

有明海とその周辺海域の砂質干潟における
二枚貝・巻貝の個体群動態とその保全生態

Population Dynamics and Conservation Ecology of
Some Bivalve and Gastropod Species on Intertidal
Sandflat in Ariake Sound and Adjacent Waters

2012年12月

長崎大学大学院生産科学研究科

中野 善

目次

第1章	緒言	1
第2章	有明海におけるハマグリ <i>Meretrix lusoria</i> の繁殖期	6
2.1	緒言	6
2.2	材料と方法	6
2.2.1	標本採集	6
2.2.2	組織観察	7
2.2.3	成熟サイズの定義	7
2.3	結果	8
2.3.1	組織観察	8
2.3.2	生殖腺の発達	9
2.4	議論	10
第3章	有明海に生息するシオフキ <i>Mactra veneriformis</i> の繁殖特性と個体群動態	16
3.1	緒言	16
3.2	材料と方法	17
3.2.1	研究地	17
3.2.2	干潟の環境	18
3.2.3	生殖腺の組織観察	19
3.2.4	個体群のコホート解析	19
3.2.5	個体成長と生残の回帰モデル	21
3.3	結果	22
3.3.1	干潟と周辺環境	22
3.3.2	生殖腺の組織観察	23
3.3.3	成熟区分の出現頻度の経時変化	24
3.3.4	第IV期から第VII期までの殻長	25
3.3.5	コホートの分離	25
3.3.6	個体成長速度の経時変化	26
3.3.7	個体数密度の経時変化と生残	27
3.4	議論	30
第4章	イボキサゴ <i>Umbonium moniliferum</i> 幼生を介した局所個体群の連結性により導かれる海洋保護区の設定基準	48
4.1	緒言	48
4.2	材料と方法	50
4.2.1	プログラミング環境の構築	50
4.2.2	POMによる流動場の再現	51
4.2.2.1	POMの初期設定	51
4.2.2.2	海底地形	52

4.2.2.3	水温・塩分・密度	58
4.2.2.4	風応力	59
4.2.2.5	潮汐	60
4.2.2.6	熱収支	62
4.2.2.7	河川流量	64
4.2.2.8	外海水	65
4.2.2.9	POM への入力	65
4.2.2.10	精度確認	66
4.2.3	粒子追跡	68
4.2.3.1	支配方程式	68
4.2.3.2	粒子の配置と計数および幼生生態情報の付加	70
4.3	結果	72
4.3.1	POM による流動場の再現	72
4.3.2	粒子追跡	73
4.4	議論	77
第5章 結論		111
謝辞		113
引用文献		123

第1章 緒言

人間の生活は海洋生態系の物質とサービスに依存しているが、その一方で、人間の活動は生態系の状態や群集に影響を与え、極地域も含め、その影響を受けていない地域はない (Christensen et al., 1996; Halpern et al., 2008)。これは生態系の保全の緊急性と重要性を示している。この生態系の保全を念頭に入れた海洋保護区設定の計画・実施を考えると、生態学的原理・原則を基盤とする必要がある (Foley et al., 2010; Katsanevakis et al., 2011)。なぜなら、生態学的原理・原則を欠いた海域や資源の管理は、状態の悪化や資源の枯渇を招きかねないからである。例えば、中南米ベリーズの **Gladden Spit** は、フエダイ属の *mutton snapper* (*Lutjanus analis*) の集団産卵場所であり、大量に放出された卵を捕食するためにジンベエザメ *Rhinocodon typus* が集まるという稀有な海域である。このことは少なくとも 1920 年には原住民の間で知られていたが、2001 年まで学術的に報告されることはなく、保全計画もなかった。現在ではこの稀有な海域は、科学的調査を通して生態学的原理・原則に基づいた海洋保護区となって保全されている (Drew, 2005)。また、ソロモン諸島では、カムリブダイ *Bolbometopon muricatum* の漁獲管理について、原住民の漁獲対象種に対する生態学的な認識と慣習的な海域保有権が海洋資源を維持管理する目的で設計されていないことを指摘し、原住民の認識と科学的調査結果を取り入れた生態学的原理・原則に基づいて 2 ヶ所の海洋保護区を設定した (Aswani and Hamilton, 2004)。これらの例は、生態系への理解を深め、生態学的原理・原則を基盤とすることで、より効果的な生態系の保全対策を立てることが出来ることを示している。

資源管理という点において、有明海の有用二枚貝の個体群サイズは大き

く変動している (Higano, 2004)。有明海の白川河口干潟には、水産有用種であるアサリ *Ruditapes philippinarum*・ハマグリ *Meretrix lusoria* (Fig. 1-1, A) とその競合種であるシオフキ *Macra veneriformis* (Fig. 1-1, B) が生息している (Tamaki et al., 2008)。白川河口干潟を含む熊本県のアサリ漁獲量は1990年頃から低迷を続けている (Higano, 2004) が、その一方で、シオフキの個体数が増加し (玉置, 2004)、ハマグリも増加傾向にある (前川, 2007)。シオフキは有明海の干潟で現存量が最大の底生無脊椎動物の一つであり、その濾過作用によって生態系エンジニア種として機能していると考えられる。さらに、白川河口干潟には十脚甲殻類のニホンスナモグリ *Nihonotrypaea japonica* も生息しており、上記二枚貝3種と競合関係にある (Tamaki et al., 2008)。ニホンスナモグリは強い基質攪拌作用を有し、底質を不安定化させ、二枚貝個体群に負の影響を与えることが知られている (Tamaki, 1994)。また、アサリは安定した底質に生息することから (山田ら, 2007a)、この2種は同所的に存在することが難しく、ニホンスナモグリの存在がアサリ減少の一因となった可能性が指摘されている (Tamaki et al., 2008)。これとよく似た現象が天草下島の富岡湾干潟でも観察されている。富岡湾干潟にはハルマンスナモグリ *Nihonotrypaer harmandi* が生息しており、ニホンスナモグリと同様に強い基質攪拌作用を有している (Tamaki, 1994; Flach and Tamaki, 2001)。このハルマンスナモグリが底質を流動化させ、干潟直上に水流を起こすことで、同干潟の優占種の一つである腹足類のイボキサゴ *Umbonium moniliferum* (Fig. 1-1, C-1) の幼生 (Fig. 1-1, C-2) の着底が阻害され、イボキサゴは一時絶滅に至った (Tamaki, 1994)。これら2種間の関係は、白川河口干潟におけるニホンスナモグリ-アサリとの関係と並行している。富岡湾干潟は白川河口干潟より小規模であり、また先行研究結果も蓄積されているため、本研究では白川河口干潟のモデルケースとして富岡湾干潟のハルマンスナモグリ-イボキサゴの関係にも着目した。

本研究では、蓄積された過去の知見も併せ、効果的な保全を目指して「有用種の禁漁期の設定」、「保全対象コホートの特定」、「幼生を介した局所個体群の連結性を考慮した保全」という3点を主軸に保全対策を提言するため、以下の3つの研究を行った。

(1) 有明海におけるハマグリの繁殖周期. ハマグリは、有明海や伊勢湾、東京湾などの内湾において重要な水産資源であるが、漁獲量の変動が激しく、有明海では1980年から年間約1500tで低迷をつづけ、1997年から500t未満が続いてきた(Higano, 2004)。しかし、2005年から個体数が増加傾向にあることが示唆されている(前川, 2007)。これまでのハマグリの漁獲量の変動は乱獲によるものである可能性も指摘されている(Higano, 2004)ことを考慮すると、回復過程にあるハマグリの保全を目指した、禁漁期および禁漁サイズの設定が急務であると考えられる。そこで第2章では、白川河口干潟におけるハマグリの繁殖期および最小成熟サイズを判定し、適切な禁漁期および禁漁サイズの設定を提言した。

(2) 有明海に生息するシオフキの繁殖特性と個体群動態. 有明海の白川河口干潟では、シオフキは、アサリ、ニホンスナモグリ、十脚甲殻類のアナジャコ *Upogebia major* と同じく優占種の一つである(Tamaki et al., 2008)。優占4種の唯一の食物源は植物プランクトンであり(Yokoyama et al., 2005)、さらに分布中心が干潟上で異なる位置にあることから空間をめぐる競合関係にあることが指摘されている(Tamaki et al., 2008)。したがって、シオフキの生活史と個体群動態、およびそれを律する要因を明らかにすることは、優占4種の懸濁物食ギルドの群集構造と生態系機能を理解するための重要なステップとなる。そこで第3章では、白川河口干潟における主要な環境変動に関連したシオフキの生活史と個体群動態について、組織観察を基にした繁殖期と成熟段階の判定および3年間の多数のコホートの加入、個体成長、生残の追跡により

解明し、他地域に生息する同種個体群において報告されている特性と比較することを目的とした。

(3) 幼生を介した局所個体群の連結性により導かれる海洋保護区の設定基準. 現在の日本では、国立公園という形で保護区が設定されているが、海洋保護区の設定には明確な基準がない(環境省, 2011)。この基準の策定には「科学的知見を踏まえた基準」が必要であると言われており(環境省, 2011)、特に着目すべきは「局所個体群の連結性」である。なぜなら、連結性によってメタ個体群が維持できている種が確認されているからである(Barber et al., 2002; Hastings and Botsford, 2006; Bode et al., 2006)。このような種は特に珍しい存在ではなく、熊本県天草下島の富岡湾干潟に生息するイボキサゴもその一例である(玉置ら, 2009)。このイボキサゴ幼生の連結性を明らかにし、幼生のネットワークの仕組みを理解することは、今後、連結性により個体群が維持されている種の保全、ひいては生態系を保全するための海洋保護区設定基準として役立つと考えられる。そこで第4章では、このような地域個体群の連結性を明らかにし、海洋保護区の明確な基準を提示することを目的として、Princeton Ocean Model (POM) を用いて天草灘~有明海の流動場を再現し、仮想粒子を漂流させ、粒子を追跡することで、イボキサゴ幼生の供給源および移動時間を計算した。

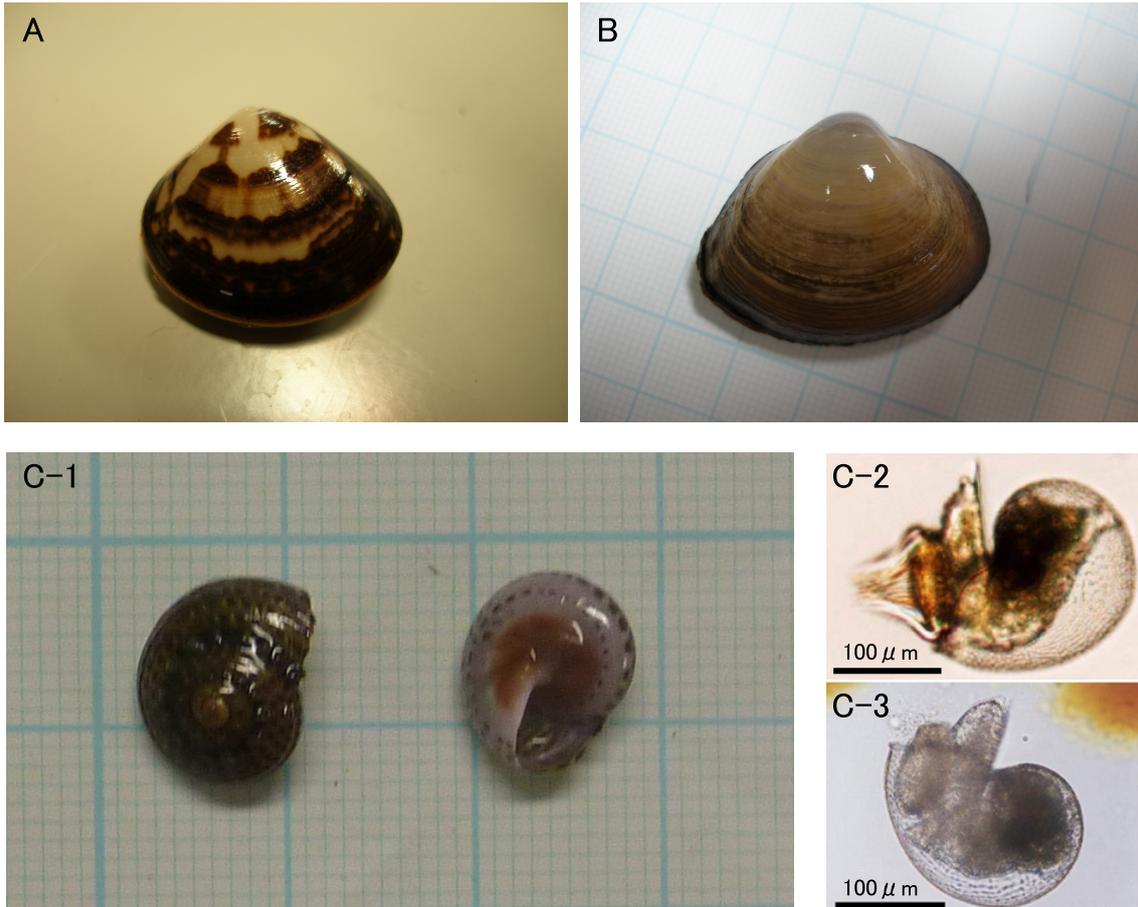


Fig. 1-1. 本研究の対象種. **A, B, C**はそれぞれ第2章・第3章・第4章で研究対象としたハマグリ・シオフキ・イボキサゴを示す. また, **C-1, C-2, C-3**はそれぞれ成貝・幼生・稚貝を示す.

第2章 有明海におけるハマグリ *Meretrix lusoria* の繁殖期

2.1 緒言

ハマグリは北海道南部から九州までの潮間帯下部から水深20 mの砂泥底に生息し、殻長は約10 cmである(奥谷ら, 2000)。ハマグリは、有明海や伊勢湾、東京湾などの内湾において重要な水産資源であるが、漁獲量の変動が激しい(Higano, 2004)。有明海のハマグリの漁獲量は1964年に約5,500 tであったが、5年後の1969年には500 t未満となり、その5年後の1974年に再び約5,500 tとなったが、1980年の1,500 tから低迷をつづけ、1997年から500 t未満が続いている(Higano, 2004)。しかし、白川河口干潟では2005年7月から9月にかけて卓越加入群が確認され、これが2006年10月まで存続しており、ハマグリの個体数が増加傾向にあることが示唆されている(前川, 2007)。ハマグリの漁獲量の変動は乱獲による可能性も指摘されている(Higano, 2004)ことを考慮すると、回復過程にあるハマグリの保全を目指した、禁漁期および禁漁サイズの設定が急務であると考えられる。

そこで本研究では、白川河口干潟におけるハマグリの繁殖期および成熟サイズを判定し、適切な禁漁期および禁漁サイズの設定を提言した。

2.2 材料と方法

2.2.1 標本採集

調査域である熊本県熊本市白川河口干潟は有明海中央部東岸(37° 47' N, 130° 36')に位置し、最大干出距離が約2,270 m、総面積が約4.15 km²の砂質干潟

である (Fig. 2-1)。標本採集では、大型個体 (殻長 25 mm 以上) を対象に、白川河口干潟を岸から沖に向かって歩いて探索し、手で掘って採集した。その後、研究室へ持ち帰り 10% 中性ホルマリン海水で固定・保存した。調査期間は 2006 年 9 月 7 日から 2007 年 10 月 9 日までとした。大型個体は繁殖期と繁殖最盛期の推定に供試した。

2.2.2 組織観察

個体識別を行った大型個体から生殖腺を含む組織片を摘出し、組織学的観察手法を用いて成熟区分を判定した。生殖腺摘出部位はアサリ (鳥羽ら, 1993) とシオフキ (Chung and Ryou, 2000) の報告に準じ、軟体部中央よりやや後方に位置する部位とした。この部位を約 5–10 mm 角に切り取り、組織観察の検体として使用した。組織学的観察手法では常法に従って、検体をエタノール系列で脱水し、キシロール透徹を行った後、パラフィン包埋した。その後、厚さ 4 μm の切片を作製し、ヘマトキシリン・エオシン二重染色を施した後、光学顕微鏡下で組織観察と写真撮影を行った。

成熟区分はタイラギ *Atrina pectinata* についての報告 (坂本ら, 2005) に準じ、各個体の濾胞および濾胞内に含まれる生殖細胞の特徴から未発達期 (第 I 期) ・発達初期 (第 II 期) ・成長期 (第 III 期) ・成熟期 (第 IV 期) ・放出期 (第 V 期) ・放出後期 (第 VI 期) ・退行期 (第 VII 期) の 7 期に区分し、雌雄の判定も行った。成熟区分および雌雄判定後、各成熟区分の出現頻度を各月において算出した。

2.2.3 成熟サイズの定義

最小成熟サイズを判定するため、大型個体の繁殖期間である 2007 年 7 月 12 日と 8 月 13 日に小型個体 (殻長 10–30 mm) の採集を行い、組織観察および成熟区分の判定を行った。第 IV–VI 期の個体は濾胞内の生殖細胞が成熟している期間に相当するため、「第 IV–VI 期の個体の中で最も殻長が小さいもの」を

最小成熟サイズの定義とした。また、「全ての個体が成熟する殻長範囲の中で最も殻長が小さいもの」を通常成熟サイズと定義した。なお、判定を行う際は、大型個体のデータも含めた。

2.3 結果

2.3.1 組織観察

Fig. 2-2 にハマグリ雄、Fig. 2-3 にハマグリ雌の成熟区分7期ごとの生殖線組織画像を示す。第Ⅰ期(未発達期):雌雄とも濾胞全体が萎縮し、濾胞膜に沿って生殖細胞が散在していた(Fig. 2-2,I; Fig. 2-3,I)。第Ⅱ期(発達初期):生殖細胞の増加がみられた。雌雄とも濾胞膜内面に生殖細胞が1-3層になって並列していた。また、雌では濾胞内に発達途中とみられる生殖細胞が出現した。この細胞は成熟卵よりも小さく、ほとんどのものが濾胞膜と接触しており、その違いは明確に区別できるものであった(Fig. 2-2,II; Fig. 2-3,II)。第Ⅲ期(成長期):濾胞内の生殖細胞が著しく増加した。雄では生殖細胞の集合が斑点模様を形成し、濾胞内の空所を埋め始めた。雌では発達途中の生殖細胞がさらに増加し、濾胞内をほぼ埋め尽くした(Fig. 2-2,III; Fig. 2-3,III)。第Ⅳ期(成熟期):雄では成熟した精子が濾胞内に充満し、精子の集合により生じる放射状構造が認められた。雌では成熟卵が濾胞内に充満し、濾胞内の空所はほとんど無くなった(Fig. 2-2,IV; Fig. 2-3,IV)。第Ⅴ期(放出期):雄では主に放射状構造の中心と、そこから伸びる線上で精子の減少が見られた。雌では充満していた卵が減少し濾胞内の所々に空所がみられた(Fig. 2-2,V; Fig. 2-3,V)。第Ⅵ期(放出後期):雄では精子が著しく減少すると共に放射状構造が消滅し、濾胞内の精子は残り僅かとなった。雌では卵の著しい減少がみられ、濾胞内

の空所域がより多く認められた (Fig. 2-2,VI; Fig. 2-3,VI)。第 VII 期 (退行期) : 雄では濾胞が萎縮し濾胞内にはごく少数の精子が残っていた。雌では濾胞が縮小し、濾胞内には崩壊途中の卵が少数認められた (Fig. 2-2,VII; Fig. 2-3,VII)。

2.3.2 生殖腺の発達

ハマグリ雌雄の成熟区分出現頻度を Fig. 2-4 に示す。雄個体では 2006 年 9 月 7 日には放出期の出現頻度が 80% を超えたが、10 月 5 日には減少し、入れ替わるように放出後期と未発達期の出現頻度が増加した。その後、放出後期や退行期が混在しながらも 2007 年 2 月 19 日まで未発達期が優占した。3 月 19 日になると発達初期と成長期が増加し、4 月 16 日には成長期の出現頻度が 80% に達した。その後、成熟期への移行が徐々に進行し、7 月 12 日に成熟期の出現頻度が 95% を占めるようになった。8 月 13 日から 9 月 10 日までは放出期の出現頻度が 90% 以上を示したが、10 月 7 日になると大多数が放出後期へと移行した。10 月 25 日には未発達期が優占するようになった。

雌個体では 2006 年 9 月 7 日に放出期の個体が 65.0% を占めたが、10 月 5 日には未発達期へと移行した。その後 2007 年 2 月 19 日まで、退行期や発達初期が混在しながらも未発達期の個体が優占した。4 月 16 日までに成長期・成熟期へと順次移行し、5 月 17 日から 9 月 10 日まで放出期の個体が優占した。その後 10 月 7 日には放出後期の出現頻度が 55.6% を占めるようになり、10 月 25 日には退行期と未発達期の個体が混在するようになった。

雌雄ともに個体間の配偶子形成活動がよく同調しており、各成熟区分は短期間に高頻度で出現するという傾向がみられた。

2007 年 7 月 12 日と 8 月 13 日に採集した個体について、小型・大型の両方の成熟区分と殻長の関係を求めた (Fig. 2-5)。成熟している個体のうち、最小のものは殻長 15.6 mm であり、全ての個体が成熟する殻長範囲のうち、最小の個体は殻長 28.5 mm であった。

2.4 議論

成熟区分出現頻度 (Fig. 2-4) より、2007年5月17日から10月7日に第V期と第VI期の個体が雌雄で同調して出現しており、さらに8月13日と9月10日に第V期の出現頻度が雌雄で最高値に達したことが示された。これにより、白川河口干潟に生息するハマグリ¹の繁殖期は5月中旬-10月上旬であり、繁殖最盛期は8,9月であると判定された。なぜなら、第V期と第VI期がそれぞれ配偶子を放出中の期間と放出直後の期間に当たるからである。また、東京(羽田)では6月初旬-10月下旬、千葉では6月上旬-9月下旬がハマグリ¹の繁殖期であると報告されている(瀧, 1949)。さらに、ハマグリ¹の浮遊幼生は6月-9月に出現し(熊本県のり研究所, 1983)、本干潟に生息するハマグリ¹は夏から秋(7月-10月)に加入することが明らかになっている(前川, 2007)。これらの報告例からも、白川河口干潟のハマグリ¹の繁殖盛期が8,9月であるという判定は適切であると考えられる。

最小成熟サイズは15.6 mmであると判定された (Fig. 2-5)。この個体の成熟区分が第V期であったことから、最小成熟サイズの判定結果は最小繁殖参加サイズも表していると考えられた。それは、成熟区分が第V期であったことは、成熟した生殖細胞が、再吸収されたのではなく、放出されたことを示しているためである。

本研究結果より、禁漁期は8,9月が適切であると考えられる。また、禁漁サイズは殻長28.5 mm未満が適切であると考えられる。本研究では最小成熟サイズは15.6 mmであると判定されたが、このサイズ以上でも成熟しない個体が存在する。また、殻長28.5 mmは全ての個体が成熟するサイズのうち最小の個体の殻長である。したがって、殻長28.5 mm未満はまだ繁殖に参加していない個体が含まれることから、漁獲対象外として扱うべきであると考えられる。

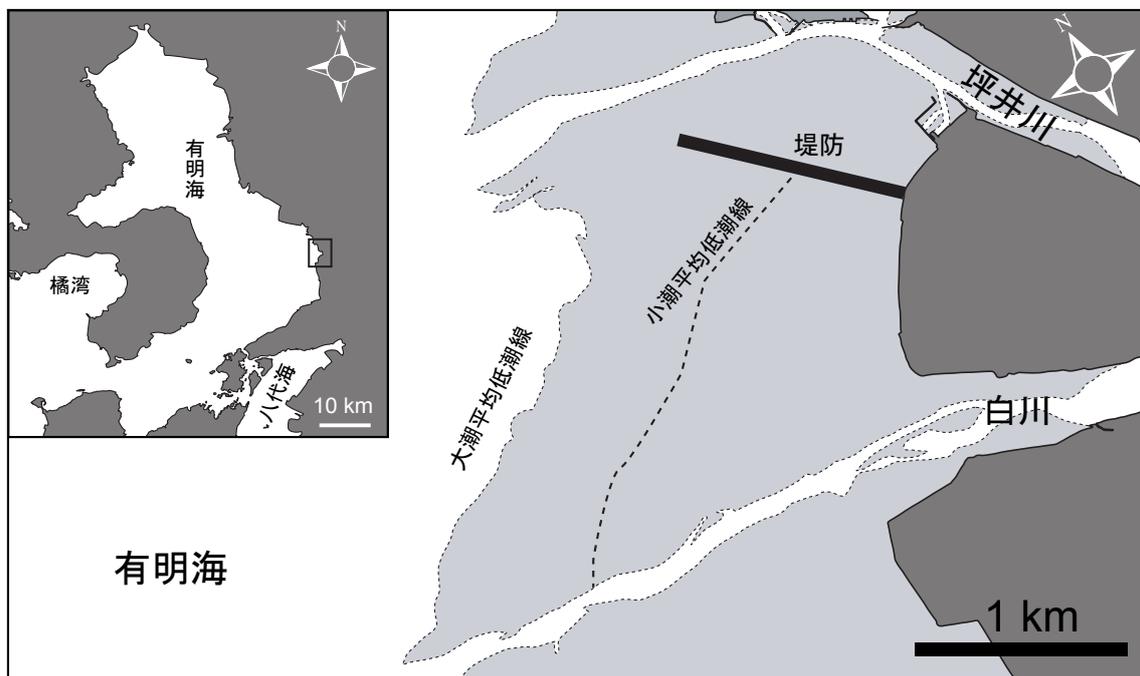


Fig. 2-1. 研究地. 白川河口干潟は有明海湾央の東側に位置する白川と坪井川に挟まれた砂質干潟である. ハマガリの採集については坪井川西側の堤防より南西から白川までの範囲とした.

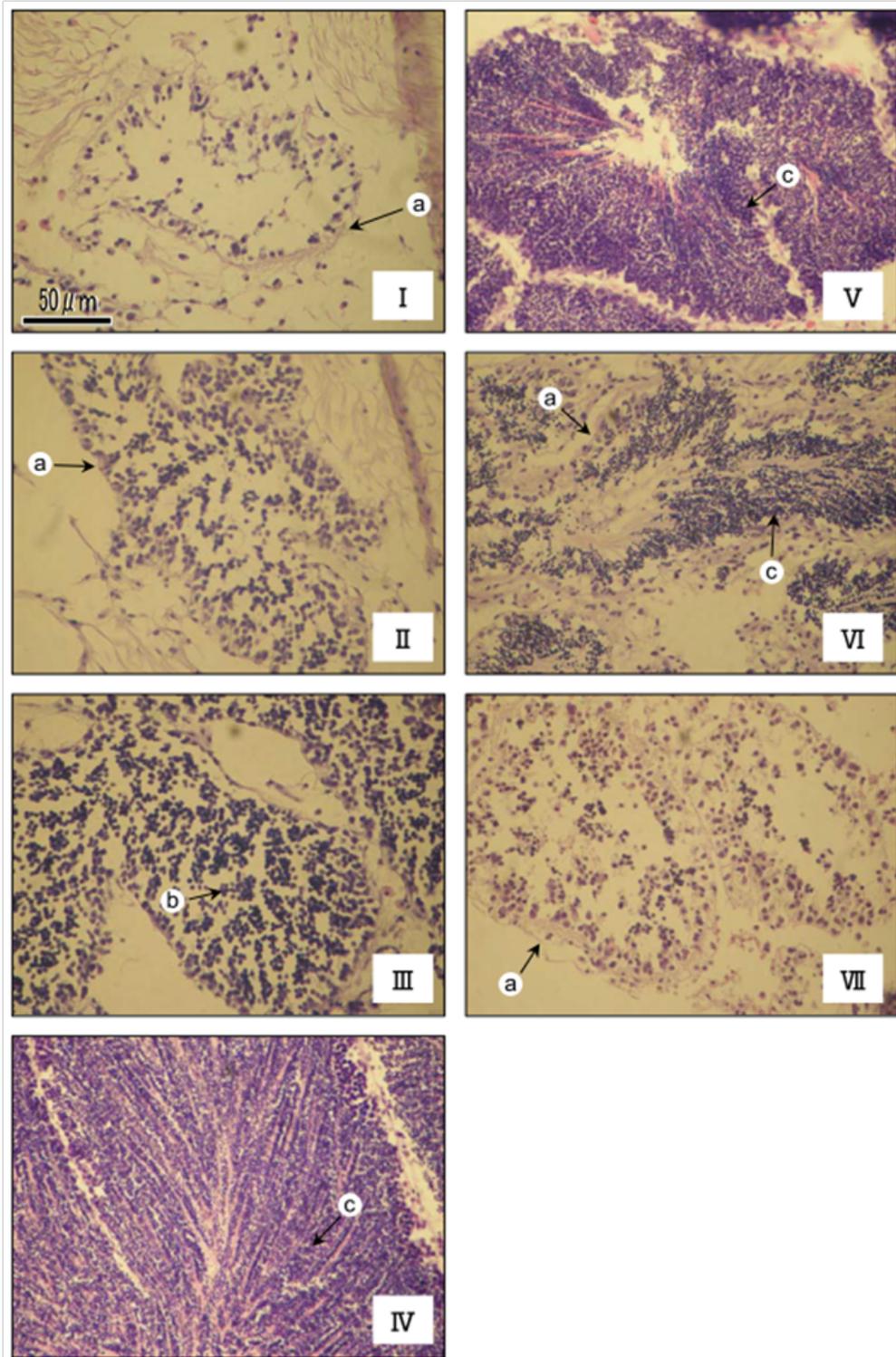


Fig. 2-2. ハマグリ雄の生殖腺組織画像. 未発達期 (I) では濾胞膜 (a) 内部に生殖細胞は見られない. 発達初期 (II) では濾胞膜上に生殖細胞が分布し濾胞膜が厚くなる. 成長期 (III) では未成熟の精子 (b) が増加する. 成熟期 (IV) では成熟した精子 (c) が充満し、放射状の様子が現れる. 放出期 (V) では放精が行われ、濾胞内に空所ができるが、なお成熟した精子 (c) が残存する. 放出後期 (VI) では放精がほぼ完了し、成熟した精子 (c) が僅かに残る. 退行期 (VII) では濾胞が縮小し、崩壊する精子 (d) が見られる.

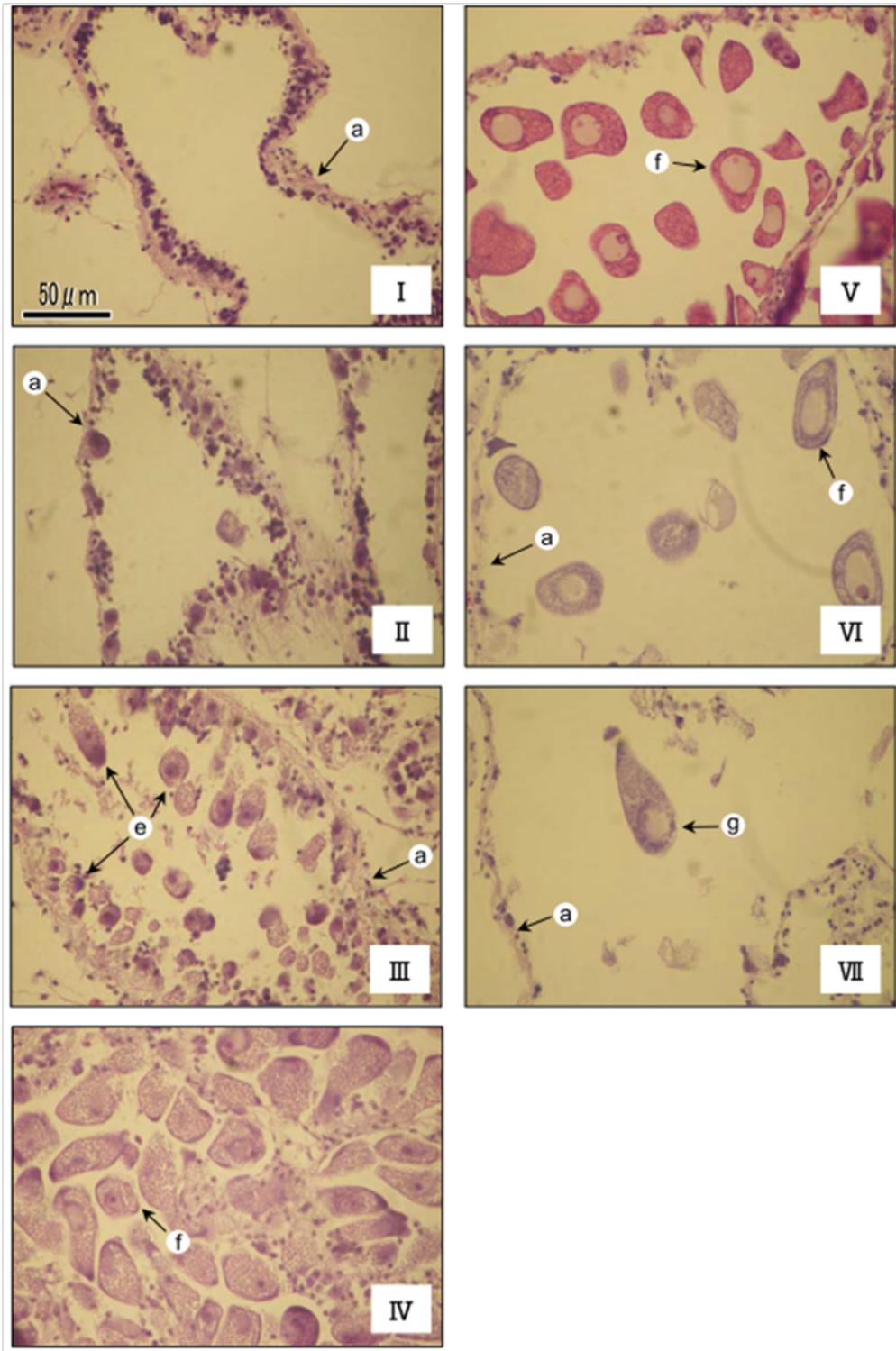


Fig. 2-3. ハマグリ雌の生殖腺組織画像. 未発達期 (I) では濾胞膜 (a) 内部に生殖細胞は見られない. 発達初期 (II) では濾胞膜上に生殖細胞が分布し濾胞膜が厚くなる. 成長期 (III) では成長中の卵 (e) が増加する. 成熟期 (IV) では成熟卵 (f) が充満する. 放出期 (V) では放卵が行われ、濾胞内に空所ができるが、なお成熟卵 (f) は残存する. 放出後期 (VI) では放卵がほぼ完了し、成熟卵 (f) が僅かに残る. 退行期 (VII) では濾胞が縮小し、崩壊する卵 (g) が見られる.

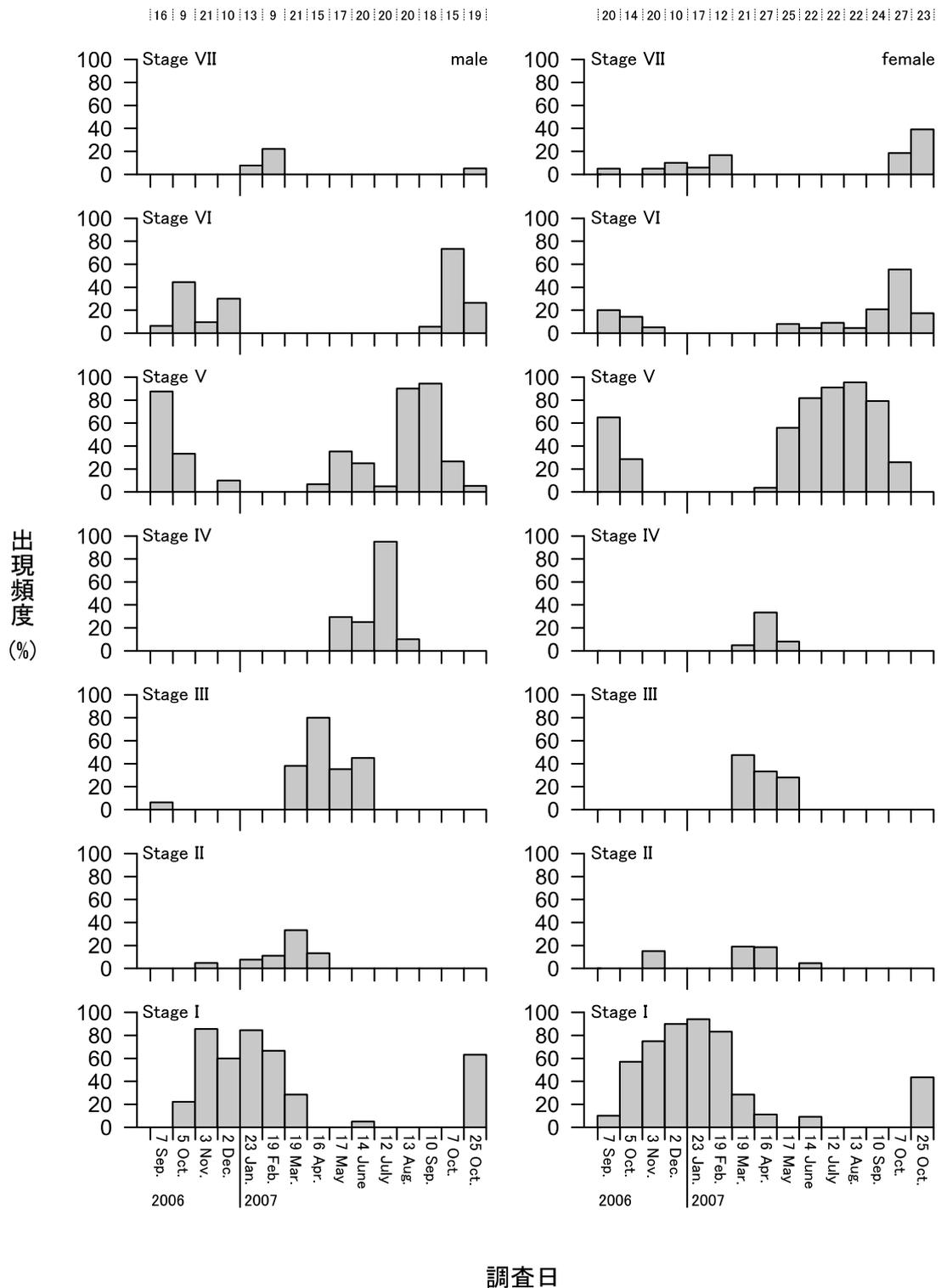


Fig. 2-4. 各調査日におけるハマグリの成熟区分の出現頻度を示す. 下から順に未発達期(I)・発達初期(II)・成長期(III)・成熟期(IV)・放出期(V)・放出後期(VI)・退行期(VII)であり、左図に雄、右図に雌を示す. なお、グラフ上段の数字は各月のサンプル数を表す.

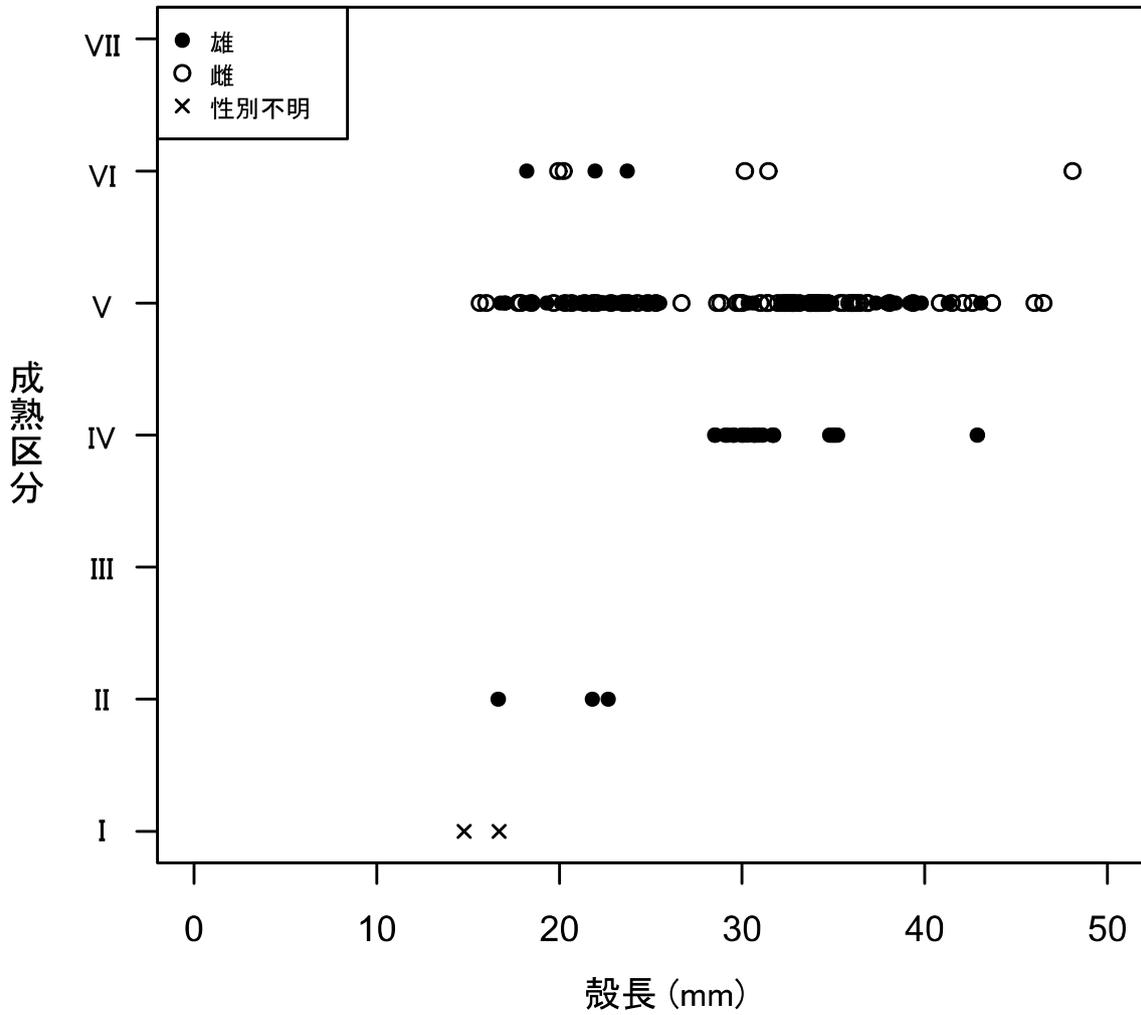


Fig. 2-5. 成熟区分と殻長の関係. 繁殖期間である2007年7月12日と8月13日の大型個体と小型個体の成熟区分と殻長を示す. 成熟している第IV期以降の個体のうち、最小の個体の殻長を最小成熟サイズと定義した. また、全ての個体が成熟する殻長範囲のうち、最小の個体の殻長を通常成熟サイズと定義した.

第3章 有明海に生息するシオフキ *Mactra veneriformis* の繁殖特性と個体群動態

3.1 緒言

シオフキは日本北部(奥谷ら, 2000)から、黄海沿岸 (Chung and Ryou, 2000)、中部東シナ海 (Hou et al., 2006) の東アジア温暖域に生息する埋在性二枚貝(懸濁物食)である。日本では本州北部から四国、九州に生息し(奥谷ら, 2000; 古賀ら, 2005)、東京湾 (Hiwatari et al., 2002) や伊勢湾(南部ら, 2006) など内湾奥部の干潟ベントス群集の優占種の一つである。シオフキは様々な生物学的、生態学的特徴が調査されており、個体群の遺伝的構成 (Hou et al., 2006)、繁殖(岩田, 1948; Chung et al., 1988; Chung and Ryou, 2000)、吸虫感染 (Han and Chai, 2008)、幼生の成長 (Hur et al., 2005)、浮遊幼生量と稚貝の着底量の連関(南部ら, 2006)、新規加入、個体成長、生残 (Kim and Ryou, 1991; Ryou and Chung, 1995; Ryou, 1997)、食物源 (Kasai et al., 2004; Yokoyama et al., 2005)、体の生化学的組成(白石, 2006)、同化効率と窒素収支の底生-水柱間の連関 (Hiwatari et al., 2002)、生残における濁水の影響 (Chang and Chin, 1978; Ahn and Choi, 1998)、潜砂、摂餌における塩分の影響 (Nakamura et al., 2005) が挙げられる。これらのうち、個体群動態に関するものは、特に黄海西岸に面した韓国南部の群山周辺の個体群における研究が主であった。

有明海中部の白川河口干潟 (Fig. 3-1) において、シオフキは、アサリ、十脚甲殻類ニホンスナモグリ、アナジャコと同じく、優占種の一つである (Tamaki et al., 2008)。2004年夏、シオフキは3.4 km²の範囲の中で4種のうち現存量が最も多く、4種の推定総湿重量(殻除去)はそれぞれ378, 234, 304, 111 tであった。

優占4種の唯一の食物源は植物プランクトンであることがベントス群集の

栄養構造の炭素・窒素安定同位体比を用いた研究により明らかとなっている (Yokoyama et al., 2005)。この4種は干潟全体を4分割するように生息していることから、空間をめぐる競合関係があることが指摘されている (Tamaki et al., 2008)。したがって、シオフキの生活史と個体群動態、およびそれを律する要因を明らかにすることは、優占4種の懸濁物食ギルドの群集構造と生態系機能を理解するための重要なステップとなる。しかし、日本のシオフキの生活史と個体群に関連した重要な研究は未だ実施されていない。

本研究では、(1) 白川河口干潟における主要な環境変動に関連したシオフキの生活史と個体群動態について、組織観察を基にした繁殖期と成熟段階の判定および3年間の多数のコホートの加入、個体成長、生残の追跡から解明し、(2) 他地域に生息する同種個体群において報告されている特性と比較することを目的とした。

3.2 材料と方法

3.2.1 研究地

白川河口干潟 (Fig. 3-1) におけるシオフキ個体群は、干潟南西部の小潮平均低潮線 (MLWN) を中心に、汀線と平行に広く分布している (Tamaki et al., 2008)。本研究では、シオフキ個体群の分布中心を通るように岸沖方向に一本の代表トランセクトを設定し、トランセクト上に 80m 間隔の調査地点を岸から大潮平均低潮線まで 28 地点 (Fig. 3-1A, Stn 0–Stn 27) 設けた。ただし、Stn 0 と Stn 1 の間のみ 50 m とした。

3.2.2 干潟の環境

環境条件とシオフキの繁殖・成長の関係について調べるために水温・塩分の観測を行った。トランセクト上の高潮帯から低潮帯に至る8地点(Fig. 3-1A)に2004年7月30日から2007年11月16日までの期間、自記記録式水温塩分計(Compact-CT, JFE Advantech Inc., Japan)を用いて10分間隔で干潟面上30 cmのデータを記録した。機器の回収と再設置は概ね1日以内に行った。機器回収日の間で、必要に応じてセンサに付着した汚損生物を取り除いた。取得されたデータのうち、センサが冠水しているときの1日平均水温・塩分を算出した。平年6月上旬-7月下旬の梅雨と9-10月の台風の来襲という気象変動は豪雨の後に河川流量を増加させ、有明海の干潟で塩分の低下を引き起こす(Yamada et al., 2009, 2012)。さらに、台風は強風により干潟底面を洗掘する波を引き起こすことが明らかとなっている(山田ら, 2007b)。そのため、気象庁HP(<http://www.jma.go.jp/jma/index.html>)より2005年から2007年までの梅雨期間と台風接近時期を取得した。

シオフキは植物プランクトンを唯一の食物源としていることから(Yokoyama et al., 2005)、海面下0.5 mの水柱クロロフィル*a*濃度を食物量の指標とみなした。海水試料の採集は有明海湾口から湾全体の2/3の範囲に配置された22地点で熊本県により実施された(大潮の昼の満潮時)(Fig. 3-1B)。2004年7月15日から2007年11月11日までのデータを日本水産資源保護協会有明海等環境情報・研究ネットワークHP(<http://ay.fish-jfrca.j/ariake/index.asp>)から取得した。このデータソースはシオフキの幼生が遭遇する水温変動の表示にも使用した(水深: 0, 0.5, 10, 20, 30 m, 海底面上1 m)。水柱クロロフィル*a*濃度と水温の観測日ごとの全地点平均を求めた(水温については水柱全体とした)。

3.2.3 生殖腺の組織観察

シオフキ(雌雄異体)の繁殖期を判定するため、生殖腺の組織観察を行った。韓国西岸の群山(Kunsan)に生息するシオフキは殻長26.1 mmで個体群全体の50%が成熟することを参考に(Chung and Ryou, 2000)、本研究では殻長約25 mm以上の個体を組織観察に供試した。2004年12月11日から2006年5月25日まで、毎月1-2回の頻度で41-42個体をトランセクト上(Fig. 3-1A)で採集し、10%中性ホルマリン海水で固定・保存した。供試個体の軟体部中央よりやや後方に位置する生殖腺部位の組織片(約5-10 mm角)を摘出し、組織観察の検体とした。この検体を常法に従って、エタノール系列で脱水し、キシロール透徹を行った後、パラフィンで包埋した。厚さ4 μ mの切片にヘマトキシリン・エオシン二重染色を施し、プレパラートを作製した。各検体を光学顕微鏡(600倍)で観察し、雌雄と成熟区分の判定を行った。韓国産のシオフキの生殖腺判定基準(Chung et al., 1988; Chung and Ryou, 2000)に従ったが、いくつかの変更を加えた(3.4節参照): 未発達期(第I期)・発達初期(第II期)・成長期(第III期)・成熟期(第IV期)・配偶子放出期(第V期)・放出後期(第VI期)・退行期(第VII期)。成熟区分判定後、それぞれの出現頻度を月ごとに求めた。シオフキの全殻長範囲における成熟段階と殻長の関係を調べるために、上記供試個体とは別に、小型個体(殻長11-30 mm)の採集を繁殖期間内に3回実施し、生殖腺の解析結果に追加した(5月9日、8月22日、9月18日でそれぞれn = 18, 37, 20)。

3.2.4 個体群のコホート解析

白川河口干潟のシオフキ個体群の複数のコホートについて個体の成長速度と生残率に関するデータを得るために、2004年7月30日から2007年10月26日の期間中、毎月1,2回、合計42回の試料採集を実施した。試料採集は日中の大潮干潮時に代表トランセクト上で行った。1回の試料採集の調査地点数

は15–28地点とした (Fig. 3-1A)。本海域では、冬季の日中の干出範囲はMLWN周辺までであり、この時に調査地点が少なくなった。各地点では、1–4個の堆積物試料を25 cm四方の方形枠で深さ7 cmまで採取し、1 mm目の篩にかけ、残ったものを10%中性ホルマリン海水で固定した。いずれの日も、各地点の試料数は全ての地点で同じであった。

実験室で、各試料からすべてのシオフキを選別したあと、殻長5 mmを超える個体についてはデジタルノギス (Mitutoyo Co., Japan) を用いて、0.01 mmの精度で殻長を測定し、5 mm以下の個体についてはCCDカメラ顕微鏡システム (LEICA, DFC280) を用いた。後者では試料を撮影し、コンピュータに取り込み、画像処理解析フリーソフトウェア ImageJ 1.36b を用いて殻長を計測した。

調査日ごとに殻長の頻度分布 (階級幅1 mm、殻長範囲0.5–45.0 mm) を求め、個体数を個体数密度に換算した (1 m² 当たりの個体数)。本研究では、最小階級に属する個体数が初めて出現した試料採集日を新規加入の開始日と定義した (Fig. 3-2A, B)。時間経過にともなって、斃死および上位階級への成長が原因で最小階級の個体数は減少、あるいは加入の継続により増加する (Fig. 3-2B, C)。最小階級の個体数がもはや増加せず、絶えず減少しはじめた試料採集日を新規加入の完了日と定義した (Fig. 3-2C, D)。次に、コホートを分離するために殻長頻度分布全体に混合正規曲線の当てはめ (相澤・滝口, 1999) を行った。正規分布のグループの各構成要素を一つのコホートとみなし、平均殻長と密度を求めた。これら2つのパラメータを個体成長速度と生残率の推定に用いた。殻長頻度分布で最小階級を含んだ最も左側のグループで、継続的な加入の兆候を示すが、明らかに不完全な殻長頻度分布 (Mandal et al., 2010) であるとき、頻度の値を直線で繋ぎ、正規分布曲線の代わりとして描いた (Fig. 3-2B, C)。この不完全なコホートについては、平均殻長の代わりに中央値を用い、実測の個体数から密度を求めた。コホートの加入完了日から最

後に確認された日までをコホートの存続期間とした。

3.2.5 個体成長と生残の回帰モデル

シオフキの個体成長曲線を推定するため、以下の3つのモデルを殻長 (y) と経過日数 (t) の形であてはめた。計算を始める日 (Day 1) を各コホートの加入完了日と定義した (Fig. 3-2D)

$$\text{Gompertz model : } y = L_{\infty} \exp(-Ce^{(-Kt)})$$

$$\text{Logistic model : } y = \frac{L_{\infty}}{1 + e^{-K(t-C)}}$$

$$\text{von Bertalanffy model : } y = L_{\infty}(1 - e^{-K(t-t_0)})$$

ここで、 L_{∞} は $t \rightarrow \infty$ のときの殻長で、理論上の最大殻長を表すパラメータである。また、 K, C はそれぞれ成長係数 (growth rate constant) と変曲点である。変曲点は曲線がS字型であれば成長が最も速いときの日齢を表し、S字型でなければ成長の開始日を表す (松石ら, 1995)。 t_0 は殻長 0 mm に相当する加入完了日からの遡及経過日数である ($t_0 < 1$)。

各コホートで生残率あるいは個体数密度について生残曲線を求めるため、3つのモデル (Gompertz model, Logistic model, Asymptotic exponential model) を生残率または個体数密度 (y) に対する経過日数 (t) の形で当てはめた。各コホートについて、各試料採集日の生残率を Day 1 に相対的な個体数密度と定義した (2004年7月30日の3つの成員のコホートについては、それぞれその日の初期密度の相対値: Fig. 3-7 参照)。Gompertz model, Logistic model の式の形は上記と同じであり、Asymptotic exponential model は以下のとおりである。

$$y = a(\exp(-e^b))^t + c$$

ここで、 a, b, c はパラメータである。

モデルの採択には、赤池情報量基準(AIC)を用いた(Bozdogan, 1987)。調査回数が3以下のコホートでは単回帰を行った。また、調査回数が4以上の場合でも上記のモデルよりも単回帰の当てはまりのほうが良い場合もあった。なお、上記計算を行うにあたりR(R Development Core Team, 2012)コードを作成した。

3.3 結果

3.3.1 干潟と周辺的环境

調査期間における干潟底面上30 cmの水温と塩分の日平均をそれぞれFig. 3-3A(実線)とFig. 3-3Bに示す。水温は6.3–31.8°Cの範囲で変動した。毎年1–3月が最低水温期となり、7–8月が最高水温期となった。気象庁により記録された梅雨期は2005年6月10日から7月17日まで、2006年6月8日から7月26日まで、2007年6月13日から7月23日までであった(Fig. 3-3B, 横棒; 試料採集初日には2004年の梅雨は終わっていたので表示しなかった)。また、台風は2004年8月30日(気象庁により記録されたその年の通算16号; Fig. 3-3B, 黒三角)、9月7日(18号)、2005年9月6日(14号)、2006年8月18日(10号)、9月17日(13号)、2007年10月9日(15号)に有明海を通過し、2004年9月29日(21号; 白三角)、2007年7月14日(4号)、8月2日(5号)に九州本島を通過した(<http://www.jma.go.jp/jma/index.html>)。塩分は10.7–31.4の範囲にあり、概ね25–30の範囲内であった。塩分は毎年6月に低下し始め、10月まで不安定な期間が続いた(Fig. 3-3B)。2007年の2期間(8月と9–10月)では、おそらくセンサ上の汚損生物が原因で、塩分の記録は異常値を示したため、そのデータをFig. 3-3Bの平均値から外した。なお、温度センサは正常に作動していた。梅雨期と台風来襲時には20未満の低塩分

が観測された。特に、白川の河川流量が最大となった2006年6月から8月に(Yamada et al., 2012)、最低塩分と最長低塩分期間を記録した。

有明海湾口部から2/3の範囲の水柱の水温範囲は2004年で17.6(12月)–27.6(8月)、2005年で11.8(2月)–25.8(9月)、2006年で11.2(2月)–25.8(8月)、2007年で12.8(2月)–26.7(9月)°Cであった。水深0.5mの水柱クロロフィル*a*濃度は、2004, 2006, 2007年では7–9月に最高値を示し、それぞれ20.1, 19.0, 15.0 $\mu\text{g l}^{-1}$ であった(Fig. 3-3C)。

3.3.2 生殖腺の組織観察

本研究において、シオフキの雌雄同体は見つからなかった。成熟段階の定義は以下のとおりである。雄において、未発達期(第I期)では濾胞上皮(FE)内部に沿って生殖原細胞が散在していた(Fig. 3-4)。この段階では生殖原細胞のみを基にした雌雄判別はできなかった。しかし、網目構造の存在が雄特有であり、第VI期(M-VI)にも明確に存在し、第I期でも認められた。この特徴を第I期の雌雄判別に用いた。発達初期(第II期)では濾胞上皮上に生殖細胞が1–3層に分布した。成長期(第III期)では精細胞(SD)の集合が斑点模様を形成し、濾胞内の空所を埋め始めた。成熟期(第IV期)では精子(SZ)が充満し、精子の集合により生じる放射状構造が認められた。放出期(第V期)では放精が行われ、主に放射状構造の中心付近で精子の減少が見られた。濾胞内には空所が確認されるようになった。放出後期(第VI期)では精子が著しく減少するとともに放射状構造が消滅し、濾胞内に成熟した精子がわずかに残っていた。退行期(第VII期)の出現は見られなかった。雌において、未発達期(第I期)では濾胞上皮(FE)内部に沿って生殖原細胞が散在していた。発達初期(第II期)では濾胞内に発達途中の卵が出現した。この成熟段階の生殖細胞は成熟卵よりも小さく、ほとんどのものが濾胞上皮と接触しており、成熟卵との違いは明確に区別できた。成長期(第III期)では発達途中の卵(DO)が増加し、

濾胞内の空所を埋め始めた。成熟期(第IV期)では成熟卵(MO)が濾胞内に充満し、濾胞内の空所が少なくなった。放出期(第V期)では放卵が行われ、濾胞内に空所が確認されるようになった。放出後期(第VI期)では卵数の著しい減少がみられ、濾胞内の空所域がより広く認められた。濾胞内には成熟卵(MO)がわずかに残っていた。退行期(VII)では濾胞が縮小し、濾胞内には崩壊途中の卵(RO)が少数認められた。

3.3.3 成熟区分の出現頻度の経時変化

平均吸虫感染率は雌雄全体で18%であり、解析対象から外した。毎月の成熟区分出現頻度の変化を Fig. 3-5 に示す。

雄では、2004年12月11日から2005年2月11日までは第I期と第II期の個体が合わせて75–93%を占めていた(Fig. 3-5, 左列)。2005年3月12日になると第III期の出現頻度も増加し、43%となった。4月7日、第IV期が最も高い出現率となり、44%を占め、第V期が出現し始めた。5月9日には第IV期と第V期の割合がそれぞれ52%と39%となった。6月7日には最頻値が放出期に移行し、出現頻度が70%を超えた。7月7日には放出後期と未発達期・発達初期の割合が高くなり、この年の1回目の放精が終了した。7月20日には再び第V期の個体が全体の65%を占めるようになり、2回目の放精開始を示した。9月18日まで第V期の出現頻度は53–67%と半数以上を維持した。10月16日には第VI期に移行し、2回目の放精終了を示した。その後2006年4月26日まで、第I期と第II期の割合が合わせて40–100%となり、第III期と第IV期も低い割合で存在した。5月25日に第V期の個体が69%確認され、2006年の放精が開始された。

雌では、2004年12月11日から2005年3月12日まで、第I期と第II期の個体が合わせて64–92%を占めていた(Fig. 3-5, 右列)。4月7日に第III期の出現頻度が増加し、60%となった。5月9日には放出期の割合が81%を占めた。6月7

日と7月7日の間に、第VI期から第VII期へと最頻値が移行し、その年の1回目の放卵終了を示した。7月20日には第III期の割合が再度増加し、47%を占め、2回目の放卵開始を示した。8月22日には第VI期の割合が52%となり、第IV期と第V期も少数存在した。それ以降、10月16日まで第VI期の割合が36-44%を占める中で第VII期および第I期が増加し、2005年の放卵が終了した。その後2006年3月30日まで第I期と第II期を合わせて75-100%となった。4月26日から5月25日までは第III-V期の個体も少数確認できるようになり、2006年の配偶子形成活動の開始を示した。

まとめると、繁殖期は5-9月であり、放精放卵は雌雄間で同調していた。3あるいは4年間の5月、9月、10月の平均水温はそれぞれ20.6, 27.1, 23.5°Cであった (Fig. 3-3A)。また、繁殖期後半(7-9月)は水柱クロロフィル*a*濃度が最高値を示す期間と一致していた (Fig. 3-3C)。

3.3.4 第IV期から第VII期までの殻長

5, 8, 9月に採集したシオフキの雌雄の成熟区分と殻長の関係を Fig. 3-6 に示す。25 mm未満のグループでは、最小殻長16.7 mm (以下、最小成熟殻長) を含む雌2個体のみが第IV-VII期であると認められ (実際は両方とも第VI期)、そのグループの3.5%を占めた。殻長25.0 mm以上30.0 mm未満の個体では56% (雄4個体、雌6個体) が、さらに30.0 mm以上では86% (雄49個体、雌47個体) が成熟していた。この後者2グループの中での最小殻長は26.0 mmであった (以下、通常成熟殻長)。

3.3.5 コホートの分離

個体群試料採集期間中に採集された個体の最大殻長は44.7 mmであった。調査開始日 (2004年7月30日) には、3つのコホートが存在し、殻長の大きいほうから順にコホート番号を割り当てた (Cohorts 1-3; Fig. 3-7)。8月31日には

新しいコホートが加わった (cohort 4)。2007年10月26日まで、全部で16個の新規加入群が認められた (最後は cohort 19; このコホートの左側の最小階級の個体については解析から除外した)。新規加入したコホートは夏季加入群と冬季加入群に分けられた。夏季加入群は6–10月の期間に前の加入から1ヶ月の間隔で加入したグループで構成されていた (cohorts 4, 6–8, 10–14, 16–19)。一方、冬季加入群は11月半ば以降、低密度で加入する単独コホートから構成されていた (cohorts 5, 9, 15)。

調査期間全体を通して、複数のコホートの融合が3回確認され、そのすべては夏季加入群のコホートに由来していた。融合が実際に意味することは、正規曲線で表された融合以前のコホートが殻長頻度分布の中で分離できなくなることである。1回目の融合は2005年1月12日から2月11日にかけて起こり、この期間中に cohort 2 と cohort 3 が結合して複合のコホートを生じた。これを融合コホートとし、cohort 2+3 と表記した。2回目と3回目のコホートの融合は2006年3月1日と2007年1月23日起こり、それぞれ cohort 6+7+8, cohort 11+12+13 を形成した。

3.3.6 個体成長速度の経時変化

シオフキのコホートの成長速度については、回帰式上で任意の隣り合う2日間の殻長増加分を日成長率と定義した (Fig. 3-8A)。各曲線のパラメータ値を Table 3-1 に示す。cohorts 6–8, 11–13, 16–18 の個体は各年の繁殖期に加入し、3–4 ヶ月間で急速に成長した。回帰式 (Table 3-1) より成長速度は最小 $0.01\text{--}0.21\text{ mm d}^{-1}$ 、最大 $0.21\text{--}0.47\text{ mm d}^{-1}$ 、平均 $0.12\text{--}0.21\text{ mm d}^{-1}$ であった (3つに共通する値 0.21 は、直線回帰が適用された cohort 13 のもの)。これらのコホートのうち、cohorts 6–8, 11, 12, 16, 17 は加入完了後 35–76 日で最小成熟殻長 (16.7 mm) に達した。これは各年の繁殖期間中 (5–9 月) に起こり、特に cohorts 6, 7, 11, 16, 17 で顕著であった。さらに cohorts 6, 16 は繁殖期間の終わり頃に 99–100% の個体が通

常成熟殻長に到達した。cohorts 4, 10, 14 は夏季加入群の中で成長が遅く、それぞれ $0.05\text{--}0.1 \text{ mm d}^{-1}$ (平均 0.08 mm d^{-1})、 0.04 mm d^{-1} (直線回帰)、 0.1 mm d^{-1} (直線回帰) であった。このうち cohorts 4, 14 はその年の夏季加入群の中で最後に加入し、cohort 10 は最初に加入していた。冬季加入群の成長速度はさらに遅く、cohort 5, 15 でそれぞれ $0.01, 0.02 \text{ mm d}^{-1}$ (直線回帰) であり、cohort 9 では確認できなかった。全コホートにおいて 16.7 mm 未満の個体の成長速度と水温の関係を Fig. 3-9 に示す。水温 15°C 以下のグループで非常に低い成長率が確認され、一方、 18°C 以上のグループで正の相関 (平均値で $r = 0.55$) が検出された。最大の日平均成長速度は 0.2 mm d^{-1} であった。平均値の全プロットにおける非線形回帰式はべき乗式で表された。

繁殖期初期に加入したコホートの一日の成長速度は 10–11 月に水温低下とともに鈍くなり、翌年 1–3 月に、2 つまたは 3 つの単独コホートが融合した。融合以前の単独コホートは、融合する前に最小成熟殻長あるいは通常成熟殻長に達していた。繁殖期開始 (5 月 1 日) の平均殻長は cohorts 2+3, 5+6+7, 11+12+13 でそれぞれ 30.6 mm , 28.4 mm , 27.0 mm であった。融合コホートは、緩やかに成長を続け、その速度は最小 $0.01\text{--}0.03 \text{ mm d}^{-1}$ 、最大 $0.04\text{--}0.05 \text{ mm d}^{-1}$ 、平均 $0.03\text{--}0.04 \text{ mm d}^{-1}$ であり、繁殖期間を通して、死滅するまで成長の停滞は見られなかった。

3.3.7 個体数密度の経時変化と生残

夏季加入群の加入時の個体数密度は $33.5\text{--}1423 \text{ inds m}^{-2}$ (平均 $263.5 \text{ inds m}^{-2}$) であり、冬季加入群では $8.0\text{--}89 \text{ inds m}^{-2}$ (平均 42.3 inds m^{-2}) であった (Fig. 3-8B)。個体数密度と生残曲線のパラメータ値をそれぞれ Table 3-2 と 3-3 に示す。

加入完了直後の生残率は、夏季加入群のすべてのコホートで非常に低く、6–115 日で生残率が 50% となった (平均 39 日; Fig. 3-8C)。2004 年 cohort 4 では、8 日目で生残率 50% を下回っており、これは 2004 年台風 18 号の来襲と同じ期間

であった(生残曲線からの推定では、台風通過に伴って1日で51%から42%に減少; Figs. 3-3B, 3-8C)。2005年 cohorts 6, 7, 8では、それぞれ89, 116, 43日目で生残率50%を下回った。cohorts 6, 7の加入完了からそれぞれ48, 16日目に台風14号が有明海に直撃したが、影響は認められなかった。台風14号の直撃に続いて起こった低塩分期間中に、cohort 8の生残率が著しく低下し、9月20日-10月16日に、生残率が95%から59%になった。2006年 cohorts 10, 11, 12では、それぞれ14, 41, 65日目で生残率25%を下回った cohort 10, 11は低塩分期に著しく減少した(cohort 10は梅雨に完全に死滅した; cohort 11では、8月18日の台風10号が直撃した後、8月24日-9月4日に生残率が98%から63%に減少した)。cohort 12の生残率の減少は台風13号の来襲と同じ期間であり、台風通過の1日で70%から65%になった。cohort 13は消滅するまでの60日間、生残率50%以上を維持した。2007年、cohorts 16, 17, 18は、それぞれ6, 65, 38日目で生残率が50%を下回った。cohort 16では、低塩分期に生残率が著しく減少し、6月18日-7月14日に47%から2%になった。cohort 18は8月29日に加入が完了し、9月12日に生残率が74.0%に減少、最終的に10月26日に26.8%となった。この2コホートについて、10月9日に直撃した台風15号の影響は認められなかった。冬季加入群に関して、cohorts 5, 15は、それぞれ加入完了から37, 20日目で生残率が50%を下回った(cohort 9は調査2回で消滅した)。これらのコホートの存続期間は49-136日であり、各年繁殖期間の開始時期に死滅した(死滅日、cohort 5, 9, 15でそれぞれ2005年5月9日、2006年1月30日、2007年4月16日)。

夏季加入群では初期減耗の時期が過ぎると、生き残ったコホートは主に安定的で変動の少ない時期に移行した(Fig. 3-8B, C)。ただし、cohort 4, 14は12月に消滅した。存続期間の最長は単独コホートで加入完了から195日(cohort 6)であったが、コホートの存続期間は融合コホートを形成して延びたと考えられる。各融合コホートの主体となるコホートは、2005年ではcohort 2(融合前

の比率 cohort 2, 3 : 77, 23 %)、2006年では cohort 7 (Cohorts 6, 7, 8 : 23, 52, 25 %)、2007年では cohort 12 (Cohorts 11, 12, 13 : 19, 58, 23 %) であった。コホートが融合した後、融合コホートの個体数密度は徐々に減少した。繁殖期(5月1日から9月30日まで)の初めと終わりの平均個体数密度は2005年で51.3と16.7 inds m⁻²、2006年で67.5と1.9 inds m⁻²、2007年で32.3と8.4 inds m⁻²であった。コホート融合日の密度の相対値として、上記日付の生残率は2005年では81%と26%、2006年では98%と3%、2007年では40%と10%であった。異なる年の間での繁殖期の終わりの生残率の差は6月から7月の梅雨期の白川の河川流量の差と並行しており(2006 > 2007 > 2005; Yamada et al., 2012)、これは塩分の低下を反映していた(Fig. 3-3B)。急激に低下した塩分は白川と坪井川が氾濫し、干潮時の干潟上に大規模な出水が起こったことを示し(Yamada et al., 2009, 2012)、実際に見受けられた。大量の新鮮な死殻により、干潟への出水の直後、干潮時の底質表面が白く色づいていた。cohort 2+3では、生残率は6月10日(梅雨の始まり)から7月25日(7月17日の梅雨の終わりから持続した低塩分期間の終了日)に75%から60%に低下した。cohort 6+7+8では、生残率は6月8日(梅雨の開始)から7月26日(梅雨の終了)に78%から30%に低下し、最終的に8月23日(梅雨の終了から持続した低塩分期)に12%になった。cohort 11+12+13では、6月13日(梅雨の開始)から7月23日(梅雨の終了)に28%から20%に低下した。この3つの融合コホートは各年の個体群全体の繁殖に単独で寄与し、0年目の早熟個体による9月の放精放卵に由来した稚貝は翌年の5月までに死滅した。cohorts 2+3, 6+7+8はそれぞれ2005年12月13日、2007年2月19日に死滅した。cohorts 11+12+13は2007年10月26日の調査終了日まで存続した。融合コホート存続期間を融合以前の単独のコホートに加算すると、合計の存続期間は337–551日間となった(平均440日間)。

3.4 議論

有明海の白川河口干潟のシオフキ個体群の成熟区分において、成熟した配偶子の崩壊に伴う濾胞の縮小という退行期(第VII期)は雌のみ確認された(Fig. 3-4)。有明海ではタイラギの雌についても濾胞内で放出されなかった成熟した配偶子の崩壊という退行期が確認されており、さらにこの区分は雄では確認されなかった(坂本ら, 2005)。韓国西部の群山では、シオフキの雄について、本研究の退行期と未発達期を包括して Degenerative and resting stage (Chung et al., 1988, plate 2, fig 15)、また Spent/Inactive (Chung and Ryou, 2000, fig.8F と記述している。しかし、厳密に比較すると、これらの区分は本研究における放出後期(第VI期)であると考えられる。

シオフキの繁殖期間中に雌雄で2回の配偶子放出は、白川河口干潟では5月から7月上旬と7月下旬から9月であり(Fig. 3-5)、東京湾の個体群では5月から6月と9月から10月であると記録されている(岩田, 1948)。白川河口干潟では、1回目の放精放卵は干潟の水温が20°Cを超えると始まると考えられる(2005–2007年の5月の平均水温20.6°C; Fig. 3-3A)。2回目の放精放卵は最高水温期および水柱クロロフィルa濃度が高い時期と一致した(Fig. 3-3A, C)。白川河口干潟より高緯度(3.15°)に位置する韓国・群山の同種個体群の繁殖期は6月から9月までの期間であり、繁殖開始水温は20°C(年間水温範囲: 2.5–26.2°C; Chung et al., 1988)および22°C(年間水温範囲: 5–26.4°C; Chung and Ryou, 2000)であった。白川河口干潟の年間水温範囲と群山との間に最低水温期で3.8°C、最高水温期で5.4°Cの差があった。

白川河口干潟のシオフキの通常成熟殻長(26.0 mm; Fig. 3-6)は群山の個体群の半数が成熟する殻長の記録(26.1 mm; Chung and Ryou, 2000のRipe stage)と概ね一致した。後者の場合、殻長21–25 mmで雄の36%、雌の25%が成熟サイズに達していた。さらに高い割合(殻長21–25 mmで雄64%と雌58%)が群山での

別の調査で記録された (Chung et al., 1988 の Mature stage)。白川河口干潟の個体群の最小成熟殻長 (16.7 mm) は、殻長 15–20 mm で雄 33 %、雌 12.5 % が成熟する群山の個体群 (Chung et al., 1988) と同等であった。

白川河口干潟のシオフキの夏季加入群における一連の新規加入は最大 5 回あり、2006 年では 6 月から 10 月まで毎月あった (Figs. 3-7, 3-8)。群山の個体群では、一連の新規加入は 6, 7 月に 3 回ある (Ryou and Chung, 1995 の fig.4 ように見受けられるが、9 月まで繁殖期が続くと記述されているにもかかわらず (Chung et al., 1988; Chung and Ryou, 2000)、8–9 月の加入について確固たる記録が見当たらない。2005 年の最初の放卵日 (5 月 9 日; Fig. 3-5) と、この年の初めての新規加入コホート出現日 (6 月 7 日; Fig. 3-7) から推察すると、白川の個体群では成貝から幼生が放出されてから最小殻長階級の新規着底稚貝 (平均殻長 1mm) に達するまでの期間は 1 ヶ月であると考えられる。水温 22.0 °C において、pediveliger に達するまでのシオフキの浮遊幼生期間は、14 日であると報告されている (Hur et al., 2005)。本州中部の伊勢湾奥周辺で、高密度の幼生の集団の結果として高密度の殻長 0.3 mm の新規着底稚貝の集団が生じ、その時間差は 0.6 ヶ月 (8 月初旬から下旬まで) から 3.1 ヶ月 (8 月初旬から 11 月初旬まで) で変動した (Nanbu et al., 2005)。上記より最短幼生期間を推定すると、白川河口干潟では、新規着底稚貝の最小殻長階級に達するまでの時間間隔は 0.5 ヶ月であると考えられる。群山では、0.25–0.35 mm で着底した新規着底稚貝が約 0.8 mm に達するまでの期間は 28 日であると推定できる (Ryou and Chung, 1995, fig 4 より)。白川河口干潟に 12 月から 1 月の期間に加入した稚貝 (冬季加入群) は 9 月末に放出された配偶子に由来し、最小殻長階級に達する前に 2–3.5 ヶ月経過する。この放精放卵の結果出現するこれらの幼生は 10 月上旬に平均 24 °C の水温に遭遇する (Fig. 3-3A, 破線)。この期間における幼生の発育速度は夏季加入群と同じと考えられる。したがって、10 月中旬に着底した幼生に由来

する稚貝は、干潟上の水温低下とともに、次第に初期の個体成長率の低下を示した。10月下旬の水温22°Cのとき一日の平均成長速度は0.094 mmであり、11月の水温19°Cのとき0.042 mm、12月の水温13°Cのとき0.007 mmであった (Fig. 3-3A, 実線; Fig. 3-9, 回帰曲線; Ryou and Chung, 1995; Ryou, 1997)。この成長速度で推定すると、12月上旬において最小殻長の個体を含むコホートの平均殻長は3.0 mmであると考えられ、実際の値とよく一致する (Cohorts 5, 9, 15; Figs. 3-7, 3-8A)。このような幼生と稚貝の発育速度における水温依存性が夏季加入群と冬季加入群の分離をもたらしたと考えられる。冬季の食物量の低下は、5月中旬までに死滅する冬季加入群に対するストレスとして作用したと考えられる (Fig. 3-3C)。白川河口干潟のシオフキの夏加入群において、6月から9月までの月間平均水温24–29°Cで記録された最大平均0.20 mm d⁻¹という高い初期個体成長速度 (Fig. 3-9) は、群山の個体群よりはるかに高い。白川河口干潟での一日の成長係数 (K) は0.007–0.008であり、群山では0.0015であった (Kim and Ryou, 1991 より計算)。白川河口干潟では、9月末の密度に関して、6月から7月の期間に加入したコホートは個体群の主要成分を構成し、通常成熟殻長 (cohort 6, 16) あるいは最小成熟殻長 (cohort 7, 17) に達していた。しかし、9月末頃の配偶子放出に由来する冬季加入群の新規加入コホートが結局消失すること (Fig. 3-8B, C) を考慮すると、これら早熟個体の個体群全体に対する繁殖への寄与は無いと考えられる。韓国・群山の個体群について、新規着底稚貝が最小成熟殻長 (17.5 mm, Chung et al., 1988; 23 mm, Chung and Ryou, 2000) に達するまでに279日あるいは397日かかることが、個体成長曲線 (Kim and Ryou, 1991) から推定できる。すなわち、韓国では7月に加入 (Ryou and Chung, 1995) した新規加入群は、翌年の4月と8月に最小成熟殻長に達することになる。

白川河口干潟での調査期間を通して、台風と豪雨がシオフキの夏季加入

群のうち6つの新規加入コホートの大量斃死を引き起こしたと考えられる (Cohorts 4, 8, 10, 11, 12, 16; Figs. 3-3B, 3-8B, C)。台風は強風に起因する波と様々な程度の低塩分水を生ずる。有明海を通過した2つの台風は大きな波浪を干潟上に発生させ、基質を著しく攪乱した。2004年9月の台風18号は白川河口干潟より2 km南方で2.7 mの有義波高を引き起こした。この有義波高は2001年から2011年までの10年間の平均値よりも16倍高かった(山田, 未発表データ)。2006年9月の台風13号は干潟上で1.2 mの有義波高を引き起こし、水柱で大量の基質表面を再懸濁した(山田ら, 2007b)。またこのとき同時に、諫早湾の干潟で、基質の洗掘が原因でアサリ稚貝の大量斃死が引き起こされた(水田ら, 2011)。本干潟のシオフキの cohort 4と12は、加入完了後7日目と10日目に上記の影響のある2つの台風に遭遇した。このとき、平均殻長はそれぞれ5.8 mmと7.5 mmであり (Fig. 3-8A)、基質表面に洗い出されたと考えられる。このほかの台風は概ね0.2 mの有義波高を引き起こした(山田ら, 2007b; 山田, 未発表データ)。cohort 7と cohort 17, 18は有明海を通過した2005年9月の台風14号と2007年10月の台風15号にそれぞれ遭遇した。このときは直接的な斃死は確認されなかった。これは有義波高が小さかっただけでなく、より大きな殻長の個体であったことによると考えられる(それぞれの平均殻長: 12.4, 21.0, 11.0 mm)。すなわち、基質のより深い位置まで達していたため、波浪の影響を免れたと考えられる。cohort 8, 10, 11, 16の大量斃死は梅雨 (Cohorts 10, 16) かあるいは台風来襲 (Cohorts 8, 11) に関連する低塩分期に起こった (Figs. 3-3B, 3-8B, C)。Nakamura et al. (2005) は実験室で本干潟のシオフキの稚貝と成貝がアサリ・ハマグリより低塩分(6-11)に対する耐性があることを示しており、他の要因が野外で観察されたシオフキの大量斃死の原因であることを示唆している。これには、河川流量の増加に伴う高濃度のシルト粘度懸濁物の負荷がその一因であると考えられる (Lohrer et al., 2004; Yokoyama et al., 2005; Yamada

et al., 2009, 2012)。Chang and Chin (1978) はシオフキを用いた実験によって高濃度 (1000 ppm) のシルト粘度粒子が37日で鰓の目詰まりにより50%の斃死を引き起こすことを示している。このメカニズムにより、韓国南西部の干潟全体で濁水に晒された本種の高い斃死率をもたらされたと考えられている。結論として、予測困難な台風来襲を除けば、cohort 7, 17で明らかのように、白川河口干潟における繁殖期の中で最良の新規加入時期は梅雨後で、比較的塩分が高く、高水温で、著しく高い成長と適度な生残のために利用可能な水柱プランクトン量が豊富な7月下旬から8月であると考えられる (Figs. 3-3, 3-8, 3-9)。

白川河口干潟では、梅雨と台風を通して生残した夏季加入群のいくつかの主要なコホートは、効果的な繁殖に単独で貢献する融合コホートを形成する (Fig. 3-8)。この融合コホートにおいても梅雨に大量斃死が起こっている。これは、調査期間の中で塩分が最低値を記録した2006年夏の特に cohort 10のように cohort 6+7+8で最も顕著であった。融合コホートの個体の(加入完了からの)最大存続期間は1.5年、平均殻長は36.1–37.1 mm (Figs. 3-7, 3-8)と推定されたが、理論上の存続期間はこれより長いと考えられる。例えば、漸近的な平均殻長38.5 mmに達するためには cohort 6+7+8で4.6年、cohort 11+12+13では43.2 mmに達するために5.6年必要である (Table 3-1に示したパラメータより計算)。実際、これら2+とさらに老齢個体の現存量は存在したとしても非常に少ないだろう。淡水流入の再発は潜在的な最大存続期間の実現を阻害しているかもしれない。群山の個体群では、最大殻長46 mmで存続期間6年の個体が、1年間の毎月の試料採集結果から示唆された (Kim and Ryou, 1991; Ryou, 1997)。彼らの結論は(1)個別の成長線が年1回3月から4月に印されること(最初の一つは加入から9ヵ月後)、(2)個別の線が最大5本見つかったこと、(3)ベルタランフィアの成長モデルが加入から6年目で漸近的な殻長を描いたこ

とに基づいている。韓国のシオフキの他の個体群の研究では、その2+とさらに老齢個体の存続期間と繁殖への寄与について明確に述べられていない。一般に、二枚貝の成長線の出現には、細心の注意を払うべきである。なぜなら、二枚貝は冬季の低水温期だけでなく夏季の出水による低塩分期にも応答して形成すると考えられるため (Richardson, 1987; Debenay et al., 1994) である。さらに、異なった地域のシオフキ個体群に対して、年1回現れるような信頼できる成長線を用いた調査が必要になるだろう。

本研究を通して、白川河口干潟のシオフキは、夏季加入群の加入が起こったのち、梅雨と台風により大量斃死が引き起こされるが、生残した個体が融合コホートを形成し繁殖するという生活史を持つことが明らかとなった。したがって、優占4種の懸濁物食ギルドを含む干潟生態系の保全を考えるうえで、シオフキについては夏季加入群と融合コホートを保全対象とすべきであると考えられる。

Table 3-1. 個体群の各コホートにおいて採択された個体成長曲線のモデル式のパラメータ値. コホートの通し番号についてはFig.3-7と Fig.3-8Aを参照. +は先行の2つまたは3つのコホートの融合を表す.

Cohort no.	model	L_{∞}	K	C	t_0	d	y-intercept
1	Bertalanffy	36.696	0.023		-91.77		
2	Bertalanffy	28.76	0.023		-30.277		
3	Bertalanffy	24.704	0.016		-14.088		
4	Bertalanffy	20.346	0.007		-40.192		
5	Linear					0.011	2.568
6	Gompertz	32.143	0.023	1.499			
7	Logistic	25.815	0.028	19.612			
8	Logistic	19.116	0.051	39.884			
9	Linear					-0.002	2.802
10	Linear					0.036	2.264
11	Bertalanffy	29.574	0.016		-10.998		
12	Logistic	25.413	0.03	39.763			
13	Linear					0.211	2.549
14	Linear					0.114	2.586
15	Linear					0.018	1.765
16	Logistic	26.935	0.068	56.808			
17	Logistic	21.452	0.088	28.336			
18	Linear					0.211	2.095
2+3	Logistic	44.612	0.004	-132.519			
6+7+8	Logistic	38.486	0.006	-120.799			
11+12+13	Logistic	43.198	0.005	-10.18			

Table 3-2. 個体群の各コホートにおいて採択された(密度に関する)生残曲線のモデル式のパラメータ値. コホートの通し番号についてはFig.3-7とFig.3-8Aを参照. +は先行の2つまたは3つのコホートの融合を表す.

Cohort no.	model	L_{∞}	K	C	a	b	c	d	y-intercept
1	Asymptotic exponential				51.027	-3.889	5.893		
2	Gompertz	52.989	0.014	-1.215					
3	Asymptotic exponential				164.017	-2.534	17.659		
4	Gompertz	8.136	0.051	-2.72					
5	Gompertz	13.95	0.066	-0.817					
6	Linear							-0.386	92.307
7	Linear							-0.703	152.591
8	Gompertz	17.007	0.021	-1.214					
9	Linear							-0.069	8.069
10	Linear							-2.15	41.85
11	Asymptotic exponential				166.281	-3.115	15.741		
12	Gompertz	44.887	0.026	-1.752					
13	Linear							-0.216	33.766
14	Linear							-3.834	145.972
15	Gompertz	9.917	0.02	-2.238					
16	Asymptotic exponential				1635.211	-1.875	20.179		
17	Linear							-1.035	130.545
18	Linear							-6.792	570.643
2+3	Logistic	53.642	-0.025	200.729					
6+7+8	Logistic	72.194	-0.041	126.184					
11+12+13	Asymptotic exponential				74.397	-4.858	-2.202		

Table 3-3. 個体群の各コホートにおいて採択された(生残率に関する)生残曲線のモデル式のパラメータ値. コホートの通し番号についてはFig.3-7とFig.3-8Aを参照. +は先行の2つまたは3つのコホートの融合を表す.

Cohort no.	model	L_{∞}	K	C	a	b	c	d	y-intercept
1	Asymptotic exponential				92.899	-3.891	10.599		
2	Gompertz	29.934	0.014	-1.215					
3	Asymptotic exponential				96.996	-2.535	10.432		
4	Gompertz	7.563	0.051	-2.716					
5	Gompertz	46.435	0.065	-0.818					
6	Asymptotic exponential				77.131	-4.351	25.51		
7	Linear							-0.491	106.48
8	Gompertz	30.435	0.021	-1.213					
9	Linear							-0.869	100.869
10	Linear							-5.421	105.421
11	Asymptotic exponential				96.873	-3.115	9.203		
12	Gompertz	18.145	0.026	-1.749					
13	Linear							-0.613	95.7
14	Linear							-2.697	102.697
15	Gompertz	11.056	0.02	-2.246					
16	Asymptotic exponential				115.044	-1.869	1.406		
17	Linear							-0.805	101.535
18	Linear							-1.072	90.087
2+3	Logistic	84.378	-0.025	200.627					
6+7+8	Logistic	104.82	-0.041	126.11					
11+12+13	Asymptotic exponential				91.002	-4.858	-2.657		

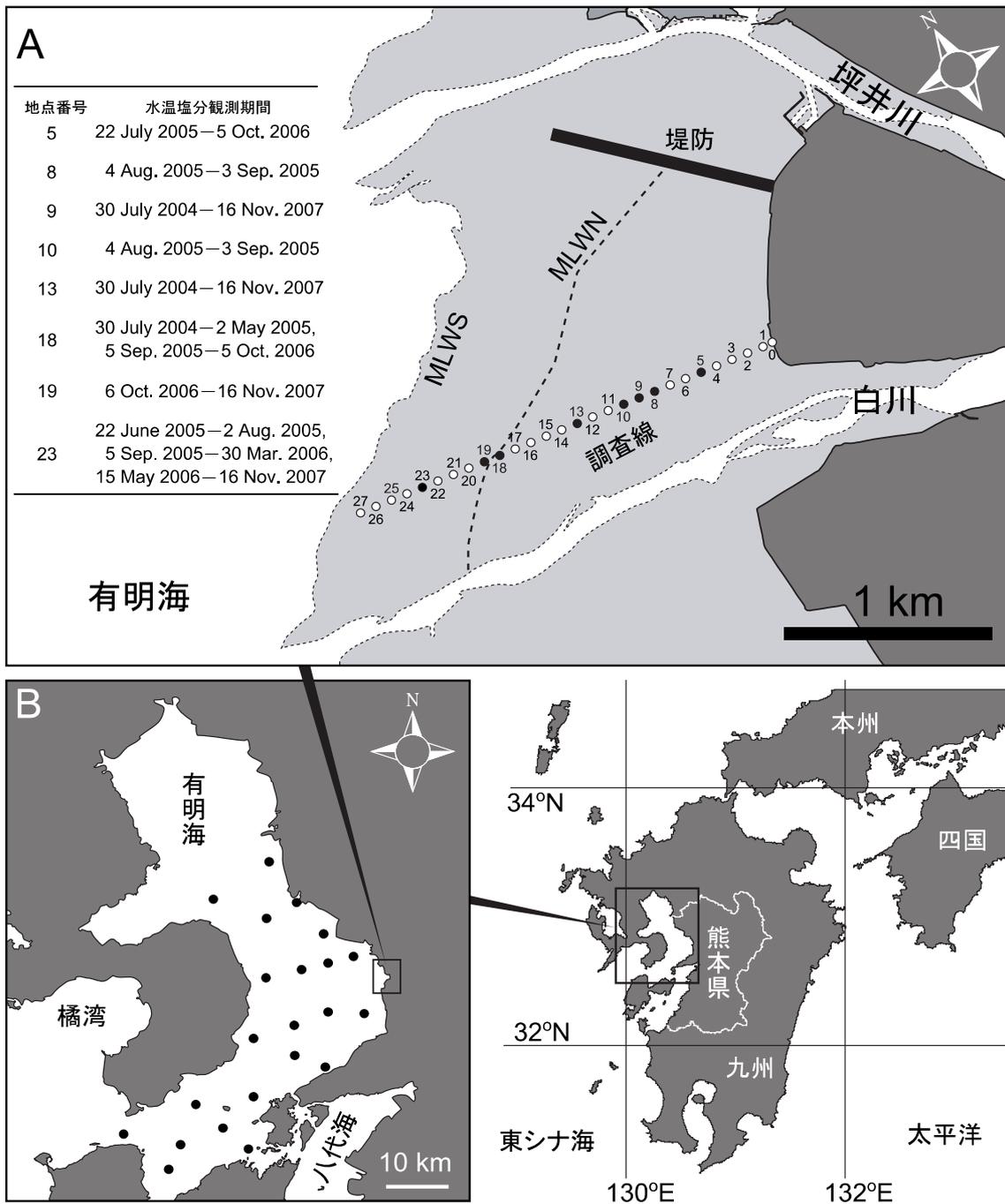


Fig. 3-1. 有明海における調査域の位置. A. 明灰色の地域は干潟を表す. 白川河口干潟一帯は白川と坪井川の河口の間に位置している. MLWS-大潮平均低潮線. MLWN-小潮平均低潮線. シオフキの標本採集と水温と塩分の記録を調査線に沿った地点 (Stn 0 から Stn 27 においてシオフキを採集; 黒丸の 8 地点において水温と塩分を記録、図中の表は各地点での記録期間を表す) で行った. B. 有明海の中にある黒丸 22 地点は水柱の水温とクロロフィル a 濃度変動の監視調査地点を表す. 浅海定線調査は熊本県によって月 1 回行われている.

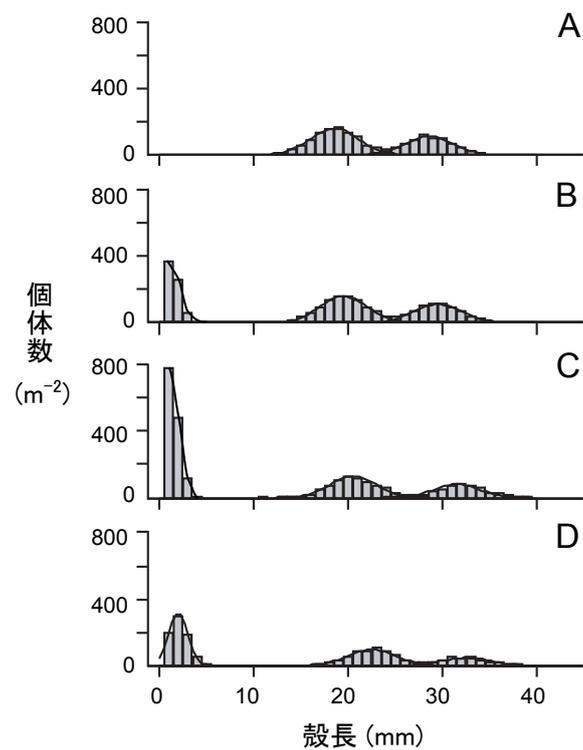


Fig. 3-2. 仮想個体群における殻長頻度分布の経時変化. コホートを表す正規分布曲線を2つの大型階級のグループに当てはめた. **A.** 成員のみのとき. **B.** 不完全な殻長頻度分布で構成された最も左端のコホートとして加入が発生したとき. **C.** 加入が継続されているとき. **D.** 加入が完了したとき.

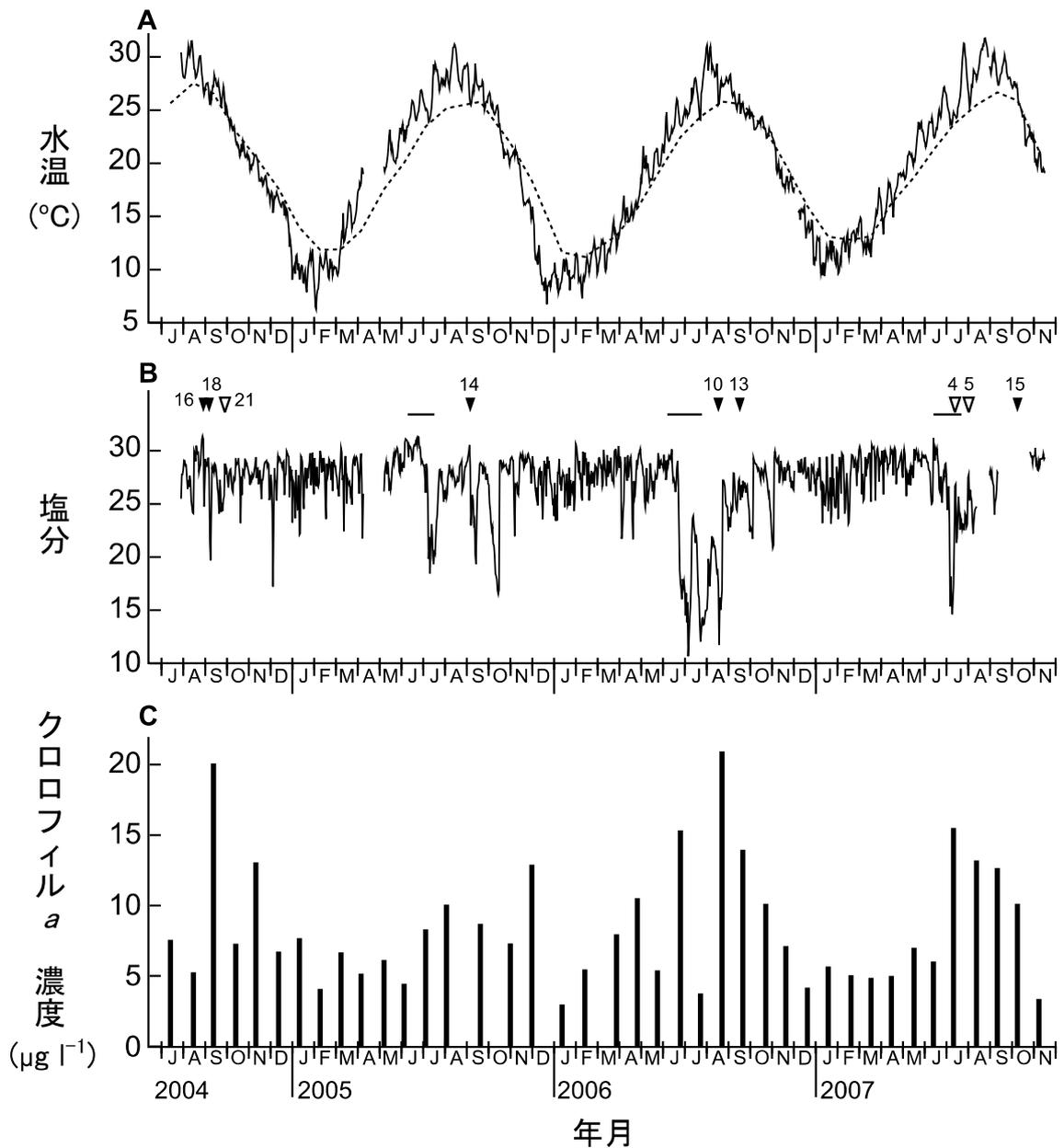


Fig. 3-3. 調査期間における白川河口干潟一帯の環境変動. **A.** 実線: 調査線 (Fig.3-1A) 上の 8 地点の干潟底面上 30 cm の日平均水温. 空白部分はデータロガーの回収と再設置に相当する. 破線: 有明海の水柱における 22 点 (Fig.3-1B) の月平均水温. **B.** 調査線上の 8 地点の干潟底面上 30 cm の日平均塩分. 横棒と三角は気象庁によって記録された 2004-2007 年の間の梅雨と台風を表す (黒三角と白三角: それぞれ有明海と九州本土の通過を表し、数字は各年の台風の号数を表す). **C.** 有明海の水柱における 22 点の月平均クロロフィル *a* 濃度.

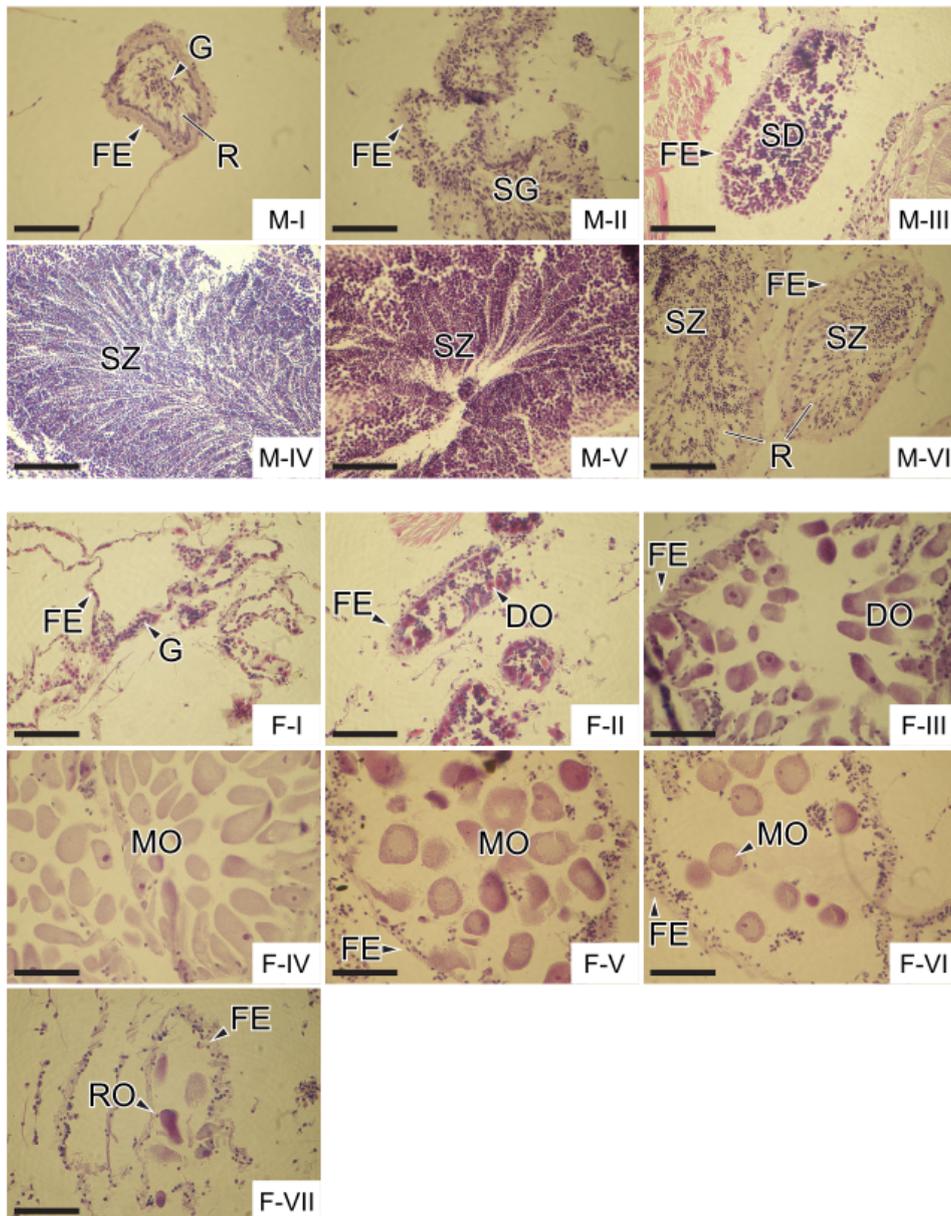


Fig. 3-4. シオフキの雄(上2行)と雌(下3行)の7つの成熟区分. M-IとF-I. 未発達期(第I期). M-IIとF-II. 発達初期(第II期). M-IIIとF-III. 成長期(第III期). M-IVとF-IV. 成熟期(第IV期). M-VとF-V. 配偶子放出期(第V期). M-VIとF-VI. 放出後期(第VI期). F-VII. 退行期(第VII期). 第VII期の雄の標本は確認できなかった. 略記: FE—濾胞上皮; G—生殖減細胞; R—網目構造; SG—精原細胞; SD—精細胞; SZ—精子; DO—発達中の卵; MO—成熟卵; RO—崩壊中の卵. 横棒は50 μ mを表す.

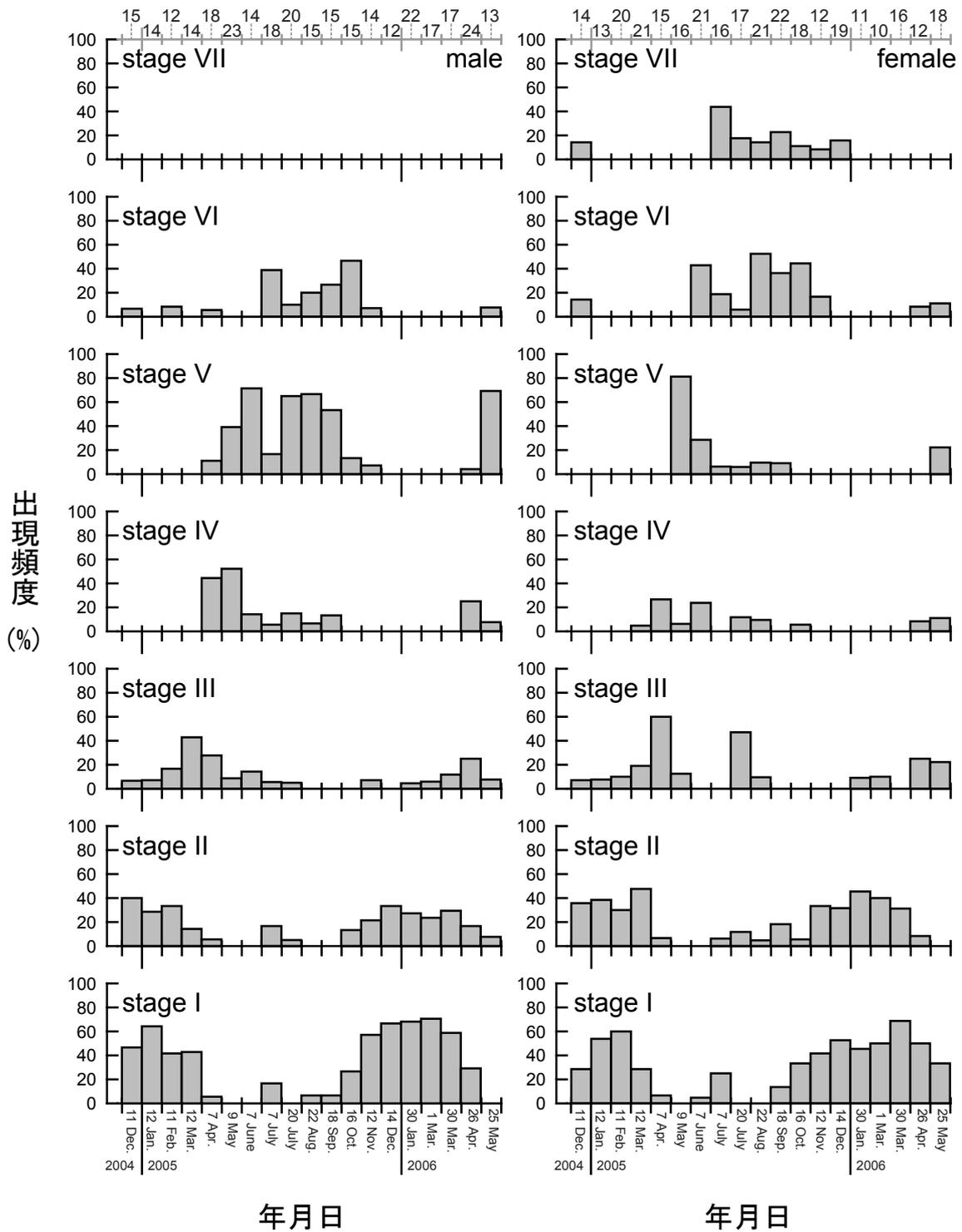


Fig. 3-5. 雄(左列)と雌(右列)の成熟区分出現頻度の年間経月変化. 区分の定義と状態については、Fig.3-4を参照. 雄の第VII期は確認できなかった. 最上部の数字は各試料採集日において調査された全標本数を示す.

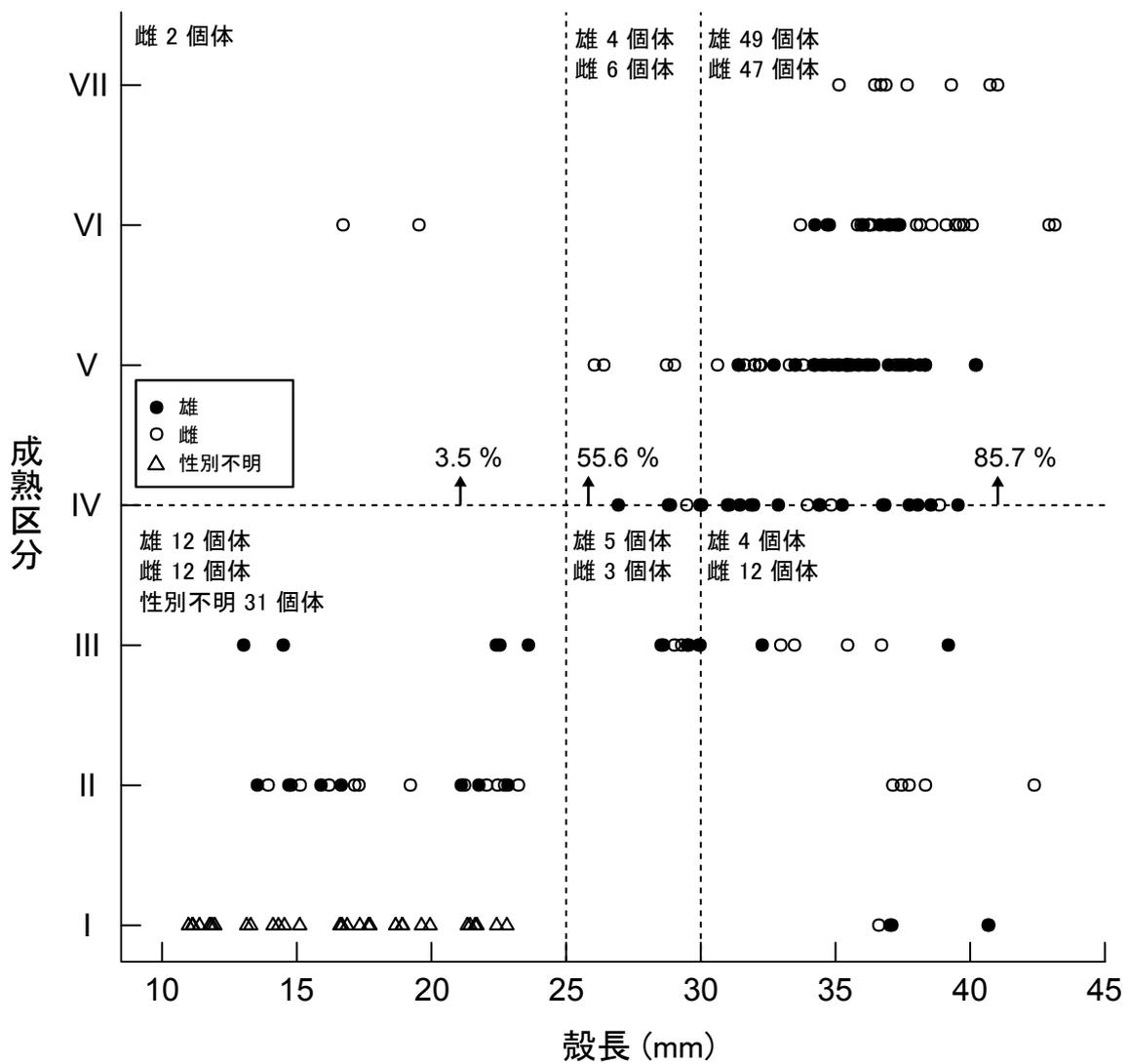


Fig. 3-6. 雌雄の成熟区分と殻長の関係. 試料採集は5月(2005年と2006年)と8月・9月(2005年)に行われた. 第IV期が成熟期である(Fig.3-4). 3つの殻長範囲における第IV期から第VII期までの割合を求めた.

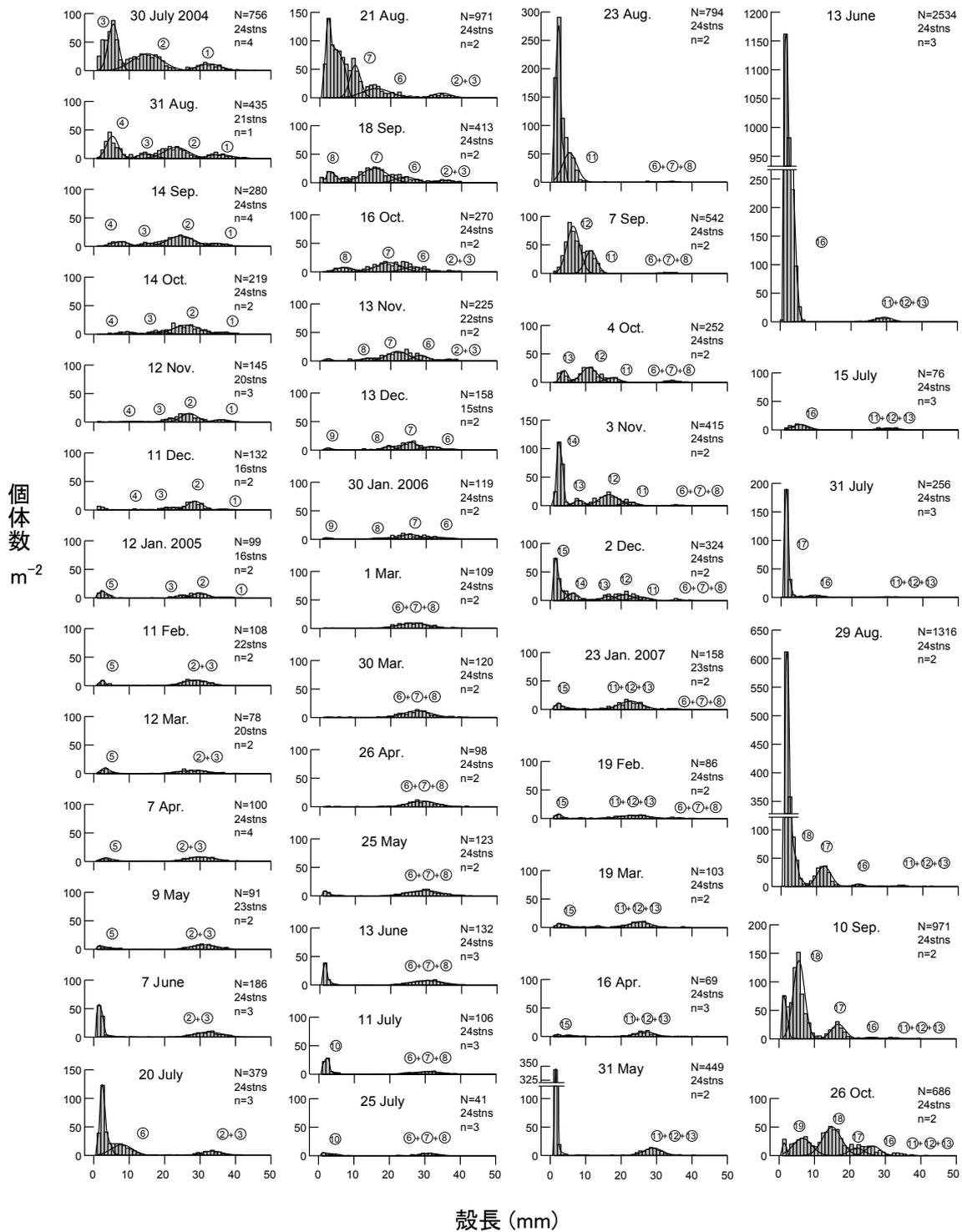


Fig. 3-7. 調査期間全体における雌雄混合データの殻長頻度分布の経時変化. N—個体数の総計. stns—各調査日において試料を採集した地点数. n—各地点で採集された 25×25 cm 方形枠試料の数. コホートを表す正規分布曲線を可能な限り殻長頻度分布に当てはめた. 継続的に加入が起こっている場合、最も左端にある不完全な殻長頻度分布のコホートに対する曲線には頻度の値を結んだ直線を当てた (Fig.3-2B, C; 簡潔のために曲線が示されていないこともある). 円で囲まれた数字はコホートの通し番号を示し、+は先行の2つか3つのコホートの融合を表す.

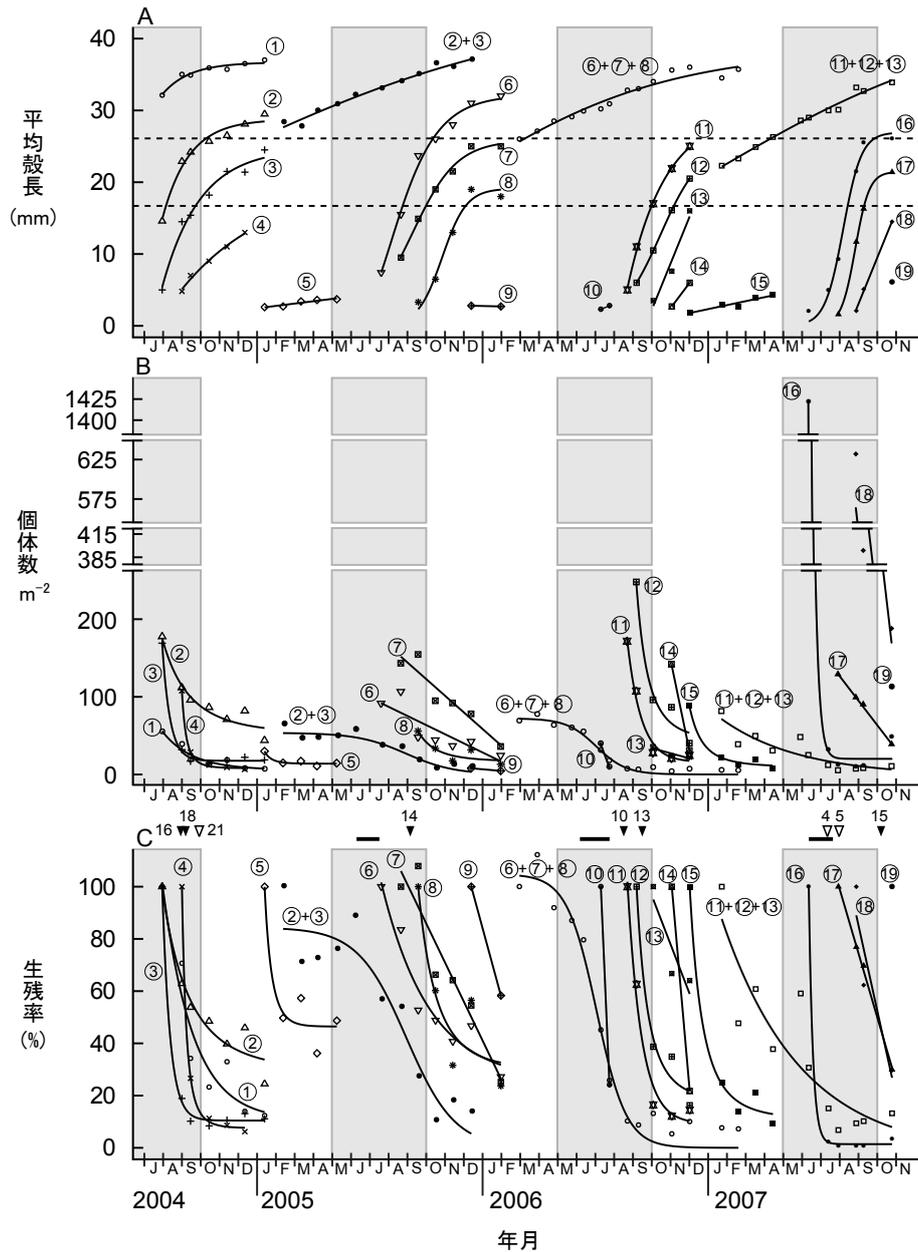


Fig. 3-8. 平均殻長、個体数密度、生残率の経時変化. **A.** 調査期間を通して判別された19コホートの平均殻長についての個体成長曲線であり、灰色の柱の部分には繁殖期を表す. 円で囲まれたコホート番号はFig.3-7で求めたものに対応している. +は先行の2つまたは3つのコホートの融合を表す. 各コホートにおいて平均殻長に対する最適な曲線を描くパラメータはTable3-1に示されている. 上下の破線はそれぞれ最小成熟殻長と通常成熟殻長を表す(16.7 mmと26.0 mm). **B.** 19コホートの個体数密度に関する生残曲線. 各コホートにおいて密度に対する最適な曲線を描くパラメータはTable3-2に示されている. **C.** 19コホートそれぞれの加入完了時の密度と相対的な生残率に関する生残曲線(コホート1-3については、2004年7月30日の初期密度との相対値). 各コホートにおいて生残率に対する最適な曲線を描くパラメータはTable3-3に示されている. 上部の横棒と三角は気象庁によって記録された2004–2007年間の梅雨と台風を表す(黒三角と白三角:それぞれ有明海と九州本土の通過を表し、数字は各年の台風の号数を表す).

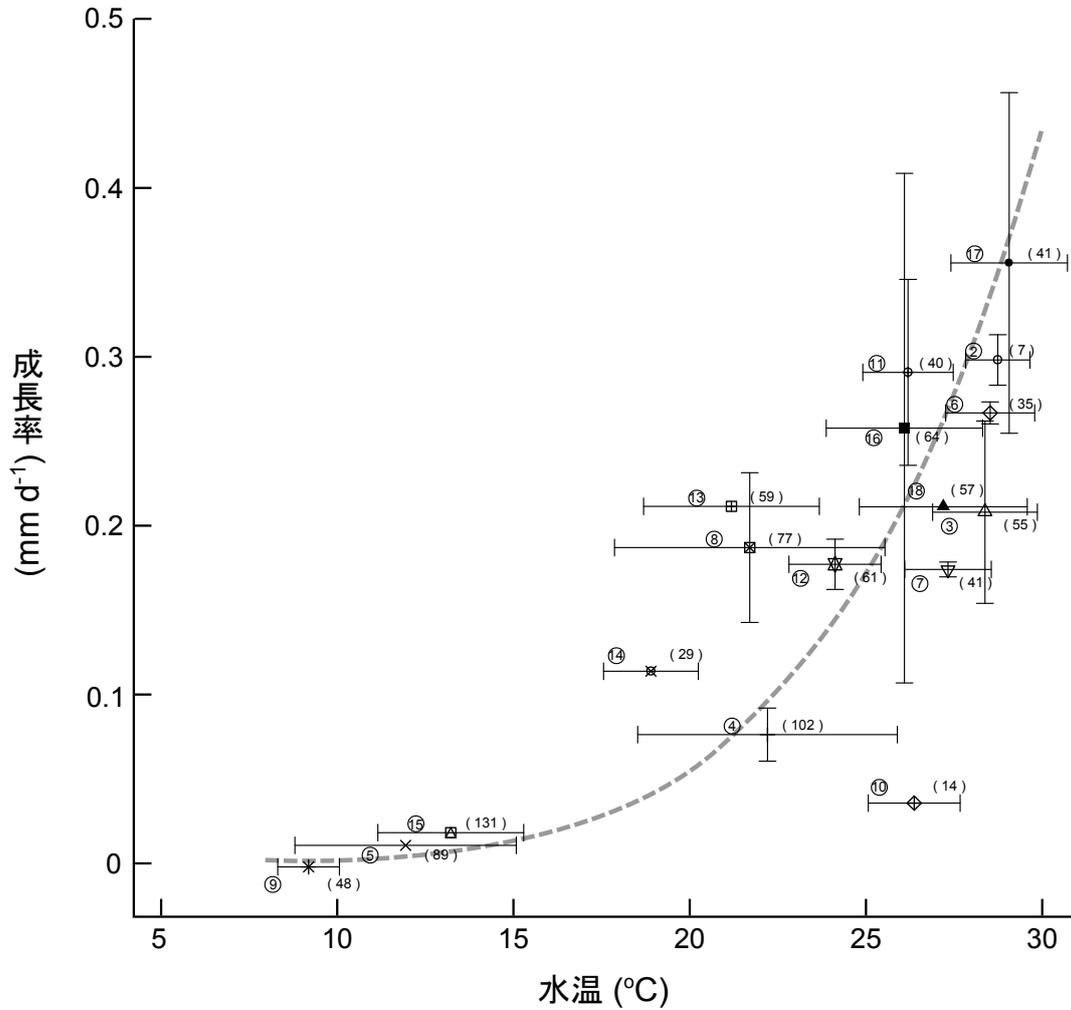


Fig. 3-9. Fig.3-3A と Fig.3-8A を基にした殻長 ≤ 16.7 mm の個体の成長率と干潟底面上 30 cm の水温の関係. 平均値 ± SD を両軸について示した. 各バーの円で囲まれた数字と括弧内の数字はそれぞれ Fig.3-7 で求めたコホートの通し番号と加入完了から 16.7 mm に達するまでの日数を示している. 平均値のプロットに当てはめた回帰式: $y = 1.029 \times 10^{-8} x^{5.162}$ ($n = 17, R^2 = 0.76, p < 0.001$; 灰色破線)

第4章 イボキサゴ *Umbonium moniliferum* 幼生を介した局所個体群の連結性により導かれる海洋保護区の設定基準

4.1 緒言

人類は計り知れない程の生態系サービスの恩恵を受けており、これを提供しているのは健全な生態系に他ならない。したがって、我々は人類の豊かな生活のため、また、他の生物との共存のため、健全な生態系を保全する必要がある。ここで、重要な施策の一つが海洋保護区の設定である。現在の日本では、国立公園という形で保護区が設定されている(環境省, 2011)。しかし、海洋保護区の設定には明確な基準がない。この基準の策定には「科学的知見を踏まえた基準」が必要であると言われている(環境省, 2011)。この点で世界を見渡すと、より具体的に「生態系ベースの保護区基準」という考え方が掲げられている(Foley et al., 2010)。この考えの中心的項目には、生息地の多様性、種の多様性、主要種、生息地の連結性が挙げられている。この中で着目すべきは「連結性」である。なぜならば、実際に海洋保護区の適正の評価方法に「連結性」が利用されているからである(Planes et al., 2009)。さらに、連結性の恩恵でメタ個体群が維持できている地域があることも注目すべき重要な点である(Barber et al., 2002; Bode et al., 2006; Hastings and Botsford, 2006)。

このような連結性により個体群を維持している種は、特に珍しい存在ではなく、日本の沿岸にも普通に生息している。その一つが、熊本県天草下島の富岡湾干潟に生息するイボキサゴ(*Umbonium moniliferum*)という殻幅5–14 mmの巻貝である(玉置ら, 2009)。イボキサゴは群集構造を決定する重要な種であり、捕食者・外部寄生者・空き殻利用者など多くの付随種に取り巻かれてい

る (Tamaki, 1994)。富岡湾干潟のイボキサゴは、過去に、局所個体群間の連結性によって絶滅から救われている。富岡湾干潟には地下深い巣穴に棲むハルマンズナモグリも生息しており、ハルマンズナモグリは強い基質攪拌作用によってイボキサゴ幼生の着底を阻害すると考えられている (Tamaki, 1994; Flach and Tamaki, 2001; 玉置ら, 2009)。1986年、富岡湾干潟ではハルマンズナモグリの繁栄の陰でイボキサゴが絶滅し、その後約10年間ハルマンズナモグリが繁栄し続けたが、1995年頃から衰退しはじめ、1997年、イボキサゴが復活した (玉置ら, 2009)。このイボキサゴの復活は幼生が他の個体群から供給されたということの意味している。そこで、大きな個体群が存在する本渡干潟が幼生の供給源として有力であると考えられた (玉置ら, 2009)。イボキサゴ幼生の輸送経路を調べるため、イボキサゴの繁殖期である10–11月 (Mandal et al., 2010) を含むように、2007年8月から11月までと11月にそれぞれ漂流ブイと漂流ハガキによる実験が行われたが、1回あたりの合計の漂流期間は10–11日間であり、幼生の生存可能期間 (9日; Mandal et al., 2010) と合わなかった (玉置ら, 2009)。これは、漂流ブイと漂流ハガキで示された移動経路以外の経路が存在する可能性を示している。そして、追加実験として2008年10月・2009年10月、11月に漂流ハガキ実験を行っている (玉置未発表データ)。このイボキサゴ幼生を介した局所個体群間の連結性を明らかにし、そのネットワークの仕組みを理解することは、今後、連結性によりメタ個体群が維持されている種の保全、ひいては生態系を保全するための基準として役立つと考えられる。そこで本研究では、このような局所個体群の連結性を明らかにし、海洋保護区の明確な基準を提示することを目的として、Princeton Ocean Model (POM; Mellor, 2004) を用いて天草灘～有明海の流動場を再現し、仮想粒子を漂流させ、軌跡を追跡することで、イボキサゴ幼生の供給源および移動時間を計算した。

4.2 材料と方法

4.2.1 プログラミング環境の構築

POM を実行するため、Cygwin と gfortran を Windows 7 に導入した。gfortran は POM を実行する際に必要な Fortran コンパイラである。Cygwin は gfortran を使用するための Linux 環境を Windows 上に作り出すエミュレータである。

Cygwin のソースコードについては Cygwin ホームページ (<http://www.cygwin.com/>) で配布されているものを使用した。インストール時にパッケージ Devel から gcc-g77, gcc-c++, gcc4-gfortran, make を選択した。Cygwin をインストールした後、Windows で Cygwin のプログラムを実行できるようにするため C:/cygwin/bin の cygwin1.dll を複製し C:/Windows/System32 に追加した。次に、Windows の環境変数の設定を行った。ユーザー環境変数については、変数名 CYGWIN, HOME, MAKE_MODE, SHELL にそれぞれ tty glob, C:/cygwin/home/コンピュータの名前, UNIX, /bin/bash を設定した。システム環境変数には、PATH と LD_LIBRARY_PATH にそれぞれ C:/cygwin/bin;C:/cygwin/usr/bin;C:/cygwin/usr/local/bin と C:/cygwin/lib;C:/cygwin/lib/w32api;C:/cygwin/usr/local/lib を設定した。

gfortran のソースコードについては gfortran ホームページ (<http://gcc.gnu.org/wiki/GFortranBinaries>) で配布されているものを使用した。まず、GFortranBinaries で Cygwin Binary である gfortran-4.7-Cygwin-i686.tar.tar を取得し、拡張子を tar から bz2 に書き換え、Cygwin のホームディレクトリに置いた。次に、Cygwin で tar -xjvf gfortran-4.7-Cygwin-i686.tar.bz2 -C / と ln -s /usr/local/gfortran/bin/gfortran.exe /usr/local/bin/gfortran を実行し、gfortran をインストールした。

4.2.2 POMによる流動場の再現

4.2.2.1 POMの初期設定

本項目では、有明海～橘湾～天草灘を対象とし(Fig. 4-1)、POMによる流動場のシミュレーション(再現計算)を行った。POMのプログラムコードはHPからダウンロードし(<http://www.aos.princeton.edu/WWWPUBLIC/PROFS/DownloadCodes.html>)、支配方程式は Mellor (1996) および POM Users Guide (Mellor, 2004; HP, <http://www.aos.princeton.edu/WWWPUBLIC/htdocs.pom/FTPbackup/usersguide0604.pdf>) を参照した。POMでは、海面から海底までの鉛直座標として、0から-1までの数値で定義された σ 座標を用いて計算を行う。本座標は、水深を相対的な層で表すことで複雑な海底の起伏を滑らかに表現できるように設定されたものであり、3次元流速(東方・北方・鉛直方向)を効率よく計算することを可能にしている。さらに、2008年に公開されたPOM08モデルでは座標上の格子点の冠水・干出を判別するプログラム(wetting and drying; 以下、WAD)が追加され、干潟域における計算も可能となった。

POMを実行するためのプログラムコードはpom08.f, pom08.c, runpom08の3ファイルである。pom08.cはpom08.fで使用される変数の宣言文であり、pom08.f実行時に読み込まれるファイルである。また、runpom08はCygwinのプログラム言語で記述されており、runpom08を実行する(実行コード“./runpom08”を記入する)ことでgfortranが起動し、pom08.fが実行される仕組みになっている。POMの変数のうち、特に変更頻度の高いdays, prtd1, prtd2, swtch, dte, isplitについてはrunpom08内に設定するコードがある。

POMでは計算日数、出力間隔1、出力間隔2、出力間隔切り替え日数をそれぞれdays, prtd1, prtd2, swtchに日単位で設定する。swtchで指定された日数になると、出力間隔がprtd1からprtd2に切り替わる。本研究ではdays, prtd1, prtd2, swtchをそれぞれ2008年10月の計算では18日、1日、1分、2日とし、2009年

10月の計算では31日、1日、1分、9日とし、2009年11月の計算では22日、1日、1分、2日とした。計算間隔については変数 *dte* と *isplit* で設定した。POMでは、コンピュータの計算効率を考慮し、水平二次元(外部モード)と空間三次元(内部モード)の計算が分離されており、外部モードでは海面昇降 *el* と鉛直方向の平均流速 *ua*, *va* が計算され、内部モードでは水平方向の流速 *u*, *v* とポテンシャル水温 *t*, 塩分 *s*, 乱流量が計算される (Mellor, 2004)。 *dte* と *isplit* は外部モードの計算間隔(秒)と計算回数である。外部モードが *isplit* 回完了すると内部モードが1回行われ、これを指定された回数繰り返す仕組みになっている。そのため、内部モードの計算間隔は *dte* × *isplit* 秒となる。本研究では2008年10月、2009年10月、11月ともに *dte* = 2, *isplit* = 5 とした。この条件を設定するに当たり、以下の CFL 条件を目安とした (塚本, 2004)。

$$\Delta t \leq \Delta x / \sqrt{2gH_{max}}$$

ここで、 Δt は計算間隔(秒)、 Δx は格子サイズ(m)、 g は重力加速度(m/sec²)、 H_{max} は計算領域の最大水深(m)である。これは、重力波の進行が1格子幅以下となる計算間隔を求める条件式である。

4.2.2.2 海底地形

本データについては、日本海洋データセンター(以下、JODC; HP, <http://www.jodc.go.jp/index.j.html>) で公開されている 500 m メッシュ水深データを使用した。ただし、取得データは東西南北方向の 500m メッシュではなかったため、POM で計算できるように次のように補正した。まず、JODC から取得した水深データの緯度経度を、取得したデータの南西端を原点とする平面直角座標に変換した。次に、この原点から 500 m 間隔の格子を作成し、格子点の水深を直近の JODC 水深データとした。最後に格子点の座標値を緯度経度へ変換した。

緯度経度座標から平面直角座標への変換は、Bowring (1996) に従い以下の

式より求めた。

x 座標

$$\begin{aligned}
 x = & \{(S - S_0) + \frac{1}{2}N \cos^2 \varphi t(\Delta\lambda)^2 \\
 & + \frac{1}{24}N \cos^4 \varphi t(5 - t^2 + 9\eta^2 + 4\eta^4)(\Delta\lambda)^4 \\
 & - \frac{1}{720}N \cos^6 \varphi t(-61 + 58t^2 - t^4 - 270\eta^2 + 330t^2\eta^2)(\Delta\lambda)^6 \\
 & - \frac{1}{40320}N \cos^8 \varphi t(-1385 + 3111t^2 - 543t^4 + t^6)(\Delta\lambda)^8\}m_0
 \end{aligned}$$

y 座標

$$\begin{aligned}
 y = & \{N \cos \Delta\lambda - \frac{1}{6}N \cos^3 \varphi(-1 + t^2 - \eta^2)(\Delta\lambda)^3 \\
 & - \frac{1}{120}N \cos^5 \varphi(-5 + 18t^2 - t^4 - 14\eta^2 + 58t^2\eta^2)(\Delta\lambda)^5 \\
 & - \frac{1}{5040}N \cos^7 \varphi(-61 + 479t^2 - 179t^4 + t^6)(\Delta\lambda)^7\}m_0 m
 \end{aligned}$$

$$\Delta\lambda = \lambda - \lambda_0 \text{ (東方を正にとる)}$$

$$\eta^2 = e'^2 \cos^2 \varphi$$

$$t = \tan \varphi$$

$$m = m_0 \left(1 + \frac{y^2}{2MNm_0^2} + \frac{y^4}{24M^2N2m_0^4} \right)$$

ここで、 x は求めたい x 座標、 y は求めたい y 座標、 φ は緯度、 λ は経度、 φ_0 は座標系の原点(南西端)の緯度、 λ_0 は座標系の原点の経度、 m_0 は座標原点における縮尺系数(= 0.9999)、 m は座標(x, y)の点における縮尺系数、 S_0 は赤道から φ_0 までの子午線弧長、 S は赤道から φ までの子午線弧長、 N は卯酉線曲率半径 (Fig. 4-2)、 M は子午線曲率半径、 e' は第二離心率である。卯酉線とは子午線と直交する大円であり (Fig. 4-2; 日本測地学会測地学テキスト, <http://www.geod.jpn.org/web-text/top/mokuji.html>)、大円とは球体とその中心を通る

平面との共通部分にできる円を意味する。また、曲率半径 (Fig. 4-3) とは曲線上の近接する3点を同円上の3点と考えたときの円の半径を意味する。SおよびS₀は以下の式から求めた。

$$S = B_1\varphi + B_2 \sin 2\varphi + B_3 \sin 4\varphi + B_4 \sin 6\varphi \\ + B_5 \sin 8\varphi + B_6 \sin 10\varphi + B_7 \sin 12\varphi + B_8 \sin 14\varphi + B_9 \sin 16\varphi$$

$$B_1 = a(1 - e^2)A$$

$$B_2 = a(1 - e^2)\left(-\frac{B}{2}\right)$$

$$B_3 = a(1 - e^2)\left(\frac{C}{4}\right)$$

$$B_4 = a(1 - e^2)\left(-\frac{D}{6}\right)$$

$$B_5 = a(1 - e^2)\left(\frac{E}{8}\right)$$

$$B_6 = a(1 - e^2)\left(-\frac{F}{10}\right)$$

$$B_7 = a(1 - e^2)\left(\frac{G}{12}\right)$$

$$B_8 = a(1 - e^2)\left(-\frac{H}{14}\right)$$

$$B_9 = a(1 - e^2)\left(\frac{I}{16}\right)$$

$$A = 1 + \frac{3}{4}e^2 + \frac{45}{64}e^4 + \frac{175}{256}e^6 + \frac{11025}{16384}e^8 + \frac{43659}{65536}e^{10} + \frac{693693}{1048576}e^{12}$$

$$+ \frac{19324305}{29360128}e^{14} + \frac{4927697775}{7516192768}e^{16}$$

$$B = \frac{3}{4}e^2 + \frac{15}{16}e^4 + \frac{525}{512}e^6 + \frac{2205}{2048}e^8 + \frac{72765}{65536}e^{10} + \frac{297297}{262144}e^{12}$$

$$+ \frac{135270135}{117440512}e^{14} + \frac{547521975}{469762048}e^{16}$$

$$C = \frac{15}{64}e^4 + \frac{105}{256}e^6 + \frac{2205}{4096}e^8 + \frac{10395}{16384}e^{10} + \frac{1486485}{2097152}e^{12} + \frac{45090045}{58720256}e^{14} \\ + \frac{766530765}{939524096}e^{16}$$

$$D = \frac{35}{512}e^6 + \frac{315}{2048}e^8 + \frac{31185}{131072}e^{10} + \frac{165165}{524288}e^{12} + \frac{45090045}{117440512}e^{14} + \frac{209053845}{469762048}e^{16}$$

$$E = \frac{315}{16384}e^8 + \frac{3465}{65536}e^{10} + \frac{99099}{1048576}e^{12} + \frac{4099095}{29360128}e^{14} + \frac{348423075}{1879048192}e^{16}$$

$$F = \frac{693}{131072}e^{10} + \frac{9009}{524288}e^{12} + \frac{4099095}{117440512}e^{14} + \frac{26801775}{469762048}e^{16}$$

$$G = \frac{3003}{2097152}e^{12} + \frac{315315}{58720256}e^{14} + \frac{11486475}{939524096}e^{16}$$

$$H = \frac{45045}{117440512}e^{14} + \frac{765765}{469762048}e^{16}$$

$$I = \frac{765765}{7516192768}e^{16}$$

ここで、 a と f はそれぞれ世界測地系に基づく地球の長半径(= 6378137 m)と扁平率(=1/298.257222101)、 e は第一離心率である。第一離心率 e 、および第二離心率 e' は楕円(Fig. 4-4)の中心から焦点までの距離 \overline{OF} と長半径 a 、および短半径 b との比率であり、それぞれ、

$$\overline{OF}^2 = a^2 - b^2$$

$$e = \frac{\overline{OF}}{a} \Rightarrow e^2 = \frac{\overline{OF}^2}{a^2} \Rightarrow e^2 = \frac{a^2 - b^2}{a^2}$$

$$e' = \frac{\overline{OF}}{b} \Rightarrow e'^2 = \frac{\overline{OF}^2}{b^2} \Rightarrow e'^2 = \frac{a^2 - b^2}{b^2} \Rightarrow e'^2 = \frac{e^2}{1 - e^2}$$

と表される。楕円の扁平率 f は

$$f = \frac{a - b}{a} = 1 - \frac{b}{a}$$

で定義され、第一離心率の式から、

$$\begin{aligned} e^2 &= \frac{a^2 - b^2}{a^2} \\ &= 1 - \frac{b^2}{a^2} \\ &= \left(1 - \frac{b}{a}\right)\left(1 + \frac{b}{a}\right) \\ &= f\left(1 + \frac{b}{a}\right) \\ &= f\left(1 - \frac{b}{a} + 2\frac{b}{a}\right) \\ &= f\left(f + 2\frac{b}{a}\right) \\ &= f(f + 2(1 - f)) \\ &= f(2 - f) \end{aligned}$$

が導かれる。 M, N は以下に示す楕円体の諸公式から求めた。

$$M = \frac{a(1 - e^2)}{(\sqrt{1 - e^2 \sin^2 \varphi})^3}$$

$$N = \frac{a}{\sqrt{1 - e^2 \sin^2 \varphi}}$$

また、平面直角座標から緯度経度への変換は以下の式を用いた。

緯度

$$\begin{aligned} \varphi &= \varphi_1 - \frac{1}{2} \frac{1}{N_1^2} t_1 (1 + \eta_1^2) \left(\frac{y}{m_0}\right)^2 \\ &\quad + \frac{1}{24} \frac{1}{N_1^4} t_1 (5 + 3t_1^2 + 6\eta_1^2 - 6t_1^2 \eta_1^2 - 3\eta_1^4 - 9t_1^2 \eta_1^4) \left(\frac{y}{m_0}\right)^4 \\ &\quad - \frac{1}{720} \frac{1}{N_1^6} t_1 (61 + 90t_1^2 + 45t_1^4 + 107\eta_1^2 - 162t_1^2 \eta_1^2 - 45t_1^4 \eta_1^2) \left(\frac{y}{m_0}\right)^6 \end{aligned}$$

$$+\frac{1}{40320} \frac{1}{N_1^8} t_1 (1385 + 3633t_1^2 + 4095t_1^4 + 1575t_1^6) \left(\frac{y}{m_0}\right)^8$$

経度

$$\lambda = \lambda_0 + \Delta\lambda$$

$$\begin{aligned} \Delta\lambda = & \frac{1}{N_1 \cos \varphi_1} \left(\frac{y}{m_0}\right) \\ & - \frac{1}{6} \frac{1}{N_1^3 \cos \varphi_1} (1 + 2t_1^2 + \eta_1^2) \left(\frac{y}{m_0}\right)^3 \\ & + \frac{1}{120} \frac{1}{N_1^5 \cos \varphi_1} (5 + 28t_1^2 + 24t_1^4 + 6\eta_1^2 + 8t_1^2\eta_1^2) \left(\frac{y}{m_0}\right)^5 \\ & - \frac{1}{5040} \frac{1}{N_1^7 \cos \varphi_1} (61 + 662t_1^2 + 1320t_1^4 + 720t_1^6) \left(\frac{y}{m_0}\right)^7 \end{aligned}$$

$$\eta_1^2 = e'^2 \cos^2 \varphi_1$$

$$t_1 = \tan \varphi_1$$

ここで、 N_1 は φ_1 の卯酉線曲率半径、 φ_1 は座標 (x, y) の点から基準子午線へ下らせる垂線の足の緯度であり以下の式を $|\varphi_{n+1} - \varphi_n| < 2'' \times 10^{-5}$ になるまで反復計算して求めた。

$$\varphi_{n+1} = \varphi_n + \frac{2(S_{\varphi_n} - Ms)(1 - e^2 \sin^2 \varphi_n)^{\frac{3}{2}}}{3e^2(S_{\varphi_n} - Ms) \sin \varphi_n \cos \varphi_n (1 - e^2 \sin^2 \varphi_n)^{\frac{1}{2}} - 2a(1 - e^2)}$$

$$Ms = S_0 + \frac{x}{m_0}$$

ここで、 φ_{n+1} は求めたい緯度、 S_{φ_n} は φ_n の緯度に対する赤道からの子午線弧長、 φ_n は緯度 (1 回目は座標系の原点の緯度とし、2 回目以降は $\varphi_{n+1} \equiv \varphi_n$ とした。)

格子状に整列させた後、POM の計算範囲を指定し、同時に、格子の列数と行数 (変数 im, jm) を求めた。本研究では、長崎半島、富岡干潟、本渡干潟を含む、天草灘から橘湾を経て有明海全域までを計算領域とした (Fig. 4-1)。JODC

のデータでは、最大干潮時の水面である最低水面を水深の基準としているため、干潟域の水深は0 mであり、POMでは陸域として扱われることになる。本研究では、実際の海岸線に基づき、干潟域の水深をすべて0.2 mに書換え、計算領域に含めた。単独の陸域が北東・北西・南東・南西に並んでいる場合、POMの異常停止を引き起こす原因となるため、陸域を増やして陸続きの領域が出来るように設定した (Fig. 4-5)。このとき、新設する陸域の標高を隣接する陸域の標高の平均値とした。また、急峻な海底地形はPOMの異常停止を引き起こす原因となるため、各メッシュ内の水深および東西南北方向に隣接する4メッシュの水深の平均値を求め、これを平滑化水深とした。ただし海岸線が陸側に水没することを防ぐため、陸上の水深は平滑化後も0 mを保つように条件を加えた。WAD計算における最大標高(本研究では3 m)を考慮し、平滑化の後、陸域の値を0 mから5 mに変更することで操作上の水没を防いだ。なお、本研究では大村湾および八代海は計算対象外であるため、陸域として処理を行った。上記計算を行うにあたり、パッケージsp (Pebesma and Bivand, 2005; Bivand et al., 2008) を用いてR (R Development Core Team, 2012) コードを作成した。

4.2.2.3 水温・塩分・密度

密度流を計算するため、計算領域内の水温・塩分・密度条件を設定した。水温・塩分データは有明海浅海定線調査結果 (<http://ay.fish-jfrca.j/ariake/index.asp>) から取得した。期間は2008年10月および2009年10月とした。取得した水温・塩分データを調査地点ごとに1 m間隔で鉛直方向に線形補間し、各水深において水平二次元でクリギング補間した。次に、POMの付属プログラムgrid.f (<http://www.aos.princeton.edu/WWWPUBLIC/htdocs.pom/FTPbackup/GRID-DATA/GRID.f>) のSUBROUTINE TANDSを用いて水温を水深ごとにポテンシャル水温に変換した。続いて、水域以外の範囲(陸上および海

底面下)のデータについては0とし、 σ 座標に変換した。座標変換では、層数(変数 kb)を10層とし、POMの付属プログラム grid.fのSUBROUTINE DEPTHに従って σ 座標の各層の水深を求め、各水深におけるポテンシャル水温と塩分を鉛直方向の線形補間で算出した(Fig. 4-6)。最後に grid.fのSUBROUTINE DENSに従って密度を求めた。算出されたポテンシャル水温、塩分、密度をそれぞれ変数 t, s, rmeanとしてPOMに読み込んだ。なお、上記計算を行うにあたり、パッケージ automap (Hiemstra et al., 2009), signal (signal developers, 2011), sp (Pebesma and Bivand, 2005; Bivand et al., 2008)を用いてR(R Development Core Team, 2012)コードを作成した。

4.2.2.4 風応力

風向風速データについては気象庁の AMeDAS (HP, <http://www.jma.go.jp/jma/index.html>) および熊本県防災情報ホームページ (HP, <http://cyber.pref.kumamoto.jp/bousai/>)、福岡県三池海上保安部より取得した(Fig. 4-1)。取得した風向風速データを東方成分(東方を正にとる)、北方成分(北方を正にとる)の風速に分け、成分ごとに以下の式より水平二次元でガウス補間した。

$$g(x,y) = \frac{\sum(W_i z_i)}{\sum W_i}$$

$$W_i = \begin{cases} e^{(-r_i^2/sg^2)} & (0 < r_i \leq r_e) \\ 0 & (r_i > r_e) \end{cases}$$

$$r_i = \sqrt{(x - x_i)^2 + (y - y_i)^2}$$

ここで、 x は補間対象地点の x 座標、 y は補間対象地点の y 座標、 x_i は観測地点 i の x 座標、 y_i は観測地点 i の y 座標、 z_i は観測地点 i の風速データ、 r_i は補間対象地点と観測地点 i の距離、 r_e は影響範囲であり、本研究では r の第一四分位点、 sg は観測地点間の距離の中央値とした。補間された風速データを基

に、POMの付属プログラムgrid.fより東方、北方成分の風応力を求め、それぞれを変数wusurf, wvsurfとしてPOMに読み込んだ。なお、上記計算を行うにあたり、パッケージsignal (signal developers, 2011), sp (Pebesma and Bivand, 2005; Bivand et al., 2008)を用いてR (R Development Core Team, 2012)コードを作成した。

4.2.2.5 潮汐

外海からの潮汐による水位変動を計算領域内に反映するため、変数etidedtに潮汐条件を設定した。設定場所は外海に面した計算領域の境界（以下、開境界）の南西端とし (Fig. 4-1)、そこでの潮位変動を国立天文台NAO.99bモデル (Matsumoto et al., 2000)により算出された16分潮 ($M_2, S_2, K_1, O_1, N_2, P_1, K_2, Q_1, M_1, J_1, OO_1, 2N_2, Mu_2, Nu_2, L_2, T_2$)の振幅と位相を用いて以下のダーウィンの方法 (岡田, 1987)から求めた。

$$\eta(t) = \sum_i f_i \text{Amp}_i \cos((V_i + u_i) + n_i L + \omega_i t - \text{Pha}_i)$$

ここで、 η は任意時刻の潮位、 t はグリニッジ時刻、 i は分潮の種類 ($i = 16$)、 Amp_i は各分潮の振幅、 f_i, u_i は月の昇交点の移動につれて変化する因数 (18.6年周期)、 V_i は天体の運動から決まる角速度、 L は東経、 ω_i は角速度、 Pha_i は位相、 n_i は分潮の種類によって決まる定数で、長周期は $n = 0$ 、日周期は $n = 1$ 、半日周期は $n = 2$ である。 f_i と u_i については潮汐の予報第1表 (Table 4-1)を基に計算した。たとえば、 K_1 分潮の場合、

$$f_{K_1} = 1.006 + 0.115 \cos N - 0.0088 \cos 2N + 0.0006 \cos 3N$$

$$u_{K_1} = -8.86 \sin N + 0.68 \sin 2N - 0.07 \sin 3N$$

として計算を行った。また、 L_2 分潮と M_1 分潮については以下の式から f, u を求めた。

$$f = \sqrt{(f \cos u)^2 + (f \sin u)^2}$$

$$u = \tan^{-1} \frac{f \sin u}{f \cos u}$$

ここで、 $f \cos u$, $f \sin u$ について、 L_2 分潮については以下の式から求めた。

$$f \cos u = 1 - 0.2505 \cos 2p - 0.1102 \cos(2p - N) - 0.0156 \cos(2p - 2N) - 0.0370 \cos N$$

$$f \sin u = -0.2505 \sin 2p - 0.1102 \sin(2p - N) - 0.0156 \sin(2p - 2N) - 0.0370 \sin N$$

M_1 分潮については以下の式から求めた。

$$f \cos u = 2 \cos p + 0.4 \cos(p - N)$$

$$f \sin u = \sin p + 0.2 \sin(p - N)$$

V_i については潮汐の予報第2表 (Table 4-2) を基に計算した。たとえば L_2 分潮の場合

$$V_{L_2} = -1s + 2h - 1p + 180$$

として計算を行った。ここで、 s は月の平均黄径、 h は太陽の平均黄径、 p は月の近地点の平均黄径、 N は月の昇交点であり、以下の式から求めた。

$$s = 277.025 + 129.38481(Y - 1900) + 13.17640(D + ld)$$

$$h = 280.190 - 0.23872(Y - 1900) + 0.98565(D + ld)$$

$$p = 334.385 + 40.66249(Y - 1900) + 0.11140(D + ld)$$

$$N = 259.157 - 19.32818(Y - 1900) - 0.05295(D + ld)$$

ここで、 Y は潮位を推算する年、 D は1月1日からの経過日数である。 ld は1900年から Y 年までに含まれる閏日の数であり、 $(Y - 1900)/4$ の整数部分として求めた。なお、上記計算を行うにあたり、R (R Development Core Team, 2012) コードを作成した。

4.2.2.6 熱収支

POMにおける熱収支の計算を行うため、POM Users Guide (Mellor, 2004)に従って変数 $sward$, $wtsurf$ を求めた。計算するにあたり、以下の式を Fortran コードで作成し、 $pom08.f$ にサブルーチンとして追加した。

$$sward = Q_A$$

$$wtsurf = -\frac{(Q_B + Q_e + Q_h) - (E - Pr)C_{pW}(T_a - T_w)}{\rho_w C_{pW}}$$

ここで、 Q_A, Q_B, Q_e, Q_h はそれぞれ太陽からの短波放射、海洋からの長波放射、海水の蒸発による潜熱輸送、海水と大気の接触面における対流や伝導による顕熱輸送である。これらの値については、以下の熱輸送のバルク公式4式の計算より求めた。

$$Q_A = (1 - A)Q_T$$

$$Q_B = s\sigma T_a^4(0.39 - 0.058\sqrt{E_a})(1 - cC^2) + 4s\sigma T_a^3(T_w - T_a)$$

$$Q_e = 0.622\rho_a LC_E(E_s - E_a)\frac{W}{P}$$

$$Q_h = \rho_a C_p C_H(T_w - T_a)W$$

ここで、 A は海面の albedo ($A = 0.1$)、 Q_T は全天日射量 (W/m^2)、 s は黒体放射と太陽放射の比 ($s = 0.95$)、 σ はステファンボルツマン定数 ($\sigma = 5.7 \times 10^{-8} \text{ W/m}^2/\text{K}^4$)、 T_a, T_w は気温と水温 (K)、 E_a は大気の水蒸気圧 (hPa)、 c は緯度による定数 (日本付近は $c = 0.65$)、 C は0-1で表した雲量、 ρ_a は空気の密度 (kg/m^3)、 L は蒸発の潜熱 ($\text{J/kg } ^\circ\text{C}$)、 C_E は潜熱輸送係数 ($C_E = 1.1 \times 10^{-3}$)、 E_s は海面の飽和蒸気圧 (hPa)、 W は風速 (m/s)、 P は大気圧 (hPa)、 C_p は定圧比熱 ($C_p = 1004.652 \text{ J/kg } ^\circ\text{C}$)、 C_H は潜熱輸送係数 ($C_H = 1.1 \times 10^{-3}$) を表す。このうち、全天日射量、気温、大気の水蒸気圧、雲量、大気圧については対象海域周辺の AMeDAS のデータを気象庁

ホームページ (HP, <http://www.jma.go.jp/jma/index.html>)、熊本県、福岡県三池海上保安部より取得し (Fig. 4-1)、水平2次元で逆距離加重法とクリギングによる補間計算を行った。データ取得期間は2008年10月および2009年10月・11月とした。また、海面の飽和蒸気圧 E_s 、空気の密度 ρ_a 、蒸発の潜熱 L は以下の式で求めた。

$$E_s = 6.1078 \times 10^{T_n}$$

$$T_n = \frac{7.5T_a}{T_a + 237.3}$$

$$\rho_a = \frac{1.293P_{atm}}{1 + 0.00367T_a}$$

$$P_{atm} = \frac{P}{1013.25}$$

$$L = (2.501 - 0.002T_w) \times 10^6$$

また wtsurf の式において、 E は蒸発フラックス (evaporation flux)、 Pr は降水フラックス (precipitation flux mm/s)、 C_pW は比熱 (specific heat, $C_pW = 3986$ J/kg) である。降水フラックスについては気象庁からデータを取得した。蒸発フラックスについては以下の式で求めた。

$$E = \rho_a C_p W (q_w - q_A)$$

ここで、 q_A は湿度であり、気象庁からデータを取得した。 q_w は比湿であり、以下の式で求めた。

$$q_w = \frac{E_s}{Pr} \left(1 - \frac{(1 - \varepsilon)E_s}{Pr} \right) - 1$$

$$\varepsilon = 0.622$$

また、逆距離加重法による補間については、近藤ら(2003)に従い、次の式で計算した。

$$f(x,y) = \frac{\sum_{i=1}^N (d_i)^{-2} z_i}{\sum_{i=1}^N (d_i)^{-2}}$$

$$d_i = \sqrt{(x - x_i)^2 + (y - y_i)^2}$$

ここで、 x は補間対象地点の x 座標、 y は補間対象地点の y 座標、 x_i は観測地点 i の x 座標、 y_i は観測地点 i の y 座標、 z_i は観測地点 i の気象データ、 d_i は補間対象地点と観測地点 i の距離、 N は観測地点の総数を表す。なお、上記計算を行うにあたり、パッケージ automap (Hiemstra et al., 2009), sp (Pebesma and Bivand, 2005; Bivand et al., 2008) を用いて R (R Development Core Team, 2012) コードを作成し、計算を行った。

4.2.2.7 河川流量

海水密度を再現するため、有明海に注ぐ一級河川 (Fig. 4-1; 六角川、嘉瀬川、筑後川、矢部川、菊池川、白川、緑川) の流量を境界条件に与えた。流量データは国土交通省水文水質データベース (<http://www1.river.go.jp/>) から取得した。取得期間は2008年10月および2009年10月、11月とした。POMで設定された直交座標系の地形上に河口域のメッシュを設け、この断面積で流量を割り、流速を算出した。有明海へと流れ出る河川の方角を基に、流速を東方成分と北方成分に分解し、境界条件に加えた。このとき、河口の水温は隣接するメッシュの海水温と同値とし、塩分は0とした。計算するにあたり、パッケージ signal (signal developers, 2011) を用いて R (R Development Core Team, 2012) コードを作成した。

4.2.2.8 外海水

海水密度を再現するため、外海から流入する水温・塩分の影響を開境界に加えた。外海の水温・塩分値については長崎県総合水産試験場により実施された長崎-五島間の7地点の水質観測データを使用した(平成20年度資源管理に必要情報提供事業結果報告書)。この値を4.2.2.3節と同様の計算方法で空間三次元補間を行い、開境界の2つの断面における水温・塩分・密度として与え続けた。

4.2.2.9 POMへの入力

緯度、経度、平滑化水深、水温、塩分、密度についてはサブルーチン `wad_real_act2` を作成し、それぞれ変数 `east_e`, `north_e`, `h`, `t`, `s`, `rmean` に読み込ませた。また、 σ 座標の定義水深については4変数 `z`, `zz`, `dz`, `dzz` に読み込ませた。東方成分の風応力、北方成分の風応力、短波放射、降水量、気温、水蒸気圧、雲量、大気圧、風速、湿度についてはサブルーチン `wad_real_act3` を作成し、それぞれを変数 `wusurf`, `wvsurf`, `swarf`, `Pr`, `Tadt`, `Eadt`, `Cdt`, `Pdt`, `Wdt`, `qdt` に読み込んだ。潮汐についてはサブルーチン `bcond(2)` で変数 `etide` に読み込ませた。河川流量についてはサブルーチン `bcond(7)` を作成し、東方成分の流速、北方成分の流速、河口域の水温、塩分をそれぞれ変数 `ua(i,j)`, `va(i,j)`, `t(i,j,k)`, `s(i,j,k)` に読み込んだ。なお、`i`, `j`, `k` はそれぞれ河口域に対応するメッシュの列番号と行番号と層番号である。また、`bcond(7)` では西側開境界断面における外海水の水温、塩分、密度をそれぞれ変数 `ptw(j,k)`, `psw(j,k)`, `prw(j,k)` に読み込み、南側開境界断面ではそれぞれ変数 `pts(i,k)`, `pss(i,k)`, `prs(i,k)` に読み込んだ。なお、`i`, `j`, `k` はそれぞれ開境界断面の列番号、行番号、層番号である。なお、上記以外の変数についてはPOMの標準設定に従った。

4.2.2.10 精度確認

POM による流動場の再現精度を確認するため、まず、計算領域内の検潮所の観測潮位データを JODC 及び熊本県防災情報 HP (<http://cyber.pref.kumamoto.jp/bousai/>) から取得した。2008 年 10 月の精度確認には長崎県口之津、佐賀県大浦、熊本県熊本港、河内、網田、三角、合津、本渡、富岡の検潮所データを使用した。2009 年 10 月と 11 月ではそれぞれ合津と河内の検潮所のデータが不完全であったため精度確認の計算から除いた。次に、2008 年、2009 年それぞれで検潮所の位置に相当する地点の計算潮位データを POM 計算結果から抽出した。その後、検潮所と POM の潮位データを検潮所の地点ごとに調和分解し、主要 4 分潮 (M_2, S_2, K_1, O_1) の振幅と位相それぞれについて分散と相関を求めた。調和分解については柳 (1993) に従って次のように計算した。毎時の潮汐の観測値を $H(t)$ とすると、

$$\begin{aligned} H(t) &= A_0 + \sum_i Amp_i \cos(\omega_i t - Pha_i) + \varepsilon \\ &= A_0 + \sum_i Amp_i \cos \omega_i t \cos Pha_i + Amp_i \sin \omega_i t \sin Pha_i + \varepsilon \end{aligned}$$

と表される。 t は時刻 (計算開始からの経過時間)、 A_0 は観測値の平均値、 i は分潮の種類 ($i = 16$)、 Amp_i, ω_i, Pha_i はそれぞれ各分潮の振幅, 角速度, 位相、 ε は観測値と予測値の誤差である。ここで、 $Amp_i \cos Pha_i = a_i, Amp_i \sin Pha_i = b_i$ に置き換えると、

$$H(t) = A_0 + \sum_i a_i \cos \omega_i t + b_i \sin \omega_i t + \varepsilon$$

となる。 ω_i が既知の値であることから、この式は目的変数 H_i , 説明変数 $\cos \omega_i t, \sin \omega_i t$, およびそれぞれの変数 a_i と b_i と見ることができる。すなわち、 a_i と b_i は最小二乗法によって求められる値であることがわかる。得られた a_i, b_i , および $\tan \theta = \frac{\sin \theta}{\cos \theta}$ の公式から、

$$\tan Pha_i = \frac{Amp_i \sin Pha_i}{Amp_i \cos Pha_i} = \frac{b_i}{a_i}$$

ここから \tan の逆関数を計算し、

$$Pha_i = \tan^{-1} \frac{b_i}{a_i}$$

として位相を求めた。

また、西村(2002)に従って、辺 a, b に挟まれる角が直角で、斜辺と a に挟まれる角が α となる直角三角形を考え、加法定理 $\cos(\theta - \alpha)$ の式の両辺に $\sqrt{a^2 + b^2}$ を掛けると、

$$\sqrt{a^2 + b^2} \cos(\theta - \alpha) = \sqrt{a^2 + b^2} (\cos \theta \cos \alpha + \sin \theta \sin \alpha)$$

となる。ここで $\cos \alpha = \frac{a}{\sqrt{a^2 + b^2}}$, $\sin \alpha = \frac{b}{\sqrt{a^2 + b^2}}$ を代入すると、

$$\begin{aligned} \sqrt{a^2 + b^2} \cos(\theta - \alpha) &= \sqrt{a^2 + b^2} \left(\cos \theta \frac{a}{\sqrt{a^2 + b^2}} + \sin \theta \frac{b}{\sqrt{a^2 + b^2}} \right) \\ &= a \cos \theta + b \sin \theta \end{aligned}$$

となる。これを $H(t)$ の式で分潮ごとに考えると、

$$H_i(t) = Amp_i \cos(\omega_i t - Pha_i) = a_i \cos \omega_i t + b_i \sin \omega_i t$$

であることから、

$$Amp_i = \sqrt{a^2 + b^2}$$

を導き、振幅を求めた。調和分解については、R (R Development Core Team, 2012) コードを作成し、計算を行った。

分散は、検潮所と POM の値の差の平方和を自由度 (= 検潮所数-1) で割って求めた。振幅の分散に差がみられた場合、(観測潮位の振幅)/(計算潮位の振幅)の値を潮汐の式の Amp_i に掛けて変数 `etidedt` (4.2.2.5 節参照) を再計算した。また、位相の分散に差がみられた場合、観測潮位と計算潮位それぞれで満潮時の時刻を計算し、その時間差を潮汐の式 t に加え `etidedt` を再計算した。振幅と位相それぞれの分散が、前回の計算時の分散と変わらなくなるまで繰

り返し再計算を行った。分散は、観測潮位と計算潮位の振幅と位相それぞれの差の平方和を自由度 (= 検潮所数-1) で割って求めた。上記計算を行うにあたり、R (R Development Core Team, 2012) コードを作成した。

4.2.3 粒子追跡

4.2.3.1 支配方程式

イボキサゴ幼生の輸送経路を明らかにするため、POM 計算領域内に幼生に見立てた ID 付きの仮想粒子を配置し、POM で計算された海流に流される粒子の輸送経路を追跡した。粒子を輸送する力は POM により計算された三次元流速であり、時刻 t において座標値 (x_t, y_t, z_t) 上に存在する粒子の dt 時間後の座標値 $(x_{t+dt}, y_{t+dt}, z_{t+dt})$ について、ラグランジュ的記述で表された以下の式から求めた (ラグランジュ微分で用いるテイラー展開の二次以上の微小項については無視した)。

$$\begin{aligned} x_{t+dt} &= x_t + u_t dt + u_t \frac{\partial u_t}{\partial x} dt^2 + v_t \frac{\partial u_t}{\partial y} dt^2 + w_t \frac{\partial u_t}{\partial z} dt^2 \\ y_{t+dt} &= y_t + v_t dt + u_t \frac{\partial v_t}{\partial x} dt^2 + v_t \frac{\partial v_t}{\partial y} dt^2 + w_t \frac{\partial v_t}{\partial z} dt^2 \\ z_{t+dt} &= z_t + w_t dt + u_t \frac{\partial w_t}{\partial x} dt^2 + v_t \frac{\partial w_t}{\partial y} dt^2 + w_t \frac{\partial w_t}{\partial z} dt^2 \end{aligned}$$

ここで、 u, v, w は粒子が存在する地点における東方、北方、鉛直上向きの流速を表す。これらの式は井口 (1975) に従って以下のように導いた。

直交座標上では、時刻 t における粒子 p の位置を $p(x, y, z)$ と表すとすると、 p の位置における流速は位置と時間の関数であるため、 $u(x, y, z, t), v(x, y, z, t), w(x, y, z, t)$ と表すことができる。次に dt 時間後の位置 p' を p で表すと $p' = p(x + dx, y + dy, z + dz)$ となり、 dt 時間後の流速 u' を u で表すと $u' = u(x + dx, y + dy, z + dz, t + dt)$ となる。 v', w' も v, w を用いて同様に表される。ここで、 dt が非常に短い時間であれば、 $dx = udt, dy = vdt, dz = wdt$ と書きかえられる。したがって、 $u' = u(x + udt, y + vdt, z + wdt, t + dt)$ となる。ここで、 dt の変化

に伴う u の変化量 α_u は、加速度を意味し、

$$\alpha_u = \lim_{dt \rightarrow 0} \frac{u(x + udt, y + vdt, z + wdt, t + dt) - u(x, y, z, t)}{dt}$$

で表される。ここで、右辺分子の第一項 $u(x + udt, y + vdt, z + wdt, t + dt)$ をテイラー展開の一次までの項を使って書き換える。テイラー展開の一次までの項は微分の公式から導くことができる(一石, 2002)。 $f(x)$ が連続であることを考えると、微分の公式を次のように整理できる。

$$f'(x) = \lim_{dt \rightarrow 0} \frac{f(x + dt) - f(x)}{dt}$$

$$f'(x) = \frac{f(x + dt) - f(x)}{dt}$$

$$f(x + dt) = f(x) + dt f'(x)$$

これが、テイラー展開の一次までの項である。したがって、 α_u の右辺分子の第一項 $u(x + udt, y + vdt, z + wdt, t + dt)$ は、

$$u(x + udt, y + vdt, z + wdt, t + dt) = u + dt \frac{du}{dt}$$

と変形できる。ここで、 $u(x, y, z, t)$ を全微分して $du(x, y, z, t)$ を求めると、

$$\begin{aligned} du(x, y, z, t) &= \frac{\partial u}{\partial x} dx + \frac{\partial u}{\partial y} dy + \frac{\partial u}{\partial z} dz + \frac{\partial u}{\partial t} dt \\ &= \frac{\partial u}{\partial x} udt + \frac{\partial u}{\partial y} vdt + \frac{\partial u}{\partial z} wdt + \frac{\partial u}{\partial t} dt \\ &= \left(\frac{\partial u}{\partial x} u + \frac{\partial u}{\partial y} v + \frac{\partial u}{\partial z} w + \frac{\partial u}{\partial t} \right) dt \end{aligned}$$

となる。すなわち、

$$u(x + udt, y + vdt, z + wdt, t + dt) = u(x, y, z, t) + \left(\frac{\partial u}{\partial x} u + \frac{\partial u}{\partial y} v + \frac{\partial u}{\partial z} w + \frac{\partial u}{\partial t} \right) dt$$

となり、これを α_u の右辺の分子の第一項に代入し、整えると、

$$\alpha_u = \frac{\partial u}{\partial x}u + \frac{\partial u}{\partial y}v + \frac{\partial u}{\partial z}w + \frac{\partial u}{\partial t}$$

が求まる。ここで、 α_u は加速度であるため、 dt^2 をかけて位置に変換すると、

$$\alpha_u dt^2 = \frac{\partial u}{\partial x}u dt^2 + \frac{\partial u}{\partial y}v dt^2 + \frac{\partial u}{\partial z}w dt^2 + u dt$$

となり、 x_{t+dt} を求めるには x_t に $\alpha_u dt^2$ を加算すればよいので、

$$x_{t+dt} = x_t + u_t dt + \frac{\partial u_t}{\partial x}u_t dt^2 + \frac{\partial u_t}{\partial y}v_t dt^2 + \frac{\partial u_t}{\partial z}w_t dt^2$$

が導かれる。これを y, z 軸方向でも同様に計算した。 u, v, w については、粒子近隣の8格子点の流速から3次元空間の逆距離加重法を用いて算出した。粒子が輸送された地点が陸上であった場合、 $(u, v, w) = 0$ となり、以降の輸送計算ができなくなる。これを防ぐため、輸送先が陸上であれば、 (x_t, y_t, z_t) の位置に戻す操作を行った。以上の手順で1タイムステップの計算を行った。この計算を繰り返して、各タイムステップにおける粒子位置を記録することで輸送経路を追跡した。なお、上記計算を行うにあたり、Fortran コードを作成した。

4.2.3.2 粒子の配置と計数および幼生生態情報の付加

漂流ハガキ回収結果 (玉置未発表データ) と粒子追跡結果を比較し、両者の整合性を確認するため、実海域上の漂流ハガキ放流場所 (玉置未発表データ) と同じ緯度経度をシミュレーション上の粒子配置場所の中心とした。すなわち、富岡 (130.0339°E, 32.52775°N)、鬼池 (130.2042°E, 32.53401667°N)、御領 (130.2092°E, 32.51413333°N)、佐伊津 (130.21525°E, 32.49138333°N)、本渡 (130.22425°E, 32.46161667°N) である。配置する粒子に ID および配置場所別の色を付け、各配置場所を中心とした 1 km 四方の領域内において 0.1 m の水深に 1000 個の粒子を無作為に配置した (Fig. 4-7)。粒子追跡の期間は 2008 年 10 月 3 日 10 時 30 分、2009 年 10 月 15 日 6 時 35 分、2009 年 10 月 27 日 16 時 30 分から 15 日間とし、以

下、計算期間を表す名称として、それぞれ、2008年10月・2009年10月・2009年11月とした。粒子移動計算間隔はPOMの出力間隔に等しい1分間隔、粒子移動計算結果出力は5分間隔とした。漂流ハガキ実験と条件を合わせるため、富岡湾干潟に対応する位置において、海岸線から100 m沖側の干潟域に進入した粒子の動きを止めた。このとき、粒子の動きを止めるまでの期間は、回収までの期間と同じ1日とした。得られた時系列計数結果と漂流ハガキ回収結果を比較し、粒子追跡による漂流ハガキ実験の再現性を検討した。

連結性の計算において、粒子の初期配置は漂流ハガキの計算と同位置・同水深とした。計数範囲は富岡、鬼池、御領、佐伊津、本渡干潟の範囲を考慮し、各干潟に対応する位置の海岸線から500 m沖までとした (Fig. 4-7)。粒子にイボキサゴ幼生と同様の挙動を再現させるため、イボキサゴの最短の浮遊幼生期間 (3日間; Mandal et al., 2010) を基準とし、計算開始から4日目以降に干潟域に進入した粒子の動きを止め、計数を行った。イボキサゴ幼生の干潟間の連結性を検討するため、時系列計数結果にイボキサゴ幼生の生残率 (Mandal et al., 2010) を適用し、各干潟の初期配置粒子数で割ることで干潟への回帰率を求め、得られた回帰率に各干潟の推定幼生放出量をかけて幼生の時系列回帰数を算出した。以下にその式を示す。

$$N_d = \frac{(31.647 \times 0.664^d) P n_d}{IP} \times Pred$$

$$Pred = \frac{Pop}{2} \times 1737.39$$

ここで、 d は経過日数、 N_d は d 日目における幼生回帰数、 $P n_d$ は d 日目における粒子計数結果、 IP は初期配置粒子数 (= 1000) を表す。 N_d の右辺の分子第1項は Mandal et al. (2010) により求められた幼生生残率 ($2 < d \leq 9$) である。また、 $Pred$ は推定幼生放出量、 Pop はイボキサゴの個体群サイズ (玉置未発表データ: 富岡, 鬼池, 御領, 佐伊津, 本渡干潟においてそれぞれ 24038658, 927408, 181094524, 124917600, 668648172 個体)、定数項 1737.39 はイボキサゴの平均殻幅

における一腹卵数を表す (Mandal et al., 2010)。なお、上記計算を行うにあたり、パッケージ signal (signal developers, 2011), sp (Pebesma and Bivand, 2005; Bivand et al., 2008) を用いて R (R Development Core Team, 2012) コードを作成した。

4.3 結果

4.3.1 POMによる流動場の再現

天草灘~有明海の各検潮所の観測潮位データと、各検潮所の位置に対応する POM の計算潮位データは、概ね一致していた (Figs. 4-8, 4-11, 4-14)。2008 年 10 月、2009 年 10 月、2009 年 11 月のそれぞれの期間において、観測潮位と計算潮位間の相関係数は 0.97, 0.99, 0.98 と高かった。2008 年 10 月、観測潮位と計算潮位の主要 4 分潮の振幅における分散と相関は、 M_2 では 0.08 m と 0.99、 S_2 では 0.11 m と 0.99、 K_1 では 0.03 m と 0.84、 O_1 では 0.02 m と 0.74 であり、位相における分散と相関は、 M_2 では 32.2° と 0.92、 S_2 では 39.2° と 0.91、 K_1 では 12.4° と 0.92、 O_1 では 48.5° と 0.76 であった (Figs. 4-9, 4-10)。2009 年 10 月、観測潮位と計算潮位の主要 4 分潮の振幅における分散と相関は、 M_2 では 0.04 m と 0.99、 S_2 では 0.02 m と 0.99、 K_1 では 0.01 m と 0.93、 O_1 では 0.02 m と -0.13 であり、位相における分散と相関は、 M_2 では 19.9° と 0.92、 S_2 では 22.8° と 0.92、 K_1 では 17.5° と 0.92、 O_1 では 27.6° と 0.85 であった (Figs. 4-12, 4-13)。2009 年 11 月、観測潮位と計算潮位の主要 4 分潮の振幅における分散と相関は、 M_2 では 0.04 m と 0.99、 S_2 では 0.03 m と 0.99、 K_1 では 0.04 m と 0.74、 O_1 では 0.02 m と -0.17 であった。位相における分散と相関は、 M_2 では 21.0° と 0.91、 S_2 では 30.4° と 0.9、 K_1 では 3.9° と 0.88、 O_1 では 37.2° と 0.73 であった (Figs. 4-15, 4-16)。

POM の精度確認と再計算で得られた上記の結果より、POM を用いて天草

灘～有明海の流動場を再現できたと判断した。それは、潮位の時系列変化が POM と検潮所で一致し (Figs. 4-8, 4-11, 4-14)、POM と検潮所の間で潮位の相関が高かったことと、主要 4 分潮の振幅について POM と検潮所の間で相関が高く分散が小さかった (Figs. 4-9, 4-12, 4-15) ことが理由として挙げられる。これらの結果は全て、実海域と POM の仮想海域間の潮位変動が概ね等しかったことを意味しており、POM の計算内で潮位変動から導かれる潮流も実海域と概ね等しいであろうと考えられる。しかし、主要 4 分潮の位相において、POM と検潮所の間で相関は高かったが、分散は振幅ほど小さくはなかった (Figs. 4-10, 4-13, 4-16)。この誤差は POM と実海域の海底地形の細部の差異により生じたと考えられる。なぜなら、潮汐計算の初期値として準備したデータは NAO.99b の調和定数と JODC の海底地形であり、誤差が生じた原因はこの両者に含まれる誤差に由来すると考えられるからである。NAO.99b の高い再現性はすでに確認されている (Matsumoto et al., 2000)。しかし一方、海底地形のデータの精度は 500 m 四方であり、海岸線を細部まで詳細に再現できていないうえに、POM の異常停止を防ぐため陸地領域の新設処理を行っている。そのため、若干の誤差が必然的に含まれることとなる。この誤差が、計算領域南西端で発生させた後に派生する潮位変動に影響を及ぼし、POM 内の検潮所に対応する地点の潮位に誤差を生じさせたと考えられる。ただし、潮位の相関は非常に高く、分散も小さかったため、この誤差は致命的なものではないと判断された。

4.3.2 粒子追跡

漂流ハガキ実験の再現性を検討するため、2 日目以降に干潟域に進入した粒子の動きを止め、5 分ごとに計数した (Fig. 4-17)。2008 年 10 月、富岡において計数された粒子うち、富岡・鬼池を放流地点とした粒子が最も多く、粒子回帰数はともに 5 個、次いで佐伊津が 4 個、御領が 3 個、本渡が 1 個であった。

2009年10月では、御領由来の粒子の回帰数が最も多く26個、次いで富岡が5個、鬼池が2個、佐伊津が1個であり、本渡由来の粒子の回帰はなかった。

2009年11月では、富岡由来の粒子の回帰数が最も多く15個、次いで鬼池が4個、御領・佐伊津・本渡がともに3個であった。

イボキサゴ幼生の富岡までの移動経路を調べるため、粒子に幼生の生態情報を適用し、各干潟への回帰幼生数を求めた (Fig. 4-18)。2009年10月において、浮遊幼生期間の3日間を除いて、各干潟由来の粒子の回帰数が最大となった時刻と回帰数は、富岡では、富岡由来の粒子が2009年10月18日9時13分に34,816,071個、鬼池由来が2009年10月19日20時33分に1,773,513個、御領由来が2009年10月18日11時33分に483,077,322個、佐伊津由来が2009年10月19日20時33分に157,753,664個であり、本渡由来は2009年10月19日12時23分に28,023,175個であった。以下同様に、鬼池では、富岡由来の粒子が2009年10月20日1時23分に13,494,558個、鬼池由来が2009年10月20日1時23分に1,316,858個、御領由来が2009年10月19日18時23分に482,730,667個、佐伊津由来が2009年10月20日1時33分に164,496,233個、本渡由来が2009年10月18日11時8分に1,424,738,971個であった。御領では、富岡由来の粒子が2009年10月19日20時28分に868,684個、鬼池由来が2009年10月19日23時38分に189,739個、御領由来が2009年10月19日22時28分に12,617,130個、佐伊津由来が2009年10月19日22時33分に39,104,590個、本渡由来が2009年10月18日9時33分に412,511,499個であった。佐伊津では、富岡由来の粒子が2009年10月19日6時48分1,116,068個、鬼池由来が2009年10月19日19時38分に34,030個、御領由来が2009年10月19日20時48分に26,017,311個、佐伊津由来が2009年10月19日21時53分に17,593,569個、本渡由来が2009年10月20日0時48分に200,856,005個であった。本渡では、富岡・鬼池・御領由来の粒子の到着はなく、佐伊津由来が2009年10月28日16時23分に92,696個、本渡由来が2009年10月

18日5時48分に39,621,295,110個であった。

2009年11月において、浮遊幼生期間の3日間を除いて、各干潟由来の粒子の回帰数が最大となった時刻と回帰数は、富岡では、富岡由来の粒子が2009年10月30日16時33分に494,226,150個、鬼池由来が2009年11月1日9時23分に837,418個、御領由来が2009年10月31日19時23分に24,389,782個、佐伊津由来が2009年11月1日9時3分に104,758,011個、本渡由来が2009年11月3日7時28分に9,975,392個であった。以下同様に、鬼池では、富岡由来が2009年11月2日16時48分に4,223,544個、鬼池由来が2009年11月1日4時13分に2,053,712個、御領由来が2009年10月30日20時48分に455,115,338個、佐伊津由来が2009年10月30日20時43分に229,437,990個、本渡由来が2009年10月31日10時43分に809,319,841個であった。御領では、富岡由来の粒子が2009年10月30日17時13分に1,743,649個、鬼池由来が2009年10月30日19時38分に1,480,142個、御領由来が2009年10月30日19時28分に403,354,752個、佐伊津由来が2009年10月30日18時48分に70,413,209個、本渡由来が2009年10月31日9時23分に108,176,035個であった。佐伊津では、富岡由来の粒子が2009年11月5日6時28分に151,488個、鬼池由来が2009年10月31日6時3分に53,165個、御領由来が2009年10月31日6時33分に10,286,784個、佐伊津由来が2009年10月31日5時23分に7,249,167個、本渡由来が2009年10月31日9時3分に16,144,484,314個であった。本渡では、鬼池由来の粒子が2009年11月9日13時3分に891個、御領由来が2009年11月7日19時23分に373,498個、本渡由来が2009年11月2日17時13分に414,528,111個であり、富岡と佐伊津からの回帰はなかった。回帰幼生数は最大回帰数を記録後、少量の増加は見られたが、概ね生残率の減少にしたがって減少した。

イボキサゴ幼生の移動範囲と日数を調べるため、粒子の移動軌跡を求めた(Figs. 4-19, 4-20)。2009年10月、富岡発の粒子は、富岡の南西側および早崎

瀬戸を通り、0-4.6日間で本渡以外の干潟に到着した。鬼池を出発した粒子は、早崎瀬戸を通り、橘湾南部および富岡南西までの範囲を移動し、2.5-4.8日間で本渡以外の干潟に到着した。御領を出発した粒子は、湯島北東部から富岡南西部までの範囲を往復し、2.1-4.7日間で本渡以外の干潟に到着した。佐伊津を出発した粒子は、早崎瀬戸を通り、橘湾南部から富岡南西までを移動し、2.2-13.4日間で全ての干潟に到着した。本渡を出発した粒子のほとんどは沿岸を移動し、3.2-4.8日間で富岡以外の干潟に到着した。本渡から富岡に到着した粒子は、沿岸ではなく沖合いを移動し、移動期間は4.3日であった。

2009年11月、富岡を出発した粒子は、富岡南西から湯島南部までを移動し、3-8.6日間で鬼池・御領・佐伊津に到着した。また富岡に戻った粒子は富岡湾から外に出ることはなく、0-2.6日で干潟に到着した。鬼池を出発した粒子は、湯島の南部および北東部から橘湾南部と富岡南西部を移動し、3-12.9日間で全ての干潟に到着した。御領を出発した粒子は、湯島北東部から橘湾南部を移動し、2.9-11.1日間で全ての干潟に到着した。佐伊津を出発した粒子は、湯島南西部から橘湾南部および富岡南西部を移動し、3-4.7日間で本渡以外の干潟に到着した。本渡を出発した粒子の一部は、6.6日間で、早崎瀬戸を通り、橘湾南部を通過して富岡干潟へ移動した。また、本渡から富岡以外の干潟へ移動した粒子の移動日数は3.4-6日で、沿岸を移動した。2009年10月・11月とも、富岡に到着した粒子のうち、2009年10月の本渡発富岡着の粒子以外は必ず富岡湾内を移動経路に含んでいた。また、2009年10月の鬼池自己回帰を除いて、富岡以外の干潟に到着した粒子は富岡湾に進入することはなかった。

イボキサゴ幼生の個体群間の連結性を調べるため、粒子の移動軌跡(Figs. 4-19, 4-20)を基に回帰幼生数と発着場所について太さの異なる矢印を使って図示した(Figs. 4-21, 4-22)。2009年10月では、最も大規模な粒子の移動は本渡

の自己回帰で、39,621,295,110個であった。この本渡からの移動先は、鬼池への1,424,738,971個の移動が最も多かった。鬼池からは富岡へ移動する粒子が最も多かったが、1,773,513であり、他の移動に比べると少なかった。富岡からの移動先は、自己回帰を除くと、鬼池への13,494,558個が最も多かった。2009年11月では、本渡から佐伊津への移動が最も多く、その数は16,144,484,314個であった。佐伊津からは鬼池に移動する粒子が最も多く、229,437,990個であった。次いで富岡へ移動する粒子が多く、104,758,011個であった。富岡からの移動先は、自己回帰を除くと、鬼池への4,223,544個が最も多かった。

4.4 議論

POMで再現された流動場に漂流ハガキに見立てた仮想粒子を放流し、富岡干潟範囲内で粒子を計数したところ、漂流ハガキ実験の結果(Fig. 4-23; 玉置未発表データ)が概ね再現できたと判断した(Fig. 4-17)。その根拠は次に挙げる点で両者の結果が一致していたことである。それは、2008年10月において、粒子および漂流ハガキがともに富岡・佐伊津・本渡の放流地点から富岡に来たこと、2009年10月において富岡・鬼池・御領・佐伊津から富岡に来たこと、2009年11月において、富岡の放流地点から富岡に最も多く到着し、御領・佐伊津・本渡から富岡干潟に到着したことである。なお、不一致点は、2008年10月において鬼池・御領から来たこと、2009年10月において本渡から来なかったことが挙げられる。本研究においては、詳細な数や到着までの日数を基に両者のデータを比較することは本質的に意味をなさないと考えられる。それは、漂流ハガキ回収の範囲・頻度に対し粒子計数の範囲・頻度が異なるからである。そのため両者のデータの比較では、富岡干潟への到着

の有無に着目した。これらを考慮し、一致と不一致の項目を列挙すると、上記で挙げたように、一致項目の方が多かった。以上のことから、粒子追跡で漂流ハガキ回収結果が概ね再現できたと結論づけられる。

計算された回帰粒子数とイボキサゴ幼生の浮遊幼生期間・生残率および各干潟からの推定幼生放出量より回帰幼生数を求め、富岡の個体群復活の経路を明らかにした。Fig. 4-18より、2009年10月において、富岡へ来た幼生のうち御領由来の幼生が最も多かった。そして、その御領へ到着した幼生は本渡由来の幼生であった。本渡では自己回帰で個体群が維持されていた。また、2009年11月、富岡へ来た幼生は、富岡の自己回帰を除くと、佐伊津由来の幼生が最多であり、その佐伊津には本渡由来の幼生が最も多く来ていた。そして、本渡では自己回帰で個体群が維持されていた。2008年10月の計算については連結性の考察から除外した。なぜなら、2008年10月の計算は粒子追跡期間がイボキサゴの産卵のタイミングではなかったことから、幼生の連結性という議論の対象にならないと判断したからである。2009年10月・11月の回帰幼生数(Fig. 4-18)は、イボキサゴ幼生の生態情報(浮遊幼生期間・生残率・各干潟の推定幼生放出量)を含んだ値であるため、生きた幼生が各干潟へ着底した数であると見なせる。自己回帰を除いて、各干潟で回帰幼生の最多数を有する干潟を選定し、富岡から順に並べると、2009年10月では富岡→御領→本渡であり、2009年11月では富岡→佐伊津→本渡となる。これは幼生の主な出発地点を表しているので、この経路を逆にすると、富岡までの主な輸送経路が見出せる。すなわち、本渡→御領→富岡、または、本渡→佐伊津→富岡が富岡までの幼生の輸送経路であるとわかる。したがって、富岡の個体群が復活するまでの道筋として、本渡から近い個体群を経由して、徐々に、飛び石的に富岡まで幼生が到達したという経路が考えられる。

本研究では、富岡までの経路のみならず、各干潟間の幼生の連結性について

でも明らかにした。受給量 (Table 4-3) と Figs. 4-19, 4-20 より、本渡は他の個体群への供給量が多く受給量が少なかった。また、Figs. 4-19, 4-20 より、2009年11月では、本渡で放出された幼生の行先は全ての干潟であり、富岡を除く全ての干潟において最も供給量が多く、前述のように富岡への御領・佐伊津を経由した間接的な供給源にもなっていることが分かる。この結果は、本渡へは外部からの供給がほとんどなく、主に本渡から他の個体群という方向で幼生が移動していることを示している。グレートバリアリーフに生息する典型的な底生-漂泳生活史を持つリーフフィッシュでは、北側と南側の個体群に分けられており、幼生の供給は北側から南側の個体群という方向のみで、その逆はなく、さらに北側の個体群は外部からの幼生供給はないことが分かっており、この北側の個体群を海域全体の供給源としている (Bode et al., 2006)。これより、同様の特徴を持つ本渡も供給源としての役割を果たしていると考えられる。Table 4-3 と Figs. 4-19, 4-20 より富岡と鬼池は他の個体群への供給量が少ないことが分かる。他の個体群への供給量が少ないということは、受給した幼生の多くをそのまま保持するということであるため、富岡と鬼池は受給地であると考えられる。また、Table 4-3 と Figs. 4-19, 4-20 より、御領と佐伊津は供給量・受給量ともに極端に少ない値はなかった。この結果は、佐伊津と御領は、受給地と供給源の二つの側面を持つことを示している。すなわち佐伊津と御領は、幼生を受け取り、放出するという中継地の役割を果たしていると考えられる。さらに、Figs. 4-19, 4-20 において、本渡から佐伊津への移動が最も大規模であったことから (自己回帰を除く)、本渡が有する大量の幼生を各干潟へ分散させる中継地の要は佐伊津であると考えられる。以上をまとめると、本海域のイボキサゴ個体群の連結性の特徴は、本渡の個体群が供給源、富岡と鬼池が受給地、佐伊津と御領が中継地の個体群で、主要な中継地は佐伊津であると考えられる。

これらのような幼生のネットワークを考慮し、干潟ベントス群集の保全を考えた場合、本渡・富岡・鬼池・御領・佐伊津の全てを保全対象にすべきであると考えられる。その理由を以下で論じる。

本渡はイボキサゴ幼生の供給源であるため、保全すべきである。それは、個体群モデルの数値計算から、供給源の個体群が崩壊したとき、その個体群の繁殖体に依存していた局所個体群も全て崩壊すると考えられているからである (Armsworth, 2002)。また、本渡が自己回帰で個体群を維持している (Figs. 4-18-4-22) ことも保全対象とすべき理由として挙げられる。それは、グレートバリアリーフでのシミュレーションの結果から自己回帰で個体群を維持する数少ない局所個体群がメタ個体群の維持において決定的な部分を担っていることが分かっており (James et al., 2002)、さらに数値計算の結果より、幼生が生まれたパッチに戻ってくるという連結性、すなわち自己回帰がメタ個体群の存続に寄与することが明らかになっている (Hastings and Botsford, 2006) からである。

富岡・鬼池も保全対象とすべきである。それは、2009年10月・11月ともに、各干潟から出発した粒子が3.4日間で計算領域の境界である長崎半島の西側まで達しており (Figs. 4-24, 4-25)、その方向の先には柳の浜というイボキサゴの個体群が確認されている干潟が西彼杵半島に存在するからである。浮遊幼生期間直後に当たる3.4日間で粒子が柳の浜方面の計算領域境界線まで達したということは、その先にある柳の浜の個体群と天草灘の個体群が相互に連結している可能性があるということを示している。さらに、稀な例ではあるが、実験室内のイボキサゴ幼生の最長生存期間が32日間であった (Mandal et al., 2010) ことから、移動日数のうえでは長距離間の連結が存在する可能性があると考えられる。また、典型的な底生無脊椎動物では、特定の海洋物理条件がそろった時だけビスケー湾からイギリス海峡に至る長距離移動が

可能となるという報告 (Ayata et al., 2010) があることから、天草灘の個体群が外海の個体群と連結している可能性は捨てきれないだろう。この少量でも存在するかもしれない柳の浜～天草灘間の連結性を無視することはできない。それは、メタ個体群の維持にとって、システム内のどこかで幼生の連結経路が存在することが重要であること (Armsworth, 2002)、また自己回帰のような短い分散で個体群を維持し、滅多に起こらない長期間長距離の分散で遺伝的混合が起こり、その結果、高い幼生保持と高い遺伝的流動が両立すること (Barber et al., 2002)、さらに海洋メタ個体群の保全の問題は、パッチ間の連結を理解しないで解決することはない (Bode et al., 2006) と指摘されているからである。外海との連結がある場合、天草灘の海域で一番外海側に位置する富岡が外海との連結の拠点となると考えられる。その際、鬼池も保全対象となる。なぜなら、鬼池には富岡から御領・佐伊津・本渡へ個体群を繋ぐ役割があると考えられるからである。それは、Figs. 4-19–4-22 と粒子の出発地点と到着地点より、富岡を出発した幼生の移動先のうち最も多かった地点が鬼池であったことと、鬼池から御領・佐伊津・本渡への連結性が少量でも現れていることが理由として挙げられる。そのうえ、遠距離個体群より近距離個体群からの方が加入が多いことが遺伝子解析で示されており (Barber et al., 2002)、これを考慮したうえで改めて天草灘の干潟の位置関係を見ると、富岡と御領・佐伊津・本渡の両者と近距離な個体群は地理的に鬼池しかない。これらのことから、外海との連結の可能性を考えたとき、富岡・鬼池も保全対象とすべきであると考えられる。

御領・佐伊津も保全対象にすべきである。なぜなら、御領・佐伊津は本渡が有する大量の幼生を各干潟へ分散させる中継地の役割を担っているからである。特に佐伊津への幼生供給量は多く、中継地の要であると考えられる。メタ個体群の中で繁殖体の受給と寄与の両方を行うような局所個体群がメタ

個体群の持続という役割を担っている (Hastings and Botsford, 2006) ことが局所個体群間の連結性の数値計算から明らかになっており、この「受給と寄与の両方を行うような局所個体群」とは本研究でいうところの「中継地の局所個体群」と言い換えられ、御領・佐伊津の個体群がこれに相当する。このことは御領・佐伊津の個体群がメタ個体群の持続を可能にしていることを示している。さらに、幼生による局所個体群の連結性の規模と時間的安定性は局所個体群間の距離に反比例し、局所個体群のサイズに比例する (Saenz-Agudelo et al., 2012) ことが指摘されており、これを天草灘のイボキサゴに当てはめると、供給源である本渡と最も安定して連結できる個体群は地理的に佐伊津であり、次いで御領である。これらのことから、大量の幼生が凝集するという地理的条件とメタ個体群存続の要所という生態学的な存在意義の両方を兼ね備えた佐伊津および御領は保全対象にすべきであると考えられる。

これまで議論してきたように、本渡・富岡・鬼池・御領・佐伊津の個体群は、その規模こそ違えど、それぞれにメタ個体群の存続に寄与する異なる役割を担っていることが明らかになった。このことは、ベントス群集の保全対象とすべき海域の選定には、各干潟がメタ個体群の中でどのような役割を果たしているかを科学的知見から見極める必要があることを示している。そして、生態系の保全のためには、干潟の面積や個体群サイズの大小にかかわらず、メタ個体群維持に貢献する全ての干潟を保全対象にすることが求められていることを示唆している。

Table 4-1. 潮汐の予報第1表. ダーウィンの方法で潮位変動を計算する際に用いる f, u の値を算出するための係数を表す. 3行目以降に記されている数値を2行目の値の係数として計算することで, 1列目に記した各分潮の f, u の値が求まる. N は任意の日時における月の昇降点である.

分潮	f を組み立てる各項の定数				u を組み立てる各項の定数		
	定数項	$\cos N$	$\cos 2N$	$\cos 3N$	$\sin N$	$\sin 2N$	$\sin 3N$
M_2	1.0004	-0.0373	0.0002	0	-2.14	0	0
S_2	1	0	0	0	0	0	0
K_1	1.006	0.115	-0.0088	0.0006	-8.86	0.68	-0.07
O_1	1.0089	0.1871	-0.0147	0.0014	10.8	-1.34	0.19
N_2	1.0004	-0.0373	0.0002	0	-2.14	0	0
P_1	1	0	0	0	0	0	0
K_2	1.0241	0.2863	0.0083	-0.0015	-17.74	0.68	-0.04
Q_1	1.0089	0.1871	-0.0147	0.0014	10.8	-1.34	0.19
J_1	1.0129	0.1676	-0.017	0.0016	-12.94	1.34	-0.19
OO_1	1.1027	0.6504	0.0317	-0.0014	-36.68	4.02	-0.57
$2N_2$	1.0004	-0.0373	0.0002	0	-2.14	0	0
Mu_2	1.0004	-0.0373	0.0002	0	-2.14	0	0
Nu_2	1.0004	-0.0373	0.0002	0	-2.14	0	0
T_2	1	0	0	0	0	0	0

Table 4-2. 潮汐の予報第2表. ダーウィンの方法で潮位変動を計算する際に用いる V の値 (グリニッジ 0 時) を算出するための係数を表す. 2 行目以降に記されている数値を 1 行目の値の係数として計算することで, 1 列目に記した各分潮の V の値が求まる.

分潮	s	h	p	定数項
M_2	-2	2	0	0
S_2	0	0	0	0
K_1	0	1	0	90
O_1	-2	1	0	270
N_2	-3	2	1	0
P_1	0	-1	0	270
K_2	0	2	0	0
Q_1	-3	1	1	270
J_1	1	1	-1	90
OO_1	2	1	0	90
$2N_2$	-4	2	2	0
Mu_2	-4	4	0	0
Nu_2	-3	4	-1	0
T_2	0	-1	0	283
L_2	-1	2	-1	180
M_1	-1	1	0	90

Table 4-3. 各干潟のイボキサゴ幼生の供給量と受給量. 供給量は Figs.4-19, 4-20 における回帰幼生数の行方向の合計であり, 受給量は列方向の合計である. ただし, 同干潟発着の回帰幼生数は自己回帰を表すため各合計から除いた.

年月		富岡	鬼池	御領	佐伊津	本渡
2009年10月	供給量(億)	0.15	0.02	9.92	3.61	20.67
	受給量(億)	6.71	20.85	4.53	2.28	0.00093
2009年11月	供給量(億)	0.06	0.02	4.89	4.04	170.71
	受給量(億)	1.4	14.97	1.81	161.54	0.00374

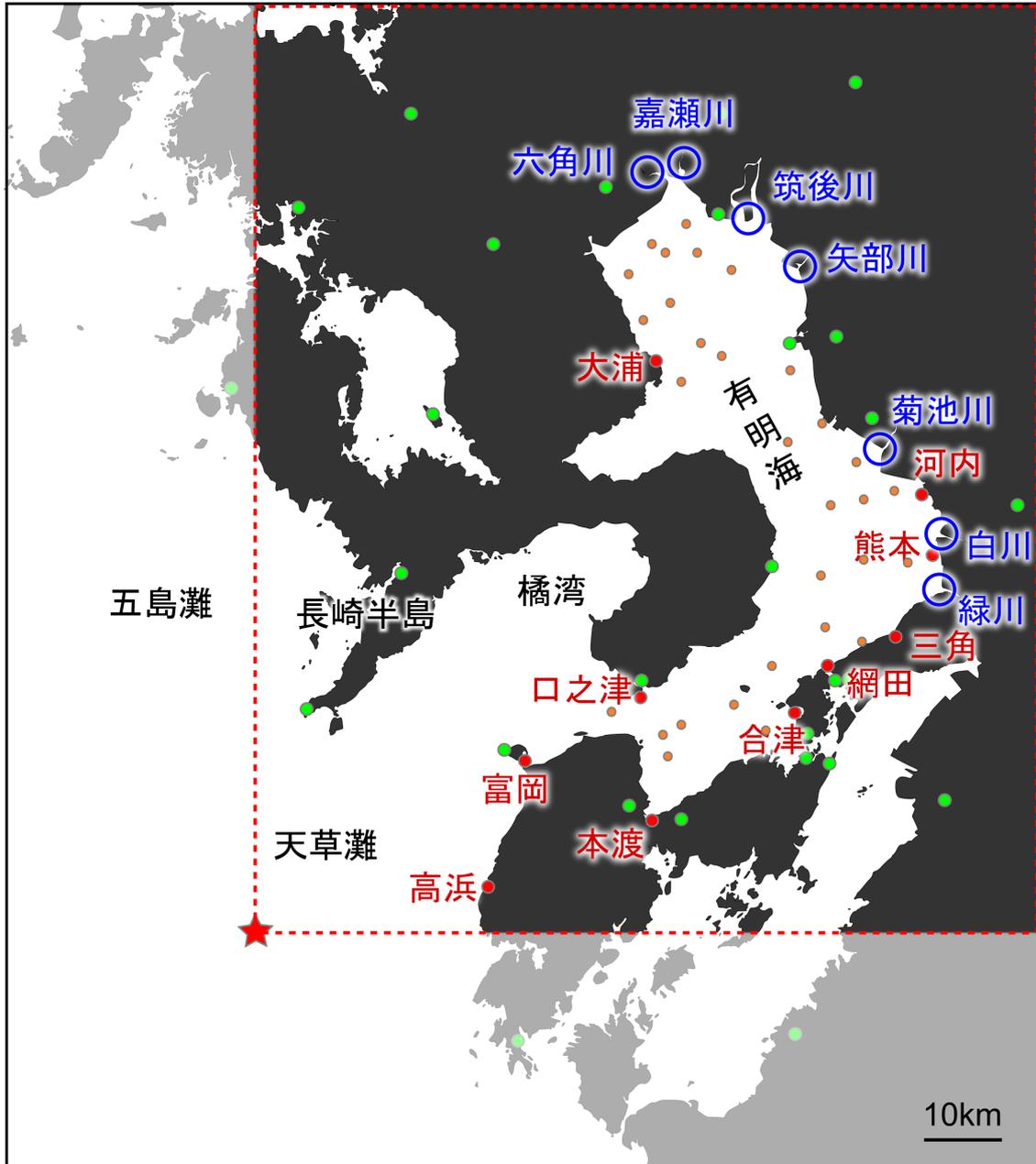


Fig. 4-1. 流動場の再現領域およびデータ取得地点. 赤点線内側はPOMの計算範囲、橙丸は浅海定線調査地点、星印は調和定数算出地点、緑丸は気象データ取得地点、青丸は一級河川河口部を表す.

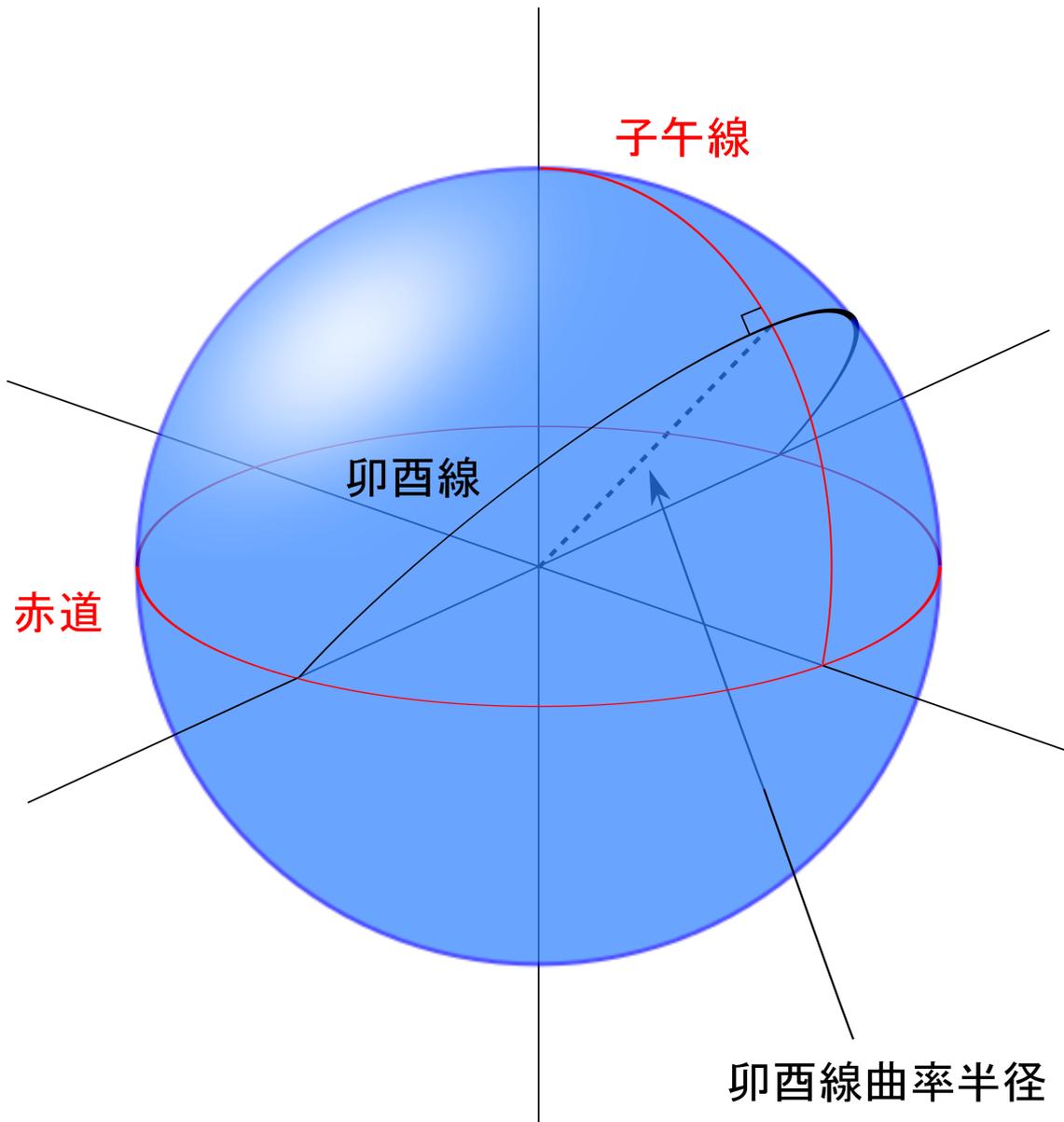


Fig. 4-2. ^{ぼうゆうせん}卯酉線と卯酉線曲率半径の模式図. 球体表面の黒実線が卯酉線、球体内の点線が卯酉線曲率半径、青色の球体は地球を表す. 卯酉線とは子午線と直交する大円を意味する. 子午線とは、北極と南極を結ぶ極軸を通る面(子午面)と地球表面との交線である. また、大円とは球体とその中心を通る平面との共通部分にできる円を意味する.

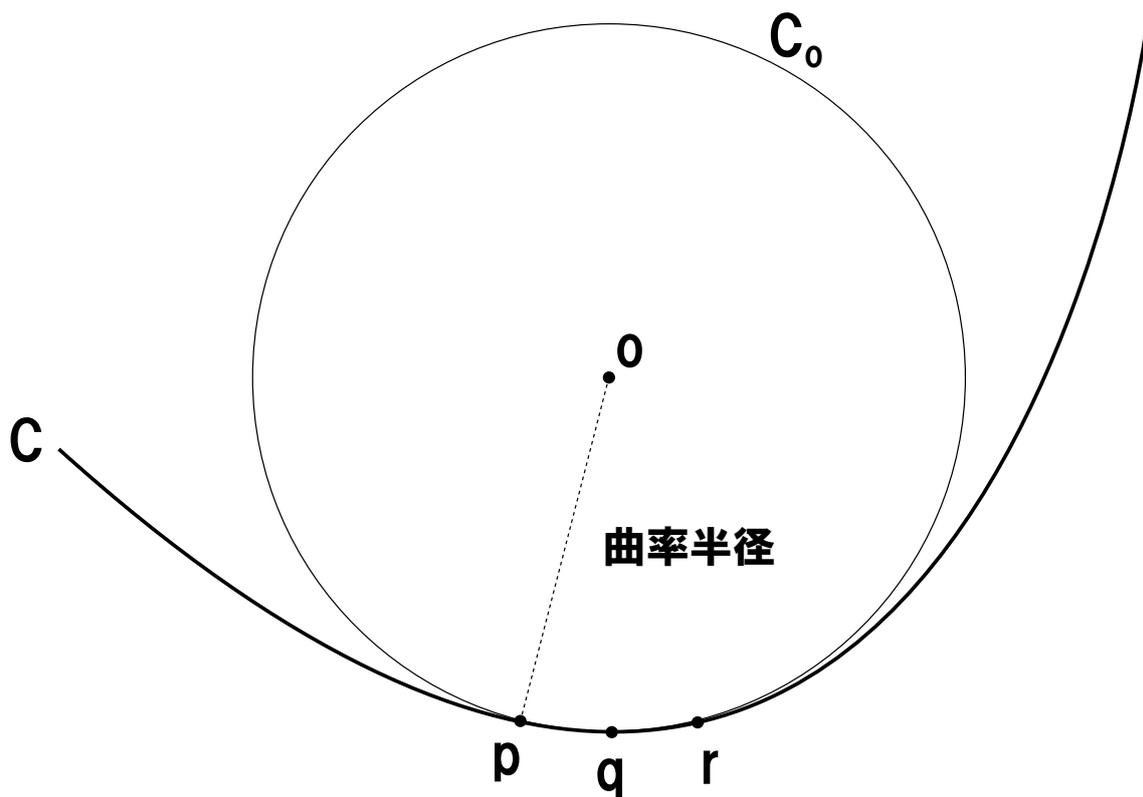


Fig. 4-3. 曲率半径の模式図. 曲線C上の近接する3点p, q, rが、曲線に接する1つの円 C_0 を導くとき、この中心oと点pを結ぶ線分opを点pにおける曲率半径という(戸田, 1989).

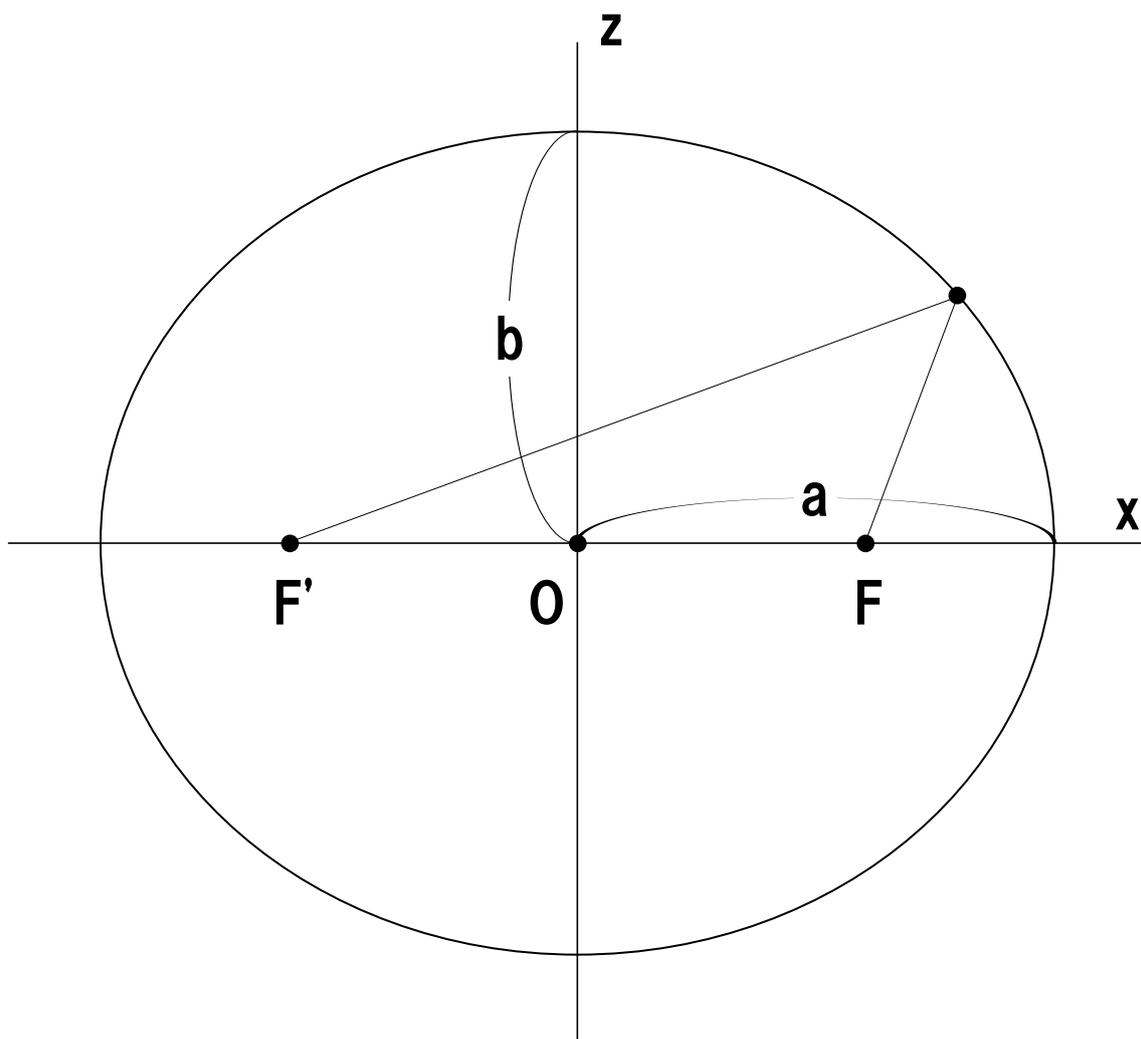


Fig. 4-4. 楕円の扁平率と離心率. 楕円とは、2 定点(焦点 F, F')からの距離の和が一定となる点の軌跡である. a は長半径、 b は短半径、 O は楕円の中心を表す.

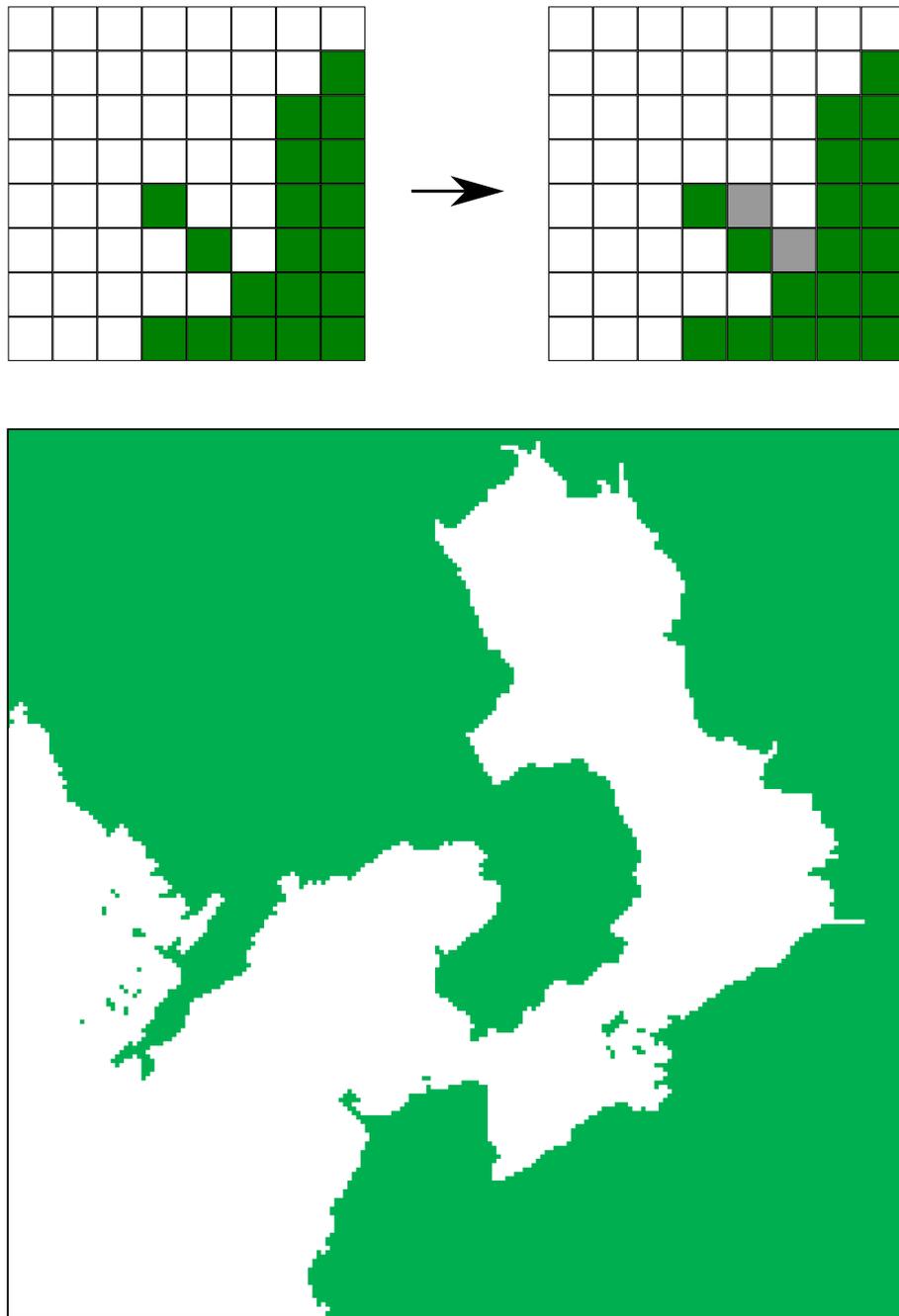


Fig. 4-5. 地形処理の模式図. 上図の緑色の部分はJODCより取得した500 mメッシュ水深データの陸域であり、白色の部分は海域を表す. 上左図のように、陸域メッシュが斜め方向に接するとき、POMの異常停止を引き起こす原因となるため、上右図のように灰色部分を陸地にする処理を施した. 下図は実際の海岸線に基づいて処理を行った計算領域を示す. 本研究では大村湾および八代海は計算対象外であるため、陸域として処理を行った.

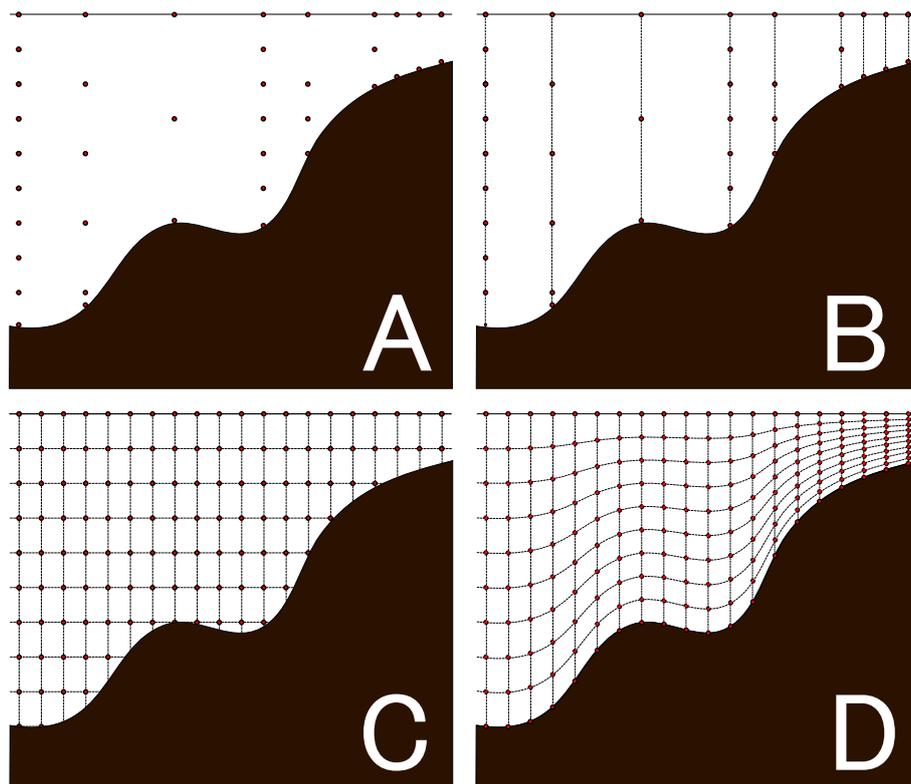


Fig. 4-6. 3次元補間の模式図. **A.** データを取得した状態. 茶色の部分は海底であり、横線は海面を表す. 赤丸はデータが存在する点を示す. **B.** 鉛直方向に線形補間を行った. **C.** 水平方向にクリギングを行った. **D.** 直交座標から σ 座標に変換した.

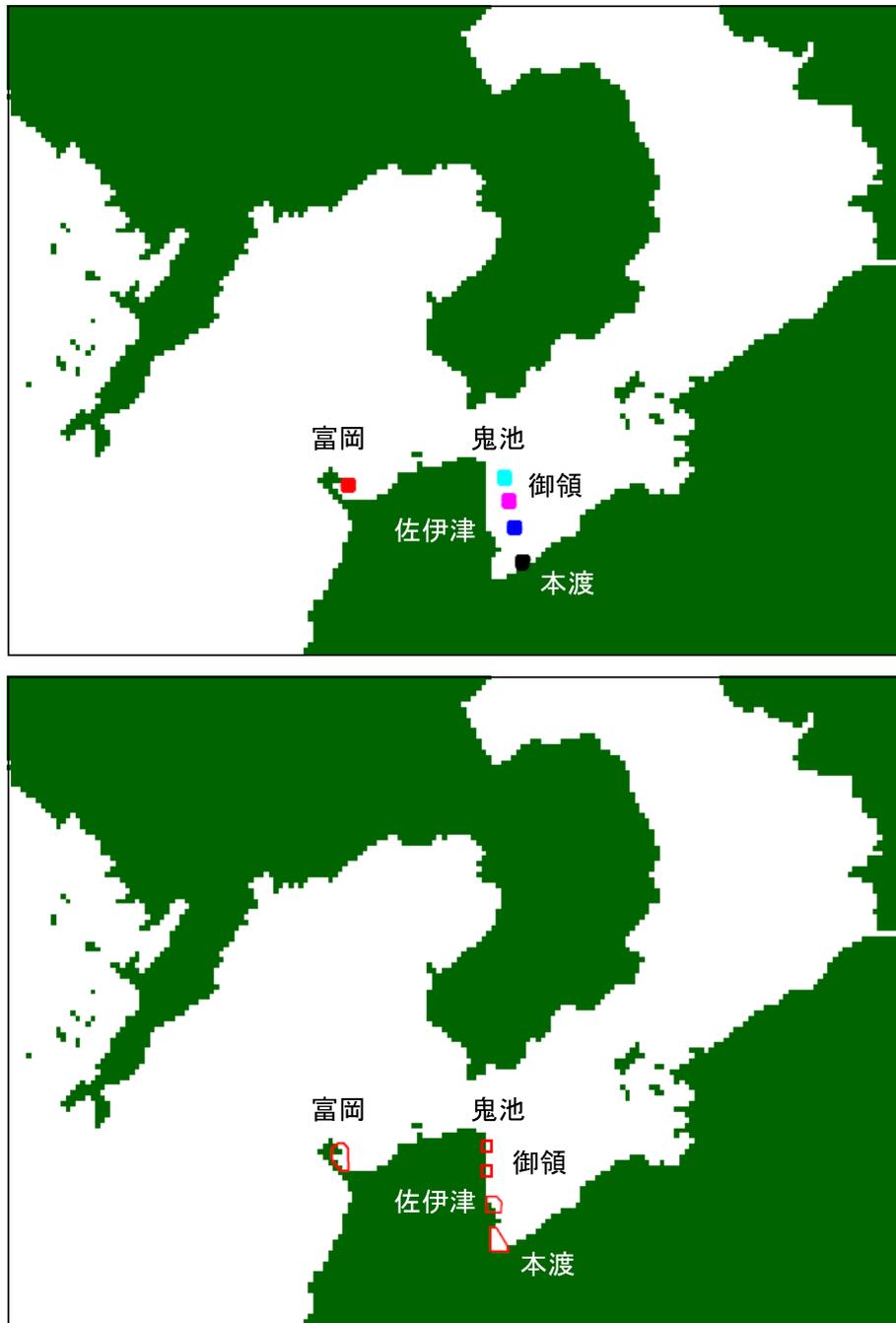


Fig. 4-7. 粒子初期配置(上)と計数範囲(下). 粒子初期配置は漂流ハガキ放流地点に基づき設定した. 粒子配置水深はイボキサゴ幼生の生息水深(Mandal et al., 2010)に従い、0.1 mとした. 計数範囲は干潟域を考慮し、各干潟位置の海岸から500 m沖までとした.

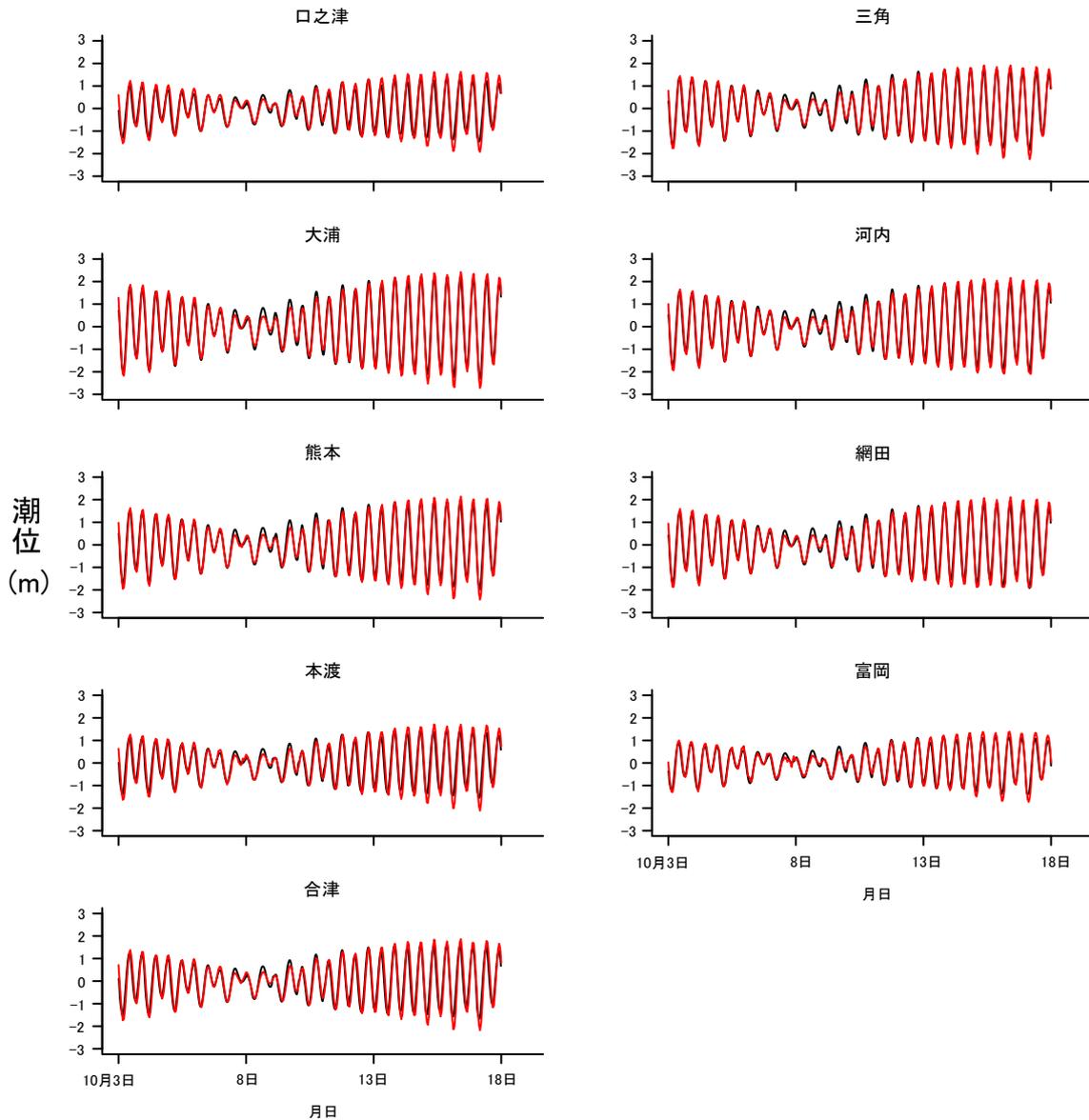


Fig. 4-8. 2008年10月の検潮所の観測潮位とPOMによる計算潮位の対応. 赤線—各検潮所の観測潮位を表す. 口之津・三角・大浦の潮位データはJODCより取得した. 河内・熊本・網田・本渡・富岡・合津の潮位データは熊本県防災情報から取得した. 黒線—POMに入力した海底地形上において各検潮所の位置に対応する地点の計算潮位を表す.

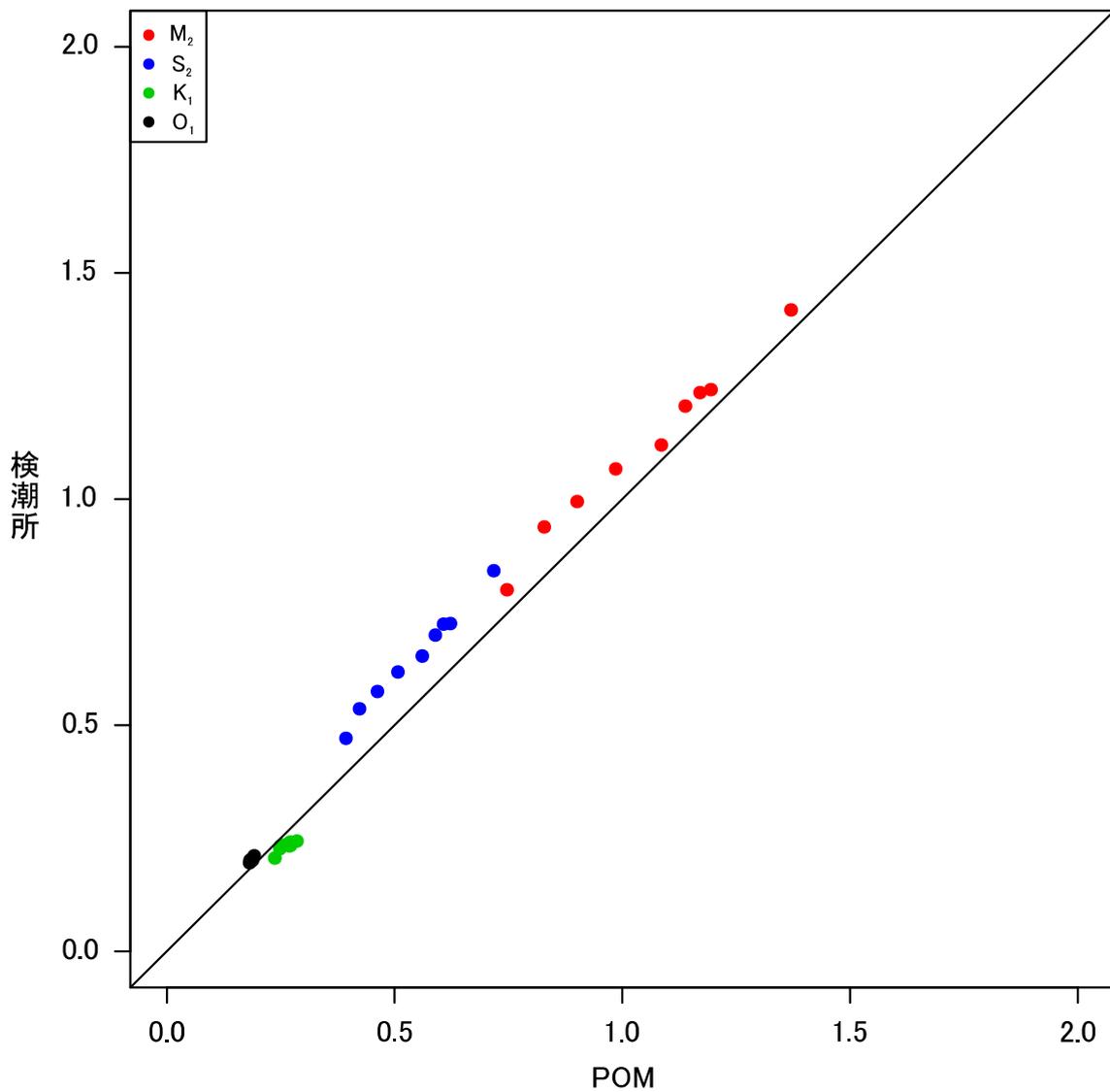


Fig. 4-9. 2008年10月における各検潮所の観測潮位とPOMによる計算潮位の主要4分潮の振幅の対応. Fig.4-8で対応を確認した観測潮位と計算潮位のそれぞれを調和分解し、得られた振幅(m)の対応を表す. 図中の対角線は切片0傾き1の直線であり、この直線上に近いほど精度が良いことを表す.

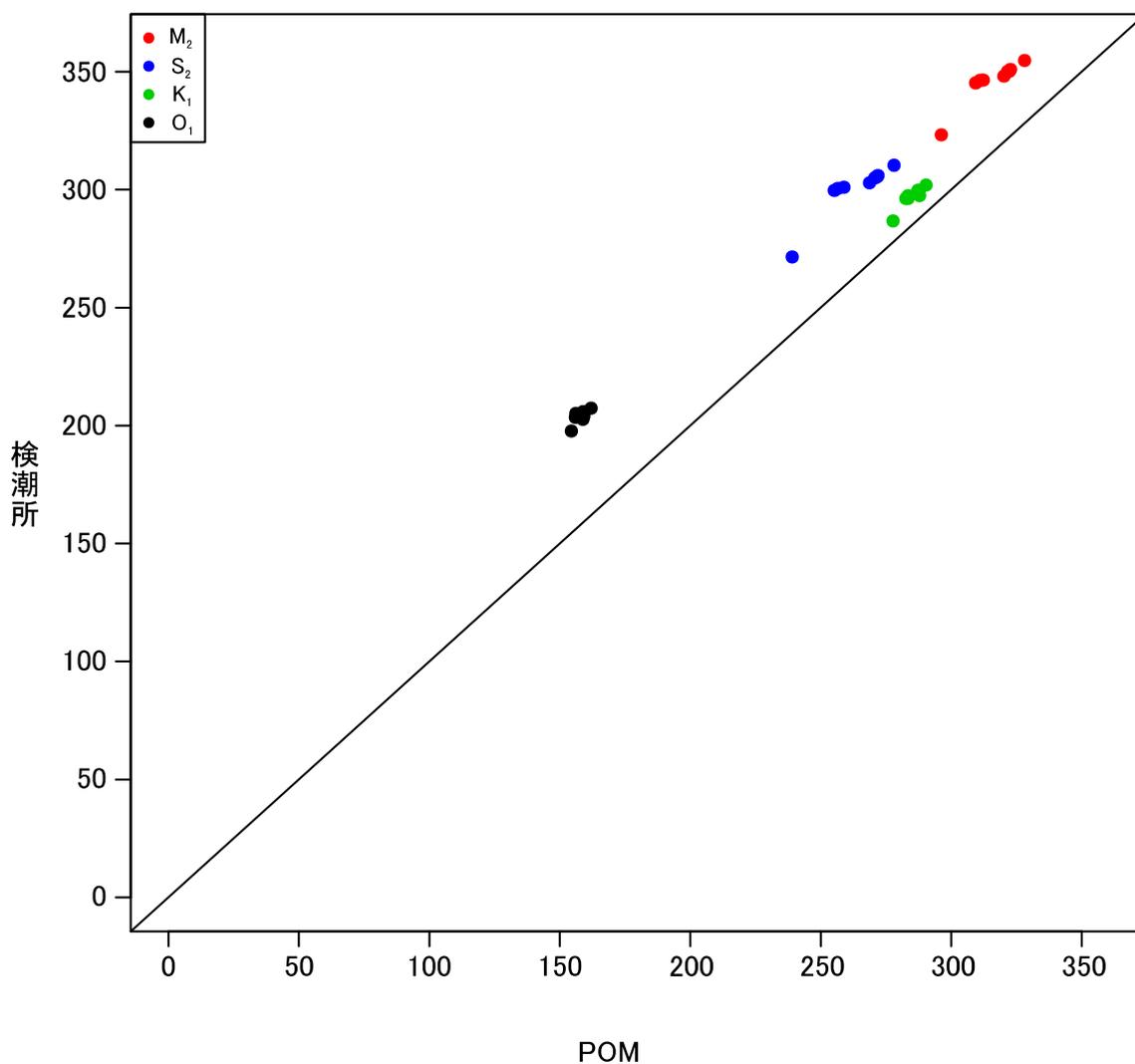


Fig. 4-10. 2008年10月における各検潮所の観測潮位とPOMによる計算潮位の主要4分潮の位相の対応. Fig.4-8で対応を確認した観測潮位と計算潮位のそれぞれを調和分解し、得られた位相(°)の対応を表す. 図中の対角線は切片0傾き1の直線であり、この直線上に近いほど精度が良いことを表す.

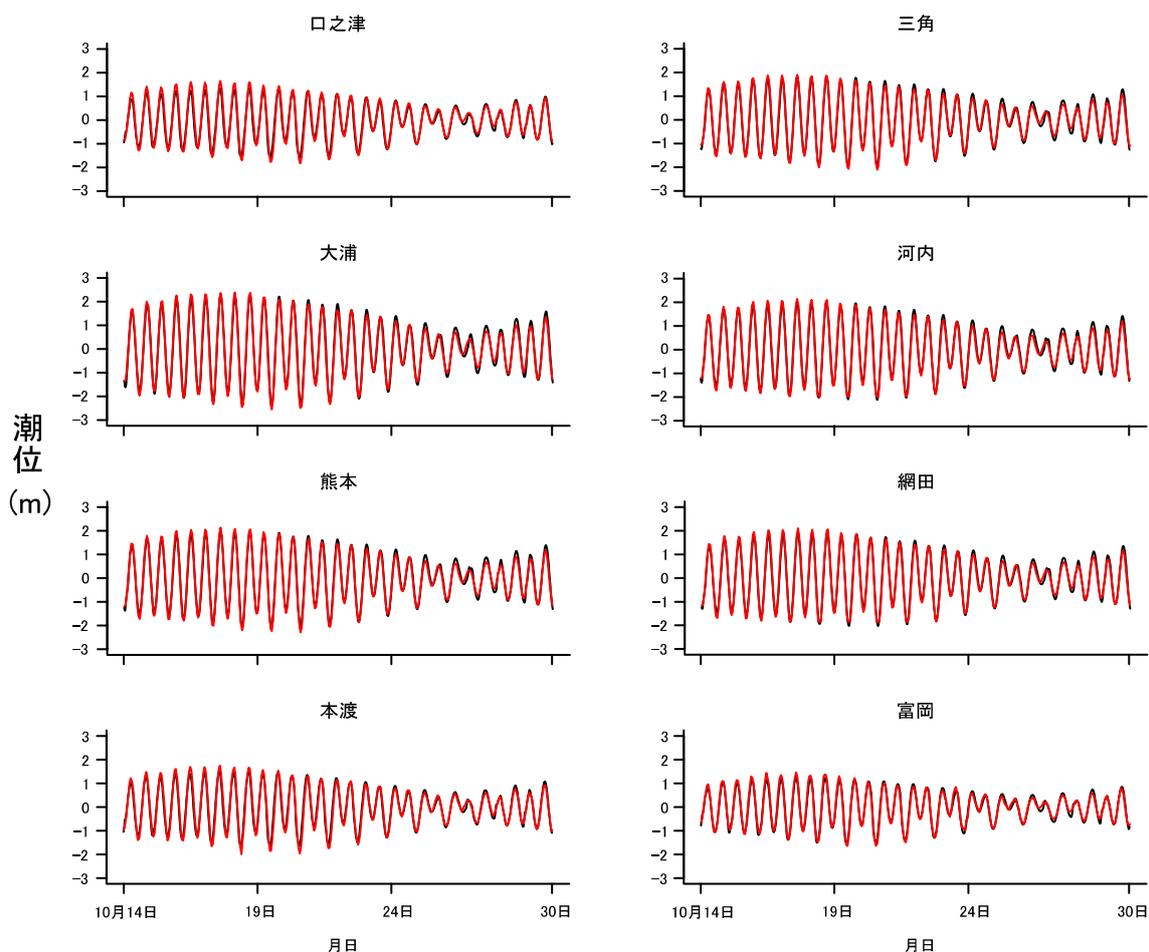


Fig. 4-11. 2009年10月の検潮所の観測潮位とPOMによる計算潮位の対応. 赤線—各検潮所の観測潮位を表す. 口之津・三角・大浦の潮位データはJODCより取得した. 河内・熊本・網田・本渡・富岡の潮位データは熊本県防災情報から取得した. この期間の合津の潮位データは欠側値があったため解析から除外した. 黒線—POMに入力した海底地形上において各検潮所の位置に対応する地点の計算潮位を表す.

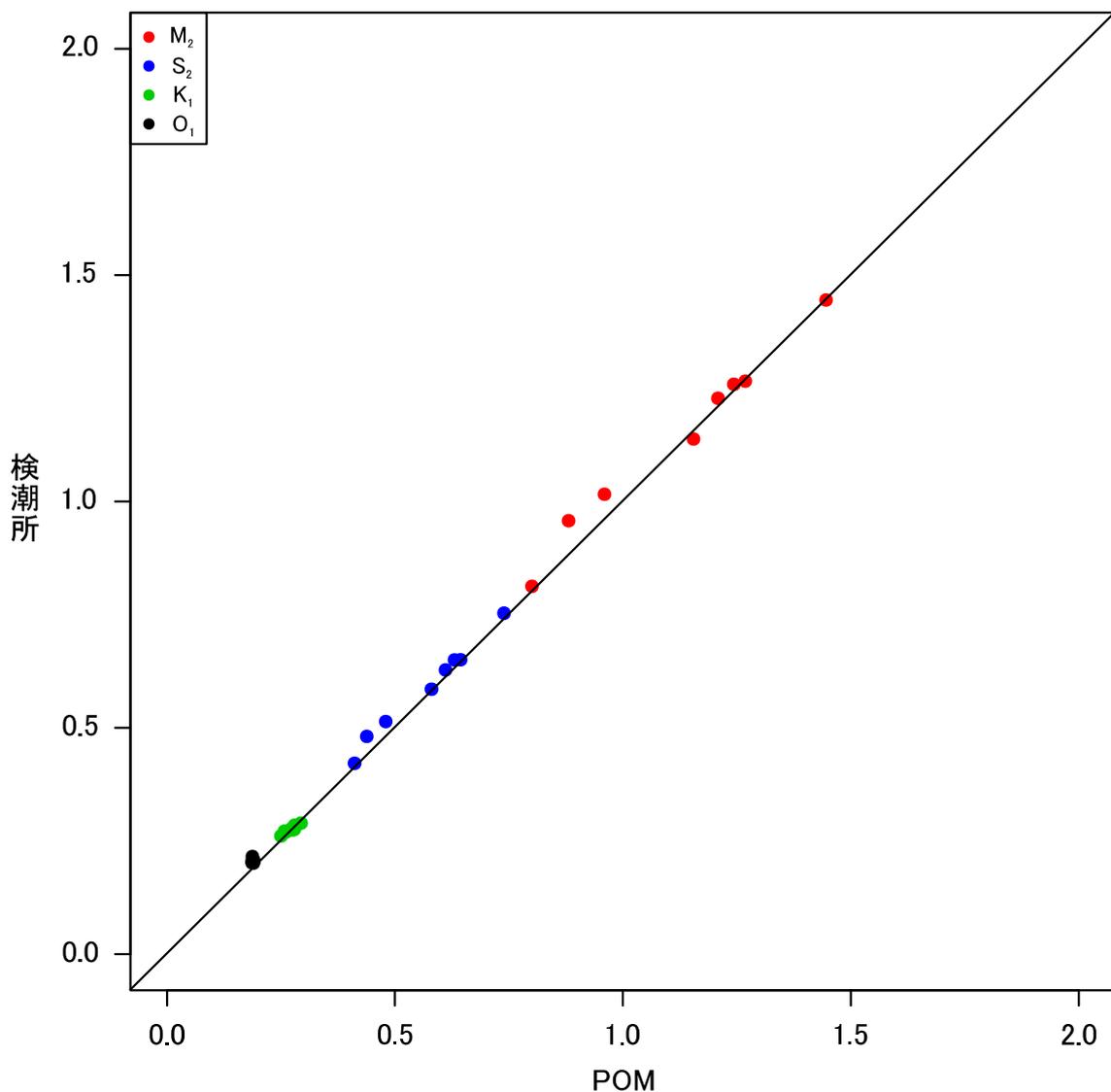


Fig. 4-12. 2009年10月における各検潮所の観測潮位とPOMによる計算潮位の主要4分潮の振幅の対応. Fig.4-11で対応を確認した観測潮位と計算潮位のそれぞれを調和分解し、得られた振幅(m)の対応を表す. 図中の対角線は切片0傾き1の直線であり、この直線上に近いほど精度が良いことを表す.

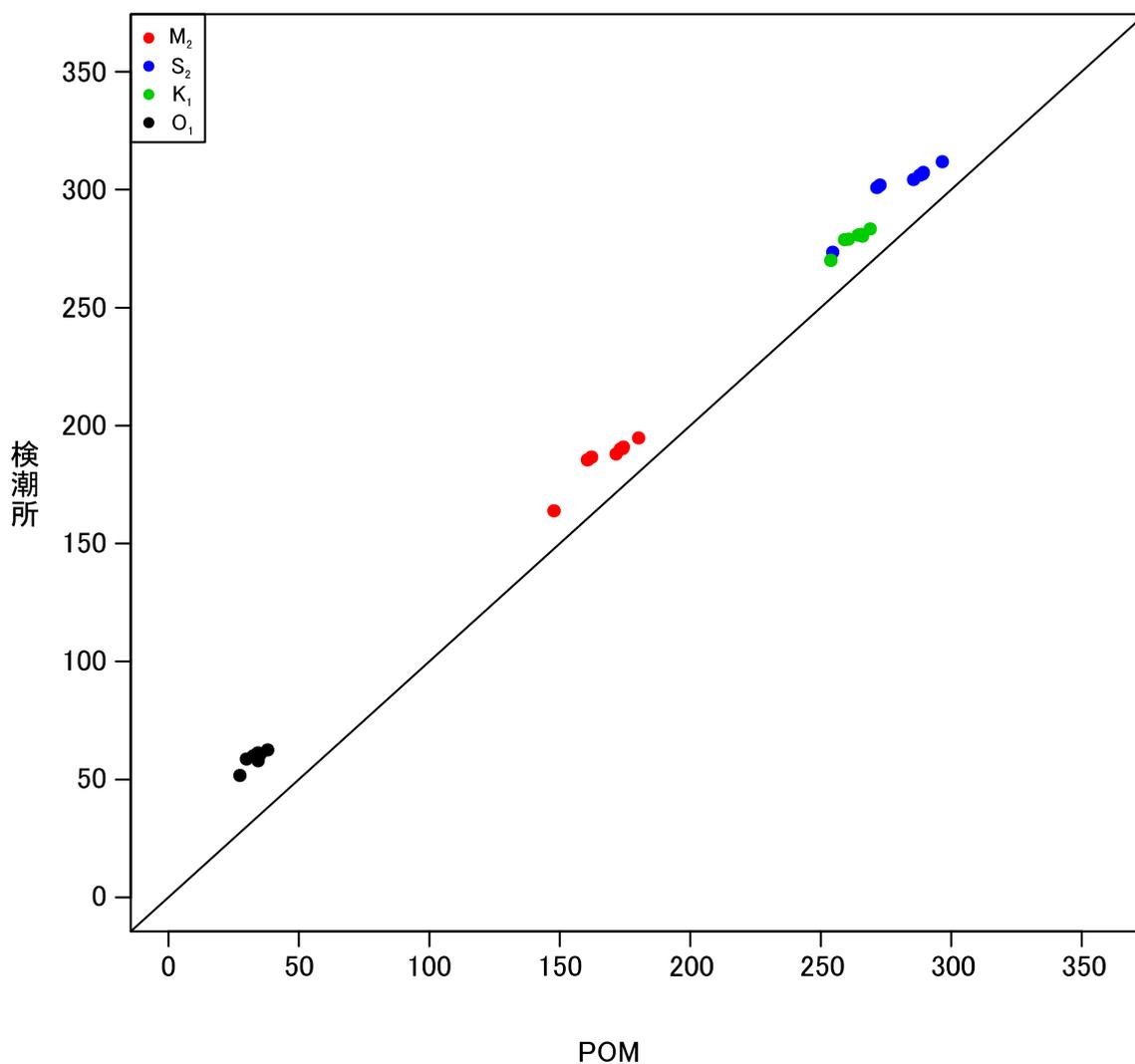


Fig. 4-13. 2009年10月における各検潮所の観測潮位とPOMによる計算潮位の主要4分潮の位相の対応. Fig.4-11で対応を確認した観測潮位と計算潮位のそれぞれを調和分解し、得られた位相(°)の対応を表す. 図中の対角線は切片0傾き1の直線であり、この直線上に近いほど精度が良いことを表す.

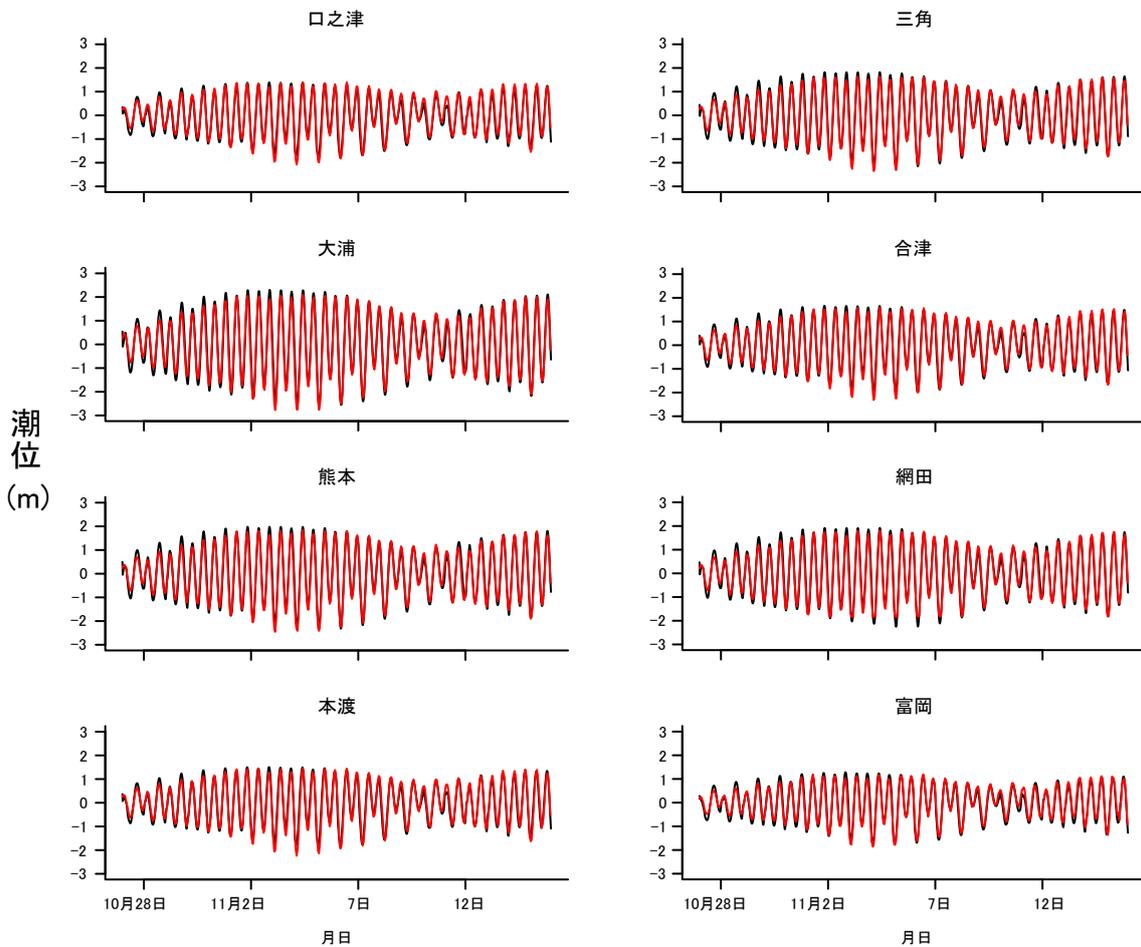


Fig. 4-14. 2009年11月の検潮所の観測潮位とPOMによる計算潮位の対応. 赤線—各検潮所の観測潮位を表す. 口之津・三角・大浦の潮位データはJODCより取得した. 合津・熊本・網田・本渡・富岡の潮位データは熊本県防災情報から取得した. この期間の河内の潮位データは欠側値があったため解析から除外した. 黒線—POMに入力した海底地形上において各検潮所の位置に対応する地点の計算潮位を表す.

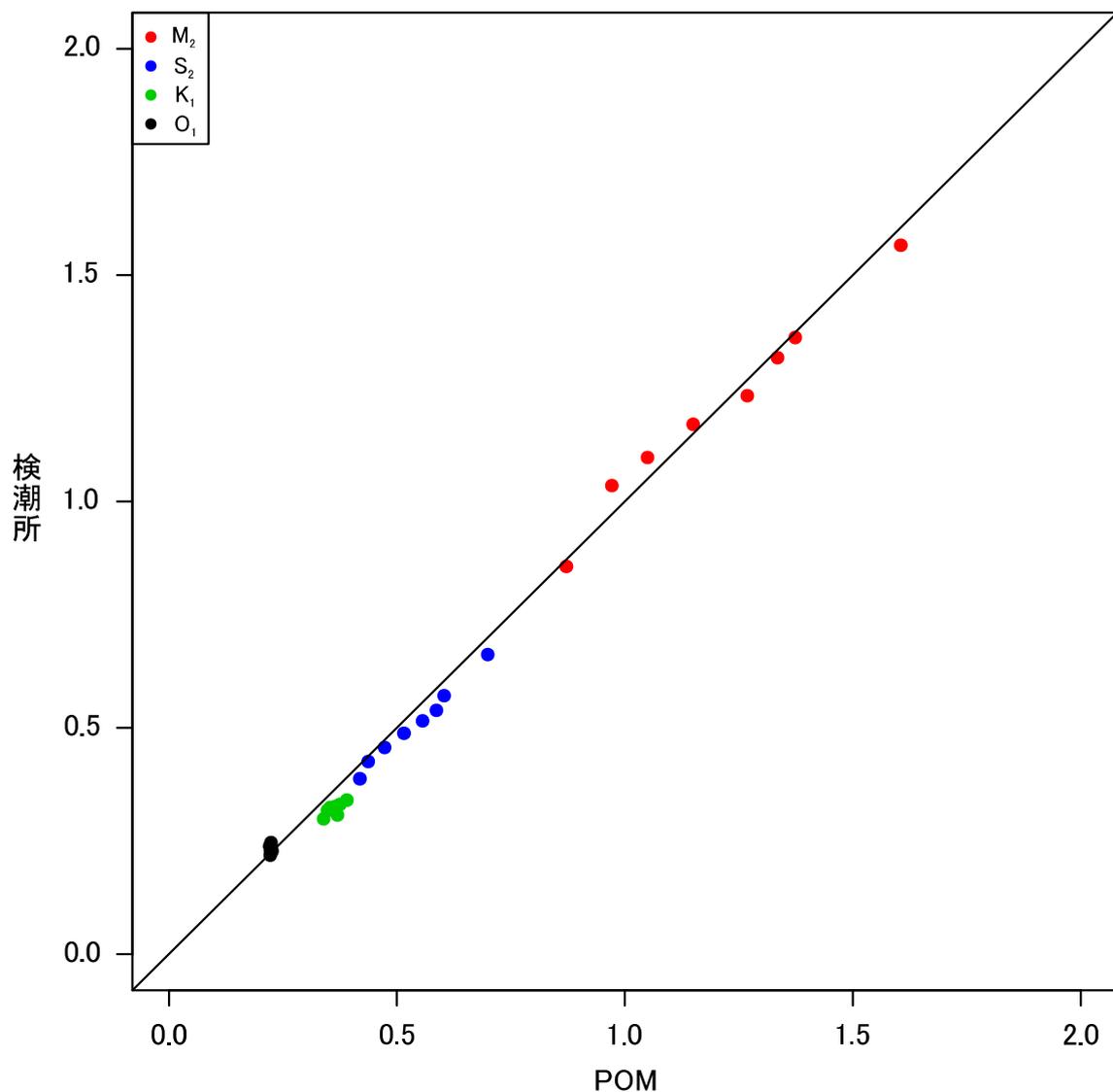


Fig. 4-15. 2009年11月における各検潮所の観測潮位とPOMによる計算潮位の主要4分潮の振幅の対応. Fig.4-14で対応を確認した観測潮位と計算潮位のそれぞれを調和分解し、得られた振幅(m)の対応を表す. 図中の対角線は切片0傾き1の直線であり、この直線上に近いほど精度が良いことを表す.

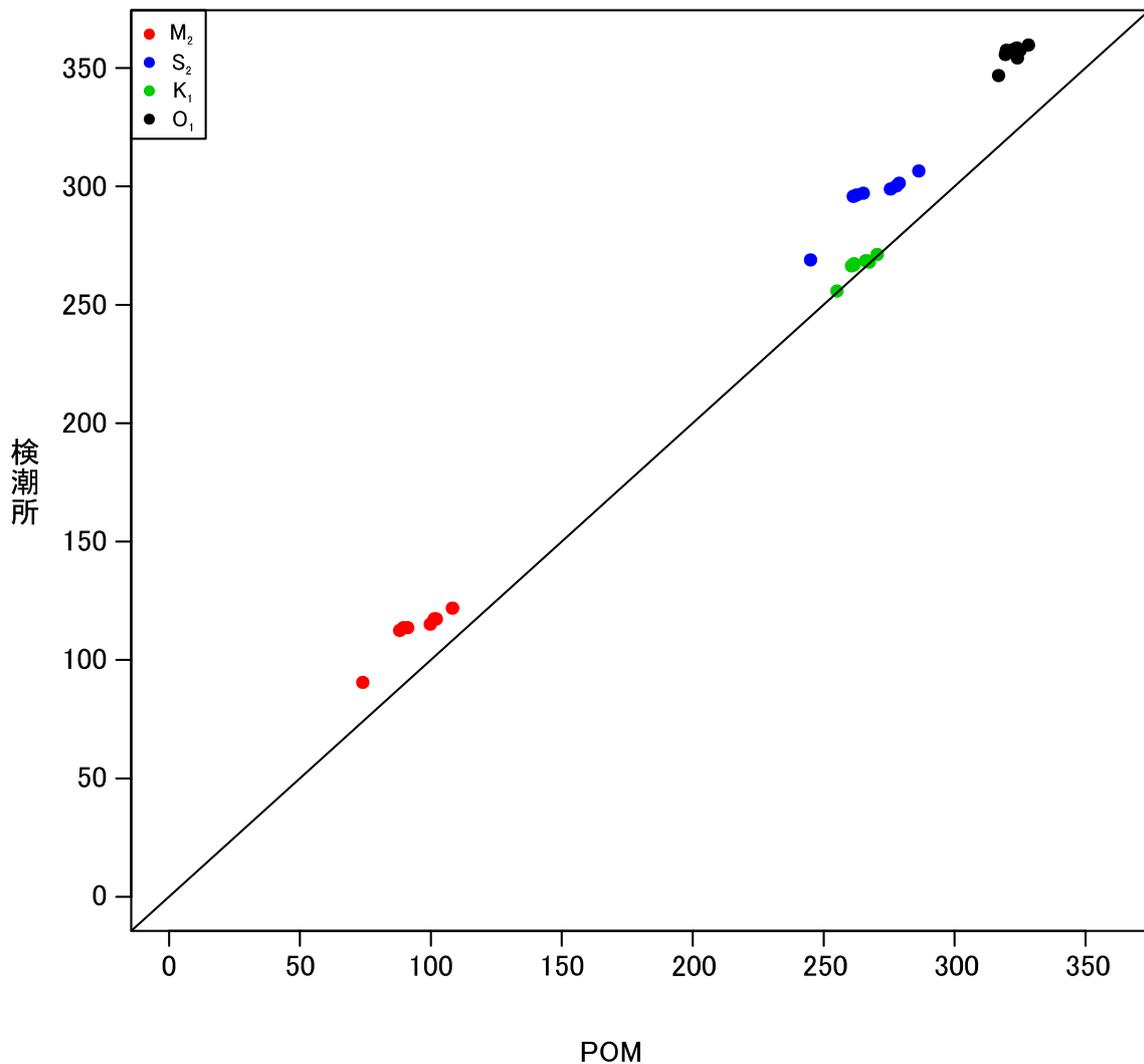


Fig. 4-16. 2009年11月における各検潮所の観測潮位とPOMによる計算潮位の主要4分潮の位相の対応. Fig.4-14で対応を確認した観測潮位と計算潮位のそれぞれを調和分解し、得られた位相(°)の対応を表す. 図中の対角線は切片0傾き1の直線であり、この直線上に近いほど精度が良いことを表す.

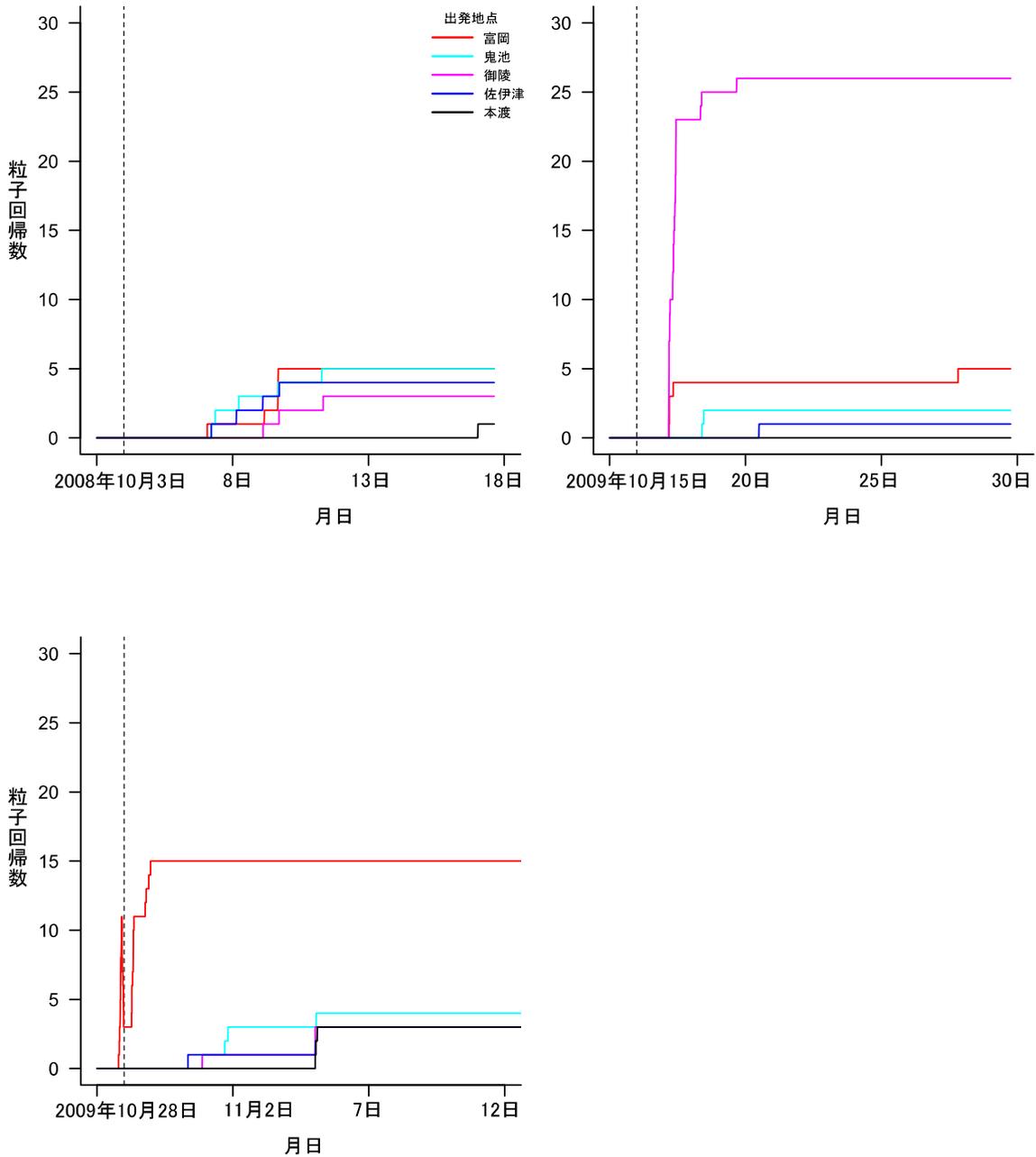


Fig. 4-17. 富岡干潟範囲内への粒子回帰率. 漂流ハガキ実験(玉置, 未発表)でハガキを放流した地点から粒子を移動させ、富岡湾干潟の海岸線から100 m沖までの範囲で粒子を計数した結果を表す. 各図の縦破線は粒子追跡計算開始から1日後である計数開始日を表す.

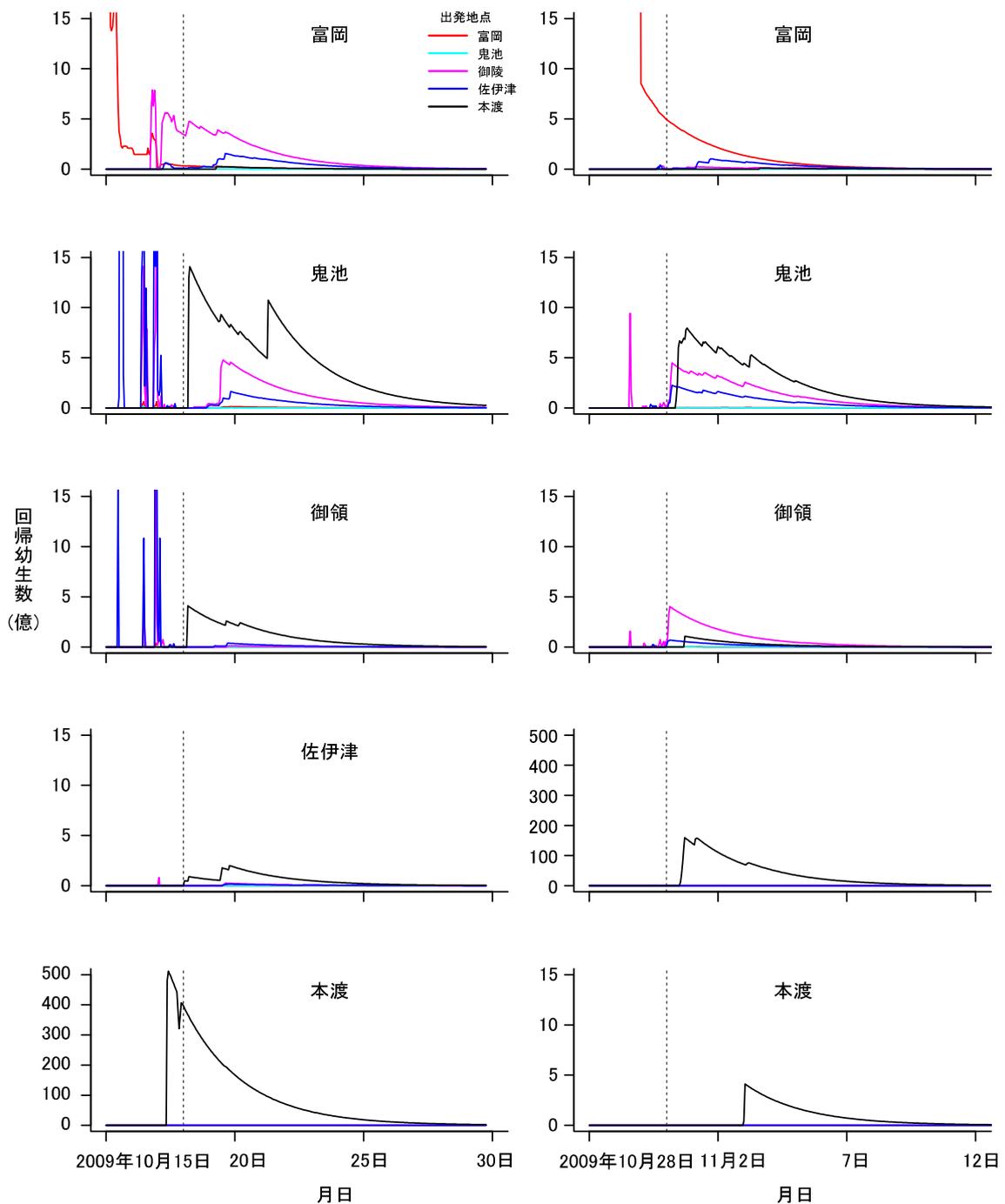


Fig. 4-18. 各干潟範囲内における回帰幼生数. 漂流ハガキ実験(玉置未発表)でハガキを放流した地点から粒子を移動させ、富岡・鬼池・御領・佐伊津・本渡干潟の海岸線から500 m 沖までの範囲で粒子を計数した結果を用いて、イボキサゴ幼生の生残率(Mandal et al., 2010)、初期配置粒子数(=1000)、各干潟の個体群サイズ(玉置未発表データ)、イボキサゴの平均殻幅における一腹卵数(=1737.39)から求めた幼生回帰数を表す. 各図の縦破線は粒子追跡計算開始から3日後である計数開始日を表す(4.2.3.2節参照).

2009年10月

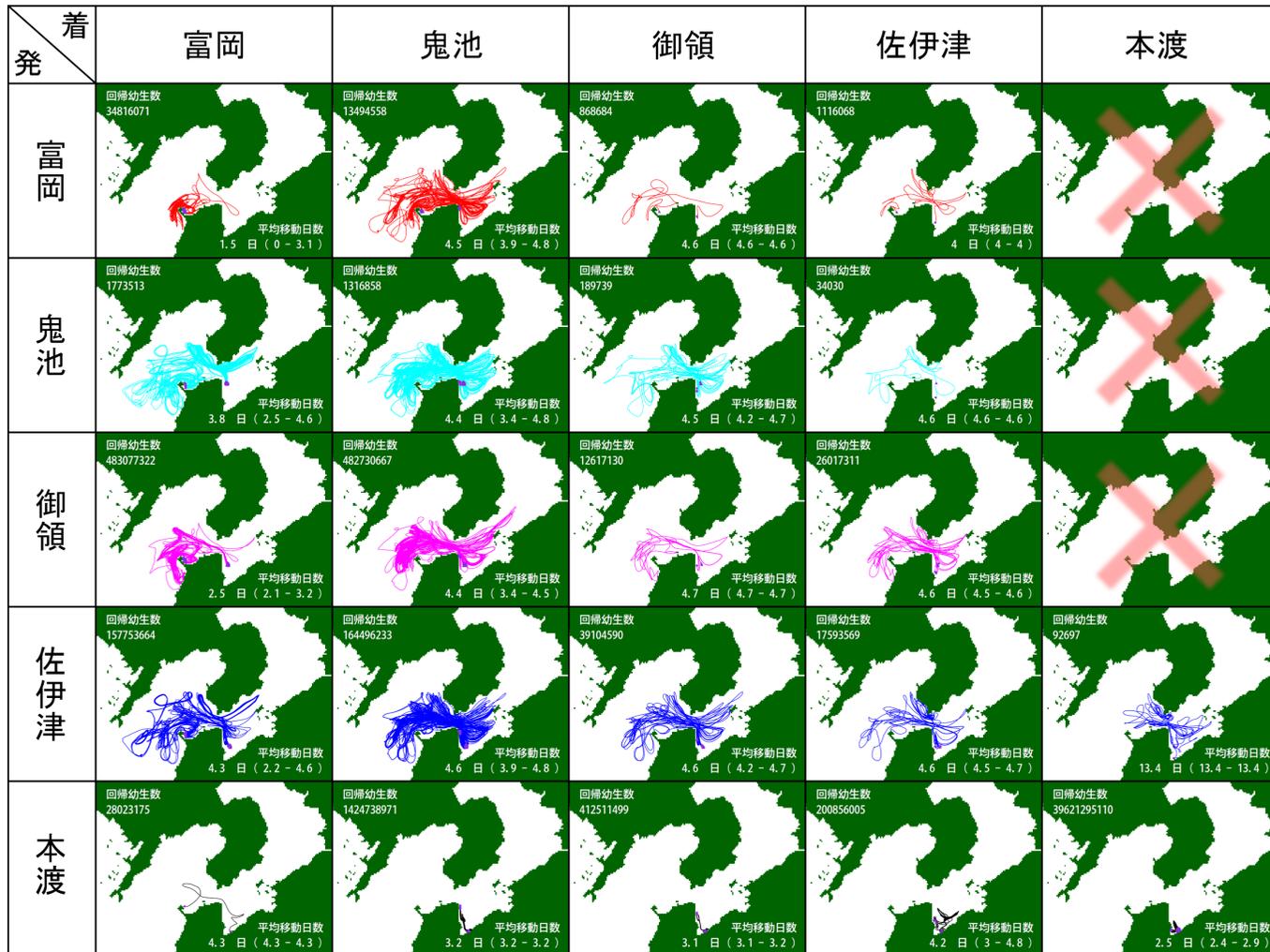


Fig. 4-19. 2009年10月における粒子の移動軌跡. 1列目と1行目の地名はそれぞれ粒子の出発地点と到着地点を表す. 各図中左上に示した幼生回帰数は到着地点の干潟で計数された粒子数から算出した値であり、計算期間中の最大値を表す. 各図中右下に示した日数は発着地点間の平均移動日数であり、括弧内は最小値-最大値を表す. 図中紫色の点は発着地を表す. 図中×印は発着地点間での幼生の移動がなかったことを表す.

2009年11月

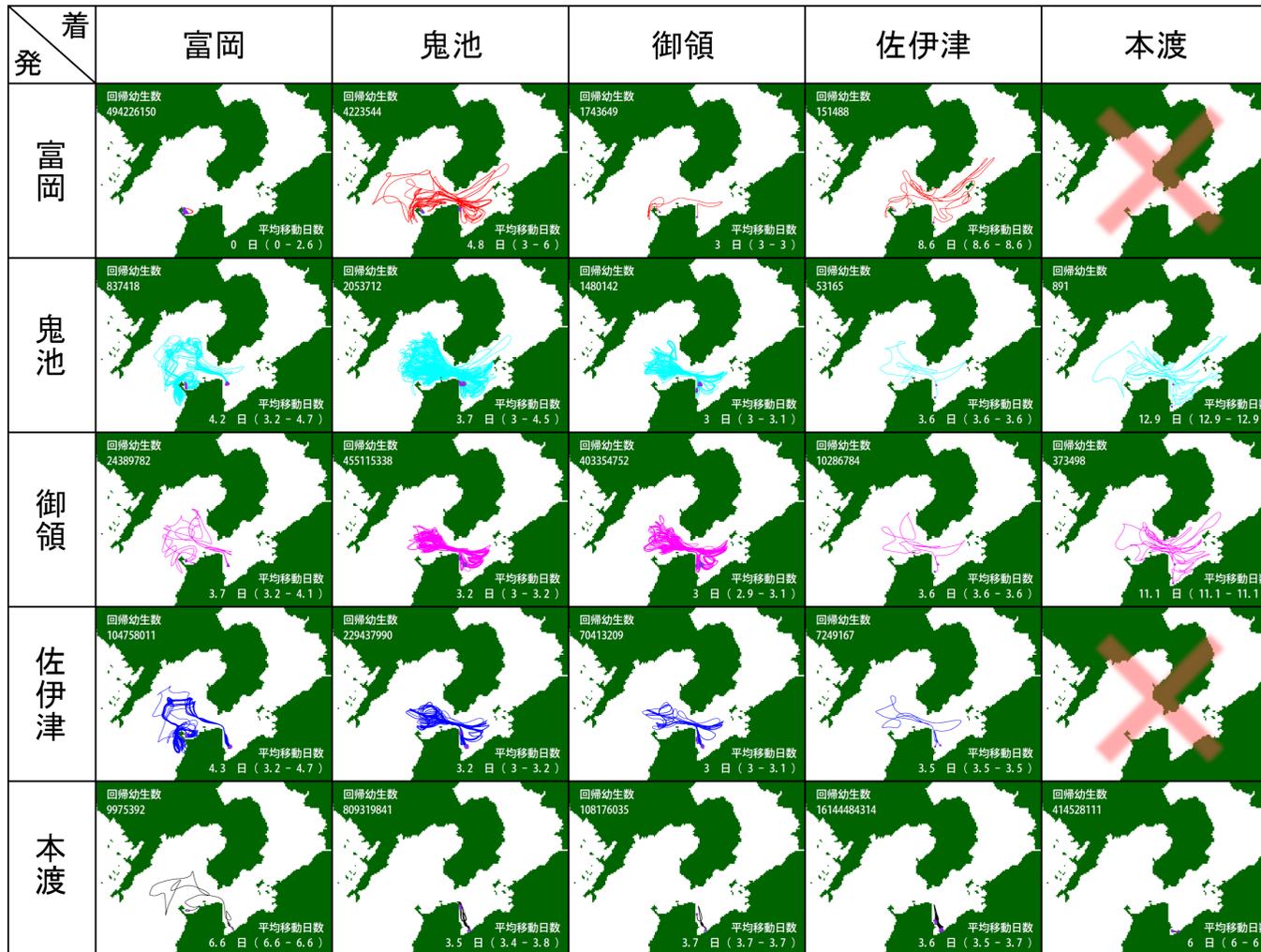


Fig. 4-20. 2009年11月における粒子の移動軌跡. 1列目と1行目の地名はそれぞれ粒子の出発地点と到着地点を表す. 各図中左上に示した幼生回帰数は到着地点の干潟で計数された粒子数から算出した値であり、計算期間中の最大値を表す. 各図中右下に示した日数は発着地点間の平均移動日数であり、括弧内は最小値-最大値を表す. 図中紫色の点は発着地を表す. 図中×印は発着地点間での幼生の移動がなかったことを表す.

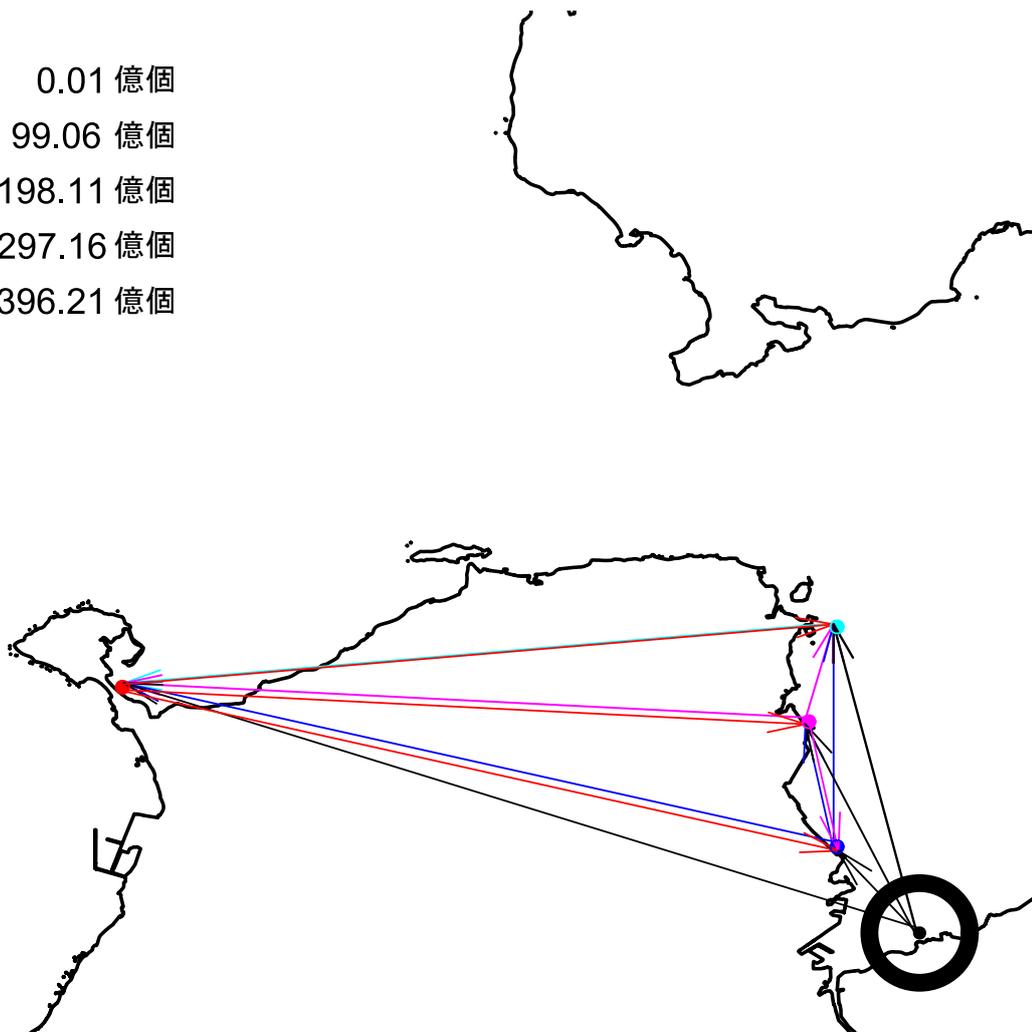


Fig. 4-21. 2009年10月における粒子の出発地点と到着地点. 矢印の向きは幼生の移動の方向を表し、線の太さは幼生の量を表す. 干潟の地点を中心とした丸印は自己回帰を表す.

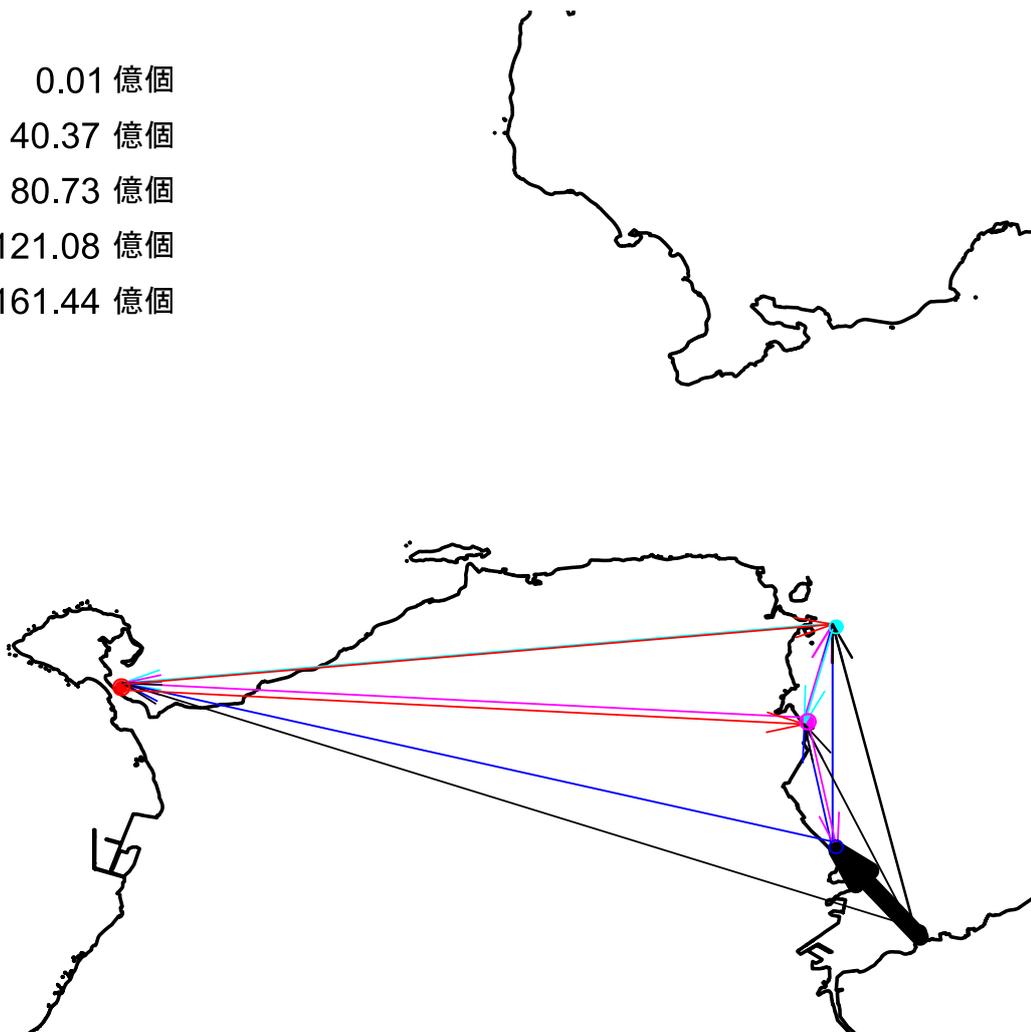


Fig. 4-22. 2009年11月における粒子の出発地点と到着地点. 矢印の向きは幼生の移動の方向を表し、線の太さは幼生の量を表す. 干潟の地点を中心とした丸印は自己回帰を表す.

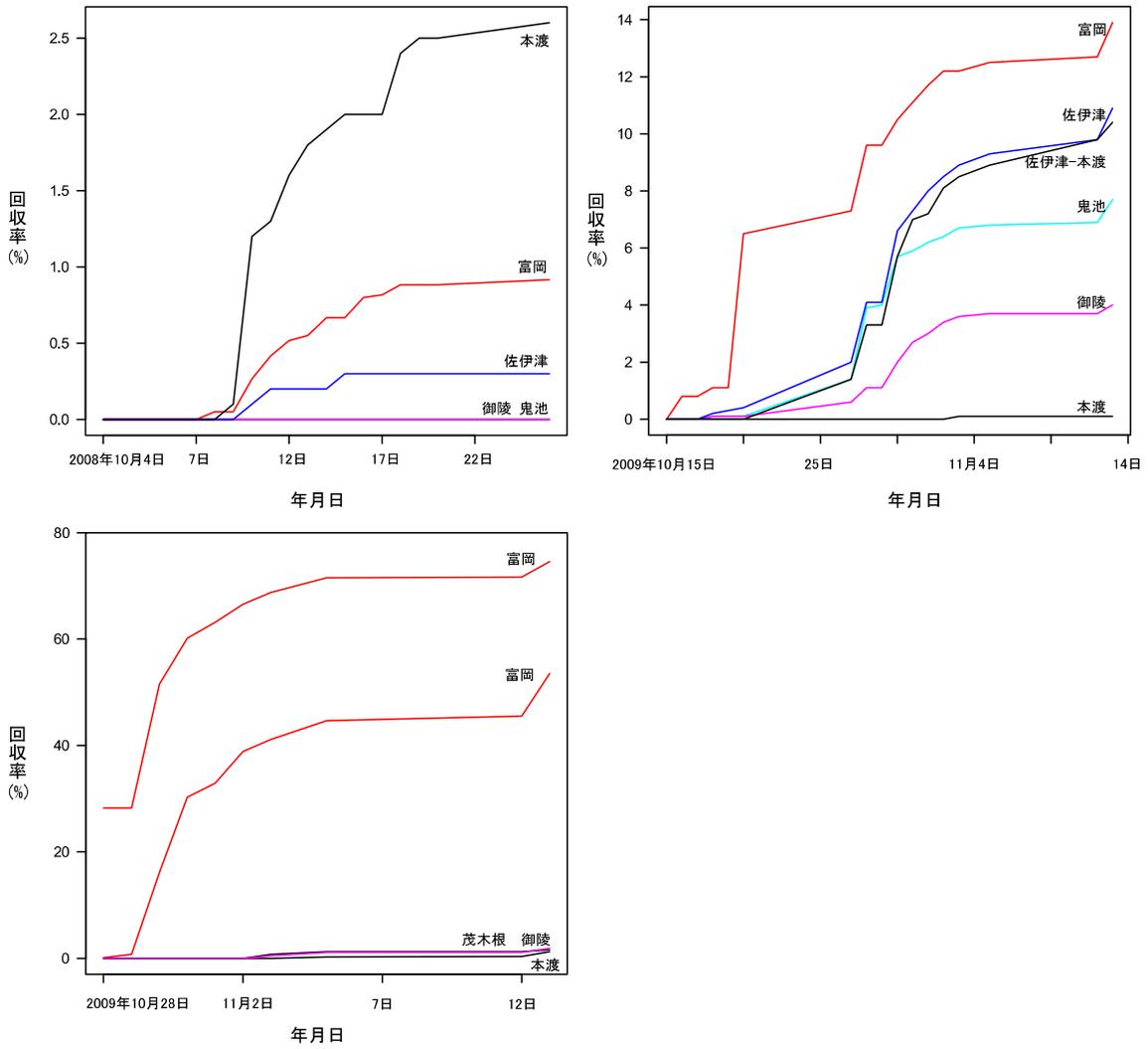


Fig. 4-23. 2008年および2009年の漂流ハガキ実験(玉置, 未発表).

2009-10-31 11:40:00

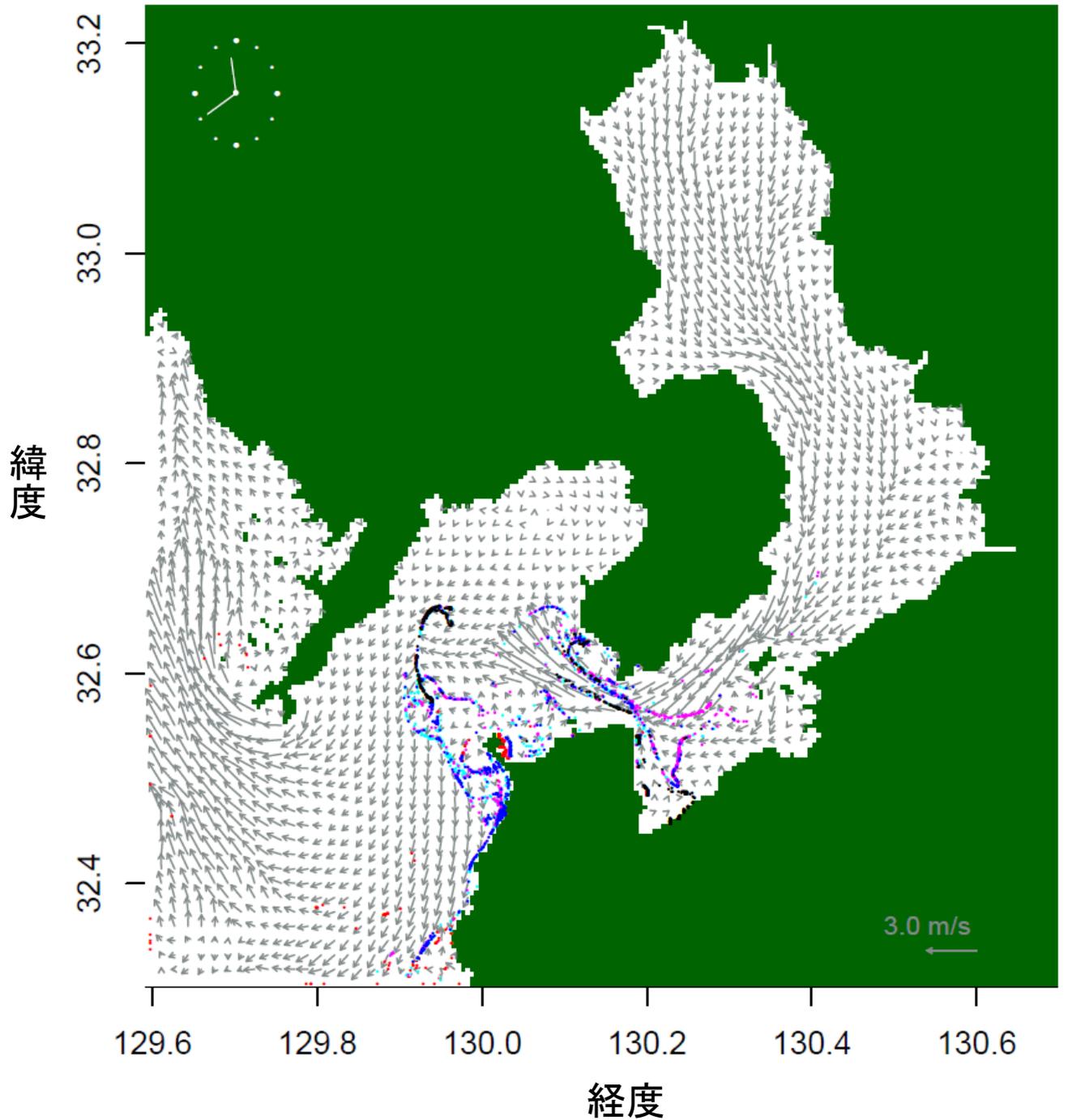


Fig. 4-24. 2009年10月の粒子追跡のスナップショット. 計算領域西側境界に到達した粒子を表す. 計算開始後から3.4日目で境界への到達が確認された.

2009-10-18 13:45:00

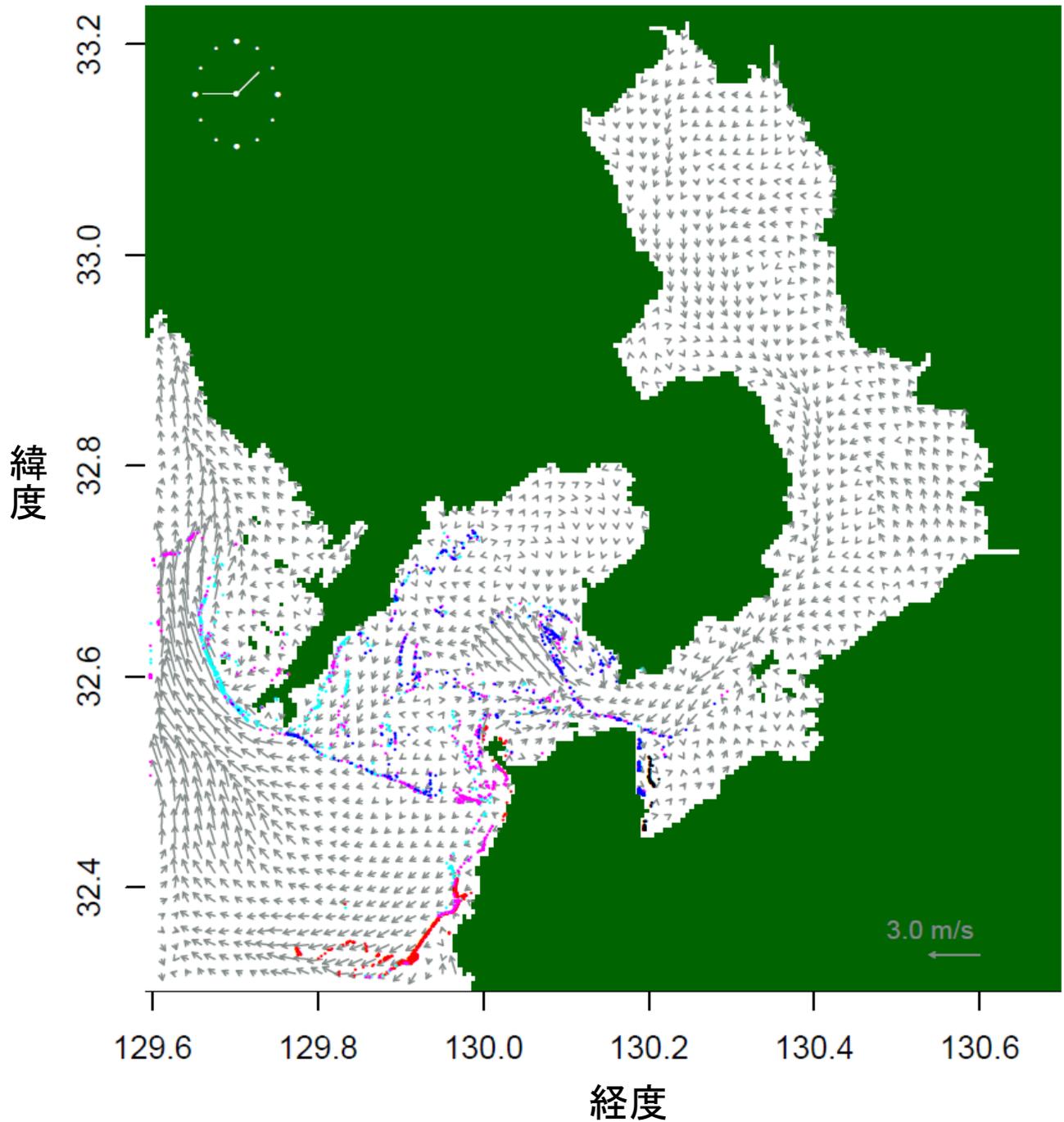


Fig. 4-25. 2009年11月の粒子追跡のスナップショット. 計算領域西側境界に到達した粒子を表す. 計算開始後から3.4日目で境界への到達が確認された.

第5章 結論

本研究を通して、以下に示すように生態系の保全を計画・実行するうえで重要な3点が明らかになった。それは、(1)白川河口干潟に生息するハマグリ
の繁殖期と成熟殻長、(2)白川河口干潟に生息するシオフキにおいて個体群
を維持するコホート、(3)富岡湾干潟のイボキサゴ復活の経路と幼生による局
所個体群の連結性である。この3点から、次の重要事項が導かれる。それは
第1章で触れた「有用種の禁漁期の設定」、「保全対象コホートの特定」、「幼
生を介した局所個体群の連結性を考慮した保全対策」である。

第2章では、白川河口干潟のハマグリ
の生殖腺を組織学的に観察すること
により繁殖期を判定し、禁漁期と禁漁サイズについての提言を行った。これ
により、ハマグリ
の個体群が維持されることが期待できる。このほかにも第
2章では、成熟殻長と繁殖期が特定されたことにより、適切な漁獲サイズと
禁漁区の設定ができるようになったことも述べた。しかしここで期待できる
ことは漁獲圧の抑制による個体群の維持であり、漁獲対象でない個体群に
対しては有効な手段とはいえない。

そこで第3章では漁獲対象ではなく、そのうえ現存量が増加しているシオ
フキに着目し、その個体群動態を明らかにした。白川河口干潟のシオフキ個
体群は、毎年台風と豪雨により大量斃死を起こしていた。しかし、そのよう
な不利な環境でも夏季加入群の一部のコホートは毎年生残し、融合コホー
トを形成して繁殖していた。このグループが持つ生態学的な価値は大きい。
なぜなら、保全を実施するためのコストを考えると、自然に斃死してしまう
個体を含めた保全を実施するより、生残の可能性が高く、なおかつ繁殖に大
きく貢献し、個体群を維持するグループに対して保全施策を実施する方が

効率もよく、さらに個体群全体の保全も期待できるからである。すなわち、白川河口干潟のシオフキの冬季加入群に対して保全を行っても意味はないが、夏季加入群と融合コホートに対して保全対策を施すことについては個体群全体の保護に繋がるという期待が持てる。例えば白川河口干潟のシオフキの保全を考えるとすれば、融合コホートを形成しうる夏季加入群が河川からの濁水流入で死滅していたことから、立てるべき対策は砂防であろう。決して安直な考えではなく、生態学の原理・原則に基づいた保全対策が必要であり (例えば、Foley et al., 2010; Katsanevakis et al., 2011)、そこには「保全対象コホートの特定」による保全の効率化が含まれていることが望ましい。

しかしながら、自然環境下では局所個体群の絶滅が起こることがある (例えば、Tamaki, 1994; Barber et al., 2002)。第4章では、一時絶滅に至った富岡湾干潟のイボキサゴ個体群の復活過程と幼生の連結性に着目し、復活に関わった供給源と中継地、および外海との結節点となる干潟の存在を明らかにした。そして、その全てが保全対象にすべきであると考えられた。なぜなら、供給源としての本渡と中継地としての佐伊津・御領の存在が、富岡の個体群を復活させたからである。また、地理的に離れた局所個体群間の連結性や個体の交換は、生態学的範囲の広がりや進化的プロセス、個体群の補充、攪乱からの回復、遺伝的多様性の維持、環境変動に直面した種の存続にとって必要であり (Foley et al., 2010)、これは本研究でいうと、外海との結節点である富岡・鬼池がその役割を担っていると考えられるからである。以上のことから、個体群の連結性を考慮した保全を計画・実施する場合、対象海域の海流、局所個体群の連結の範囲、幼生の移動に要する時間、幼生の供給源、中継地、他の海域との結節点を把握し、その全てを保全対象にするという景観レベルの保全を実施すべきであることを提言する。

謝辞

本研究を実施するにあたり、終始、懇切丁寧なご指導をいただき、本論文の御校閲を賜った長崎大学大学院水産・環境科学総合研究科教授 玉置昭夫博士に深甚なる謝意を表します。また本稿をご高閲下さり、有益なご助言をいただいた同教授 橋本惇博士、鈴木利一博士に厚く御礼申し上げます。九州大学応用力学研究所 柳 哲雄博士には本研究を遂行するにあたり海洋物理学の理論をご指導いただきました。海洋プランニング株式会社 藤家亘博士には **Princeton Ocean Model** の実行と粒子追跡モデルの作成にあたり多大なご助言をいただきました。独立行政法人国際農林水産業研究センター 前野幸男博士・坂本達也博士・国立環境研究所 中村泰男博士には論文の投稿にあたり、御校閲いただくとともに有益なご助言をいただきました。熊本大学大学院自然科学研究科教授 山田文彦博士には貴重な波高データをご提供いただきました。広島工業大学環境学部地球環境学科 田中健路博士には **Princeton Ocean Model** の実行にあたり懇切丁寧なご指導をいただきました。長崎県総合水産試験場 水田浩二博士には五島灘の長期環境観測データをご提供いただきました。ここに深甚なる感謝の意を表します。

引用文献

- Ahn, I.Y. and Choi, J.W. (1998). Macrobenthic communities impacted by anthropogenic activities in an intertidal sand flat on the West Coast (Yellow Sea) of Korea. *Marine Pollution Bulletin*, 36(10): 808–817.
- 相澤 康, 滝口直之 (1999). MS-Excel を用いたサイズ度数分布から年齢組成を推定する方法の検討. *水産海洋研究*, 63(4): 205–214.
- Armsworth, P.R. (2002). Recruitment limitation, population regulation, and larval connectivity in reef fish metapopulations. *Ecology*, 83(4): 1092–1104.
- Aswani, S. and Hamilton, R.J. (2004). Integrating indigenous ecological knowledge and customary sea tenure with marine and social science for conservation of bumphead parrotfish (*Bombometopon muricatum*) in the Roviana Lagoon, Solomon Islands. *Environmental Conservation*, 31(1): 69–83.
- Ayata, S.D., Lazure, P., and Thiébaud, É. (2010). How does the connectivity between populations mediate range limits of marine invertebrates? A case study of larval dispersal between the Bay of Biscay and the English Channel (North-East Atlantic). *Progress in Oceanography*, 87(1): 18–36.
- Barber, P.H., Moosa, M.K., and Palumbi, S.R. (2002). Rapid recovery of genetic diversity of stomatopod populations on Krakatau: temporal and spatial scales of marine larval dispersal. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1500): 1591–1597.

- Bivand, Roger S., Pebesma, Edzer J., and Gomez-Rubio, Virgilio (2008). Applied spatial data analysis with R. Springer, NY. <http://www.asdar-book.org/>.
- Bode, M., Bode, L., and Armsworth, P.R. (2006). Larval dispersal reveals regional sources and sinks in the Great Barrier Reef. *Marine Ecology Progress Series*, 308: 17–25.
- Bowring, B.R. (1996). Total inverse solutions for the geodesic and great elliptic. *Survey Review*, 33(261): 461–476.
- Bozdogan, H. (1987). Model selection and Akaike's information criterion (AIC): The general theory and its analytical extensions. *Psychometrika*, 52(3): 345–370.
- Chang, S.D. and Chin, P. (1978). Effects of suspended silt and clay on the mortality of some species of bivalves. *Bulletion Korean Fisheries Society*, 11(4): 227–231 (in Korean with English abstract).
- Christensen, N.L., Bartuska, A.M., Brown, J.H., Carpenter, S., D'Antonio, C., Francis, R., Franklin, J.F., MacMahon, J.A., Noss, R.F., Parsons, D.J., Peterson, C.H., Turner, M.G., and Woodmansee, R.G. (1996). The report of the ecological society of America committee on the scientific basis for ecosystem management. *Ecological Applications*, 6(3): 665–691.
- Chung, E.Y., Kim, S.Y., and Lee, T.Y. (1988). A study on sexual maturation of *Mactra veneriformis* Reeve. *The Korean Journal Malacology*, 4: 30–40.
- Chung, E.Y. and Ryou, D.K. (2000). Gametogenesis and sexual maturation of the surf clam *Mactra veneriformis* on the west coast of Korea. *Malacologia*, 42(1–2): 149–164.
- Debenay, J.P., Tack, D.L., Ba, M., and Sy, I. (1994). Environmental conditions, growth and production of *Anadara senilis* (Linnaeus, 1758) in a Senegal lagoon. *Journal of Molluscan Studies*, 60(2): 113–121.

- Drew, J.A. (2005). Use of traditional ecological knowledge in marine conservation. *Conservation Biology*, 19(4): 1286–1293.
- Flach, E. and Tamaki, A. (2001). Competitive bioturbators on intertidal sand flat in the European Wadden and Ariake Sound in Japan. *Ecological Studies: Ecological Comparisons of Sedimentary Shores*, 151: 149–171.
- Foley, M.M., Halpern, B.S., Micheli, F., Armsby, M.H., Caldwell, M.R., Crain, C.M., Prahler, E., Rohr, N., Sivas, D., Beck, M.W., Carr, M.H., Crowder, L.B., Duffy, J. E., Hacker, S.D., McLeod, K.L., Palumbi, S.R., Peterson, C.H., Regan, H.M., Ruckelshaus, M.H., Sandifer, P.A., and Steneck, R.S. (2010). Guiding ecological principles for marine spatial planning. *Marine Policy*, 34(5): 955–966.
- Halpern, B.S., Walbridge, S., Selkoe, K.A., Kappel, C.V., Micheli, F., D'Agrosa, C., Bruno, J.F., Casey, K.S., Ebert, C., Fox, H.E., Fujita, R., Heinemann, D., Lenihan, H.S., Madin, E.M.P., Perry, M.T., Selig, E.R., Spalding, M., Steneck, R., and Watson, R. (2008). A global map of human impact on marine ecosystems. *Science*, 319(5865): 948–952.
- Han, E.T. and Chai, J.Y. (2008). *Macra veneriformis*, an intertidal clam, as a new second intermediate host for *Acanthoparyphium marilae* (Digenea: Echinostomatidae). *The Korean Journal of Parasitology*, 46(2): 101–104.
- Hastings, A. and Botsford, L.W. (2006). Persistence of spatial populations depends on returning home. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(15): 6067–6072.
- Hiemstra, P.H., Pebesma, E.J., Twenhöfel, C.J.W., and Heuvelink, G. (2009). Real-time automatic interpolation of ambient gamma dose rates from the Dutch radioactivity monitoring network. *Computers & Geosciences*, 35(8): 1711–1721.

- Higano, J. (2004). Influence of environmental changes in tidal flat on the filtration and respiration of bivalve mollusks. *Bulletin of Fisheries Research Agency, Supplement*, 1: 33–40.
- Hiwatari, T., Kohata, K., and Iijima, A. (2002). Nitrogen budget of the bivalve *Macra veneriformis*, and its significance in benthic—pelagic systems in the Sanbanse area of Tokyo Bay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 55(2): 299–308.
- Hou, L., Lü, H., Zou, X., Bi, X., Yan, D., and He, C. (2006). Genetic characterizations of *Macra veneriformis* (Bivalve) along the Chinese coast using ISSR-PCR markers. *Aquaculture*, 261(3): 865–871.
- Hur, Y.B., Bae, J.H., and Hur, S.B. (2005). Comparison of development and larval growth of four venerid clams. *Journal of the World Aquaculture Society*, 36(2): 179–187.
- 井口正男 (1975). 漂砂と流砂の水理学. 古今書院, 東京, 290pp.
- 岩田清二 (1948). カリウム鹽注射によるシオフキの放卵放精現象. 日本水産学会誌, 13(5): 188–192.
- James, M.K., Armsworth, P.R., Mason, L.B., and Bode, L. (2002). The structure of reef fish metapopulations: modelling larval dispersal and retention patterns. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1505): 2079–2086.
- 環境省 (2011). 海洋生物多様性保全戦略. 環境省, 東京, 44pp.
- Kasai, A., Horie, H., and Sakamoto, W. (2004). Selection of food sources by *Ruditapes philippinarum* and *Macra veneriformis* (Bivalva: Mollusca) determined from stable isotope analysis. *Fisheries Science*, 70(1): 11–20.
- Katsanevakis, S., Stelzenmüller, V., South, A., Sørensen, T.K., Jones, P.J.S., Kerr, S., Badalamenti, F., Anagnostou, C., Breen, P., Chust, G., D’Anna, G., Duijn, M., Filatova,

T., Fiorentino, F., Hulsman, H., Johnson, K., Karageorgis, A.P., Kröncke, I., Mirto, S., Pipitone, C., Portelli, S., Qiu, W., Reiss, H., Sakellariou, D., Salomidi, M., van Hoof, L., Vassilopoulou, V., Fernández, T.V., Vöge, S., Weber, A., Zenetos, A., and ter Hofstede, R. (2011). Ecosystem-based marine spatial management: review of concepts, policies, tools, and critical issues. *Ocean & Coastal Management*, 54(11): 807–820.

一石 賢 (2002). 道具としての物理数学. 日本実業出版社, 東京, 289pp.

Kim, Y.H. and Ryou, D.K. (1991). Study on the growth of *Macra veneriformis* Reeve in the coast of Kunsan. *Bulletin of Fisheries Science Institute, Kunsan National Fisheries Junior College Fisheries Science Institute*, 25: 41–47 (in Korean with English abstract).

古賀庸憲, 佐竹 潔, 矢部 徹 (2005). マクロベントス相における種の豊富さ, 現存量, 多様度指数, 絶滅危惧種を用いた干潟の評価. 保全生態学研究, 10(1): 35–45.

近藤洋史, 池田浩一, 小泉 透, 今田盛生, 吉田茂二郎 (2003). 補間法を応用したニホンジカ生息密度ポテンシャルの分布様式の検討. 九州森林研究, 56: 109–112.

Lohrer, A.M., Thrush, S.F., Hewitt, J.E., Berkenbusch, K., Ahrens, M., and Cummings, V.J. (2004). Terrestrially derived sediment: response of marine macrobenthic communities to thin terrigenous deposits. *Marine Ecology Progress Series*, 273: 121–138.

前川英樹 (2007). 白川河口干潟における二枚貝3種定生期初期の時空間分布構造. 長崎大学大学院修士論文.

Mandal, S., Tamaki, A., Ohashi, S., Takeuchi, S., Agata, Y., Takahara, Y., Harada, K., and Yamada, F. (2010). How newly recruited cohorts are formed in the trochid gastropod

- population (*Umbonium moniliferum*) on an intertidal sandfla in western Kyushu, Japan. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 389(1): 18–37.
- 松石 隆, 斎藤和敬, 菅野泰次 (1995). アワビの成長曲線について. 北海道大學水産學部研究彙報, 46(3): 53–62.
- Matsumoto, K., Takanezawa, T., and Ooe, M. (2000). Ocean tide models developed by assimilating TOPEX/POSEIDON altimeter data into hydrodynamical model: a global model and a regional model around Japan. *Journal of Oceanography*, 56(5): 567–581.
- Mellor, G.L. (1996). Introduction to physical oceanography. American Institute of Physics, Woodbury, New York, 260pp.
- Mellor, G.L. (2004). Users guide for a three dimensional, primitive equation, numerical ocean model. Program in Atmospheric and Oceanic Sciences, Princeton University, Princeton, 56pp.
- 水田浩二, 平野慶二, 日向野純也, 玉置昭夫 (2011). 台風が諫早湾小長井町地先の造成アサリ漁場に及ぼした影響. 水産増殖, 59(1): 75–88.
- Nakamura, Y., Hashizume, K., Koyama, K., and Tamaki, A. (2005). Effects of salinity on sand burrowing activity, feeding and growth of the clams *Macra veneriformis*, *Ruditapes philippinarum* and *Meretrix lusoria*. *Journal of Shellfish Research*, 24(4): 1053–1059.
- Nanbu, R., Yokoyama, E., Mizuno, T., and Sekiguchi, H. (2005). Spatio-temporal variations in density of different life stages of a brackish water clam *Corbicula japonica* in the Kiso estuaries, central Japan. *Journal of Shellfish Research*, 24(4): 1067–1078.
- 南部亮元, 水野知己, 川上貴史, 久保田 薫, 関口秀夫 (2006). 木曾三川感潮域における二枚貝浮遊幼生の着底場所および着底時期. 日本水産学会誌, 72(4): 681–694.

西村鷹明(2002). 物理数学の道具箱. 講談社, 東京, 228pp.

岡田正実(1987). 潮汐の予報. 和達清夫(編), 海洋大事典, 東京堂出版, 東京, 589pp.

奥谷喬司, 窪寺恒己, 黒住耐二, 齋藤 寛, 佐々木猛智, 土田英治, 土屋光太郎, 長谷川和範, 濱谷 巖, 速水 格, 堀 成夫, 松隈 明(2000). 日本近海産貝類図鑑. 東海大学出版会, 東京, 1173pp.

Pebesma, Edzer J. and Bivand, Roger S. (2005). Classes and methods for spatial data in R. *R News*, 5(2): 9–13. <http://CRAN.R-project.org/doc/Rnews/>.

Planes, S., Jones, G.P., and Thorrold, S.R. (2009). Larval dispersal connects fish populations in a network of marine protected areas. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(14): 5693–5697.

熊本県のり研究所(1983). 昭和57年度特定研究開発促進事業. 貝類(ハマグリ)の資源培養技術開発研究報告書.

R Development Core Team (2012). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, <http://www.R-project.org/>.

Richardson, C.A. (1987). Microgrowth patterns in the shell of the Malaysian cockle *Anadara granosa* (L.) and their use in age determination. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 111(1): 77–98.

Ryou, D.K. (1997). Studies on the population dynamics of surf clam, *Macra veneriformis* Reeve (Bivalvia) in the coast of Kunsan, Korea II. Production. *The Korean Journal Malacology*, 13: 193–201 (in Korean with English abstract).

Ryou, D.K. and Chung, S.C. (1995). Settlement and recruitment of *Macra veneriformis* R.

around the inshore of Kunsan, Korea. *Bulletion Korean Fisheries Society*, 28: 667–676 (in Korean with English abstract).

Saenz-Agudelo, P., Jones, G.P., Thorrold, S.R., and Planes, S. (2012). Patterns and persistence of larval retention and connectivity in a marine fish metapopulation. *Molecular Ecology*, 21: 4695–4705.

白石 淳 (2006). 北部九州産シオフキガイ (*Mactra veneriformis*) の筋肉部分, 内臓部分と外套膜・鰓部分の一般成分の周年変化. 福岡女子大学人間環境学部紀要, 37: 21–28.

signal developers (2011). signal: Signal processing. <http://r-forge.r-project.org/projects/signal/>.

瀧 庸 (1949). ハマグリ産卵期の研究 I. 昭和 22 年東京灣に於けるハマグリ産卵期. 日本水産学会誌, 15(9): 479–486.

Tamaki, A. (1994). Extinction of the trochid gastropod, *Umbonium (Suchium) moniliferum* (Lamarck), and associated species on an intertidal sandflat *Researches on Population Ecology*, 36(2): 225–236.

玉置 昭夫 (2004). ベントスに関すること—とくにアサリ漁獲量激減に関連して. 水環境学会誌, 27(5): 301–306.

Tamaki, A., Nakaoka, A., Maekawa, H., and Yamada, F. (2008). Spatial partitioning between species of the phytoplankton-feeding guild on an estuarine intertidal sand flat and its implication on habitat carrying capacity. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 78(4): 727–738.

玉置 昭夫, 万田 敦昌, 大橋 智志, 浜口 昌巳 (2009). 橘湾および有明海灣口部の砂質干潟に生息するハルマンスナモグリ (十脚甲殻類スナモグリ科)・イボキサゴ (腹足類ニシキウズガイ科) 幼生の輸送. 沿岸海洋研究, 46(2): 119–126.

鳥羽光晴, 夏目 洋, 山川 紘 (1993). 東京湾船橋地先におけるアサリの生殖周期. 日本水産学会誌, 59(1): 15–22.

戸田盛和 (1989). ベクトル解析 (理工系の数学入門コース 3). 岩波書店, 東京, 237pp.

塚本秀史 (2004). コンピュータによる拡散方程式の演習. 有限会社公害研究対策センター, 東京, 140pp.

山田文彦, 柴田康晴, 原田翔太, 外村隆臣, 玉置昭夫, 尾原祐三 (2007a). 潮間帯干潟の土砂動態と底質環境調査への地上型3次元スキヤナーとX線CTの適用. 海岸工学論文集, 54: 1146–1150.

山田文彦, 坂西由弘, 山口龍太, 蒲原さやか, 穴井広和, 小林信久, 玉置昭夫, 多田彰秀 (2007b). 潮汐位相平均を用いた潮間帯上の底質輸送フラックスの時空間変動特性. 海岸工学論文集, 54: 626–630.

Yamada, F., Kobayashi, N., Sakanishi, Y., and Tamaki, A. (2009). Phase averaged suspended sediment fluxes on intertidal mudflats adjacent to river mouth. *Journal of Coastal Research*, 25: 350–358.

Yamada, F., Kobayashi, N., Shirakawa, Y., Watabe, Y., Sassa, S., and Tamaki, A. (2012). Effects of tide and river discharge on mud transport of intertidal flat. *Journal of Waterway, Port, Coastal, and Ocean Engineering*, 138: 172–180.

柳 哲雄 (1993). 海洋観測データの処理法. 恒星社厚生閣, 東京, 113pp.

Yokoyama, H., Tamaki, A., Koyama, K., Ishihi, Y., Shimoda, K., and Harada, K. (2005). Isotopic evidence for phytoplankton as a major food source for macrobenthos on an intertidal sandflat in Ariake Sound, Japan. *Marine Ecology Progress Series*, 304: 101–116.

坂本達也, 前野幸男, 松井繁明, 吉岡直樹, 渡辺康憲 (2005). タイラギの性成熟と各種組織におけるグリコーゲン量との関係. 水産増殖, 53(4): 397-404.