\frac{\partial N_1}{\partial t} = -\frac{(S_{TA} - S_C)}{S_C} \cdot N_1, \quad \frac{\partial N_2}{\partial t} = \frac{(S_{TA} - S_C)}{S_C} \cdot N_2 \quad (5)$$

このとき，第2層のムラサキガイの殻長，蓄積物質，骨格物質，生殖物質は，第1層と第2層のムラサキガイの平均値として次式で計算される。

$$L_2^{n+1} = \frac{\frac{S_{TA} - S_C}{S_C} \cdot N_1^n \cdot L_1^n + N_2^n \cdot L_2^n}{\frac{S_{TA} - S_C}{S_C} \cdot N_1^n + N_2^n} \quad (6)$$

$$W_{R,2}^{n+1} = \frac{\frac{S_{TA} - S_C}{S_C} \cdot N_1^n \cdot W_{R,1}^n + N_2^n \cdot W_{R,2}^n}{\frac{S_{TA} - S_C}{S_C} \cdot N_1^n + N_2^n} \quad (7)$$

$$W_{S,2}^{n+1} = \frac{\frac{S_{TA} - S_C}{S_C} \cdot N_1^n \cdot W_{S,1}^n + N_2^n \cdot W_{S,2}^n}{\frac{S_{TA} - S_C}{S_C} \cdot N_1^n + N_2^n} \quad (8)$$

$$W_{G,2}^{n+1} = \frac{\frac{S_{TA} - S_C}{S_C} \cdot N_1^n \cdot W_{G,1}^n + N_2^n \cdot W_{G,2}^n}{\frac{S_{TA} - S_C}{S_C} \cdot N_1^n + N_2^n} \quad (9)$$

ここで  $n$  はタイムステップを表す。新しい層の形成とともに、グループ  $j$  のムラサキガイはグループ  $j+1$  に移動する。

$$\begin{aligned} N_{j+1}^{n+1} &= N_j^n, & L_{j+1}^{n+1} &= L_j^n, & W_{R,j+1}^{n+1} &= W_{R,j}^n, \\ W_{S,j+1}^{n+1} &= W_{S,j}^n, & W_{G,j+1}^{n+1} &= W_{G,j}^n \quad (\text{for } 2 \leq j \leq NL-1) \end{aligned} \quad (10)$$

これらのプロセスを時間刻み  $\Delta t$  日ごとに繰り返すため、 $\Delta t$  日ごとに新しいグループが形成される。グループと層の関係は Fig.8 に示すとおりである。グループはムラサキガイが群集内部に閉じ込められた期間によって規定され、グループ 1 はその期間が 0 日（群集表層に存在し、閉じ込められていない）、グループ 2 は  $\Delta t$  日閉じ込められた群集、グループ 3 は  $2\Delta t$  日閉じ込められた群集となっている。一方、層は群集内部のムラサキガイが群集表面のムラサキガイの付着場所を提供することにより形成される。時間刻みが小さいほどムラサキガイ群集の積層構造が詳細に計算されるが、計算時間が多くかかるため、時間刻みを適切に選ぶことが重要である。

ムラサキガイが内部に閉じ込められると、それらが表層のムラサキガイの生息地を提供するため、付着可能面積が増加する (Fig.9)。この効果を考慮するため、内部のムラサキガイ群集の平均厚さを計算し、ロープの直径を含めて各層の付着可能面積を各タイムステップで計算する。表層のムラサキガイが占める面積が付着可能面積を超えると、新たな層が形成される。

空間に対する競争により積層構造が形成されると、餌に対する競争が起こる。群集内部に押し込められたムラサキガイに対しては、以下のように活動するものと仮定する。

- ・ ろ過活動、標準呼吸、活動呼吸を停止する。
- ・ 体内の蓄積物質と生殖物質を基礎呼吸により少しずつ消費しながら生き続ける。

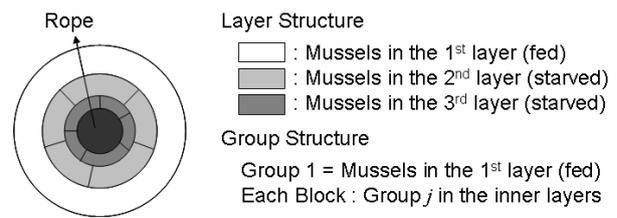


Figure 8: A relationship between layer and group structures in the population model.

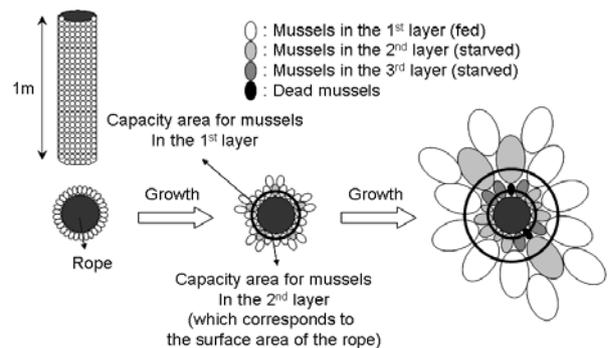


Figure 9: A competition submodel for mussels as they grow on a rope.

- ・ 蓄積物質と生殖物質を使い切ると死亡する。
- ・ 死亡した個体の殻は群集内にとどまり、他の個体の生息地を提供する。

### 3.2 計算条件

数値計算は、生物が付着し始めた 2005 年 9 月 1 日から、現地観測が終了する 2006 年 12 月 1 日まで実施した。東京湾では、ムラサキガイを中心とした二枚貝の稚貝が 5 月から 8 月にかけて付着することが報告されており (Kajiwara and Oka<sup>19</sup>)、本研究でも同時期に稚貝の付着が観測された。初期条件として、直径 10 mm のロープ 1 m に殻長 1 mm の稚貝が 5,000 個体付着したと仮定した。骨格物質は、殻長と乾重量との関係式より計算し (Kitazawa et al.<sup>14</sup>)、蓄積物質は骨格物質の 10%、生殖物質は持たないものと仮定した。成長サブモデルの境界条件としては、Fig.3 に示した水質データを用いた。成長サブモデルの時間刻みは 1 日、競争サブモデルのグループ形成の時間刻みは 5 日とした。

### 3.3 計算結果

Fig.10 に、個体数の時間変化の観測結果と計算結果の比較を示す。全個体数は、2006年7月までは1 mあたり5,000個体であったが、その後減少し、12月には2,000個体程度となった。第2層は2006年5月に形成され、その後第1層の個体数が減少し、第2層の個体数が増加した。積層構造が形成されてから約2ヶ月経過した後、第2層のムラサキガイの一部は餓死し始め、個体数が減少に転じた。第3層は数日間形成されたが、多くの期間は2層構造であった。計算結果は、観測結果に比べ個体数をやや過大評価しているものの、ムラサキガイ間の競争による個体数の減少過程を再現している。

層数とグループ数の時間変化を Fig.11 に示す。層数は、2006年5月までは1層であったが、それ以降は、数日間3層構造になるのを除き、2層構造であった。グループ数は、ムラサキガイの成長が速い6月から9月まで増加し、第2層は最終的に20グループに分割された。

Fig.12 に、すべてのムラサキガイ、または各層別のムラサキガイの平均殻長の比較を示す。2006年3月までは、ムラサキガイはほとんど成長せず、4月から9月にかけて殻長が約5 mm から約20 mm まで成長した。この値は、梶原ら<sup>20)</sup>による満1歳貝の殻長（東京港で40 mm）に比べて小さい。この原因として、本研究の調査海域では、夏季に塩分や溶存酸素濃度が低下し、ムラサキガイの活動が抑制されることが挙げられる。また、ろ過前に餌を選別できないと考えられているムラサキガイにとって（Jorgensen<sup>21)</sup>）、懸濁物質のうち無機物の比率が高い海域においては、効率的に餌を摂取できないことも成長が遅くなる原因である。計算結果は、観測結果を概ね再現しているが、第2層のムラサキガイの殻長変化に関しては過小評価となっている。個体群モデルでは、

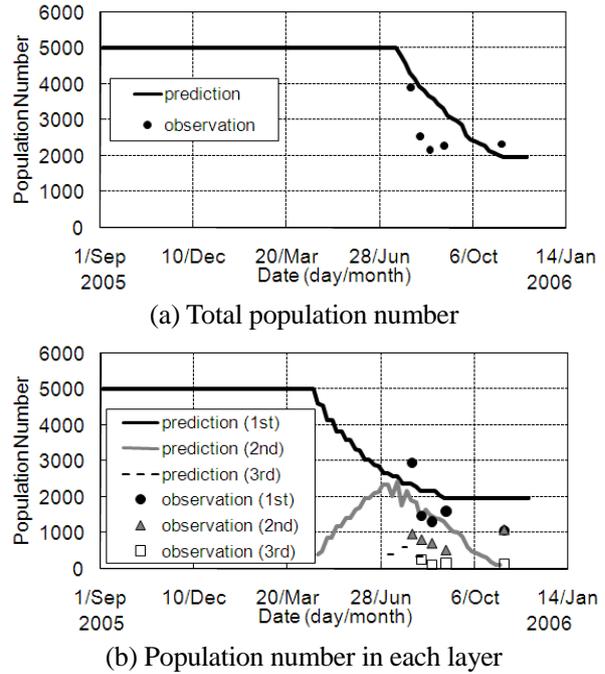


Figure 10: Comparison between the predicted population number of mussels and the observed one.

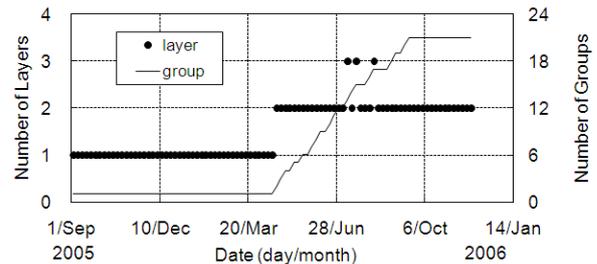
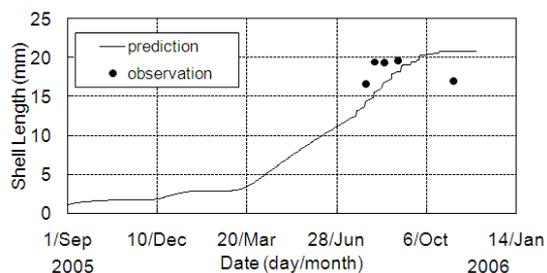


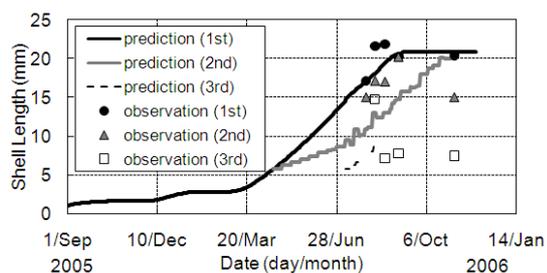
Figure 11: Time histories of the numbers of layer and group.

群集内部では摂餌活動を停止するものと仮定したが、実際には海水の取り込み口が一部でも表面に出ている場合は、海水を取り込んで成長する可能性がある。

Fig.13 に、全バイオマスの時間変化を示す。全バイオマスは、8~9月に80~100 mgC m<sup>-1</sup>となる様子が計算結果、観測結果で示された。10月以降は、計算結果では成長が停止し、群集内部のムラサキガイの餓死によりバイオマスが少しずつ減少しているのに対し、観測結果では11月には40 mgC m<sup>-1</sup>程度にまで大幅に減少した。これは、群集内部で死亡した個体の殻の比率が高くなり、付



(a) Mean shell length of all the mussels



(b) Mean shell length in each layer

Figure 12: Comparison between the predicted shell length of mussels and the observed one.

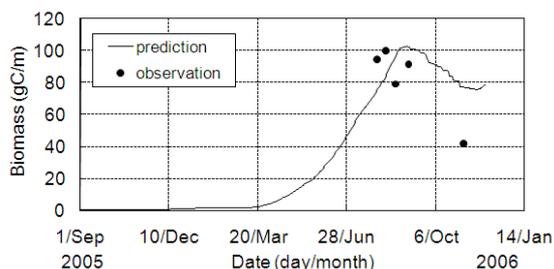


Figure 13: Time histories of the predicted and observed biomass.

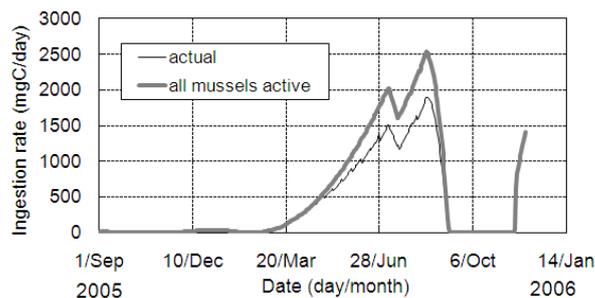
着力が弱まってムラサキガイが海底に落下したことによるものと推察される。

最後に Fig.14 に、個体群モデルで計算された摂餌速度、呼吸速度とすべてのムラサキガイが活動していると仮定した場合の摂餌速度、呼吸速度の時間変動を示す。積層構造を考慮した場合は、すべてのムラサキガイが活動していると仮定した場合に比べ、摂餌速度、呼吸速度が 20~30%程度低くなった。

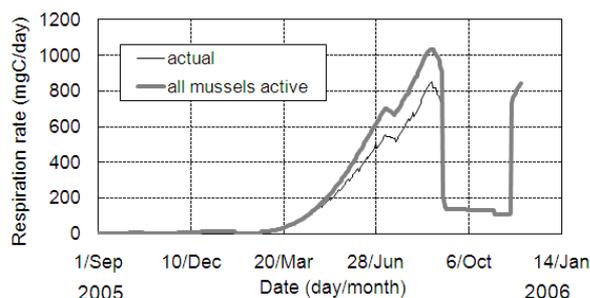
#### 4. 結言

本研究で得られた結論を以下にまとめる。

- ・ 円柱状基盤であるロープに付着したムラサキ



(a) Ingestion rate



(b) Respiration rate

Figure 14: Time histories of ingestion and respiration rates of mussels on a rope (1 m). in the cases when inner mussels cease their activities and when all the mussels are assumed to be active.

イガイの積層構造を調査したところ、同じ殻長でも乾重量は大きく異なっており、様々な状態のムラサキガイの存在が示唆された。また、1層目のムラサキガイが活動していると仮定すれば、群集内の活動している個体数の比率は 46~75%であった。

- ・ 円柱状基盤に付着したムラサキガイを対象とした個体群モデルを構築し、ロープに付着したムラサキガイの積層構造を再現した。稚貝の付着開始から約 1 年後に、積層構造が形成されると、すべてのムラサキガイが活動していると仮定した場合に比べ、群集全体の摂餌速度、呼吸速度が 20~30%程度低くなると推定された。

今後の課題としては、群集内での各個体の位置をより高精度に特定する必要がある。本研究では、群集表面からの距離を基準としてムラサキガイの位置を特定したが、群集表面からの観察による

分類にとどまっている。特に、海水の取り込み口を殻の周囲の30%と仮定している点については、さらなる検討の余地を残しており、殻近傍の水流の可視化による詳細な実験が必要である。また、円柱状基盤に付着したムラサキイガイの摂餌速度や呼吸速度を直接的に計測することも有効である。一方、個体群モデルに関しては、付着、脱落過程を正確にモデル化することが物質循環への影響を把握する上で重要である。付着過程に関しては、本研究の個体群モデルでは、稚貝が同時期に付着するものと仮定したが、実際には数ヶ月間にわたって付着するため、各個体の成長の多様性が生じる。また、脱落過程に関しては、群集内部の個体の死亡予測をもとに、群集の大量脱落を予測することが、海底生態系への影響を予測する上で必要不可欠であり、今後の重要な課題である。

## 謝辞

本研究の一部は、科学研究費補助金（若手研究B、課題番号：15760602）と造船学術研究推進機構により実施された。また、現地調査にあたり、東京海洋大学汐路丸の関係者には多くのサポートをいただいた。さらに、数値解析の境界条件として、国立環境研究所の環境数値データベースを使用した。ここに感謝の意を表す。

## 引用・参考文献

- 1) Gosling E.: The Mussel *Mytilus*: Ecology, Physiology, Genetics and Culture, Elsevier, Amsterdam, The Netherlands, 589 pp., 1992
- 2) Rajagopal, S., Van der Velde, G., Van der Gaag, M. and Jenner, H. A.: Factors Influencing the Upper Temperature Tolerances of Three Mussel Species in a Brackish Water Canal: Size, Season and Laboratory Protocols, *Biofouling*, Vol.21(2), pp.87-97, 2005
- 3) Townsin, R. L.: The Ship Hull Fouling Penalty, *Biofouling*, Vol.19, pp.9-15, 2003
- 4) Hiscock, K., Tyler-Walters, H. and Jones H.: High Level Environmental Screening Study for Offshore Wind Farm Developments –Marine Habitats and Species Project, Report from the Marine Biological Association to the Department of Trade and Industry New and Renewable Energy Programme, 34 pp., 2002
- 5) 北澤大輔, 藤野正隆, 多部田茂: メガフロート・フェーズII浮体の海洋生態系に与える影響に関する研究, 日本造船学会論文集, 第190号, pp.361-371, 2001
- 6) Lindegarth, M.: Assemblages of Animals around Urban Structures: Testing Hypotheses of Patterns in Sediments under Boat-Mooring Pontoons, *Marine Environmental Research*, Vol.51, pp.289-300., 2001
- 7) 矢持進, 有山啓之, 日下部敬之, 佐野雅基, 鍋島靖信, 睦谷一馬, 唐沢恒夫: 人工護岸構造物の優占生物が大阪湾沿岸域の富栄養化に及ぼす影響 1.垂直護岸でのムラサキイガイの成長と脱落, 海の研究, Vol.4, pp.9-18, 1995
- 8) Jovanovic V., 上月康則, 山中亮一, 三好真千, 大谷壮介: 尼崎港内の懸濁物質の沈降特性に及ぼすムラサキイガイの影響, 沿岸域学会誌, Vol.21, No.4, pp.97-112, 2009
- 9) Davis, N., VanBlaricom, G.R., and Dayton, P.K.: Man-Made Structures on Marine Sediments: Effects on Adjacent Benthic Communities, *Marine Biology*, Vol.70, pp.295-303, 1982
- 10) Bayne, B. L. and Newell, R. C.: Physiological Energetics of Marine Mollusks. In: Saleuddin A. S. M. and Wilbur K. M. *The Mollusca* 4, Physiology, Part 1, Academic Press, New York, pp.407-515, 1983

- 11) Bayne, B. L., Hawkins, A. J. S., Navarro, E. and Iglesias, I. P.: Effects of Seston Concentration on Feeding, Digestion and Growth in the Mussel *Mytilus edulis*, Marine Ecology Progress Series, Vol.55, pp.47-54, 1989
- 12) Van Haren, R. J. F. and Kooijman, S. A. L. M.: Application of a Dynamic Energy Budget Model to *Mytilus edulis* (L.). Netherlands Journal of Sea Research, Vol.31, No.2, pp.119-133, 1993
- 13) Camacho A. P., Labarta, U. and Navarro, E.: Energy Balance of Mussels *Mytilus galloprovincialis*: the Effect of Length and Age, Marine Ecology Progress Series, Vol.199, pp.149-158, 2000
- 14) Kitazawa, D., Tabeta, S., Kato, T., and Ruardij, P.: A Comparative Study of the Biomass-Based and Individual-Based models of Blue Mussels, Ecological Modelling, Vol.215, pp.93-104, 2008
- 15) Kooijman, S. A. L. M.: Dynamic Energy Budgets in Biological Systems, Cambridge University Press, 350 pp., 1993
- 16) 国立環境研究所, 環境数値データベース, <http://www.nies.go.jp/igreen/index.html>, 2009
- 17) Clausen, I. and Riisgard, H. U.: Growth, Filtration and Respiration in the Mussel *Mytilus edulis*: No Evidence for Physiological Regulation of the Filter-Pump to Nutritional Needs. Marine Ecology Progress Series, Vol.141, pp.37-45, 1996
- 18) 細見彬文: ムラサキイガイの生態学, 山海堂, 137pp., 1989
- 19) Kajiwara, T. and Oka, M.: Seasonal Occurrence of Marine Mussel Plantigrades in Tokyo Harbor, Bulletin of the Japan Society of Fisheries Science, 46, pp.145-148, 1980
- 20) 梶原武, 浦吉徳, 伊藤信夫: 東京湾の潮間帯におけるムラサキイガイの付着, 生長および死亡について, Bulletin of the Japan Society of Fisheries Science, 44, pp.949-953, 1978
- 21) Jorgensen, C. B.: Bivalve Filter Feeding Revisited, Marine Ecology Progress Series, 142, pp.287-302, 1996

### 著者紹介



北澤 大輔 (正会員)

東京大学生産技術研究所 (東京都目黒区駒場 4-6-1), 昭和 49 年生まれ, 平成 9 年 3 月東京大学工学部船舶海洋工学科卒, 同年 4 月東京大学大学院工学系研究科に進学, 平成 14 年 3 月東京大学大学院工学系研究科博士課程修了, 同年 4 月より東京大学生産技術研究所勤務, 現在同大学准教授, 博士 (工学), 日本船舶海洋工学会会員。

E-mail: [dkita@iis.u-tokyo.ac.jp](mailto:dkita@iis.u-tokyo.ac.jp)

<http://www.iis.u-tokyo.ac.jp/~dkita/index.html>

### 藤本 周平 (非会員)

内閣官房総合海洋政策本部事務局 (東京都港区六本木 1-4-30), 平成 17 年 3 月上智大学理工学部数学科卒, 同年 4 月東京大学大学院工学系研究科に進学, 平成 19 年 3 月に東京大学大学院工学系研究科修士課程修了, 同年 4 月に国土交通省入省, 2009 年 4 月より現職主査。

E-mail: [shuheifujimoto@cas.go.jp](mailto:shuheifujimoto@cas.go.jp)

# Field Investigation and Numerical Analysis of Multilayer Structure of Bivalves on Cylindrical Substrata

Daisuke KITAZAWA and Shuhei FUJIMOTO

**ABSTRACT :** Bivalves generally form a multilayer structure on coastal artificial substrata. It is indispensable to predict changes in material cycle and food chain due to activities of bivalves such as mussels. If ingestion and respiration rates of an individual mussel are multiplied by total population number, their total fluxes are overestimated since the inner mussels do not contribute to the ambient material cycle. In the present study, a multilayer structure of mussels on cylindrical substrata was investigated at the mouth of Sumida River in Tokyo Bay. The ratio of active mussels to total amount of mussels was revealed in the field investigation. A population model for mussels on cylindrical substrata was developed and validated by the observations. The population model predicted that ingestion and respiration rates are smaller by 20 to 30% than those in the case when all the mussels are assumed to be active in the mussel bed.

**KEYWORDS :** *mussel, multilayer structure, cylindrical substrata, population model, material cycle*