

東京湾のトリガイ資源に関する研究

田 永 軍

1992

東京湾のトリガイ資源に関する研究

(Studies on the Stock of the Cockle, Fulvia mutica(Reeve) in Tokyo Bay)

東京大学大学院農学系研究科水産学専攻

田 永軍

指導教官 東京大学教授

清水 誠

目 次

第1章 緒 言	1
1-1 はじめに	1
1-2 研究の背景	2
第2章 漁業と漁獲量変動	6
2-1 目的	6
2-2 資料と方法	7
2-3 結果と考察	8
2-3-1 漁業	8
2-3-2 漁獲量の経年変化	9
2-3-3 漁獲量の経月変化	11
2-3-4 考察	12
第3章 成長, 成熟と産卵期	27
3-1 目的	27
3-2 材料と方法	28
3-3 結果と考察	29
3-3-1 成長	29
3-3-2 成熟と産卵	31
3-3-3 考察	32
第4章 貝殻表面輪紋査定	53

4 - 1	目的	53
4 - 2	材料と方法	54
4 - 3	結果と考察	55
4 - 3 - 1	結果	55
4 - 3 - 2	考察	58

第5章 貝殻成長線解析・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 75

5 - 1	目的	75
5 - 2	材料と方法	78
5 - 2 - 1	貝殻構造と成長線	78
5 - 2 - 2	査定材料	79
5 - 2 - 3	標本作成法	80
5 - 2 - 4	成長線測定法	81
5 - 3	結果と考察	82
5 - 3 - 1	結果	83
5 - 3 - 2	考察	88

第6章 銘柄組成解析・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 132

6 - 1	目的	132
6 - 2	材料と方法	133
6 - 3	結果と考察	133
6 - 3 - 1	銘柄別の殻長分布	133
6 - 3 - 2	漁獲物の殻長組成	134
6 - 3 - 3	考察	134

第7章 資源量推定と資源診断・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 144

7 - 1	目的	144
7 - 2	方法	145

7 - 3	結果と考察	147
7 - 3 - 1	DeLury法	147
7 - 3 - 2	変形DeLury法	149
7 - 3 - 3	資源診断	150
7 - 3 - 4	考察	151
第8章	総合考察	163
8 - 1	成長, 成熟, 生残と環境要因	163
8 - 2	資源の構造と動態	165
8 - 3	問題点と今後の課題	166
	要約	168
	謝辞	173
	文献	174

第 1 章 緒 言

1 - 1 はじめに

トリガイ *Fulvia mutica* (Reeve) は軟体動物門(Phylum Mollusca), 二枚貝綱(Class Bivalvia), 異歯目(Order Heterodonta), ザルガイ科(Family Cardiidae) に属する二枚貝である(波部, 1975). 日本をはじめ, 韓国, 中国の沿岸域に広く分布する(吉田, 1940, 1953; 波部, 1975; Abbott and Dance, 1982; 王, 1988). 日本では北海道を除く各地の内湾, 内海の10~30mの砂泥質に多く生息している. 本種は比較的に大型な貝で, 特に東京湾, 三河湾, 宮津湾, 舞鶴湾, 栗田湾, 大阪湾, 七尾湾, 瀬戸内海沿岸海域, 周防灘海域, 長崎沿岸, 博多湾では漁獲対象資源としての経済価値が認められ, アサリ, バカガイと共に桁網漁業の重要種となっている.

一方, 年々の漁獲量変動が激しく, 量的変動が大きい種として知られている. Fig. 1.1 は各都道府県の農林水産統計年報(1960年以降)から集計した全国主要なトリガイ生産地の漁獲量の経年変化をまとめたものである. これを見ると, 愛知県(主に三河湾)は最も多く, 少ない年には1000トン以下であるが, 多い年には9000トン近い漁獲があった. 次に多いのは山口県(瀬戸内海沿岸)で, 多い年に約6000トンの漁獲が見られたが, 1960年代の半ばに崩壊し, 多くの年には1000トン以下である. 同じく瀬戸内海沿岸を漁場とする広島県は山口県とほぼ同じ傾向を示し, 1961年に5000トン近く漁獲が見られたが, 1960年代の半ばに崩壊し, その後回復したものの, ほとんどの年には100トンに満たず, 特に近年では10トンにも達しない状態が続いている. 香川県(瀬戸内海沿岸)は多い年に3000トン以上であるが, 採れない年には0近くである. また, 宮津湾と舞鶴湾及び栗田湾を漁場とする京都府では漁獲量が0~200トンの範囲で変動している. また, 東京湾を漁場とする神奈川県と千葉県では漁獲量がそれぞれおよそ0~240トン及び0.7~4900トンの範囲で変動している(第2章でさらに詳しく述べる). このよ

うに、生産海域を問わず、トリガイは漁獲量の年変動が大きい。それも何年間かの幅で増減を繰り返しているのではなく、年毎に乱高下を示し、非常に不安定である。一方、トリガイは主に寿司の材料として利用され、年や産地によって1個体が700円以上で取引されているほど比較的に高価な貝である(内野, 1988; 藤原・西広, 1988)。漁獲量の年変動が大きいために、供給(産地)価格も非常に不安定ではあるが、また年毎に上昇傾向を示している(Fig. 1.2)。加工したトリガイ製品は主に東京と京阪神に出荷され、製品価格も不安定だけでなく、上昇傾向にある(多湖・天野, 1973, 1974; 多湖 他, 1975)。そのため、資源の安定増大を目指し、京都府海洋センターでは1976年からトリガイの種苗生産及び放流技術確立のための実験研究に取り組み、1987年には25万個の生産に成功している(藤原・西広, 1988)。さらに1988年度から地域特産種増殖技術開発事業(国補)に採択され、種苗生産から放流に至る一連の技術の開発研究は年毎に強化されている現状にある(京都府, 1989, 1990, 1991a, 1991b; 石川県, 1991)。

しかし、未だトリガイの生態的諸特性をはじめ、資源の構造や動態についての知見に乏しいのが現状である。

1 - 2 研究の背景

本種についての生物学的研究は、吉田(1940, 1953)が韓国産の材料を用いて行った浮遊仔貝と稚貝についての研究に始まり、瀬戸内海の材料を用いて井上(1953, 1955a, 1955b, 1955c)が生態学的視点から成長と産卵期について行った研究及び食性について千葉 他(1955)の研究がその後に続く。発生・仔稚貝の同定・成長・生残また成熟や産卵期については、前川(1961)、松岡 他(1968)、田中(1969, 1978, 1980)、田中 他(1978)、尾串 他(1971, 1973)、有馬(1972)、立石 他(1977)、岡部(1979)、西広(1980a)、Chang and Lee(1982)、京都府(1987)、内野 他(1988)、藤原 他(1990b)などの報告がある。また、野上 他(1981)は生理学的視点からトリガイの酸素消費量について研究を行った。また、Chang and Lee(1982)は韓国産の材料を使って生殖細胞形成の組織学的研究を行った。一方、種苗生産から放流に至る一連の技術開発についての研究は、穉山 他(1963)、寺島

(1968), 松岡 他(1968), 堀田(1977), 西広(1977, 1980a, 1980b, 1981), 西広 他(1983), 藤原・藤田(1985), 藤本(1989), 藤本・瀧口(1990), 西広 他(1990), 藤原 他(1990a, 1990b)など数多くの報告が見られる。特に京都府立海洋センターでは, 1976年から「トリガイ種苗生産技術開発研究」として試験研究を始め, 近年では 100万個単位で安定生産できるレベルにまで達し, 種苗の量産に成功しつつある(京都府, 1987, 1991b)。また同センターでは稚貝の放流実験を行っており, 1986年には2万4000個体を放流した実績がある(水産庁・日本栽培漁業協会, 1988)。さらに1988年度に地域特産種増殖技術開発事業に採択され, 資源増殖を目的とする種苗生産開発研究は年毎に強化されている(京都府, 1990, 1991a, 1991b; 石川県, 1991)。

しかし, トリガイの種苗生産の技術開発研究が強化されているとはいえ, 生態的諸特性に関する基礎調査をはじめ, 資源の構造や動態の解析はとてども十分ではないと思われる。成長や産卵などといった生態的諸特性についての研究は何れも方法が単一であったり調査期間が不十分であったりするなどの問題点が多く, 調査結果の信頼性に疑問が感じられる。そして, トリガイは量的変動の激しい種として知られているにも関わらず, 本種に関する資源解析学的研究は極めて少ない。今までに, 篠田 他(1982)がDeLury法を用いて宮津湾における資源量の推定を行った例以外には見あたらない。また, 自然死亡係数や生残率などの資源特性値についてはほとんど知られていない。

一方, 東京湾のトリガイについてはこれまでに成長や産卵について田中(1969)及び鈴木(1971)の断片的な記載以外にない。その生態はもとより, 漁業の実態や漁獲量の変動状況についてさえよく把握されていないのが現状である。それで, 本研究は, 東京湾のトリガイの生態的諸特性を明らかにすると共に漁獲量及び資源変動の解明を目的とする。

なお, 本論文の第2章では東京湾のトリガイ漁業と漁獲量の変動を明らかにする。第3章から第5章では複数の手法を用いてトリガイの生態学的特性の解明を試みる。そして, それらの研究により得られた知見を基に, 第6章と第7章では漁獲量と漁獲努力量データを用いて資源の構造及び資源の動態の定量解析を行い, 第8章では総合考察を行う。

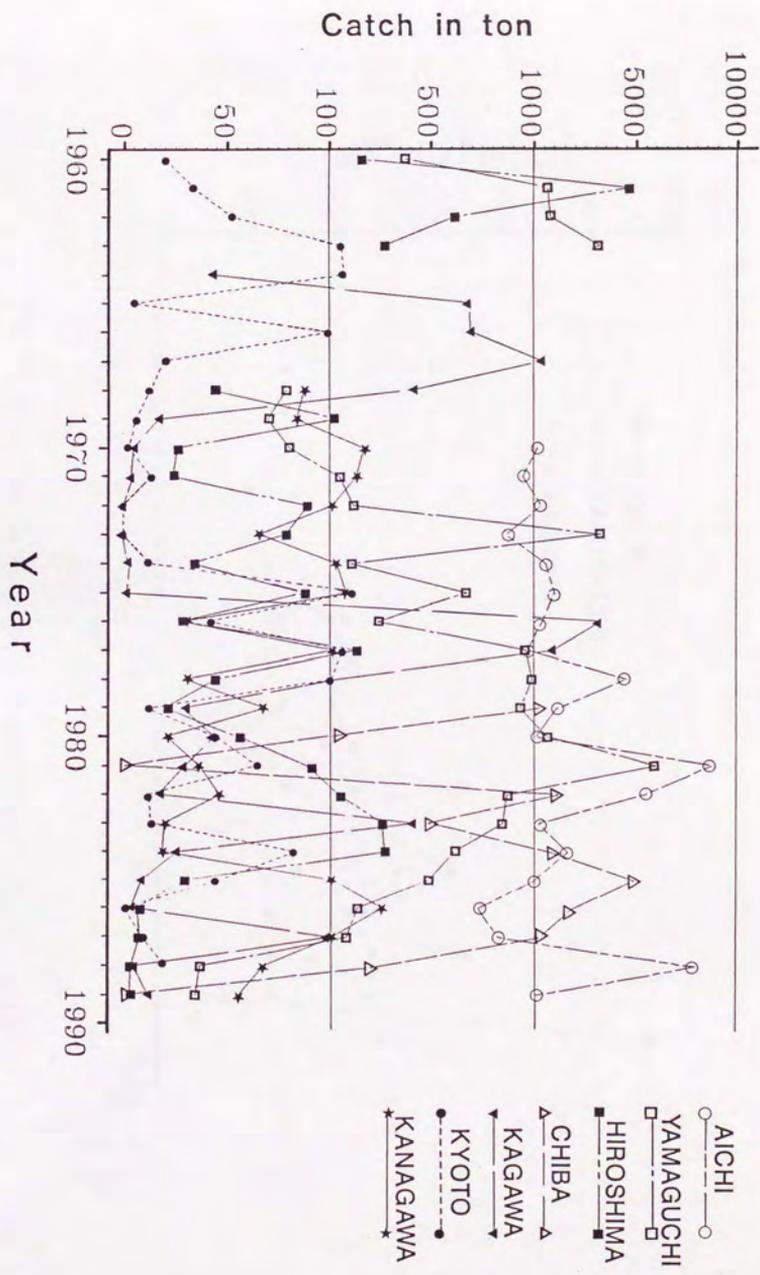


Fig.1.1 Annual catches of *Pulvia mutica*(Reeve) in Japan from 1960 to 1990.

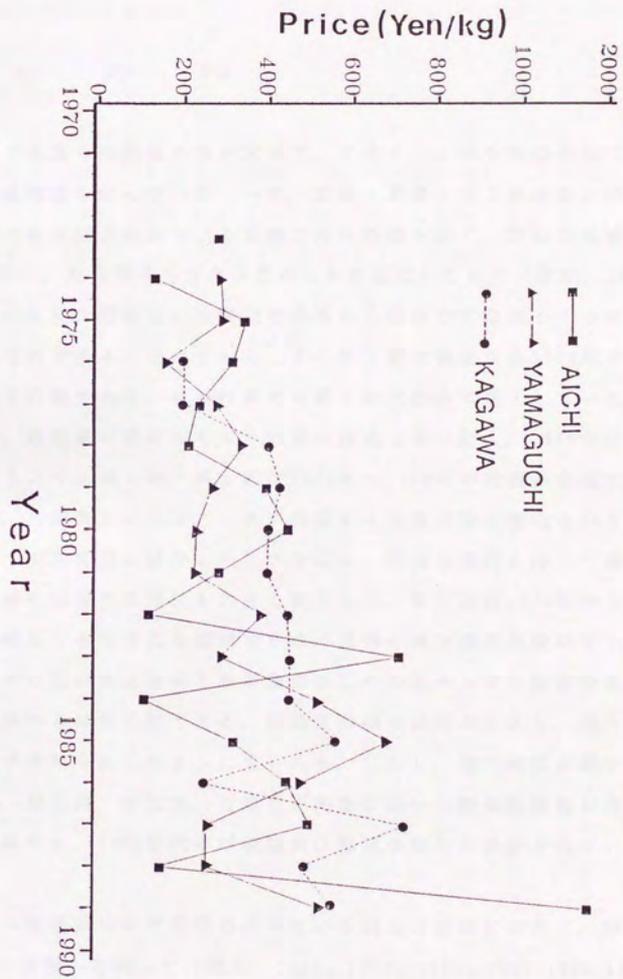


Fig.1.2 Annual changes in the price of Fulvia mutica(Reeve) in Japan from 1973 to 1989.

第2章 漁業と漁獲量変動

2-1 目的

東京湾は日本でも最も生産性の高い水域で、アサリ、ノリを中心として2万近い漁家が漁業・養殖業を営んでいた。一方、京浜・京葉2大工業地帯に囲まれたこの水域は戦後の高度経済発展による各種の汚染負荷も多く、深刻な水質汚染を経験することになり、魚介類相及び漁獲量がともに変化してきた(清水, 1988)。清水(1985, 1990)は魚介類相及び漁獲物の変遷から戦後の東京湾を4つの時期に区分することが可能であると述べている。その第1期は戦後から1960年までの復興期でも呼ばれる時期である。この時期では第2次大戦中に低下していた漁業活動の回復は速く、漁獲量は戦後まもなく戦前の最高水準を超え、1960年に戦後のピークを記録するようになった。第2期は1960年～1970年の環境悪化期で、東京湾は埋立の進行、汚濁負荷の増加、これに起因する水質汚染の激化という環境の顕著な変化を蒙って漁獲量が減少しただけでなく、汚染の進行に伴って弱い生物から姿を消すために漁獲物の組成も大きく変化した。第3期は1970年から1980年までで若干の回復期とも呼ばれる期間である。貝類の減少傾向が続いているが、魚類は漸増し、その他の水産動物と海草類はかなりの急テンポで回復を見せている。そして1980年からは第4期である。漁獲量の減少傾向が止まり、減り続けていた貝類も最近やや持ち直したように見られる。しかし、増加傾向が続いているのが魚類だけで、頭足類、甲殻類、貝類など汚染に弱い生物の漁獲量が再び減少傾向にある。そのため、1980年代半ば以降再び環境の悪化が懸念されている(清水, 1988; 1990)。

一方、東京湾の漁獲量の中で貝類の占めている割合は非常に大きく、特にアサリの生産量は長く全国一を誇った(清水, 1984a, 1984b, 1984c, 1985, 1988, 1990)。東京湾の貝類漁獲量は1950年代の後半には10万トン以上あったが、環境の悪化に伴って減少し、一時には2万トンを割ったが、現在は3万トンぐらいに持ち直し

ている。総漁獲量の中に貝類の占める割合が非常に大きいために、貝類漁獲量の増減は直接に総漁獲量の増減につながると言える (Fig. 2.1)。Fig. 2.1のように、総漁獲量に占める貝類漁獲量の割合は減少傾向にあるが、1986年～1988年の平均でもおよそ全体の60%近く占めている (清水, 1990)。しかし、貝類の漁獲量の大部分がアサリによって占められているために、アサリ以外の貝類の漁獲量の経時的変動については余り検討されていない。東京湾の貝類漁業の重要種としてアサリのほかにハマグリ、バカガイ、トリガイなどがある。寿司の材料として使われるトリガイは特に高価であり、また豊凶の激しい種として知られている。しかし、トリガイの漁業及び漁獲量変動についてはほとんど知られていない。東京湾ではトリガイは明治時代から貝類漁業の対象種として漁業者に利用されてきた (鈴木, 1971)。しかし、現在のような加工技術が確立されたのは1960年代の半ば以降とされている (ちなみに神奈川県農林水産統計年報に「トリガイ」として統計があるのは1968年以降である)。トリガイは現在主に神奈川県横浜漁協柴支所と千葉県富津漁協で漁獲されている。本章では、まずトリガイの漁業の実態及び漁獲量の経時的変動の解明を目的とする。次に東京湾の環境の変化がトリガイの漁獲量に及ぼす影響について検討する。

2 - 2 資料と方法

神奈川県横浜市漁業協同組合柴支所 (以下、柴漁協と略記) 所属の貝桁網漁船に同乗し、また漁業者からの聞き取りによって漁業の実態を調べた。

漁獲量と漁獲努力量 (出船数) については、主に1965年から1990年までの柴漁協の魚種別漁船別漁獲量日計表から集計した。東京都・神奈川県・千葉県農林水産統計年報 (何れも1960年以後) 及び千葉県富津沖漁業協同組合 (以下、富津沖漁と略記) の水揚げ記録も調べた。

柴漁協では、トリガイは加工後小型のプラスチックケースに詰めて出荷する。従って、漁獲量の単位はそのケースの枚数となっている。全部で7つの銘柄に分けられており、その中の6つの銘柄は大きいほうからそれぞれ4, 5, 6, 9, 12, 16個体を1枚のケースに詰める。よって、この6つの銘柄については出荷枚

数から漁獲個体数を知ることができる。もう1つの銘柄は加工する時に軟体部が傷ついたものあるいは軟体部の黒色が落ちて商品価値の小さいもので、ケース1枚当たりの個体数が一定しない。しかし、出荷枚数から見れば、量的にこの銘柄を無視できない。そこで、他の6つの銘柄がこの銘柄になる確率はそれらが全体に占める割合と同じであると考え、この銘柄を他の6つの銘柄に分配して加算した。

なお、データの集計および解析には主に東京大学大型計算機センターのSAS統計計算パッケージ(SAS, 1985)を用いた。

2 - 3 結果と考察

2 - 3 - 1 漁業

現在東京湾(原則的に東京湾内湾、つまり千葉県富津から神奈川県横浜市金沢区までの範囲)でトリガイ漁業が行われているところは柴漁協と富津沖漁の2ヶ所である。しかし、富津沖漁の貝類漁業はトリガイというよりアサリとバカガイが中心である。従って、厳密に東京湾でトリガイを対象とした漁業が操業されているのは柴漁協だけであると言える。また富津沖漁では操業方法も柴漁協と違って潜水漁法である。富津沖漁では、潜水漁法の採貝漁船が52隻あり、4月から7月までがトリガイ漁期でトリガイを採る。総じて言えば、富津沖漁の貝類漁業の中に占めるトリガイ漁業の割合は大きくない。一方、柴漁協では貝桁網漁船は主にトリガイを漁業の対象種としている。以下、柴漁協のトリガイ漁業について述べる。

【漁場】 柴地先におけるトリガイの漁場を Fig. 2.2 に示した。漁場は沿岸近くに集中し、水深 30m 以浅で、泥底質となっている。戦前は湾奥部でも操業したが、戦後になってから特に高度経済成長期以降は、環境悪化と埋立によって湾奥部では操業できなくなった(清水, 1990)。

【漁具と漁法】 柴漁協ではトリガイは貝桁網で漁獲する。最近、一般に使わ

れているトリガイ貝桁網漁具の概略をFig. 2.3に示した。桁網の網口の幅は150cmで、爪が25本あって、爪の間隔は6cmである。袋網の目合は7cmである。1隻の漁船は桁網2着を装備している。

現在同漁協では15隻程度の漁船がトリガイ漁業に従事している。漁船はすべて5トン未満で、普通2人乗りである。操業は一般に朝6時頃に始まり、正午頃に終了する。1回の曳網時間はだいたい15分から30分ぐらいで、1日10回前後曳網する。

【漁期】 漁期は4月から8月までで、Fig. 2.9に示されている操業隻数の経月変化からも明らかなように、よく獲れる年には8月いっぱい漁業が行われるが、あまり獲れない年には7月中に漁業が終ってしまう。操業日数（Fig. 2.6を参照）は近年およそ60日であったが、1990年には例にない不漁のために4日間しか操業しなかった。なお、現在11月～3月が禁漁期になっている。

【加工】 柴漁協では、トリガイを漁獲した後まず船上で貝殻を割って軟体部を取り出す。そして水揚げしてただちに軟体部を切り開き、内臓などを捨てる。次に酢を少々入れた湯でボイルする（酢を入れるのは商品価値にかなり影響する軟体部の表面の黒い色を落とさないためである）。こうしてでき上がった製品を二種類のプラスチックケース（サイズが23.1x11.7cmと21.1x9.9cmの二種類）に詰めて出荷する。全部で7つの銘柄に分けられている。その中の6つの銘柄は大きいほうからそれぞれ4, 5, 6, 9, 12, 16個体を1枚のケースに詰める（なお、4～6個入りの銘柄は大きい方のケース、9～16個入りの銘柄は小さい方のケース）。もう1つの銘柄は加工する時に傷のついた物あるいは表面の黒い色が落ちた物で、ケース1枚当たりの個体数が不定である。こうして出来上がった製品を市場に出荷する。

2-3-2 漁獲量の経年変化

東京湾における貝類の漁獲量はピーク時には10万トンを超えていたが、環境の悪化と共に漸減し、1983年に最低の1万6000トンに減少した。現在およそ3万トンまでに持ち直したようである（Fig. 2.4. さらに清水, 1988, 1990を参照）。貝類の漁獲量の中、アサリがその大部分を占めている。一方、トリガイの漁獲量は

貝類漁獲量に占める割合は小さい (Fig. 2.4). 千葉県 (富津) では1979年以後しかデータがないが, トリガイの漁獲量が多い年には4000トン近くに達し, 獲れない年には0近く, 年変動が非常に大きい. 千葉県に比べて, 神奈川県 (柴漁協が大部分を占める) におけるトリガイの漁獲量が低く, ほとんどの年には100トン以下である. 多い年でも300トンに達しない. その年変動も千葉県と同じく大きく, 非常に不安定である. また両県の変動傾向はほぼ一致し, 特に1982年以降には同じと言える. 一方, 貝類の総漁獲量は1970年代から漸減しているが, 年変動が相対的に小さい. これに比べるとトリガイの漁獲量は年変動が激しく非常に不安定である. 次に柴漁協の漁獲日計表から集計したトリガイの漁獲量及び漁獲努力量のデータを用いてその経時の変化を詳しく検討する.

Fig. 2.5 に柴漁協における1965年から1990年までの全漁獲量の経年変化を示した. 漁獲量はほとんど貝桁網によるものであるが, 小型底曳網によるものも若干含んでいる. 漁獲量の単位は枚数で表されている (なお, 枚数の10倍はおよそ個体数に相当する). これを見ると, 年々激しく変動していることがわかる. もっとも高い年は1975年で, 43万枚以上の漁獲を記録している. また1972年, 1974年, 1986年には30万枚を超えている. これに対して, 1965年, 1969年, 1978年, 1980年, 1981年, 1983年, 1984年, 1989年及び1990年にはいずれも10万枚に達していない. 特に1989年以後例のない不漁が続き, 1990年には171枚の漁獲しかなかった (なお, 1991年にも獲れない状態が続いている). 1965年~1990年における漁獲量の変動傾向を見ると, 1975年と1986年の大きいピークに増減が年々交替している. しかし, 1986年のピーク以降には減少が続いている. 4年以上減少し続けている期間は1986年までに見られなかった.

Fig. 2.6 は1978年から1990年までにおける延操業隻数及び操業日数の経年変化を示したものである. 柴漁協では1978年から2動1休 (2日操業したら一日休み), 或いは出荷制限 (1日1隻あたり450枚) 等で資源保護に努めている. 操業日数は1990年に4日であったが, これ以外の年では1984年までにおよそ50日間 (45~60), 1985年~1989年におよそ60日間を操業している. 1990年を除いて操業日数はそれほど変わらない. 一方, 延操業隻数を見ると, 1979年がもっとも高く, 1000近くを示している. 極端に少ない1990年の7隻を除き, およそ300隻以上となっている. トリガイ貝桁網漁船は柴漁協では15隻ほどであると述べたが, トリガイの豊

凶によって操業隻数が変化する（よく獲れれば全隻が操業するが、獲れなくなると隻数が減少する。また漁期が遅いほど操業隻数が減少する）。漁獲努力量にはいろいろな要素があるが、操業隻数が最もよく漁獲努力を表していると考えられるので、これを漁獲努力量として用いることにする。

Fig. 2.7 には CPUE の経年変化を示した。CPUE の単位は 1 日 1 隻当たりの平均漁獲個体数（その 10 分の 1 は 1 日 1 隻当たりの平均枚数にほぼ相当）で表した。これを見ると、CPUE は漁獲量と大変よく似た変動を示している。CPUE がもっとも高い年は 1986 年で、4000 近くを記録している。それでも出荷制限の 450 枚（約 4500 個体）には及ばない。ほとんどの年には CPUE は 2000 以下である。

2-3-3 漁獲量の経月変化

すでに述べたように、柴地先におけるトリガイの漁期は 4 月から 8 月までの 5 ヶ月間である。従って、ここでは 4 月から 8 月までの漁獲量の経月変化について検討する。

Fig. 2.8 に 1978 年から 1990 年までの漁獲量（個体数）の経月変化を示した。ほとんどの年には 5 月に最も高く、その後減少する。1985 年と 1986 年のような豊漁年には 7 月にもかなり獲れたが、漁獲量は大体 5 月と 6 月の 2 ヶ月によって占められている。

Fig. 2.9 は延操業隻数の経月変化を示したものである。これを見ると、1986 年のような豊漁年には 8 月にもかなり操業しているが、1980 年や 1983 年などの凶漁年には 7 月中に操業が終っていることがわかる。特に 1982 年の場合は 5 月から 7 月までの 3 ヶ月間しか操業しておらず、また 1990 年にはほとんど操業が行われなかった。操業隻数はだいたい 5 月にもっとも高い値を示している。1975 年の 5 月には 500 近くであったが、それ以外には 200 前後となっている。一般に 4 月中旬以降に漁業が始まるので、4 月の操業隻数は 5 月に比べるとかなり少なくなっている。5 月と 6 月の 2 ヶ月の操業隻数は全漁期の大部分を占める。そして 7 月以後には操業隻数が大きく減少する。つまり漁期の終わりに近づくと、トリガイが獲れなくなり、操業中止になる漁船が増える。

1978 年から 1988 年までの CPUE の経月変化を Fig. 2.10 に示した。CPUE の単位は 1

日1隻当たりの漁獲個体数である。これを見ると、CPUEは漁期前半の4月と5月に最も高く、それから急激に減少する。これは漁獲によって資源が急激に減少することを示している。CPUEは1986年5月に4500近くに達し、出荷制限枚数の450枚(4500個体)に迫っているが、1985年と1986年を除き、出荷制限枚数には遠く及ばない。

Fig. 2.11には1978年から1990年までの銘柄別漁獲量の経年変化を示した。Fig. 2.11では、漁獲量は個体数で表され、S1からS6までの6つのパターンはそれぞれ4個入り、5個入り、6個入り、9個入り、12個入り、16個入りの銘柄を表している。棒グラフでは下から上へ、大きいものから小さいものの銘柄に相当する。これを見ると、漁獲量のほとんどがS4とS5、すなわち9個入りと12個入りの2つの銘柄で占められている。豊漁年の1985年と1986年にはこの傾向がもっと強い。逆に1980年や1984年のような凶漁年には、S1とS2、つまり4個入りと5個入りのような大きいものの割合が比較的大きい。全体的には4個入り、5個入り及び16個入りの割合は小さい。

銘柄別漁獲量の経月変化をFig. 2.12(個体数)とFig. 2.13(比率)に示した。これらを見ると、4~6個入り、つまり大きい方の銘柄の割合は1980年には月毎に増加しているが、ほとんどの年には漁期初めの4月に大きく、以後減少する。1978年の4月に最も大きい銘柄である4個入りの割合が20%ほどを示した以外、ほとんどの月に5%にも達しない。ほとんどの月で漁獲量がS4とS5、すなわち9個入りと12個入りの2つの銘柄で占められていることから、漁獲量はこの2つの銘柄に大きく左右されることがわかる。また1985年~1987年のように相対的によく獲れた年ほど9個入りと12個入りの比率が大ききようである。例えば、豊漁年の1986年にはどの月にも95%以上の割合を占めている。そして、全漁期を通じて9個入りの割合は相対的に一定であるのに対して、特に1984年以降では漁期が進むにつれて、S5つまり12個入りの銘柄の割合が大きくなっている。これは漁獲圧力により、大きいものが獲り尽くされ、小さいものの割合が大きくなっていることを示している。

2-3-4 考察

以上の結果から、柴地先のトリガイについて、1)漁期が4～8月で短く、漁獲量の大部分が5～6月の2ヶ月によって占められる。2)漁獲量の年変動がとても大きく、現在漁業が崩壊に近い状態に達している。3)9個入りと12個入りの2つ銘柄が漁獲量の大部分を占める、そして4)特に近年では漁期が進むにつれて、12個入りの銘柄の割合が増えている傾向にあることなどが明らかになった。

また、延操業隻数が漁獲努力をよく表し、CPUEは漁獲量と非常に一致した変動を示し、資源量のよい指数と考えられる。

銘柄組成の変化から豊漁年ほど小さい銘柄の割合が大きくなることが明らかになった。また特に近年になって小さい銘柄の割合は大きくなっていることが示唆されたが、これはトリガイの小型化を意味するかどうかは、銘柄の殻長組成を解析する時に検討したい。

ここでは柴地先のトリガイの漁獲量を中心に検討したが、富津沖漁の漁獲量は量的に大きく、無視することはできない。富津の漁獲量の経月変化も柴漁協と同じく5～6月に高く、以後急激に減少する。しかし、漁獲努力量などの詳細なデータがないために、ここで詳しく論じることができなかつた。特に、東京湾におけるトリガイの分布状況を把握するために、富津沖漁のトリガイ漁場を明らかにする必要があると考えられる。

一方、清水(1988, 1990)は戦後の東京湾を4つの時期に区分し、現在の東京湾の環境の再び悪化に対する懸念を指摘している。1965年以前にはトリガイのデータがないので、漁獲状況はわからない。1965年以後の柴地先の漁獲量(Fig. 2.5)を見ると、1965年～1970年、1980年前後(1977年～1984年)及び1989年以後の期間は相対的に不漁期に相当し、1974年～1975年と1985年～1986年は相対的に豊漁年であると言える。特に1990年以後には例にない不漁期で、資源が崩壊の状態に近いと考えられる。1970年以後、東京湾の環境は全体的に改善に向かっていと言われている(清水, 1988)。トリガイの漁獲量変動のみで東京湾の環境の変化と対応することができないが、少なくとも近年の東京湾がトリガイにとって住みよい環境ではないようである。なお、環境の変化がトリガイに及ぼす影響についてさらに別章で議論することとする。

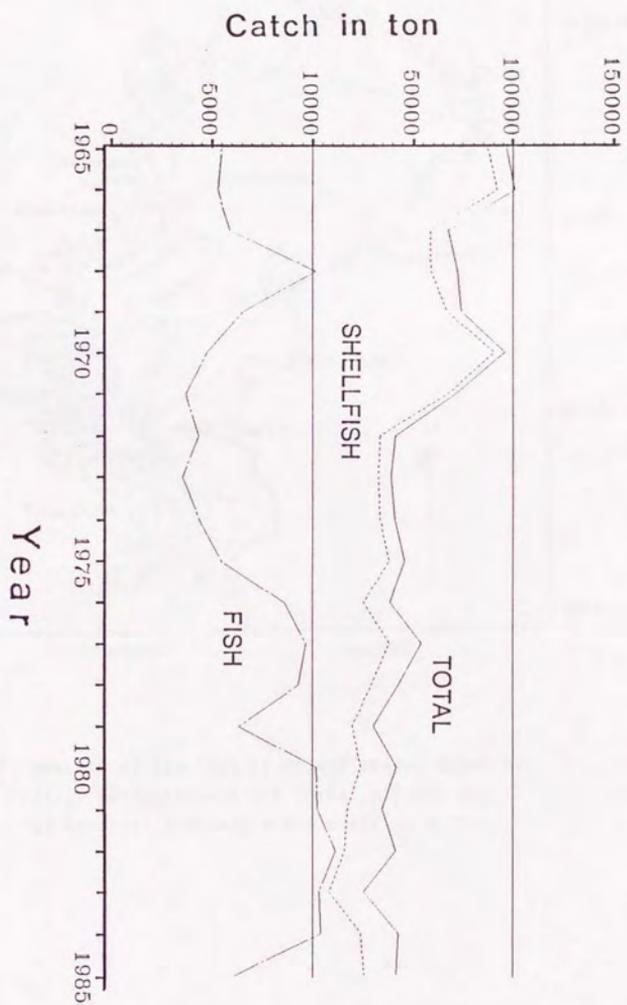


Fig.2.1 Total, fish and shellfish catches in Tokyo Bay
(Data from Shimizu, 1988).

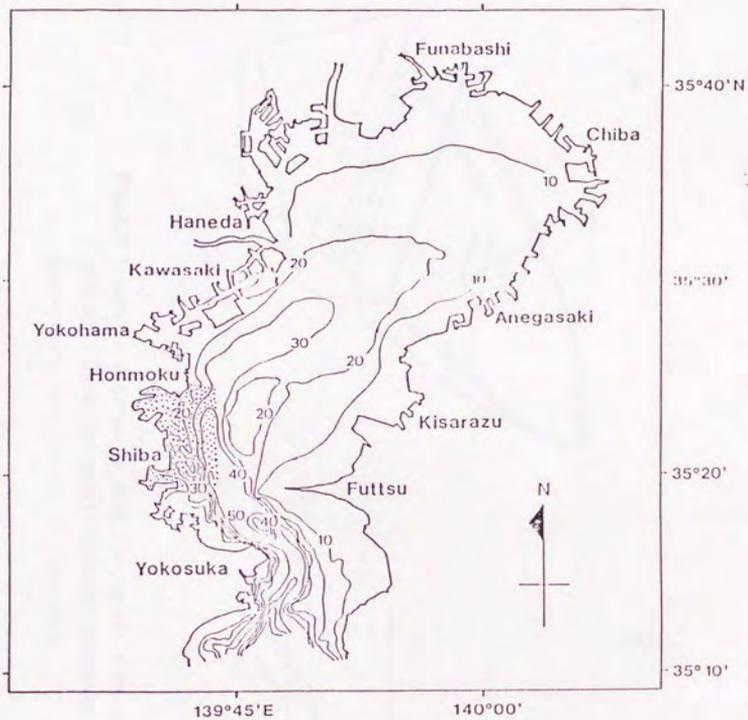


Fig.2.2 Location of the fishing ground(shaded area) for *Fulvia mutica*(Reeve) off Shiba in Tokyo Bay. The numerals indicate water depth in m.

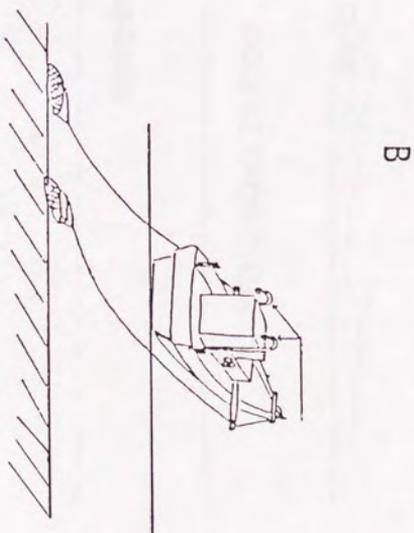
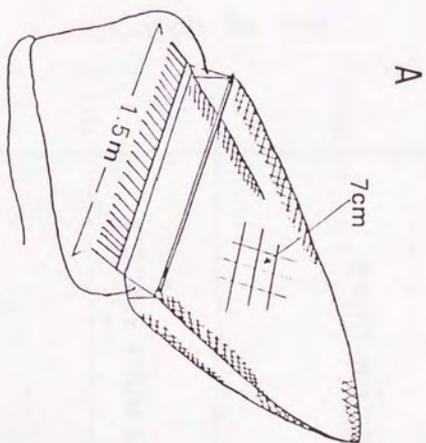


Fig.2.3 Schematic diagram to show the cockle beam trawl(A) and fishing method(B) from the Shiba Branch of Yokohama City Fishermen's Cooperative Association in Tokyo Bay.

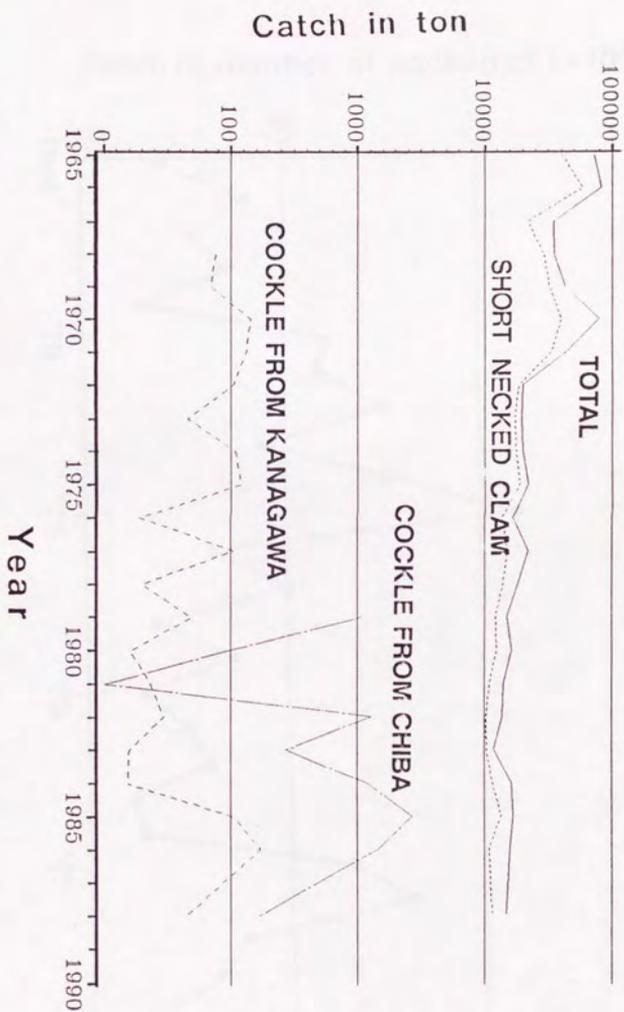


Fig.2.4 Annual catches of Fulvia mutica(Reeve) in comparison with total shellfish and short-necked clam catches in Tokyo Bay.

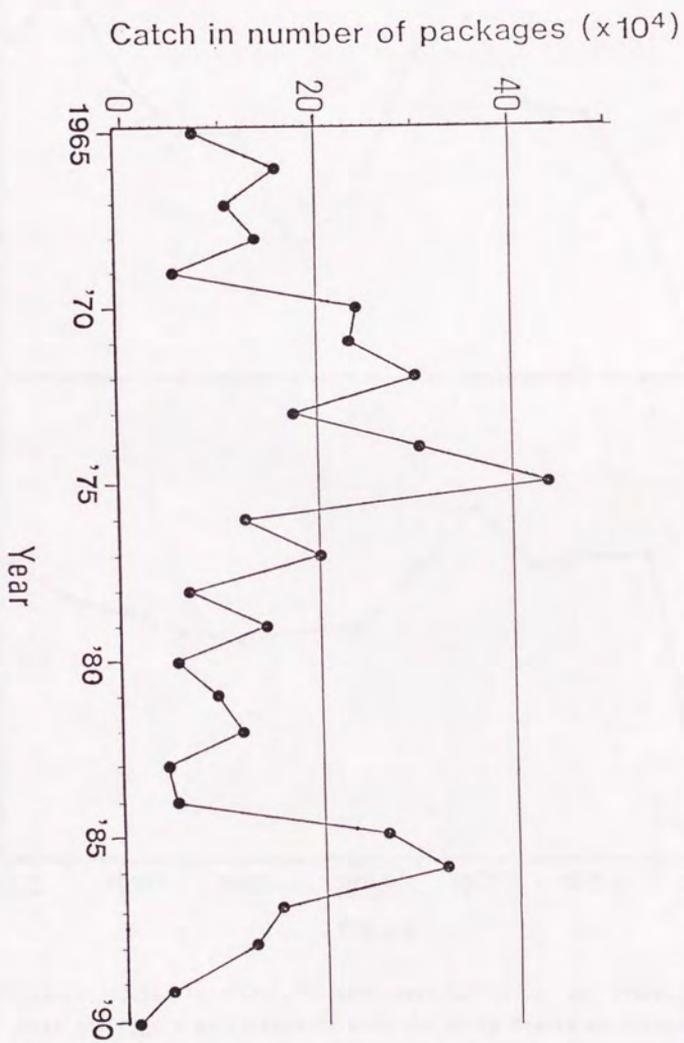


Fig.2.5 Annual catches of *Pulvia multica*(Reeve) in number of packages from the Shiba Branch of Yokohama City Fishermen's Cooperative Association in Tokyo Bay.

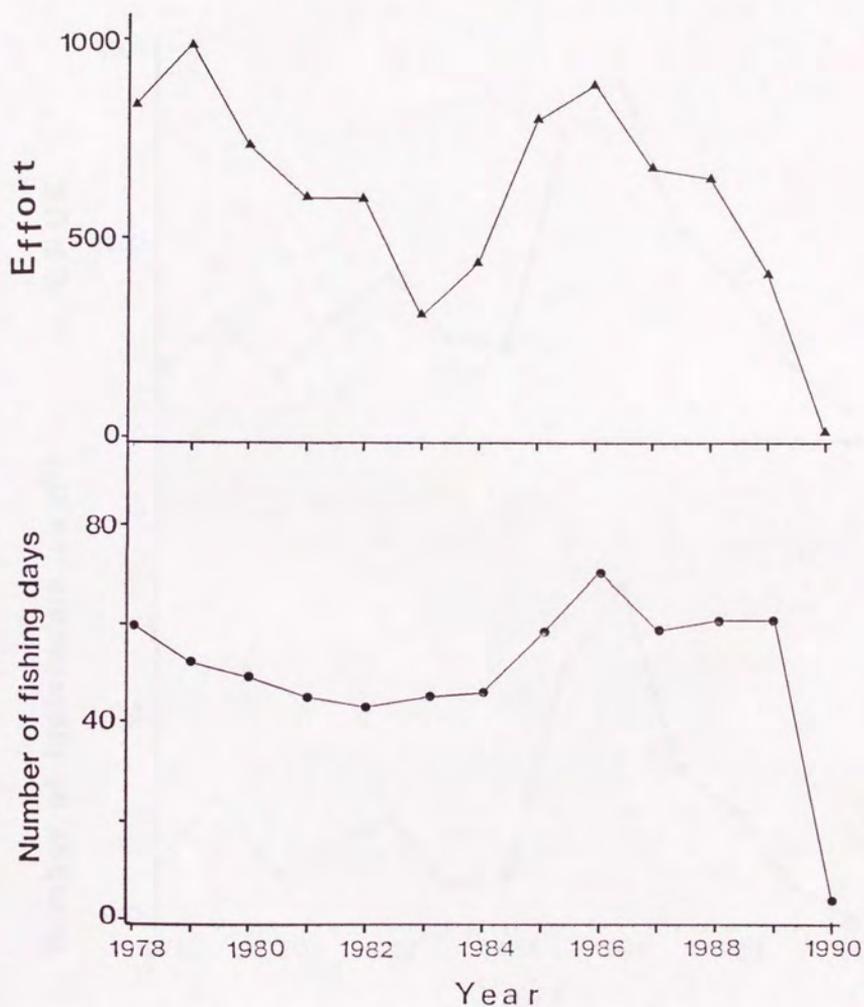


Fig.2.6 Annual changes in fishing effort(number of ships) and fishing days for *Fulvia mutica*(Reeve) from the Shiba Branch of Yokohama City Fishermen's Cooperative Association in Tokyo Bay.

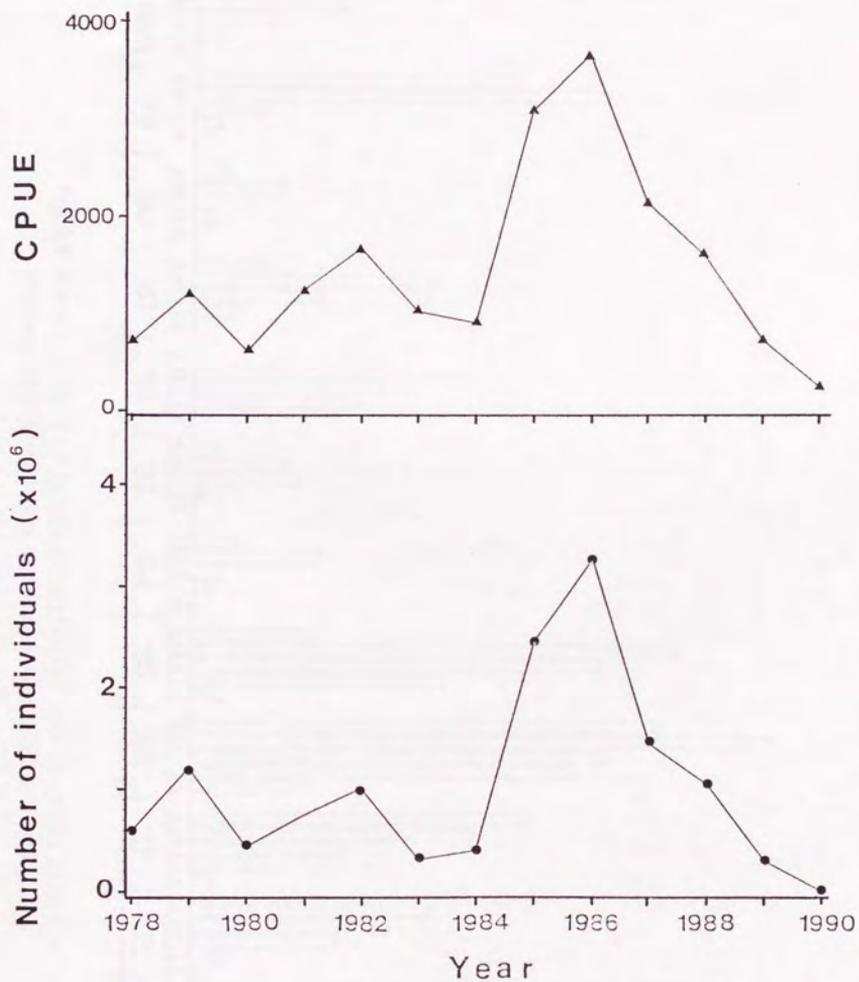


Fig.2.7 Annual changes in CPUE(number of individuals per boat-day) and catches in number of individuals for *Fulvia mutica*(Reeve) from the Shiba Branch of Yokohama City Fishermen's Cooperative Association in Tokyo Bay.

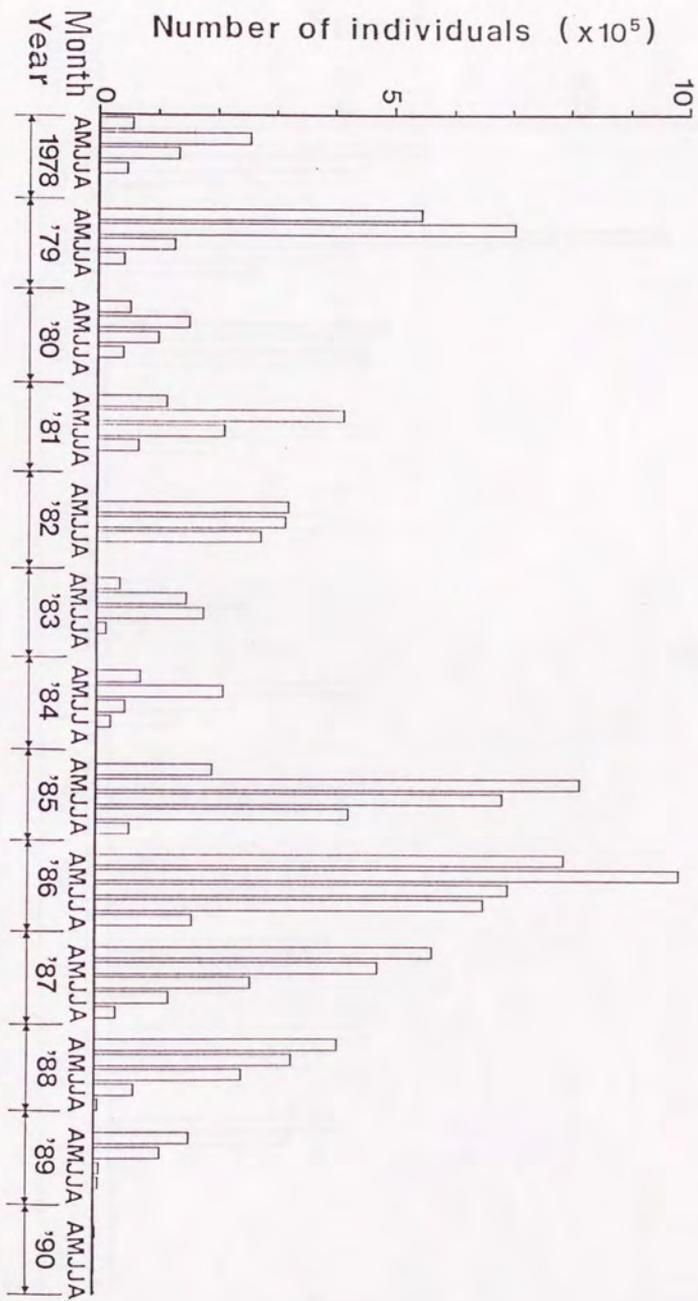


Fig.2.8 Monthly catches of *Eulvia mutica*(Reeve) from the Shiba Branch of Yokohama City Fishermen's Cooperative Association in Tokyo Bay.

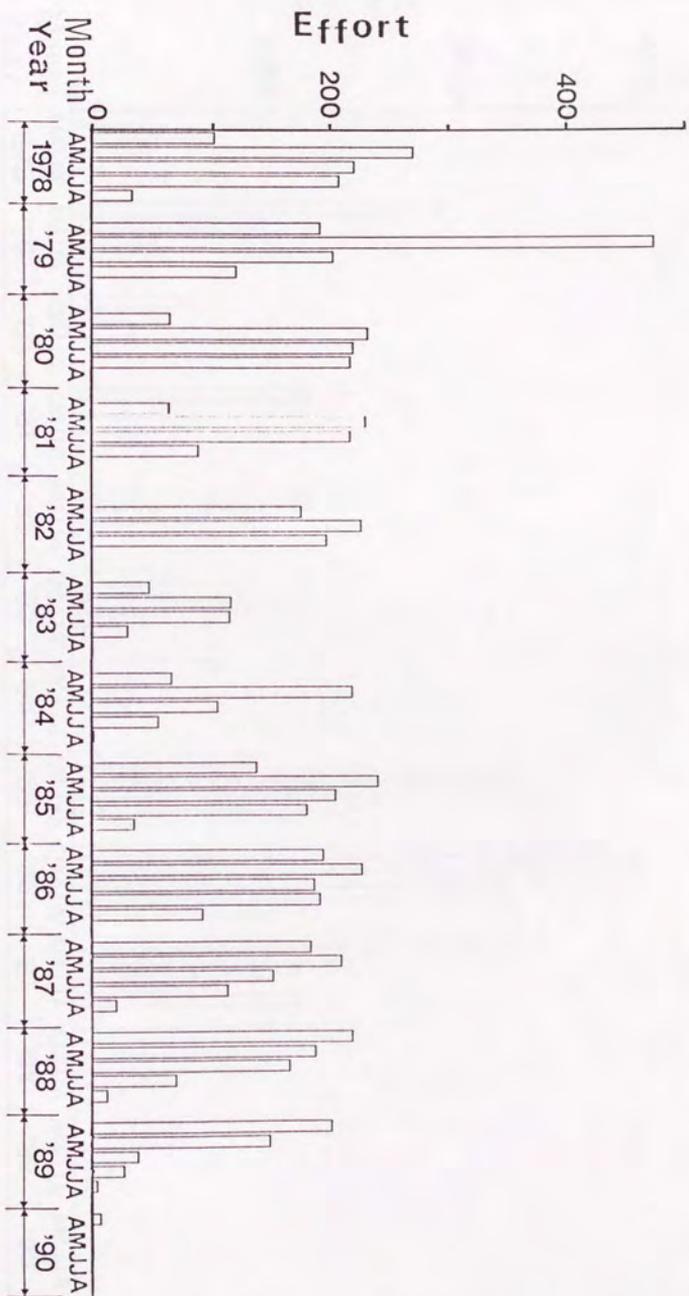


Fig.2.9 Monthly fishing efforts(number of ships) for *Fulvia mutica*(Reeve) from the Shiba Branch of Yokohama City Fishermen's Cooperative Association in Tokyo Bay.

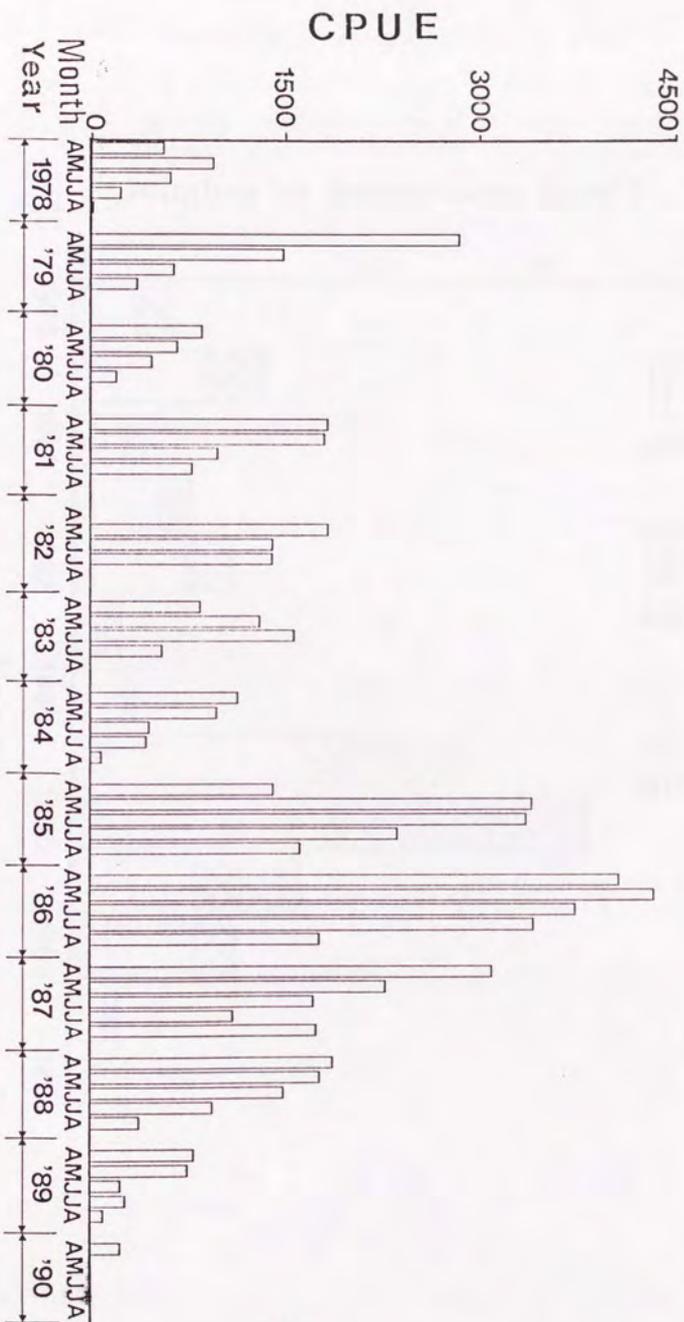


Fig.2.10 Monthly changes in CPUE(number of individuals per boat-day) for *Eulivina mutica*(Reeve) from the Shiba Branch of Yokohama City Fishermen's Cooperative Association in Tokyo Bay.

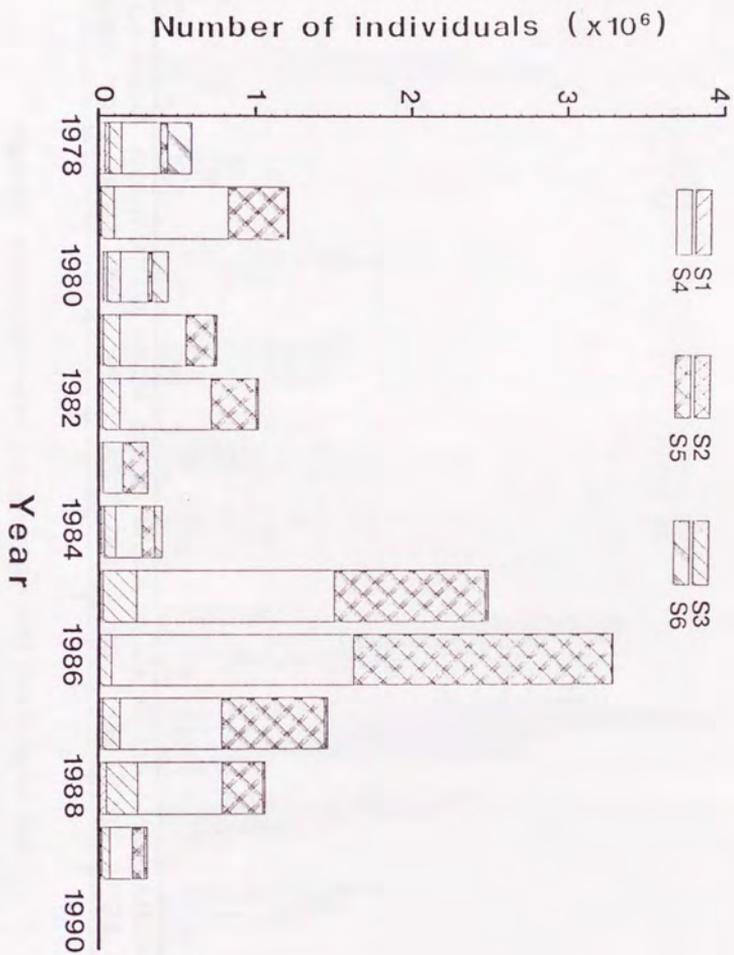


Fig.2.11 Annual catches of *Fulvia multica*(Reeve) by six market size categories(S1-S6) from the Shiba Branch of Yokohama City Fishermen's Cooperative Association in Tokyo Bay.

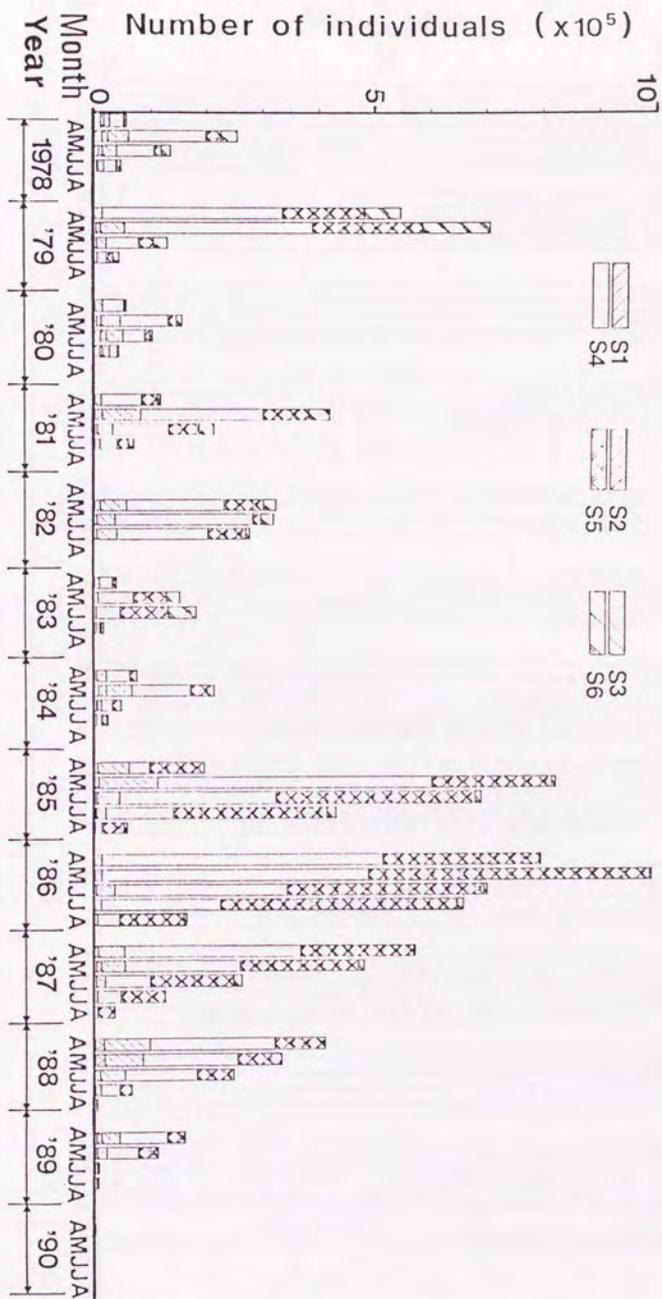


Fig.2.12 Monthly catches of *Fulvia mutica*(Reeve) by six market size categories(S1-S6) from the Shiba Branch of Yokohama City Fishermen's Cooperative Association in Tokyo Bay.

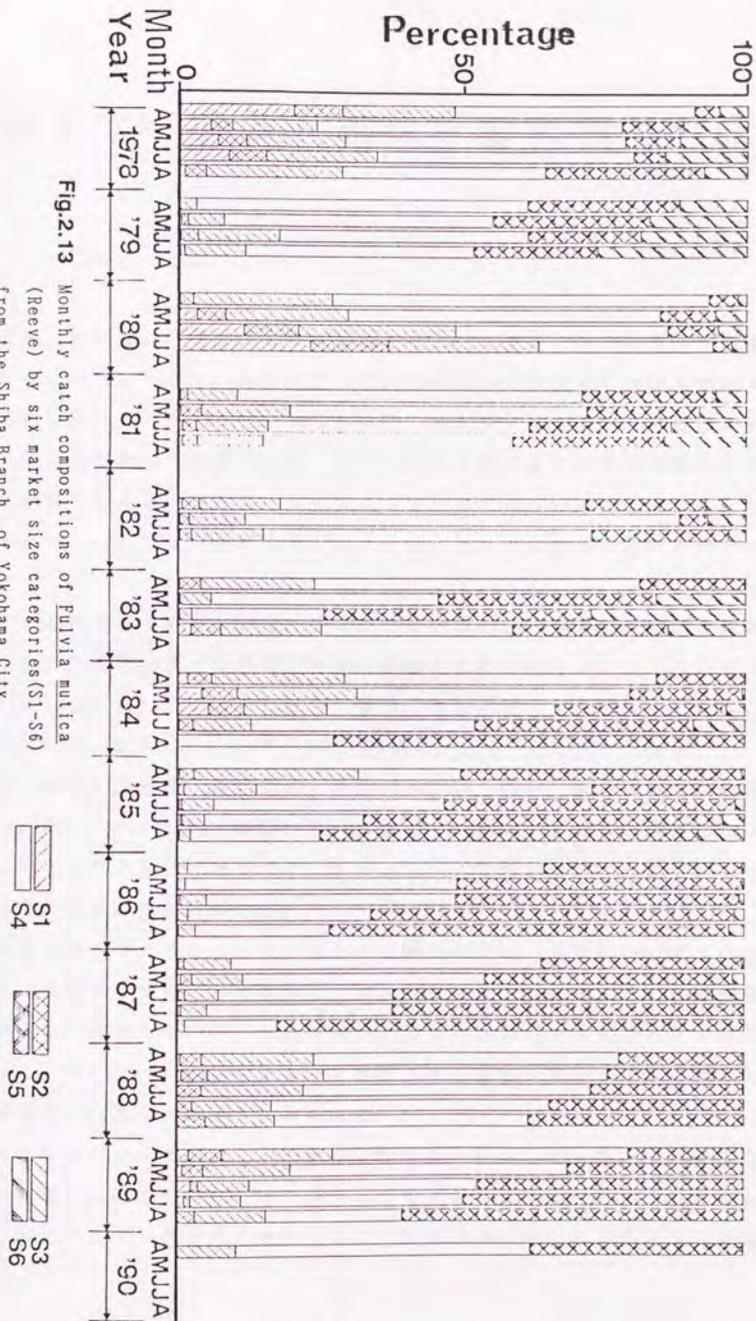


Fig.2.13 Monthly catch compositions of *Fulvia mullica* (Reeve) by six market size categories (S1-S6) from the Shiba Branch of Yokohama City Fishermen's Cooperative Association in Tokyo Bay.

第3章 成長，成熟と産卵期

3 - 1 目 的

産卵，成熟，産卵期及び年齢のような生活史における情報は生物の生態を把握するに欠かせないだけでなく，対象生物の年齢群構造や年齢構造及び資源変動の解明にも重要な意味をもつ。また，漁獲の時期，漁獲サイズの決定など資源の有効な利用を図る上で極めて重要である。さらに種苗生産のような資源増殖的研究にも有益な情報を与える。しかし，トリガイの成長や成熟及び寿命についての報告は現状においてはとても十分であるとはいえず，生活史の解明が待たされている。

トリガイの成長及び成熟について，他海域では吉田(1940)が韓国南部産の材料を使って稚貝の出現時期及び形態学的特性を報告したのを初めとして，これまでに井上(1953, 1955a, 1955b)，前川(1961)，尾串 他(1973) (以上山口)，有馬(1972)，藤本(1989)，藤本・瀧口(1990) (以上福岡)，立石 他(1971) (長崎)，寺島(1968) (岡山)，松岡 他(1968)，西広(1980a)，内野 他(1988) (以上京都)，Chang and Lee (1982) (韓国) などがある。しかし，これらの調査及び研究報告の多くは方法が単一であったり，サンプリング期間が短かったりするなどの欠点を持ち，結果の変動性が大きい。

一方，東京湾のトリガイについてはほとんど報告がない。田中(1969)は8月20日に1～3cmの稚貝を採集したと報告し，横浜地先のトリガイが4月30日に産卵した記録があると報告している。また鈴木(1971)は産卵期が4～5月と9～10月の2回あって，満1年で成貝(5cm)となって産卵すると報告しているが，いずれもデータの信頼性に問題があるように思われる。

トリガイは移動性が小さいので，環境の影響を受け易い。従って，その成長及び成熟は分布海域の環境条件によって異なることが考えられる。当然，年による成長の差も考えられる。今までに報告したように東京湾におけるトリガイの漁獲

量の年変動はとても大きい。しかし、近年のような不漁はあまり例を見ない。そして、他海域でも同じ傾向が見られる。ここで、東京湾におけるトリガイの成長及び成熟を明らかにするとともに、成長と成熟に及ぼす環境要因、及び成長と成熟の資源変動との関わりについて考察する。

3 - 2 材料と方法

成長と成熟を調べるために1989年4月から1991年4月までの間に、およそ月に一回の割合で柴支所の桁網漁船に同乗してサンプリングを行った。標本採捕に使われた網に関する情報は前に述べたとおりである(第2章)。1989年からトリガイの不漁が続いたため、トリガイの漁期が短い期間しか続かず、1990年には漁が一週間足らずで終わった。そのために漁期終了後には、桁網漁船を備船して試験採捕を行った。曳網時間は15~30分で、通常およそ3時間操業する。

サンプリングの概要はTable 3.1 に示している。毎回100個体の採集を目標にしたが、Table 4.1 からわかるように50個体未満の場合が多く、計916個体しか採集できなかった。例にない不漁の為に特に1989年夏以後には採集個体数が十分ではなかった。また、特に冬の間にはなかなか獲れない状態であった(便宜的に4~6月を春、7~9月を夏、10~12月を秋、1~3月を冬とする。以下同じ)。なお、相対成長には1988年のデータ及び当研究室が行った東京湾20定点調査のデータも用いた。

採集したサンプルは氷蔵して研究室に持ち帰り、殻長(SL:mm)、殻高(SH:mm)、殻幅(SB:mm)(用語の定義はFig. 4.1 を参照)、体重(BW:g)、軟体部重量(MW:g)を測定した後、軟体部を切開し、井上(1955b)と松岡他(1968)の方法を参考に、生殖腺の発達状態によって未発達個体(未成熟個体)、やや発達個体、発達個体(以上を成熟個体)から成熟個体の割合(成熟個体数/全個体数)を出し、その月別変化を調べた。なお、成熟個体とは成熟卵及び精子を多量に有し、生殖腺が内臓の間隙を満たし十分に発達しているものである。さらに、貝殻を洗浄して乾燥させた後、一部分の個体について貝殻の乾燥重量を測った。

稚貝の出現状況:井上(1955a)、田中(1969)に従い、25mm未満のものを稚貝と

量の年変動はとても大きい。しかし、近年のような不漁はあまり例を見ない。そして、他海域でも同じ傾向が見られる。ここで、東京湾におけるトリガイの成長及び成熟を明らかにするとともに、成長と成熟に及ぼす環境要因、及び成長と成熟の資源変動との関わりについて考察する。

3 - 2 材料と方法

成長と成熟を調べるために1989年4月から1991年4月までの間に、およそ月に一回の割合で柴支所の桁網漁船に同乗してサンプリングを行った。標本採捕に使われた網に関する情報は前に述べたとおりである(第2章)。1989年からトリガイの不漁が続いたため、トリガイの漁期が短い期間しか続かず、1990年では漁が一週間足らずで終わった。そのために漁期終了後には、桁網漁船を備船して試験採捕を行った。曳網時間は15~30分で、通常およそ3時間操業する。

サンプリングの概要はTable 3.1 に示している。毎回100個体の採集を目標にしたが、Table 3.1 からわかるように50個体未満の場合が多く、計916個体しか採集できなかった。例にない不漁の為に特に1989年夏以後には採集個体数が十分ではなかった。また、特に冬の間にはなかなか獲れない状態であった(便宜的に4~6月を春、7~9月を夏、10~12月を秋、1~3を冬とする。以下同じ)。なお、相対成長には1988年のデータ及び当研究室が行った東京湾20定点調査のデータも用いた。

採集したサンプルは冷蔵して研究室に持ち帰り、殻長(SL:mm)、殻高(SH:mm)、殻幅(SB:mm)(用語の定義はFig. 3.1を参照)、体重(BW:g)、軟体部重量(MW:g)を測定した後、軟体部を切開し、井上(1955b)と松岡他(1968)の方法を参考にして、生殖腺の発達状態によって未発達個体(未成熟個体)、やや発達個体、発達個体(以上を成熟個体)から成熟個体の割合(成熟個体数/全個体数)を出して、その月別変化を調べた。なお、成熟個体とは成熟卵及び精子を多量に有し、生殖腺が内臓の間隙を満たし十分に発達しているものである。さらに、貝殻を洗浄して乾燥させた後、一部分の個体について貝殻の乾燥重量を測った。

稚貝の出現状況: 井上(1955a)、田中(1969)に従い、25mm未満のものを稚貝と

見なし、その出現時期を調べた。稚貝の出現時期から発生時期を考察した。

殻長頻度分布解析：毎月の殻長頻度分布をHasselblad(1966)の方法によって複数の正規分布に分け、モードの経月変化を追跡することによって成長を推定する。さらに、von Bertalanffyの成長曲線を当てはめた。トリガイは成長が速く、寿命が短いため、殻長頻度分布解析に適していると思われる。なお、正規分布及びvon Bertalanffyの成長曲線の当てはめには田中(1990)と加藤(1988a)のコンピュータプログラムを用いた。

肥満度：Chang and Lee(1982)では軟体部重量(MW) / {殻重(SW) + 軟体部重量(BW)} * 100で肥満度を計算しているが、ここでは、立石 他(1977)、京都府(1989)などの方法と同じく、次の式で肥満度を計算した。

$$\text{肥満度} = BW / (SL)^3 * 10^4$$

軟体部重量指数：次のような式で軟体部重量指数を計算し、その月別変化を調べた。

$$\text{軟体部重量指数} = MW / (SL)^3 * 10^5$$

3 - 3 結果と考察

3 - 3 - 1 成長

相対成長

殻長と殻高、殻幅、体重、軟体部重量、及び体重と軟体部重量の関係をそれぞれ Fig. 3.2~3.6に示した。SL-BW, MW-SLは両対数にして最小二乗法により関係式を求めた(Table 3.2)。これらの関係式を見ると、殻高は殻長よりやや小さく、殻幅は殻長の 2/3ぐらいとなっている。一方、体重が100gを越えるものはほとんどなく、採集された標本は主に60~70gのものである。殻長50mm以下の個体は体重20gにも達しない。また、軟体部重量はちょうど体重の半分ぐらいである。殻重量は体重のほんの一部分であり、残りは体液と水である。

殻長頻度分布からみた成長

Fig. 3.7 に殻長の頻度分布の月別変化を示してある。まず1989年では4～8月を通じて殻長の頻度分布はモードが一つである。その値は大体65～70mmで、月別の差はあまり大きくない。そして、8月になると、殻長20mm未満のモードが現れ、殻長の頻度分布はモードが2つになる。9月にも殻長の頻度分布は2つのモードに分かれている。この時期は漁期の終わりに近く、大型群のモード及びその高さもそれを表しているように見られる。そして、10月以後は大型群のモードは無くなり、小型群のモードが移動していく。次に1990年では5月の殻長の頻度分布は40～45mmに小さいピークが見えるが、モードは60～65mmに存在する。6月もモードは一つと言える。しかし、前年の結果と同じく、8月になると、殻長の頻度分布は大小二つのモードを示す。この年は前年に比べると不漁であったため、8月の終わり頃にもう大型群のモードが無くなり、小型群のモードは順次大きい方に移動していくように見える。小型群のモードの値は8月には20mm未満であるが、10月の初めに20～25mmに、10月の終わりに30～40mmに、11月と12月の終わりに35～40mmとそれぞれ推移していく。そして1991年1月には殻長頻度分布は40～50mmにモードを持つ。漁期の始まった4月の下旬には55～60mmに殻長の頻度分布のモードがある。1989年では4月のモードは65～70mmにあったので、それに比べるとモードの値が10mmほど小さくなっている。これは一つには年による成長の差であるが、もう一つには1990年以後続いている例にない不漁からも窺えるように、近年トリガイの成長はおそらくかなり低い水準にあると推察される。

殻長の頻度分布から大まかに言えば、8月に20mm未満の稚貝のモードはその後順次移動して、翌年の4月に60mm前後に達し、漁獲の対象になる。稚貝の出現時期から見ると、春に発生したものであるが、発生は相当長く続くようである。殻長頻度分布のモードの移動から季節的な成長の差は特には認められなかった。ただし、満1歳になったものの春から夏までの漁期中におけるモードの移動はあまり大きくない。また、2年目まで生き残るものはほとんど無いと思われる。

Fig. 3.7 に示した殻長頻度分布データをHasselblad(1966)の方法によって正規分布を当てはめた。その結果を Fig. 3.8 に表した。年級群によって成長差があるものの、8月に20mm未満であるが、翌年の4月には60mmを越える。但し、それ以

後には成長にかなりばらつきが見られる。これは年による成長の差及び漁獲によるサンプリングの誤差を反映していると考えられる。

4-3-2 成熟と産卵

トリガイは雌雄同体で、完全に成熟に達した個体の生殖腺は精子と卵子を多量に有し、外観的に乳白色を示し、未熟個体との区別が容易である。漁期中には成熟個体が多数見られた。成熟個体の割合の月別変化をFig. 3.9に示した。1989年には4月から50%以上に達し、6月のおよそ75%をピークに急激に減少し、9月以後になると成熟個体の割合は0になる。一方、1990年には5月に90%近くに達し、6月に10%以下に減少し、8月以後には0になる。但し、10月の初めには一部分の個体の生殖腺にやや発達が見られる。また1991年には1月から4月までしかデータがないが、1月にすべて未熟であったが、3月に30%以上成熟に達する。総じて言えば、年による差があるが、生殖腺は3月から著しく発達し、5月と6月をピークに発達状態は急に低下する。従って、生殖腺の発達状態から見ると、トリガイは3月から成熟し、5～6月にほとんどは成熟に達すると考えられる。これに対応して、産卵期も3～7月と相当長いようであるが、盛期は5～6月であろう。1990年の10月の初めにおける一部分の個体の産卵の可能性についてであるが、これらの個体は生殖腺の発達状態は「やや発達」の段階に過ぎず、ほとんどのものは30mm未満の小型個体であることから、産卵にすぐつながるとは考え難い。

Fig. 3.10は成熟個体の殻長組成を示したものである。殻長50mm以下の個体はほとんど成熟に達していない。成熟個体の大部分は殻長60mm以上のものである。従って、トリガイの成熟殻長は50～55mmであると考えて妥当であろう。この殻長範囲は発生してちょうど1年経った時点の大きさに相当する。つまり、トリガイは満1歳でほとんど成熟に達する。

Fig. 3.11に殻長における肥満度と軟体部重量指数のプロットを示した。肥満度と軟体部重量指数はそれぞれ1.0～3.5と3.0～19.0の範囲を示している。しかし、殻長の増大に伴う肥満度または軟体部重量指数の変化を特に認めることができなかった。

一方、肥満度と軟体部重量指数の経月変化をFig. 3.12に示した。その平均値はそれぞれ1.455~2.622と5.581~15.055の範囲となった。肥満度も軟体部重量指数も3月をピークに減少し、6月以後には相対的に安定する。また、Fig. 3.13には成熟個体と未熟個体における肥満度と軟体部重量指数の経月変化を示した。傾向的にはFig. 3.12と変わらないが、9月と10月を除き、成熟個体のほうが未熟個体より高い値を示している。このことから、成熟個体ほど未熟個体よりも体重特に軟体部重量が高く、つまり成熟すると軟体部が発達することを表す。

肥満度も軟体部重量指数もトリガイの生理的变化を表すと考えられる。トリガイは成熟するようになると、軟体部が著しく発達する。一方、産卵終了の個体の軟体部が軽くなり、身がぼろぼろになる。成熟個体の割合のピークは5~6月であるので、肥満度及び軟体部重量指数のピークはその直前に相当する。また、トリガイの貝殻は非常に薄く軽い。貝殻の重量の全体重に対する割合は小さいので、成長による重量の増加は主に軟体部重量の増加による。従って、肥満度特に軟体部重量指数はトリガイの成熟状態を表すよい指標であると考えられる。

3-3-3 考察

成長と資源構造について

トリガイは5月に発生するとして、Fig. 3.8に示した殻長頻度分布解析の結果に非線形的推定法(ガウス・ニュートン法)によってvon Bertalanffyの成長曲線を当てはめた(加藤, 1988a)。その結果をFig. 3.14に示した。推定されたvon Bertalanffyの成長曲線は次のようになった。

$$SL_t = 96.42 [1 - \exp \{ -0.0818 (t - 0.2007) \}]$$

但し、 t は月を、 SL_t は t 月における殻長(mm)を表す。von Bertalanffyの成長曲線によるトリガイの理論成長は満1年で59.7mmに、満2年は82.7mmに達することになる。モデルでは1歳まで成長の季節的变化は小さいようである。

一方、トリガイの成長及び年齢については東京湾では鈴木(1971)の記録以外にない。鈴木(1971)はトリガイが満1年でおおよそ50mmに達し、寿命が3~4年であるとしているが、データ並びに方法について述べていない。他海域では、山口県

下の瀬戸内海のトリガイについて井上(1955a)は殻表の帯状輪紋査定による研究結果では秋発生したものは満1年で69mm, 満2年で85mmに達すると報告している。また立石 他(1977)は長崎産のトリガイについて輪紋査定を行い, トリガイが満1年で63mm, 満2年で85mmであると報告している。また, 福岡県下の周防灘におけるトリガイの成長について, 有馬(1972)は6~7月に発生したものは満1年で77.5~80.0mmにモードを持つ群に成長すると報告している。また, 石川県下の七尾湾におけるトリガイについて秋生まれ群が満1歳で65~70mmに成長するとされている(石川県, 1991)。また, 京都府下の宮津湾では春生まれと秋生まれが満1年でそれぞれ70mmと75mmに達する(京都府, 1987)。これらの研究結果では周防灘及び宮津湾における成長がやや速い以外, 殻長の頻度分布解析による本研究の結果とかなり一致する。トリガイの成長は相対的に速く, 且つ年級群組成が比較的単純であることから, 殻長のモードの経時的推移を追跡すること, つまり殻長頻度分析法はその成長及び年級群組成の解明に有効な手法であろう。

しかし, 殻長頻度分析は得られたデータに左右される。サンプルが自然の年級組成を正確に表していなければならない。トリガイは移動性の小さい貝とされている(立石 他, 1977)が, 東京湾では特に冬に獲れにくい傾向があるようである。本研究では次のような点を指摘すべきであろう。まず, すでに触れたように全体的にサンプルが十分ではなかったことである。特に冬季の間における成長の把握が不十分である。次に, サンプリングに使われた貝桁網の漁獲選択性の問題である。使用した桁網は漁業用のもので, 商用サイズに達しない小型個体に対する効率は小さいと考えられる。従って, 桁網の漁獲選択性を決定する必要がある。

一方, これまでの調査で特に冬季(12~3月)にはサンプルが獲れにくい傾向があることについては桁網の漁獲選択性の問題だけでは説明できない。なぜなら, 冬季になるとトリガイも40mm前後に達するので, 秋季よりも採捕し易くなるはずだからである。従って, 冬季では棲息深度が深くなるまたは移動などの問題が生じる。しかし, トリガイの季節的移動などについて報告が全くなく, 今回の調査でもこのことを明らかにすることが出来なかった。

東京湾におけるトリガイが満1年で漁獲の対象になり, 2年以上生き残るものはほとんどないということはトリガイの年齢組成と資源構造及び資源変動の解明に重要な意味を持つ。トリガイの漁獲対象が主に1歳年級群からなることは, 資

源変動が主に1歳群の変動によって決定されることを意味する。従って、1歳群の発生及び生残はトリガイの資源構造を決定する。トリガイ資源の年変動が激しい要因の一つは資源構造の単純さによるだろう。トリガイの発生及び生残を左右する環境的または生物的要因の年変動はトリガイの資源変動を大きくコントロールしている。従って、環境要因の影響を明らかにすることはとても重要な意味を持つ。

他海域におけるトリガイの殻長組成をみると、殻長80mmを越える大型貝、場合によっては殻長100mm以上に達するものもかなり出現していることから、その年齢組成及び資源構造は東京湾と相当異なる(京都府,1989,1990,1991a;石川県,1991)。東京湾では殻長80mmを越える大型貝の割合は非常に小さい。ちなみに本研究を通じて採捕した最も大型の貝の殻長は85mmであった。これが単に東京湾における漁獲圧力が他海域より大きいのか、生息環境が他海域より悪いのかのどちらによるのかは決定できない。しかし、この両方の原因を考慮に入れるべきであろう。

1歳貝が夏を越えられない原因として漁獲圧力の大きさ及び環境要因の影響を挙げたが、特に環境要因についてもっと検討すべきである。東京湾では夏の高水温期に貧酸素水塊が生ずることが報告されている。三河湾でも同じ状況がある。環境要因とトリガイの資源変動の関係については別章で詳しく検討することにする。

産卵と環境要因について

トリガイの産卵期は4~7月で、産卵盛期は5~6月であると推定された。稚貝の出現状況並びに成熟個体の割合の経月変化から見ると、産卵期が相当長いと思われる。ほとんどは春産卵であろう。当歳貝の秋産卵については可能性が小さい。但し、1990年10月に見られた一部分の小型個体の生殖腺の発達はおそらく夏の高水温の下降による水温の変化によるものであると考えられる。田中(1969)は2~3cmの稚貝を25.5℃の水温に保つと、放精と放卵が見られたと報告している。このような生殖腺の一時的発達が必ず産卵につながるとは限らない。春秋二回産卵する他海域でも当歳貝の産卵は認められていない。従って、東京湾の春生まれ

群が秋に成熟に達し産卵することはないであろう。

しかし、近年の不漁の為に夏以後に満1歳以上の標本を採集することができなかったため、1歳以上の個体の秋産卵の可能性について検討できなかった。1年以上生き残ると春秋二回産卵の可能性も考えられる。すでに指摘したようにトリガイの成熟に大きな影響を及ぼす環境要因は水温の変化である。春及び秋はそれぞれ水温の上昇と下降の時期であって、トリガイの成熟に少なからぬ影響を与えるに違いない。

Table 3.3 は他海域におけるトリガイの産卵期をまとめたものである。トリガイの産卵期はこのように生息場所によってかなりばらつきがある。春秋二回産卵するところ（京都宮津湾、山口と岡山の瀬戸内海沿岸）、春だけに産卵するところ（東京湾、福岡周防灘）及び春から夏を通じて秋まで産卵するところ（韓国）に分けられる。ほとんどの場所では産卵期が相当長い。このようなトリガイ産卵期の違いはまず生息場所の環境の違い、特に水温によると考えられる。しかし、この点についてはさらに調査した上で議論すべきであろう。

Table 3.1 Summary of materials for growth study.

Date	Number of Individuals	Shell Length(mm)		
		Mean	Minimum	Maximum
Apr. 26, 1989	101	63.1	40.8	85.6
May. 24, 1989	85	69.6	50.6	85.6
Jun. 30, 1989	104	65.1	49.9	79.5
Jul. 26, 1989	122	65.1	50.0	83.1
Aug. 22, 1989	61	57.9	11.8	82.6
Sep. 26, 1989	68	37.7	11.5	68.0
Oct. 28, 1989	12	17.5	13.3	22.0
Nov. 28, 1989	2	19.8	17.4	22.2
Dec. 22, 1989	0			
May 12, 1990	56	60.3	33.0	74.1
Jun. 26, 1990	62	55.0	40.0	68.3
Aug. 1, 1990	36	41.4	10.5	72.0
Aug. 21, 1990	13	19.9	10.3	53.9
Oct. 3, 1990	41	22.7	14.1	33.5
Oct. 31, 1990	21	33.4	21.1	39.9
Nov. 23, 1990	21	37.5	25.3	44.3
Dec. 24, 1990	5	34.7	29.5	38.1
Jan. 20, 1991	35	48.3	29.8	66.0
Mar. 13, 1991	39	57.3	31.2	74.7
Apr. 21, 1991	32	57.6	40.0	71.3

Total Numbers : 916

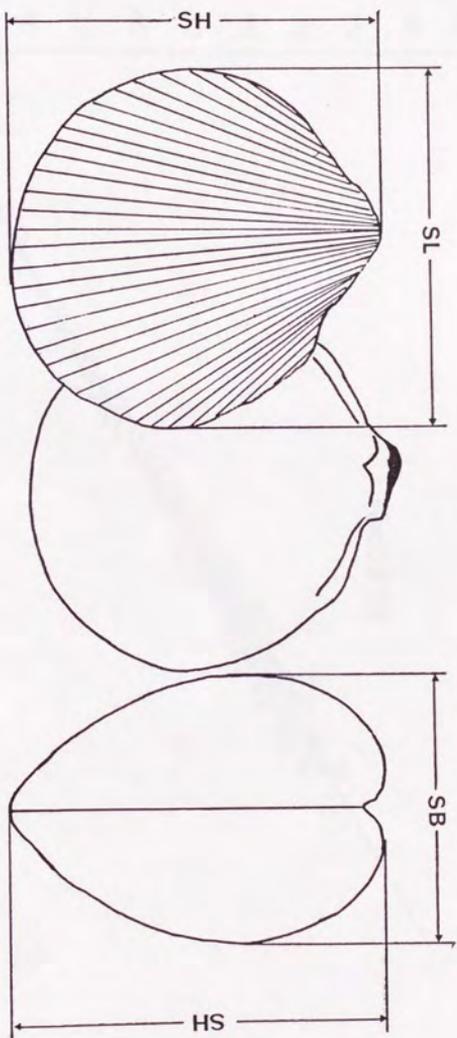


Fig.3.1 Diagram to show the shell-dimensions and terminology of shell.

SL:Shell Length. SH:Shell Height. SB: Shell Breadth.

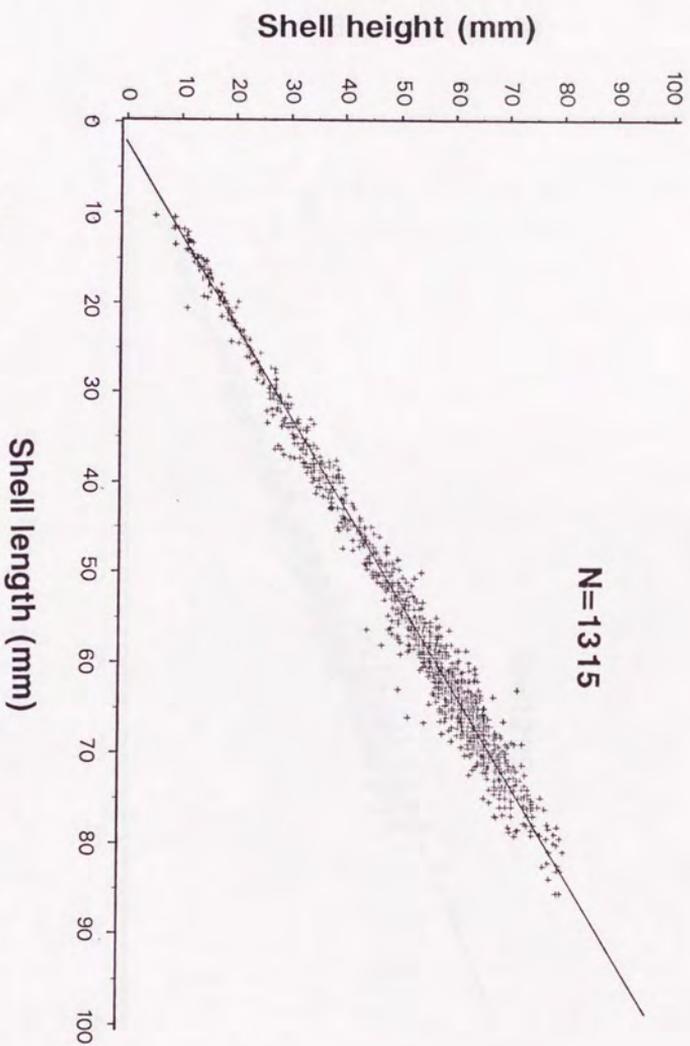


Fig.3.2 Relationship between the shell length and the shell height
for Fulvia mutica(Reeve) in Tokyo Bay.

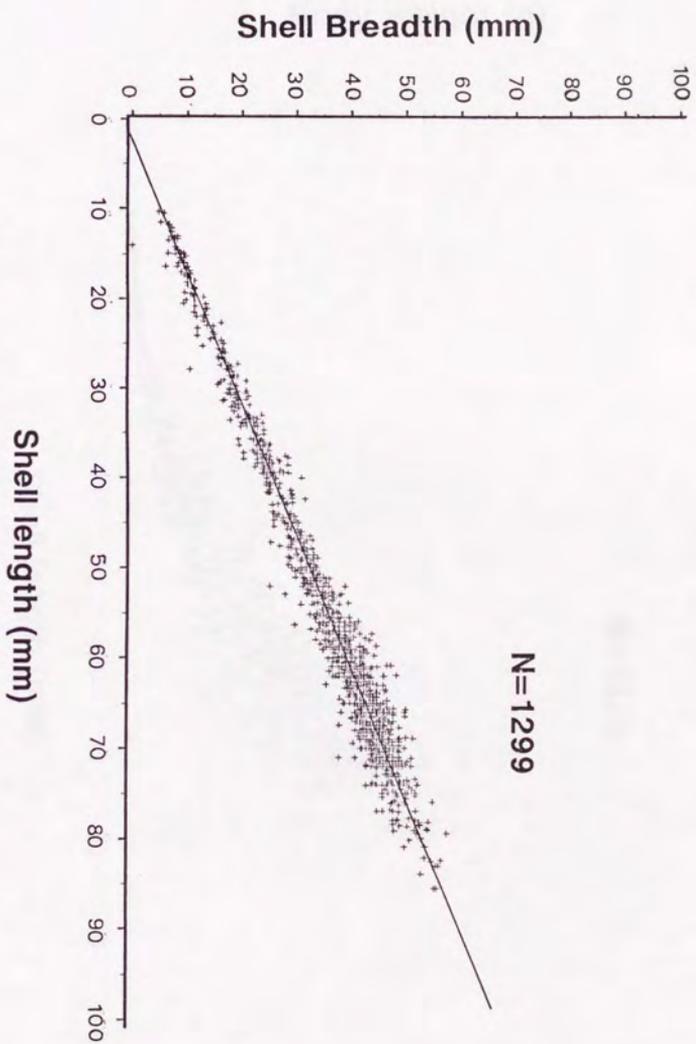


Fig.3.3 Relationship between the shell length and the shell Breadth
for Fulvia sulcata(Reeve) in Tokyo Bay.

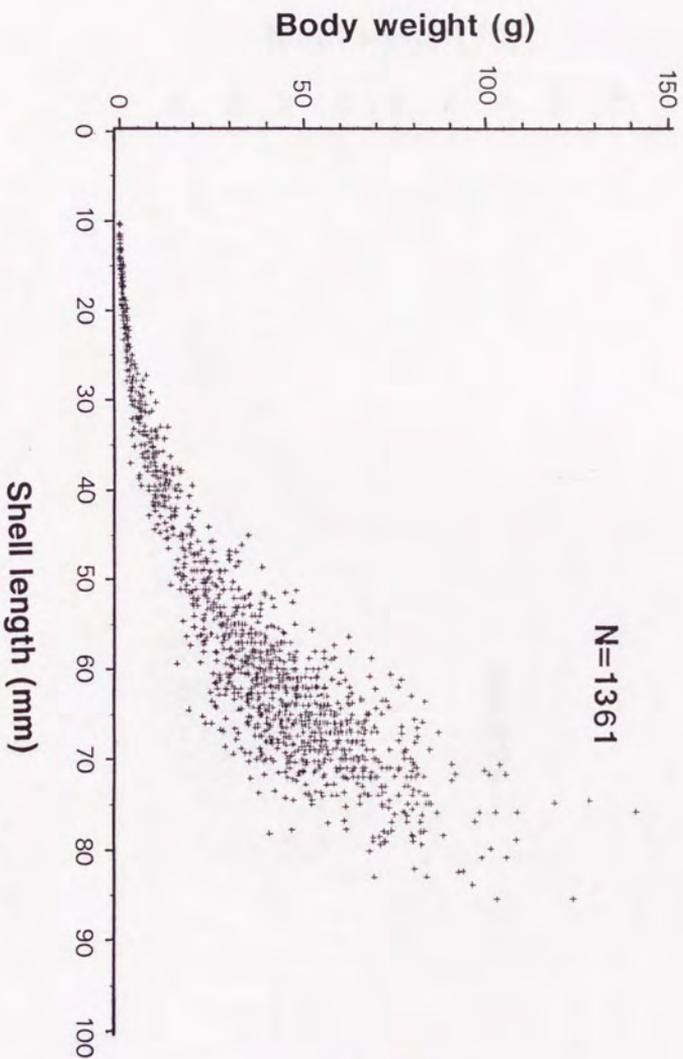


Fig.3.4 Relationship between the shell length and the body weight
for Fulvia mutica (Reeve) in Tokyo Bay.

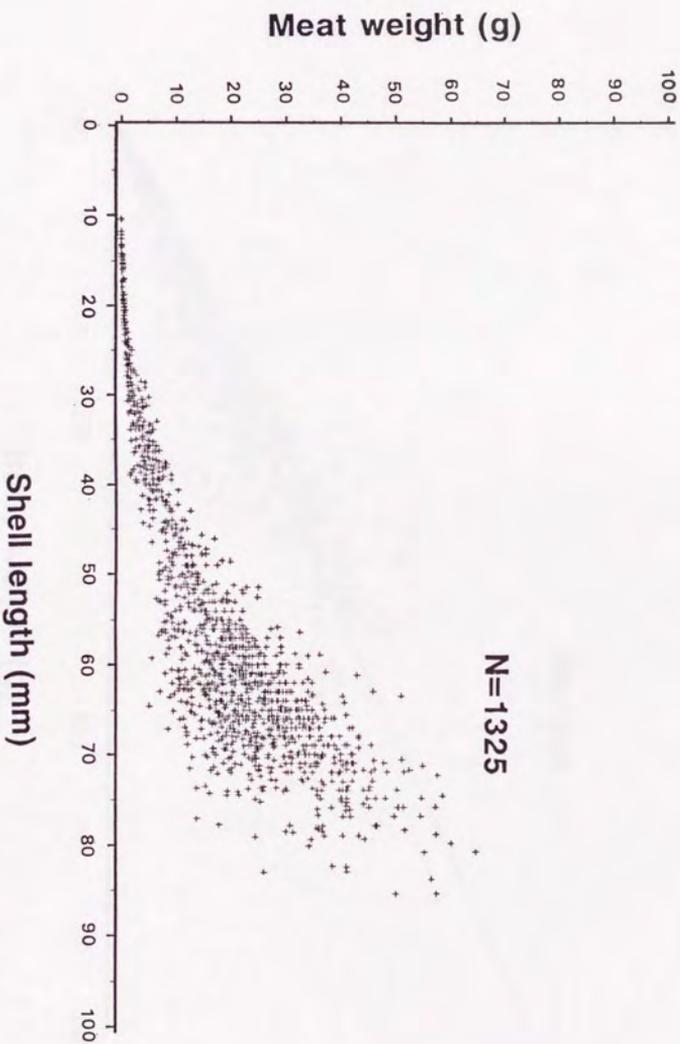


Fig.3.5 Relationship between the shell length and the meat weight
for Fulvia mupica(Reeve) in Tokyo Bay.

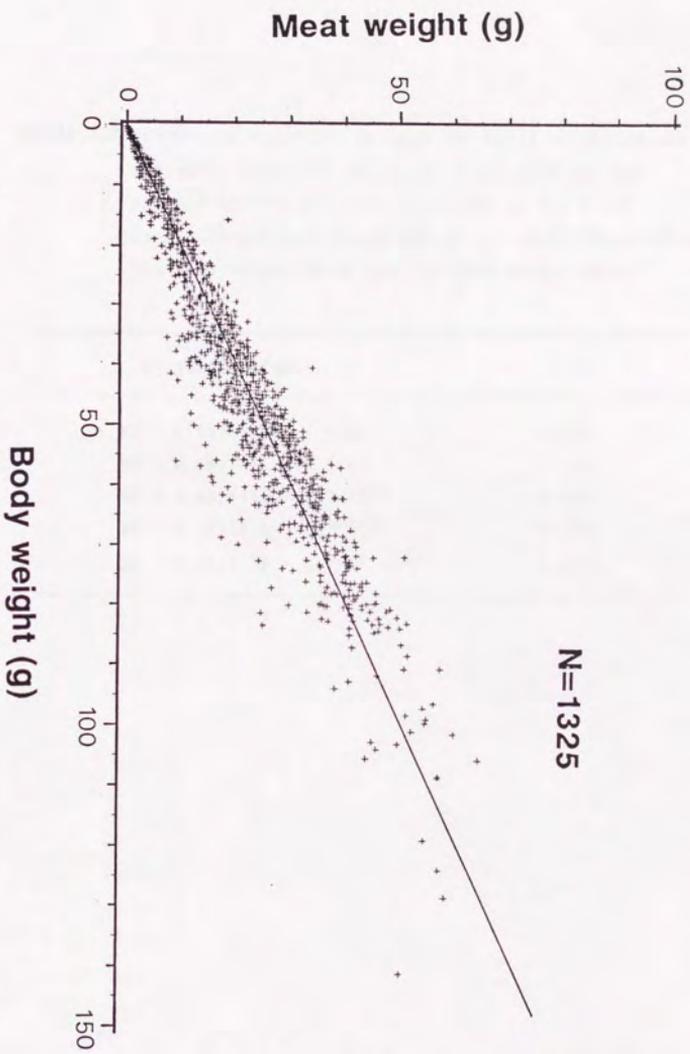


Fig.3.6 Relationship between the body weight and the meat weight for *Pulvia mutica*(Reeve) in Tokyo Bay.

Table 3.2 Regression equations between the shell height(SH:mm) and shell length(SL:mm), shell breadth(SB:mm) and shell length(SL:m), body weight(BW:g) and shell length(SL:mm), meat weight(MW:g) and shell length(SL:mm), the meat weight(MW:g) and the body weight(BW:g).

Regression Equations	R ²
SH = 0.9897 SL - 2.1318	0.9796
SB = 0.6814 SL - 1.5409	0.9626
BW = 2.5708*10 ⁻⁴ SL ^{2.9155}	0.9485
MW = 9.0825*10 ⁻⁵ SL ^{2.9976}	0.9178
MW = 0.5092 BW - 0.2143	0.9116

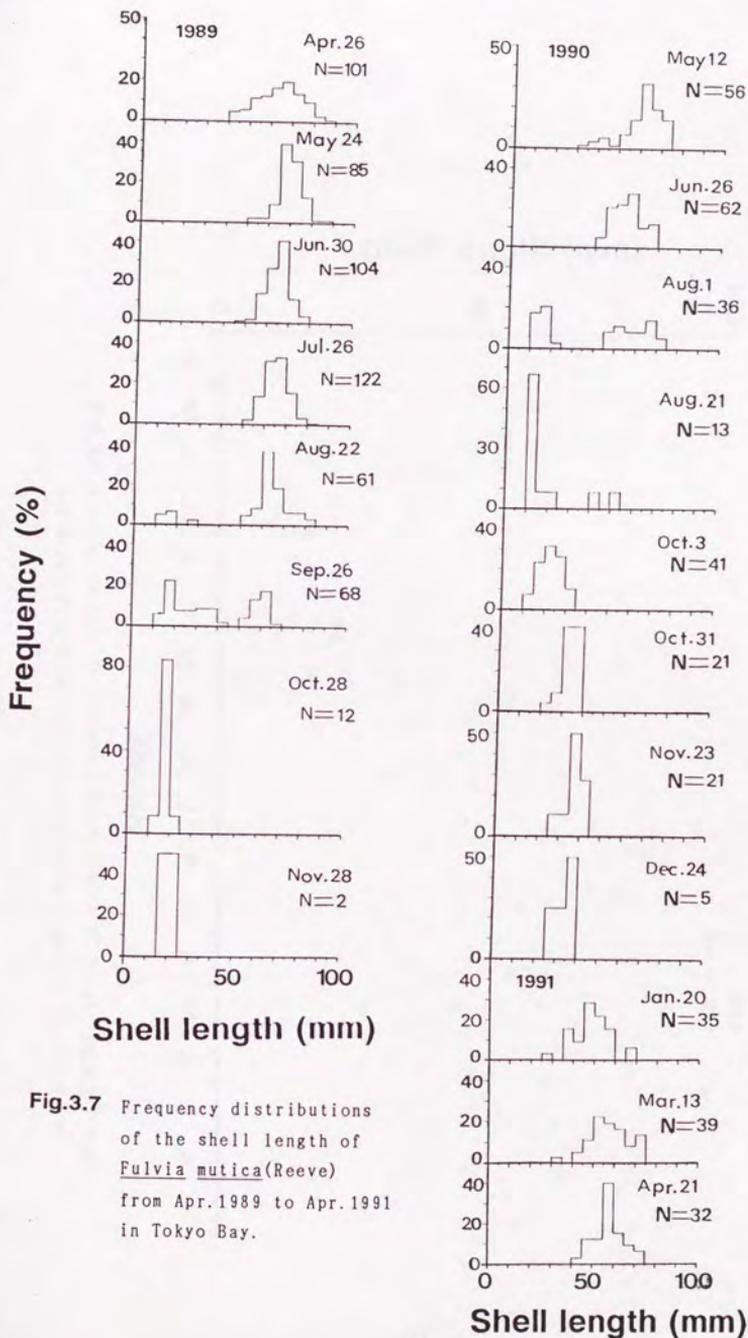


Fig.3.7 Frequency distributions of the shell length of *Fulvia mutica*(Reeve) from Apr. 1989 to Apr. 1991 in Tokyo Bay.

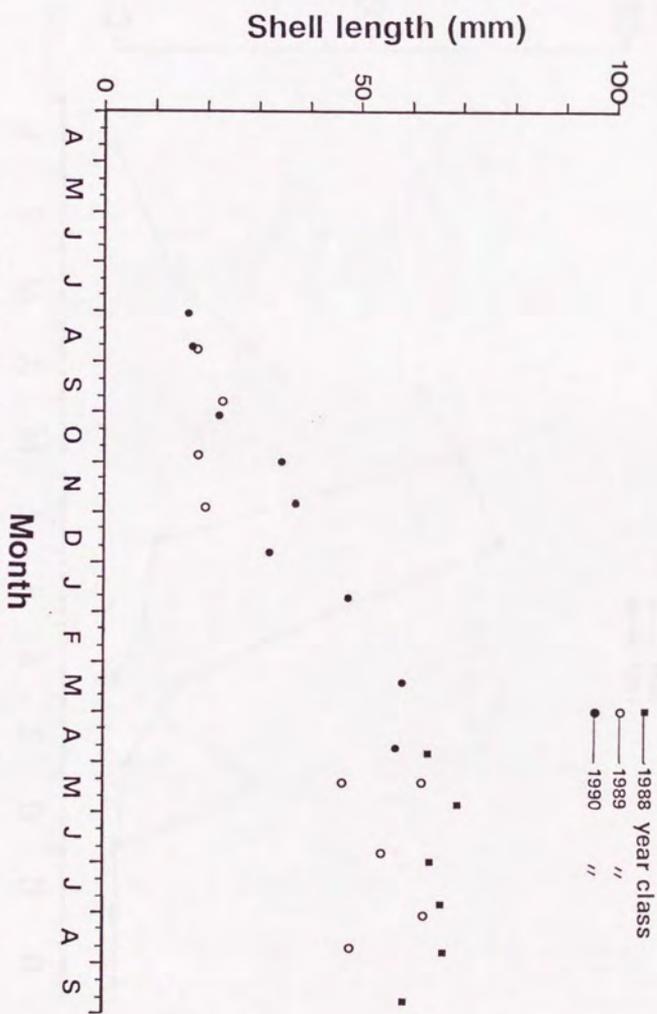


Fig.3.8 Monthly changes in the mean shell length of *Pulvia multica*(Reeve) estimated from frequency distributions (Fig.3.7) in Tokyo Bay.

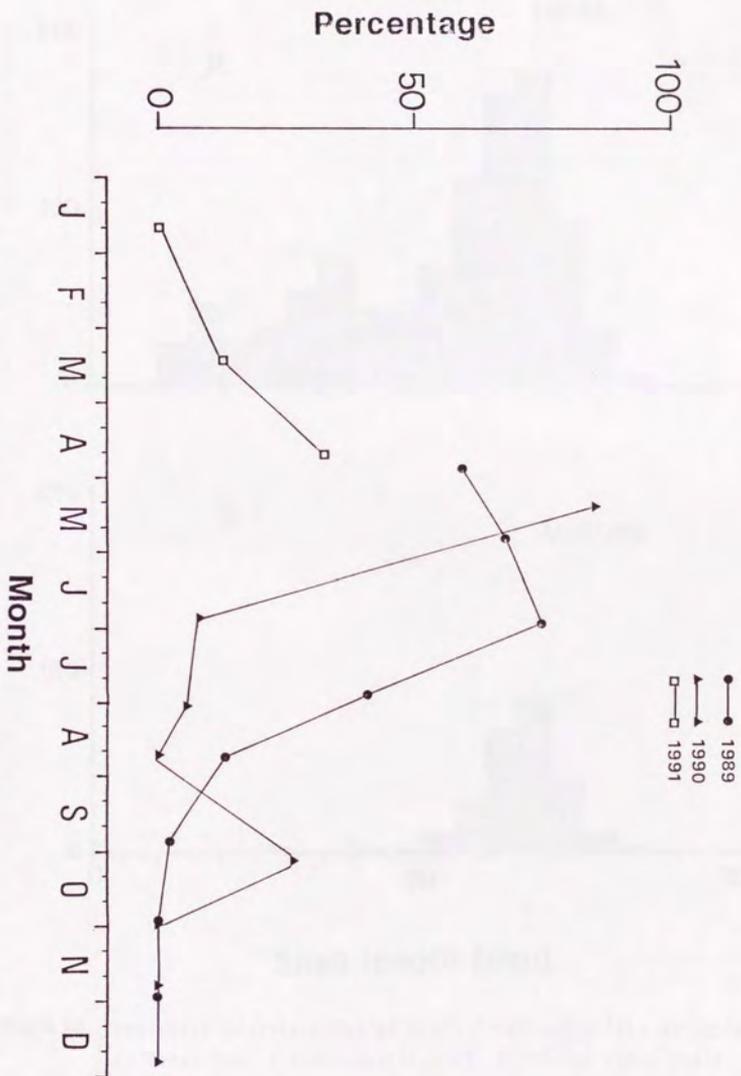


Fig.3.9 Monthly changes in percentage occurrence of the mature individuals of *Pulvia multica* (Reeve) by year in Tokyo Bay.

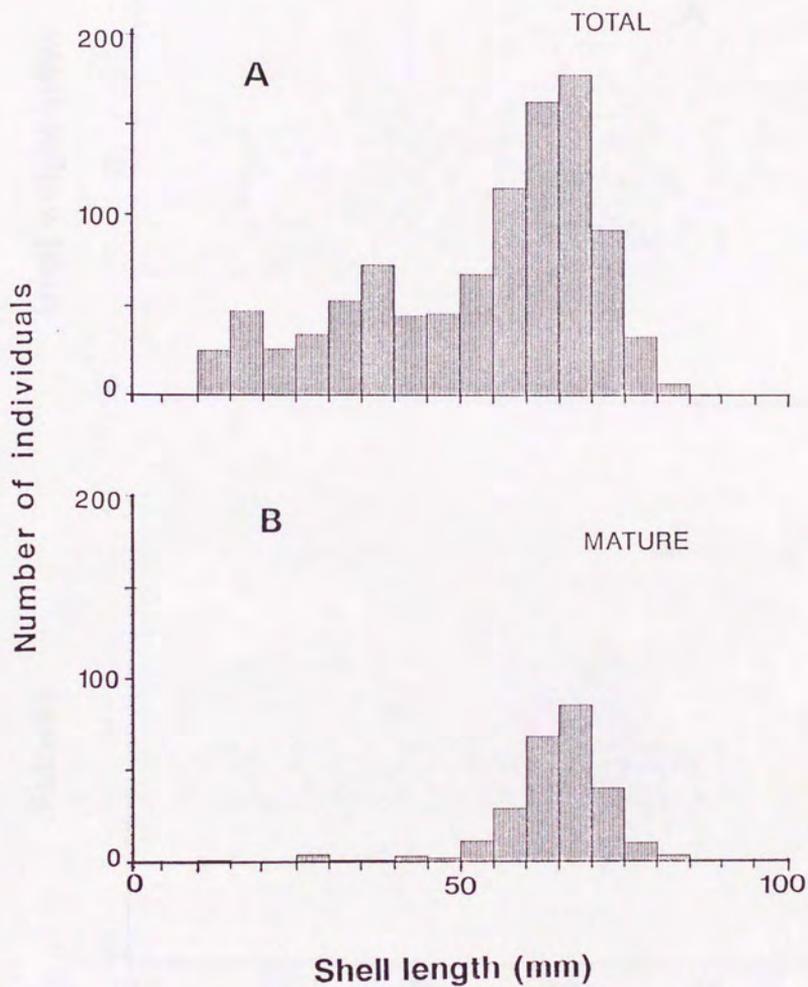


Fig.3.10 Frequency distributions of shell length of *Fulvia mutica*(Reeve) in Tokyo Bay. A:total individuals. B: mature individuals.

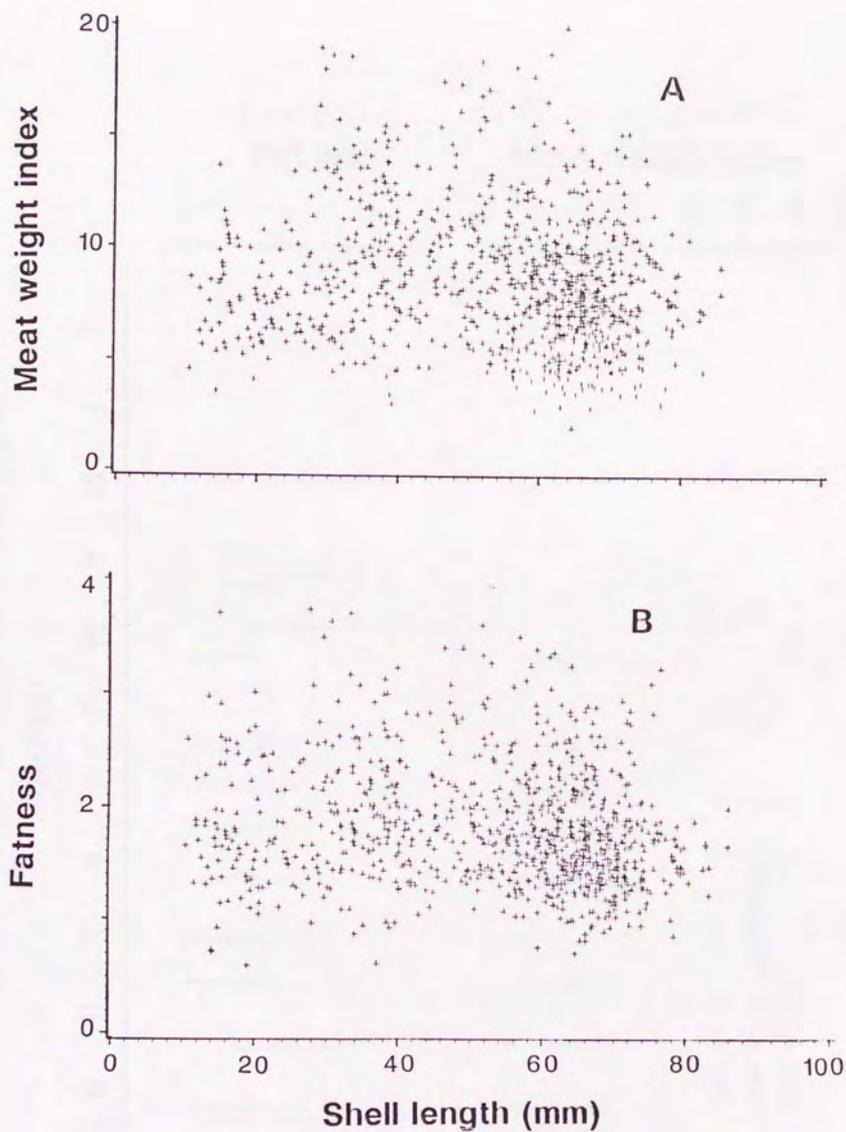


Fig.3.11 Plots of meat weight index(A) and fatness(B) against shell length for *Fulvia mutica*(Reeve) in Tokyo Bay.

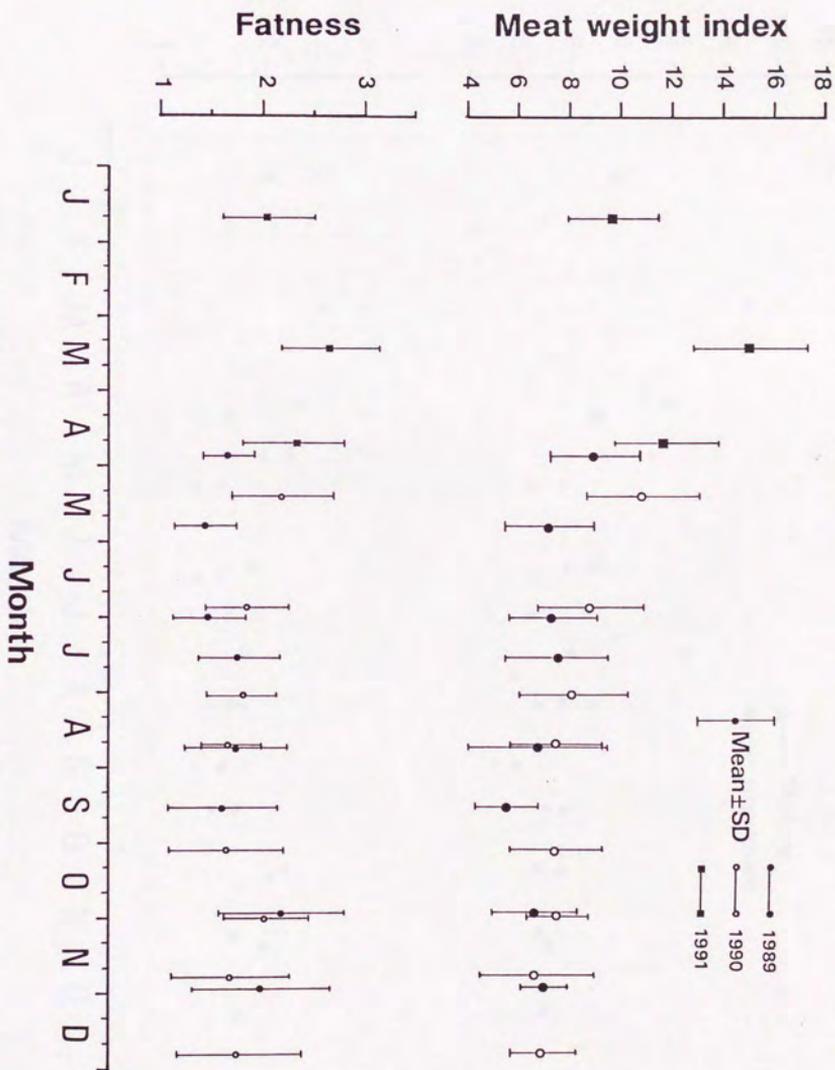


Fig.3.12 Monthly changes of the meat weight index and the fatness of *Fulvia mutica*(Reeve) in Tokyo Bay.

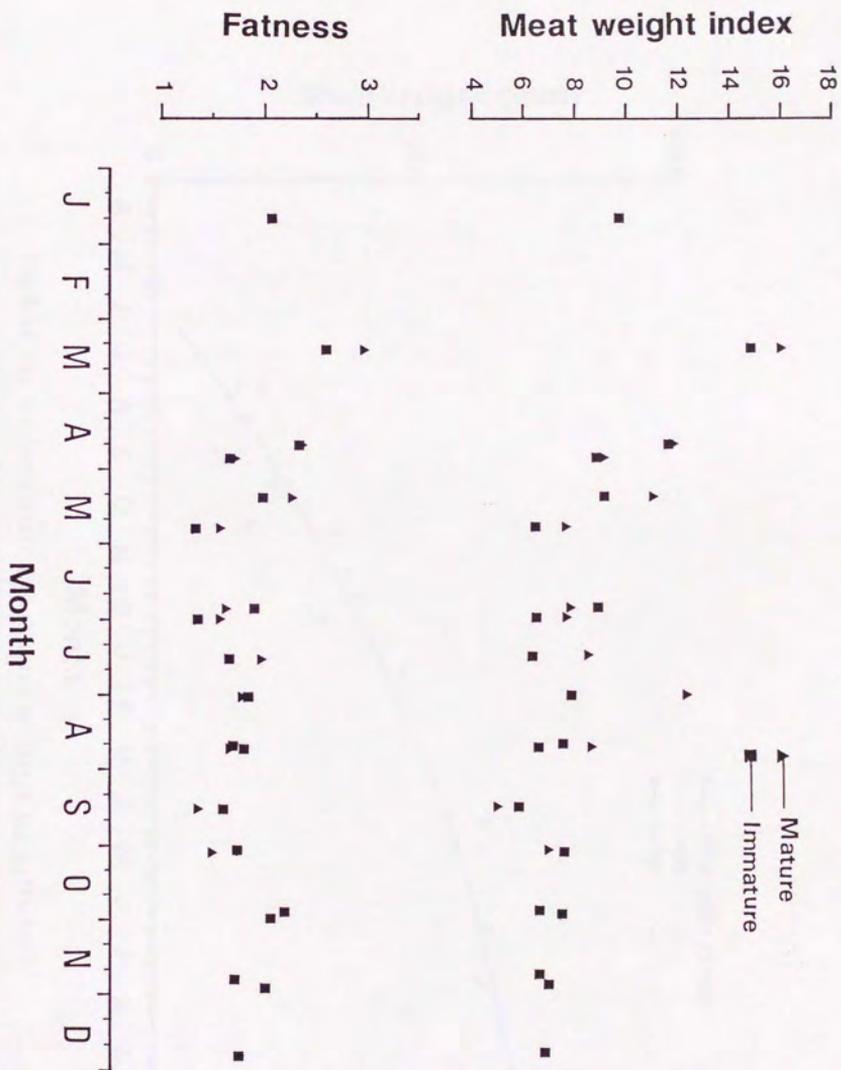


Fig.3.13 Monthly changes of the meat weight index and the fatness of *Pulvia nutica*(Reeve) by mature stage in Tokyo Bay.

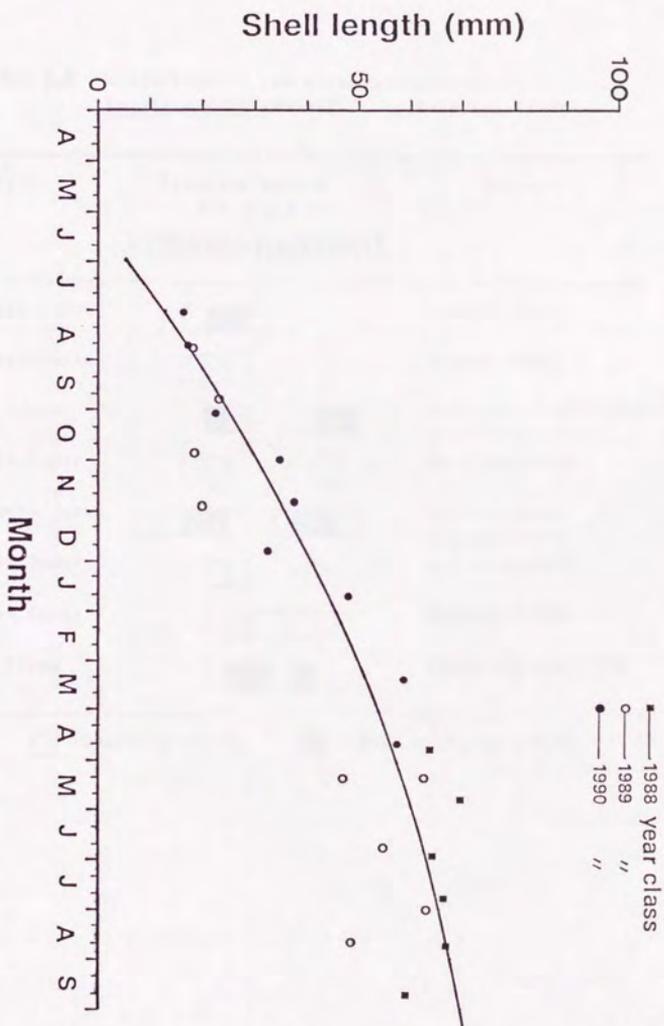
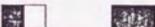


Fig.3.14 The von Bertalanffy growth curve of *Pulvia mutica*(Reeve) estimated from length frequency distributions in Tokyo Bay.

Table 3.3 Comparison of the spawning seasons of *Fulvia mutica* (Reeve) in various localities.

Locality	Spawning season (Month)	Author
	J F M A M J J A S O N D	
Yokohama, Japan		Present study
Yokohama, Japan		Yamada(1969)
Kyoto, Japan		Matsuoka et al(1968) Nishihiro(1980)
Okayama, Japan		Terajima(1968)
Yamaguchi, Japan		Inoue(1955b) Maekawa(1961)
Fukuoka, Japan		Fujimoto(1989)
Chinhae, Korea		Yoshida(1953)
Yeosu, Korea		Chang and Lee(1982)

 : Spawning season
  : Main spawning season

第4章 貝殻表面輪紋査定

4-1 目的

貝類の成長及び年齢を調べる一つの方法として殻表に現れる輪紋(External or Shell Surface Growth Ring)を特定の時期に形成される年齢形質(例えば年輪, 日輪)と考え, 輪紋の形成位置から成長を推定する方法は古くから用いられている(例えば, Newcombe, 1935; Shuster, 1951; Stevenson and Dickie, 1954; Craig and Hallam, 1963; Olsen, 1968; Merrill et al., 1966; Millar, 1968; Clark, 1968, 1974, 1975; Seed and Brown, 1978; Brousseau, 1979; Crisp 1984; 小島, 1975; 井上・大場, 1980; など)。しかし, これらの方法の多くは, 輪紋が年齢形質として妥当であるかの検討がなされないままに採用されてきた。また, 老年貝では輪紋間の間隔が狭くなるので, 輪紋の読み取りが難しくなる。さらに, 殻表の年輪はしばしば他の障害輪との区別が困難であるために, 殻表の輪紋による年齢査定の結果は時々かなりの推定誤差を持つことが指摘されている(Craig and Hallam, 1963; Lutz, 1976; Lutz and Rhoads, 1980; Jones et al., 1978; MacDonald and Thomas, 1980)。

これまでにトリガイの殻表にみられる紫紅色の帯状輪紋が年齢形質(年輪)とされ, 年齢査定に利用されてきた(井上, 1955a; 前川, 1961; 立石 他, 1977)。しかし, その帯状輪紋の形成周期, すなわち年齢形質としての妥当性は検討されていなかった。また, 帯状輪紋の形成要因について考察がなされてこなかった。さらに, トリガイの殻表には帯状輪紋以外に線状輪紋など何種類もの輪紋が見られるので, 他種類の輪紋を無視して, 帯状輪紋だけを年輪とすることにも問題があるように思われる。

一方, 貝類では成長とともに貝殻の曲率, 色, 殻重量などのような形態学的特徴も変化する(Merrill et al., 1966)。しかし, このような特徴を考慮して輪紋の形成を検討した例は少ない。トリガイでは殻長が同じ程度の個体でも, 殻表の輪

紋パターンが違っただけでなく、殻皮の模様や貝殻の色、重量、硬度などもそれぞれ違う。これらの特徴のもつ生物学的意味についてはあまり関心が寄せられていない。以上のことから、ここで次のようなことを目的とした。

1) 貝殻表面輪紋を輪紋パターン及び貝殻の形態的特徴によって分類し、各種輪紋の出現頻度の季節的变化より、輪紋の形成時期及び年齢形質としての可能性について検討すること。

2) 年齢形質として妥当だと認められた輪紋を用いて年齢査定を行うこと。

3) 各種輪紋の形成に及ぼす環境的または生物的要因を決定すること。

4 - 2 材料と方法

査定材料

1988年4月から1991年4月までにはほぼ定期的に採集したトリガイの貝殻の全部を材料とした。但し、貝殻が割れ査定不可能のものを除外した。計 1,111個体について輪紋査定を行った。

貝殻表面輪紋の分類

トリガイの貝殻表面を精密に観察すると、そこに現れる輪紋はいろいろのタイプがある。まず気づくのは同じ大きさの貝でも、紫紅色のバンドタイプの輪紋があるものとないものがある点である。そして貝殻の色や堅さもそれぞれ違う。帯状の輪紋の幅はいろいろであるが、多くは5mm前後となっている。また、帯状輪紋のある貝殻は腹縁部では色が落ち、貝殻がわりと重く、堅いようである。次に線状輪紋が数多く見られる。なお、最も多いのは輪紋の全くない貝殻である。いずれのタイプでも上述したような形態的特徴が違う。ここで以上のような形態的特質も考慮して、次のように輪紋の分類を試みた。

1) Bタイプ：バンドタイプの輪紋。このタイプの輪紋は幅の広さが5mm前後のバンドで、バンドが黒く（或いは紫紅色）、かつ突出している。光に透かして内

側からも明瞭にみることができる。バンドは大體貝殻の腹縁 (ventral margin) の近くに位置する。そして貝殻がわりと堅く、色がやや黒くなっているように見える。また殻表に毛が少なく (特に殻頂部には毛がなく、滑らかである)、ほとんど腹縁 (第一バンドより) 部に集中している。殻表に毛があるにしても、並び方が不規則になっている。

2) Lタイプ: ラインタイプの輪紋。程度の差があるが、大體細い線であり、1本から3本までである。貝殻はBタイプのものに比べると軽く、色が白く、且つ硬さがやや落ちてゐる。大部分の貝の殻表に毛がきれいに並んでいる。

3) Rタイプ: バンドタイプの輪紋。但し、Bタイプのバンドに比べると、バンドは幅が小さくて不明瞭で、色が赤く、薄い。小型個体に現れるこのタイプの輪紋は特に明瞭に見える。貝殻が概ね柔らかくて白い。殻表に毛が多く、乱れずに並んでいる。

4) Nタイプ: 輪紋がないタイプ。貝の大きさが様々であるが、貝殻が概ね白く、柔らかい。殻表に毛が多く並んでいる。

このように分類した殻表輪紋の特質をさらにTable 4.1 にまとめた。

以上の分類に従い、それぞれの輪紋の出現頻度を調べ、その経月変化を検討する。また、Fig. 4.1 に示したように、殻頂から各輪紋までの殻高 (便宜上輪紋高 Ring Height: RH と称する) を測定し、それぞれの形成位置を調べた。さらに、縁辺成長率 $(SH - RH_n) / (RH_n - RH_{n-1})$ 。なお、SHとRH_nはそれぞれ殻高とn輪紋群の輪紋高を表す。さらにFig. 4.1を参照) を計算し、その経月変化を調べた。そして、考えられる生物的、環境的要因が輪紋形成に与える影響について考察を行った。

4 - 3 結果と考察

4 - 3 - 1 結果

各輪紋の出現頻度の調査結果はTable 4.2 (個体数) とFig. 4.2 (割合) に示した。全体的に見ると、輪紋のないNタイプが最も多く全部で454個体あり、測定全個体数1,111個体の40.8%を占めた。一方、輪紋のあるものでは、Lタイプが

400 個体あり、全体の36%を占め、またBタイプとRタイプがそれぞれ157個体と156個体あり、全体に占める割合はいずれもおよそ14%である。次に月別の出現状況をみると、Bタイプが、1988年の4~6月及び1989年の4~9月の間に約6% (1989年9月) ~40% (1988年5月) の頻度で出現するが、1990年以後は出現していない。そして、Lタイプは1989年の10月と11月以外に8%~53%の割合で出現し、ほとんどは25%以上の高い割合を占める。そして、Rタイプの輪紋は1989年の10月と11月及び1991年の3月を除き、およそ1%~50%の頻度で出現しているが、月別の変動が特に大きく、また小型個体 (Fig. 3.7 に示した殻長の頻度分布図から明らかのように、1990年10月以後に採集した個体は全て1歳未満のものである。) の出現頻度が高いように思われる。ちなみに1989年の10月と11月にNタイプ以外の輪紋が出現していないのは単に標本数が小さかったからだと思われる。そして、Nタイプは12%~100% の高い割合で全ての月に出現し、また特に秋から冬までの間に高い傾向を示している。

一方、輪紋のあるタイプは何れも1輪紋から3輪紋まで見られるが、そのほとんどが1輪紋で、3輪紋まで有する個体の割合は非常に低い。特にBタイプの輪紋では、3輪紋を持つのは1個体しかなく、Bタイプの1%にも満たず、その80%以上が1輪紋である。ちなみに、Bタイプに占める1輪紋~3輪紋の割合はそれぞれおよそ80%、20%と0.6%、Lタイプはそれぞれ69%、21%と10%、Rタイプはそれぞれ70%、24%と6%となっている (Table 4.2)。要するに、Bタイプの輪紋がある期間にしか出現しないのに対して、LとRタイプの輪紋はほとんど一年中出现している。そして、輪紋のない個体の割合は非常に高かった。

Fig. 4.3 にBタイプ輪紋の殻高の頻度分布の経月変化を示した。全体の頻度分布に対してBタイプ輪紋群の殻高分布のモードは明らかに右にある。すなわちBタイプ輪紋群は相対的に大きい個体である。そして、第2輪紋群の殻高分布は1輪紋群のものよりさらに右の方にモードをもつ。一方、期間が短いので、モードの移動を追跡するのが難しいが、特に1988年には各輪紋群のモードの経時的移動が見られる。しかし、Lタイプ及びRタイプ輪紋についてはこのような変化を読み取れない。これを示したのがFig. 4.4 である。Fig. 4.4 は全期間のデータをまとめたもので、各タイプの輪紋の殻高の頻度分布を全標本との比較で示した。これらの頻度分布を見ると、モードの位置はそれほど変わらず、Bタイプ以外は全

標本の分布とはほぼ一致していると言える。すなわち、LとR及びNタイプの輪紋を持つ個体の殻高組成は全標本の殻高組成とはほぼ同じである。一方、Bタイプだけが小型個体の出現頻度が低い。例えば、Bタイプでは全部の個体が殻高40mm以上、また95%以上が50mm以上の個体で、ほかのタイプに比べると、大きい個体の占める割合が相対的に大きい。これに対して、LタイプとRタイプ、特にNタイプでは殻高50mm以下の小型個体の出現割合が相対的に大きい。以上の結果を要約すれば、Bタイプの輪紋はある大きさ以上に達しないと形成されないのに対し、LとRタイプの輪紋はほとんどの殻長範囲に出現する。

次に、タイプ別の輪紋の形成位置（すなわち、輪紋高：RH）の殻高に対する関係を Fig. 4.5 に示した。何れのタイプの輪紋でも輪紋の形成位置が殻高すなわち個体の大きさによって違うようであるが、特にBタイプでは輪紋の形成位置が殻高とある程度の相関関係を示しているように見える。つまりBタイプの輪紋がほとんど腹縁部に位置していることを意味する。しかし、LとRタイプの輪紋の形成位置はさまざまである。例えば、Bタイプの標本数はRタイプとはほぼ同じであるが、明らかにRタイプの輪紋形成位置がBタイプより個体間の変動が大きい。

そして各輪紋の形成位置（輪紋高：RH）の経時推移を示したのは Table 4.3 である。この結果は月別の平均値を示したもので、Bタイプでは月によって輪紋の位置があまり変わらないのに対して、LとRタイプの輪紋の位置が月によって変化する。すなわち、Bタイプの輪紋が一定の位置に形成されるのにたいしてL或いはNタイプ輪紋が個体の大きさに応じて形成される。また、月別の差があるものの、LとRタイプでは各輪紋の縁辺成長の低下が認められなかった。理論的には年をとると、成長率が減少する。従って、もしLとRタイプの輪紋が年齢形質であれば、輪紋の縁辺成長率が減少するはずである。このことから、LとRタイプの輪紋が年齢形質としての要素を持っていないことを示している。

以上の結果を総合すると、B、R、Lの3種類の輪紋のうち、LとRタイプの輪紋が一年を通じて出現すること、そしてほぼ全殻長範囲に形成されること、また、縁辺成長率の低下が見られないことなどから、周期性をもって形成される輪紋であるとは言えない。すなわち、LとRタイプの輪紋は年齢査定に利用できない。一方、Bタイプの輪紋がほとんど殻高50mm以上の個体に出現すること、また輪紋の形成位置の月別の差が小さいことから、Bタイプの輪紋を年齢形質とすること

ができると考えられる。

4-3-2 考 察

諸輪紋の形成に及ぼす要因について

周年のデータが得られなかったので、輪紋の形成要因を決定することが容易ではないが、これまでに得られた知見と東京湾における環境のデータなどに基づき、さらにトリガイの輪紋査定を行った他の研究報告の結果を参考にして、トリガイの殻表輪紋の形成に及ぼす環境的また生物的要因について考察を行う。

輪紋の形成に及ぼす環境要因について、Clark(1974)によれば、一般的にランダム的に起こるものと周期的に起こるものに大きく分けられる。前者は障害輪(disturbance line)で、後者は周期輪(periodic line:例えば、年輪や日輪など)とそれぞれ称することができる。障害輪をもたらすいわゆるランダムイベントとして、暴風(特に浅海では暴風により、光強度、波動、底質、塩分、濁度の著しい変化をもたらす)、捕食者による攻撃、一時的な気象異常(気温の異常変化)などが考えられる。周期的なイベント、とりあえず年周期的環境変化として冬の寒さ、夏の高水温及び産卵などが挙げられる。東京湾では環境を表すパラメータとして底層水温、塩分、溶存酸素量、pHを基にその影響を検討する。

Fig.4.6 に1982年4月から1990年3月までの神奈川水産試験場の調査船による毎月の東京湾柴地先の水温、塩分、溶存酸素、及びpHの測定値の月別平均を示した(神奈川水産試験場,1983~1990;St.112:北緯35° 20' 00",東経139° 41' 40",10m層水深測定値より)。これを見ると、平均水温が2~3月に低く、8~9月に高くなっているが、最低平均水温が10℃以下に下がらないのに対して、7~10月の相当長い間平均水温が20℃を超えている。特に8~9月には25℃にも達する。そして塩分とD0の値は夏に著しく低下する。特にD0は夏の相当長い期間にわたって低い値を示している。またpHの平均値は7月をピークに、5~9月の間に高くなっているが、変動幅が8.2~8.5の間で相対的に安定している。東京湾では夏の高水温期に貧酸素水塊が発生し、水生生物へ影響することが指摘されている(風呂田,1988,1991;桑原・清水,1989)。Fig.4.6からも明らかのように、東京

高柴地先では夏になると、水温の上昇と共に、塩分・D0の著しい低下が特徴となっている。このような環境的な変化はトリガイの成長に少なからず影響を及ぼすことが考えられる。

一方、輪紋の分類を行うとき、Bタイプの輪紋の条件として、輪紋の幅が広いこと（およそ5mm）、貝殻が重く硬いこと、殻表に毛が少ないことなど挙げた。これらの特質の持つ意味からもBタイプの輪紋形成の要因を推察することができると考える。

先ず、輪紋の幅の広さであるが、幅が広ければ広いほど、輪紋形成の期間が長くなると考えられる。従って、トリガイでこの帯状の輪紋の幅がかなり広いのは輪紋形成期間（すなわち、成長停止期間）が相当長いことを意味しよう。これに対して、LとRタイプの輪紋の幅が非常に狭いことは、一時的に形成されたものであると考えられる。従って、Bタイプの輪紋形成に及ぼす要因は相当の時間続くものであるのに対して、LとRタイプの輪紋形成を促がす要因は一時的なものであると推察される。

輪紋の形成時期を決定する一つの手段として縁辺成長率の経月変化が用いられている。Bタイプの第1輪紋（第2及び第3輪紋は標本数が不十分のため、検討を省いた）の縁辺成長率の経月変化をFig.4.7に示した（なお、1988年のデータが短いので、用いなかった）。1989年では6月から低い値を示す。この結果とBタイプ輪紋の出現時期を総合すると、夏が帯状輪紋の形成時期であろうと思われる。

一方、トリガイの成長停止を引き起こし、相当の期間に続く生物的環境的影響としては冬の低水温、夏の高水温及び産卵期が挙げられる。しかし、Bタイプ輪紋の形成時期が夏で、冬に帯状輪紋が出現しておらず、また殻高50mm以上の個体にしか形成されないことから、冬の低水温がBタイプ輪紋の形成を決定する要因とは考えにくい。従って、産卵期と夏の高水温が検討の対象となるが、トリガイの産卵期が4～7月で、Bタイプの輪紋の形成時期と一致することから、産卵がトリガイの帯状輪紋の形成の主要要因の一つであることが推察できる。

しかし、産卵がBタイプの輪紋の唯一の形成要因でないことも明らかである。なぜなら、トリガイが満一年でほとんどが成熟し、産卵するにもかかわらず、一部分の個体にしか帯状輪紋が形成されないからである。すなわち、産卵だけでB

輪紋が形成されないことを意味する。従って、産卵以外に何等かの要因が働いているに違いない。Fig. 4.7 で示したように、帯状輪紋が夏に形成されることから、夏の高水温が関わっていることが考えられる。トリガイの生息する柴地先10m層では7月になると、水温が20℃を越えるようになり、8～9月になると、水温が25℃に達する。水温の上昇と共に、消化酵素の供給源である杆晶体の指数が低下し、その生理的機能が低下する（井上，1955c；小林・渡部，1959；内野・辻，1991；京都府，1991a）。また、トリガイは水温の上昇と共に酸素消費量が増加するが、水温が24℃を越えるとトリガイの生理的機能の低下によって酸素消費量が減少する（野上 他，1981）。さらに、夏の高水温期における溶存酸素量の低下による大量斃死が報告されている（林 他，1976；真鍋，1978）。従って、夏の高水温とともに、塩分と底層D0の著しい低下をもたらす環境の変化と産卵ストレスが複合的に作用し、相当長い間（2～3か月以上だろう。ちなみにトリガイは春（4～7月）が産卵期である。高水温期は8～9月まで続く）にわたってトリガイの成長停止を引き起こし、帯状輪紋の形成を誘起すると推察される。

また、トリガイの人工種苗を標識放流して帯状輪紋の出現の追跡調査を行った内野・辻(1991)の報告によると、春生まれの1歳貝に帯状輪紋は出現せず、2歳貝になって第1帯状輪紋が腹縁部にできるのに対して、秋生まれの1歳貝では第1帯状輪紋が貝殻の中ほどに出現する。よって帯状輪紋の形成位置から発生時期を識別できると述べている。また、その第1帯状輪紋の形成要因として、高水温による生理的機能の低下と成熟、産卵が一致した時に形成されると結論している。この結果は本研究の結果とほぼ一致している。本研究で輪紋査定した個体ではその帯状輪紋は全て腹縁部に形成されていることは産卵期が春であることを意味する。この結論が前章で述べたトリガイの産卵期が春で、秋に産卵する可能性が少ないという結果と一致する。一方、輪紋の形成に及ぼす水温の影響について、夏の一時的な高水温は障害輪をもたらす可能性がある指摘され（Olsen, 1968；Clark, 1974），年輪を形成する環境要因は主に冬の低水温とされてきた。夏の高水温がトリガイの帯状輪紋の形成に影響を与えているというのは、高水温の単純作用というより、夏の間における高水温及び長雨による溶存酸素や塩分などの内湾環境の変化による複合作用であると理解すべきであろう。

一方、LとRタイプの輪紋の形成要因としては暴風、捕食者による攻撃などが

考えられるが、何れも一時的に起こる障害輪であるので、はっきりと決定することが難しい。ヒトデ類（ヒトデ *Asterias amurensis* , スナヒトデ *Luidid quinaria*）やモミジガイ *Astropecten scoparius* やイシガニ *Charybdis japonica*などによるトリガイへの捕食が問題視されているが（京都府，1989，1990，1991a；内野 他，1990），その被害状況特に貝殻の形成への影響についてはわかっていない。暴風，特に台風の影響は大きいと考えられるが，その評価は容易ではなく，実験的解明に委ねるしかない。また，Lタイプの輪紋の形成には上述した要因以外に強い漁獲圧力（特に桁網による損傷）も指摘したい。Lタイプの輪紋のうち殻の再生によるものは明らかに桁網の曳網による損傷と思われる（Merrill et al.，1966）。貝桁網の試験操業では採集個体の16%～18%の個体の貝殻が桁網によって破損した（京都府，1989）。また，東京湾のトリガイは非常に沿岸近くに生息し，水深が10m前後であるので，河川水の流入や連続の雨による沿岸環境の変化もトリガイの輪紋形成にある程度の影響を与えるだろう。しかし，特にRタイプ輪紋の形成にまだ不明なところが多い。このタイプの輪紋はLタイプの輪紋より幅が広いので，Lタイプの輪紋の形成要因と若干異なると考えられる。Olsen(1968)ではアカネアワビ *Haliotis rufescens* が餌となるプランクトンの季節変化，すなわち餌の利用可能性によって，輪紋の色が変化し，よって輪紋の色の出現頻度から輪紋の形成周期を推定できるという興味深い研究を行った。トリガイでは，Rタイプの輪紋が浅紅色で，また，特に小型個体に明瞭に認められる（大型個体では読み取れるが，不明瞭になっている）ことから，餌の利用可能性の問題も推察されるが，具体的に決定することはできなかった。

以上要約すると，トリガイの帯状輪紋は年に1回形成される年輪で，その形成要因は産卵と夏の高水温に伴う塩分，溶存酸素の著しい減少による生理的機能の低下であると推察される。また，帯状以外の輪紋は一時的な環境変化による障害輪で，その形成には暴風，捕食または曳網損傷が関与していると考えられる。

年齢形質としての帯状輪紋による年齢査定の意味について

Bタイプの輪紋，すなわち，トリガイの帯状輪紋が年輪であるので，帯状輪紋を用いて年齢査定することが考えられる。以下，その意義及び限界について考察

する。

Table 4.4 には推定された輪紋殻高と殻高及び計算殻長（殻高と殻長の関係式より、Table 3.2）を示した。要約すると、トリガイの第1、第2、第3帯状輪紋はそれぞれ輪紋高55.09mm、64.15mm、69.30mmの位置に形成され、その時の殻高はそれぞれ63.29mm、69.96mmと73.30mmに相当する。これを殻長に換算すると、それぞれ66.10mm、73.59mmと77.62mmとなった。

トリガイは春に産卵し、その帯状輪紋が夏に形成されるので、帯状輪紋の査定では満1年（1.0～1.5歳）で平均殻長が66mmに、満2年では74mmになる。この結果、特に1歳目の査定結果は前章で行った殻長の頻度解析結果とよく一致する。殻長頻度分布解析による推定では満2歳でおよそ85mmに達するので、帯状輪紋査定による満2歳で74mmに達するという結果はやや小さいように思われる。しかし、前章でも触れたように、殻長頻度分析の値はあくまでも理論推定値であり、実際にFig. 3.8からも明らかなように満1歳群以後の成長は非常に遅くなる。従って、帯状輪紋による査定結果は妥当なものとも言えよう。但し、第3帯状輪紋が一個体にしか出現しないので、議論が難しいが、この個体が殻長80mmにも達しないことから、満1年以上の成長の低下がわかる。

また、トリガイの寿命に関する報告はない。ここで明らかになった帯状輪紋の査定はトリガイの寿命の解明にも役立つ。第3帯状輪紋が1個体にしか出現していないが、トリガイの寿命について貴重なデータとなろう。帯状輪紋の出現状況からみると、トリガイの寿命は東京湾では2～3年と考えてよいだろう。

しかし、既に述べたように、トリガイの帯状輪紋は産卵と高水温に伴う環境変化による生理的機能の低下が共に作用して初めて形成される。実際に満1歳に達しても輪紋が形成されない個体も数多くある（むしろ、帯状輪紋が形成される個体の方が少数であると言うべきである）。従って、単純に帯状輪紋のあるものが満1歳群で、輪紋のない個体が1歳未満群であるとすることはできない。また、帯状輪紋が全体に占める割合がおよそ14%で非常に低だけでなく、ほとんどが第1帯状輪紋しか持たないことから、帯状輪紋を用いて年齢または成長を調べることには限界がある。

しかしながら、トリガイの帯状輪紋が年齢形質であること、及びその決定要因が冬の低水温ではなく、産卵ストレスと夏の高水温に伴う環境変化による生理的

機能の低下による複合効果であることは重要な意味をもっていると思われる。なぜなら、貝類の殻表の輪紋がしばしばwinter breakまたは winter ringと称されるように、その形成に及ぼす要因として冬の寒さ（低水温）が第1要因と考えられてきたからである（Stevenson and Dickie, 1954; Merrill et al., 1961; Clark, 1974; Brousseau, 1979; MacDonald and Thomas, 1980）。産卵は障害輪を形成する要因の一つであると考えられ、夏の水温上昇はむしろ生物の成長を促進する要素とされてきた。しかし、トリガイでは冬の影響が小さく、むしろ夏の高水温に伴う塩分やDOの低下などがトリガイの成長に及ぼす影響が大きい。このことはトリガイの生残及び資源変動の解明にも重要な意味を持つと思われる。

Table 4.1 Summary of patterns of external growth ring(EGR)
of *Fulvia mutica*(Reeve) in Tokyo Bay.

EGR Type	Pattern of EGR	Color or Hardness of Shell	Status of Periostracum	Location of EGR
B	black wide band	black and hard	few in umbo	close to margin
L	black line	white and soft	much in whole shell	unfixed
R	red narrow band	white and soft	much in whole shell	close to umbo
N	no ring	white and soft	much in whole shell	-

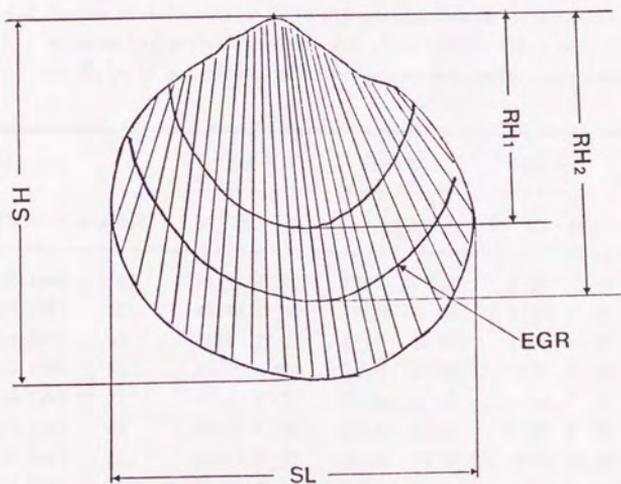


Fig.4.1 Diagram to show the external growth ring(EGR)

of Fulvia mutica(Reeve) in Tokyo Bay.

SL: Shell Length.

SH: Shell Height.

RH: Ring Height.

Table 4.2 Number of individuals in *Fulvia mutica* (Reeve) by patterns of external growth ring (Type B, L, R and N) in Tokyo Bay.
B1-B3, L1-L3 and R1-R3 indicate one, two and three rings respectively.

Date	Number	Type B			Type L			Type R			Type N
		B1	B2	B3	L1	L2	L3	R1	R2	R3	N
Apr. 20, 1988	107	11	(9 2 0)	57	(50 6 1)	8	(7 1 0)	35			
May 25, 1988	102	43	(40 3 0)	29	(24 2 3)	23	(22 1 0)	13			
JuN. 16, 1988	92	21	(8 12 1)	47	(16 22 9)	18	(8 8 2)	14			
Apr. 26, 1989	84	20	(20 0 0)	24	(16 5 3)	10	(8 1 1)	39			
May. 24, 1989	74	11	(6 5 0)	20	(14 3 3)	7	(5 2 0)	37			
Jun. 30, 1989	89	20	(17 3 0)	32	(21 8 3)	2	(2 0 0)	38			
Jul. 26, 1989	122	22	(17 5 0)	51	(30 13 8)	22	(11 11 0)	39			
Aug. 22, 1989	54	6	(5 1 0)	15	(10 5 0)	18	(10 5 3)	20			
Sep. 26, 1989	47	3	(3 0 0)	13	(7 3 3)	9	(6 2 1)	23			
Oct. 28, 1989	12	0	(0 0 0)	0	(0 0 0)	0	(0 0 0)	12			
Nov. 28, 1989	2	0	(0 0 0)	0	(0 0 0)	0	(0 0 0)	2			
Dec. 22, 1989											
May 12, 1990	56	0	(0 0 0)	17	(14 3 0)	1	(0 1 0)	38			
Jun. 26, 1990	51	0	(0 0 0)	27	(21 4 2)	2	(2 0 0)	23			
Aug. 1, 1990	34	0	(0 0 0)	9	(7 1 1)	1	(1 0 0)	25			
Aug. 21, 1990	12	0	(0 0 0)	1	(0 0 1)	1	(1 0 0)	10			
Oct. 3, 1990	31	0	(0 0 0)	5	(4 1 0)	4	(4 0 0)	22			
Oct. 31, 1990	20	0	(0 0 0)	10	(10 0 0)	3	(3 0 0)	8			
Nov. 23, 1990	17	0	(0 0 0)	10	(8 2 0)	5	(5 0 0)	4			
Dec. 24, 1990	4	0	(0 0 0)	1	(0 1 0)	2	(0 1 1)	1			
Jan. 20, 1991	32	0	(0 0 0)	8	(4 3 1)	0	(0 0 0)	23			
Mar. 13, 1991	37	0	(0 0 0)	9	(8 1 0)	14	(9 5 0)	14			
Apr. 21, 1991	32	0	(0 0 0)	14	(9 4 1)	6	(5 1 0)	13			
Total	1,111	157	(125 31 1)	400	(277 87 39)	156	(110 37 9)	454			
(%)		14	(79.6 19.7 0.6)	36	(69.3 21.8 9.8)	14	(70.5 23.7 5.8)	41			

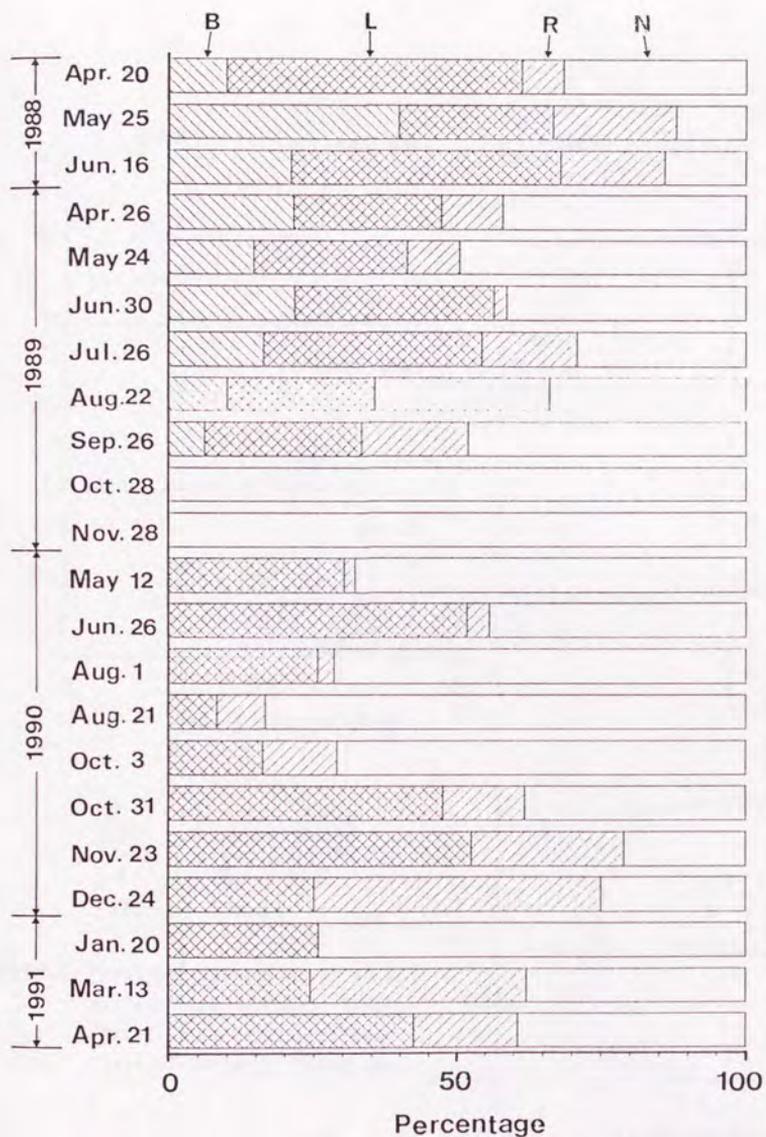


Fig.4.2 Monthly changes in percentage occurrence of four patterns of external growth ring(B,L,R,N) for *Fulvia mutica*(Reeve) in Tokyo Bay.

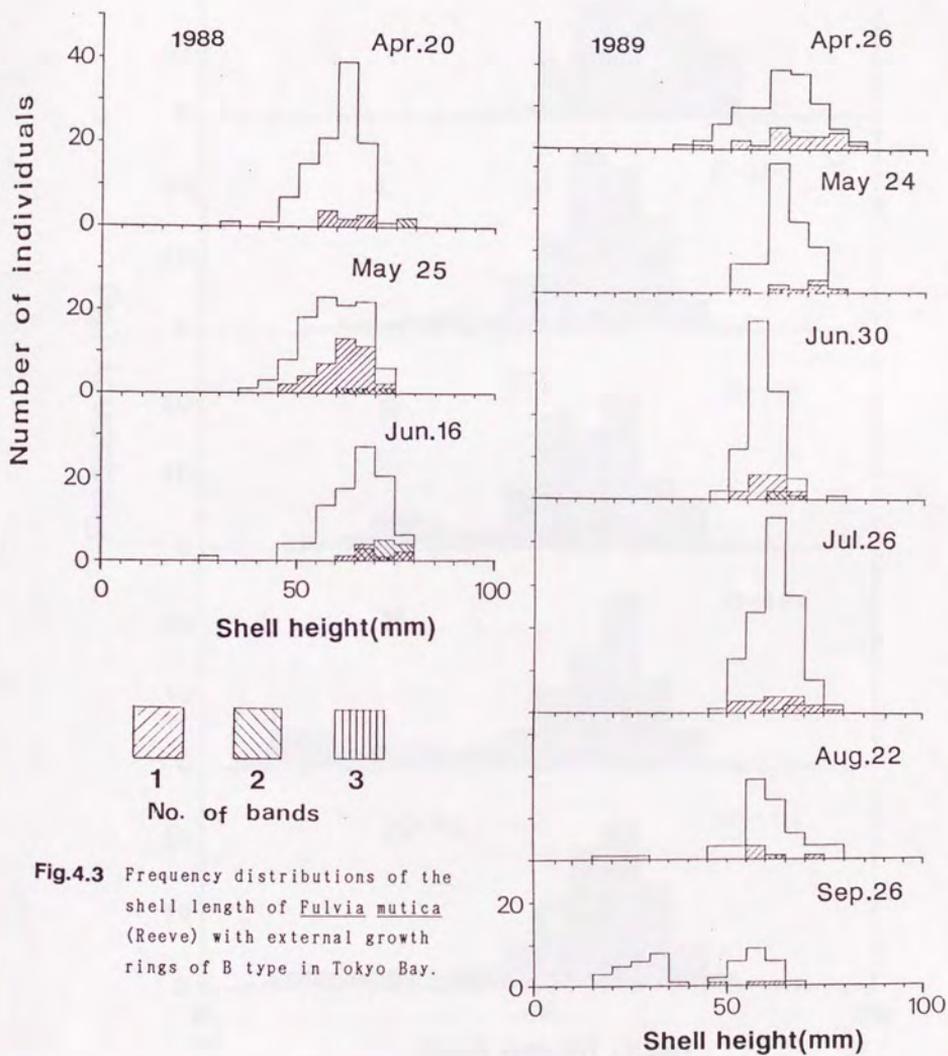


Fig.4.3 Frequency distributions of the shell length of *Pulvia mutica* (Reeve) with external growth rings of B type in Tokyo Bay.

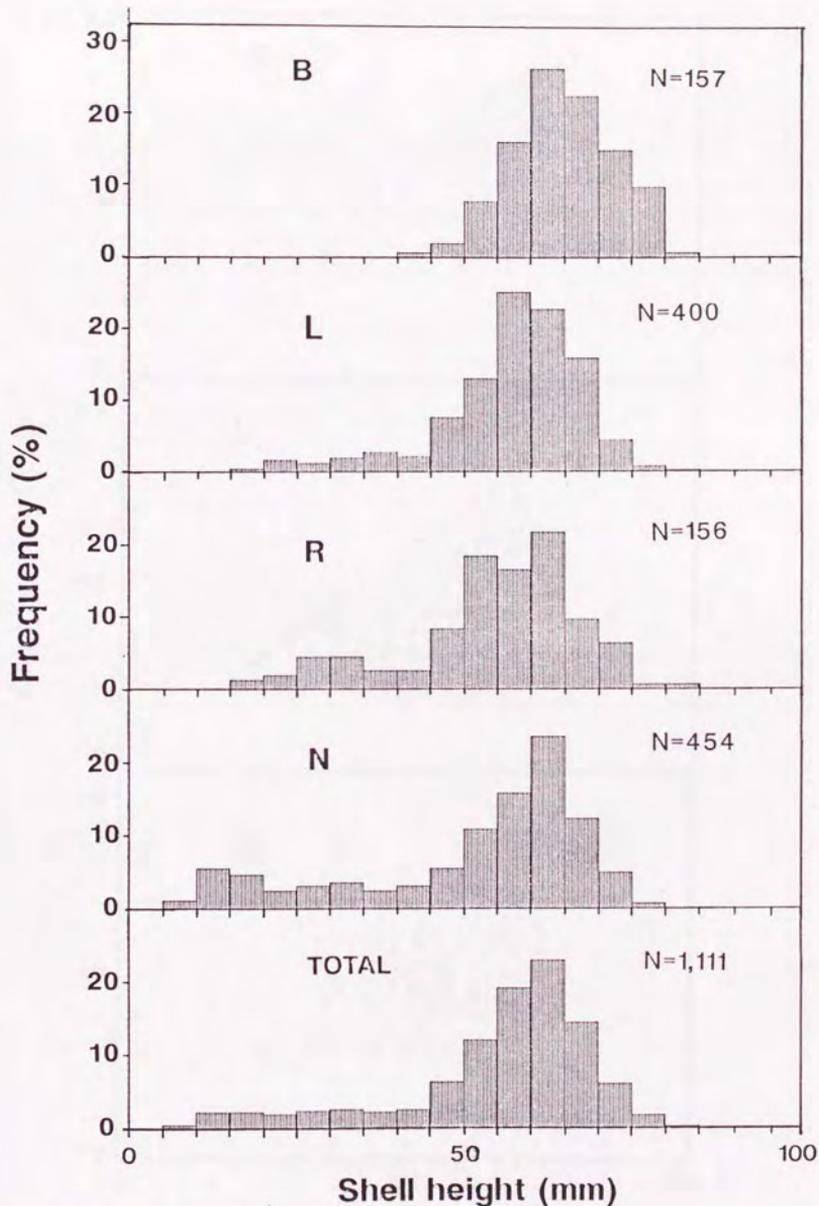


Fig.4.4 Frequency distributions of shell height of *Fulvia mutica*(Reeve) by four patterns(B,L,R,N) of external growth ring in Tokyo Bay.

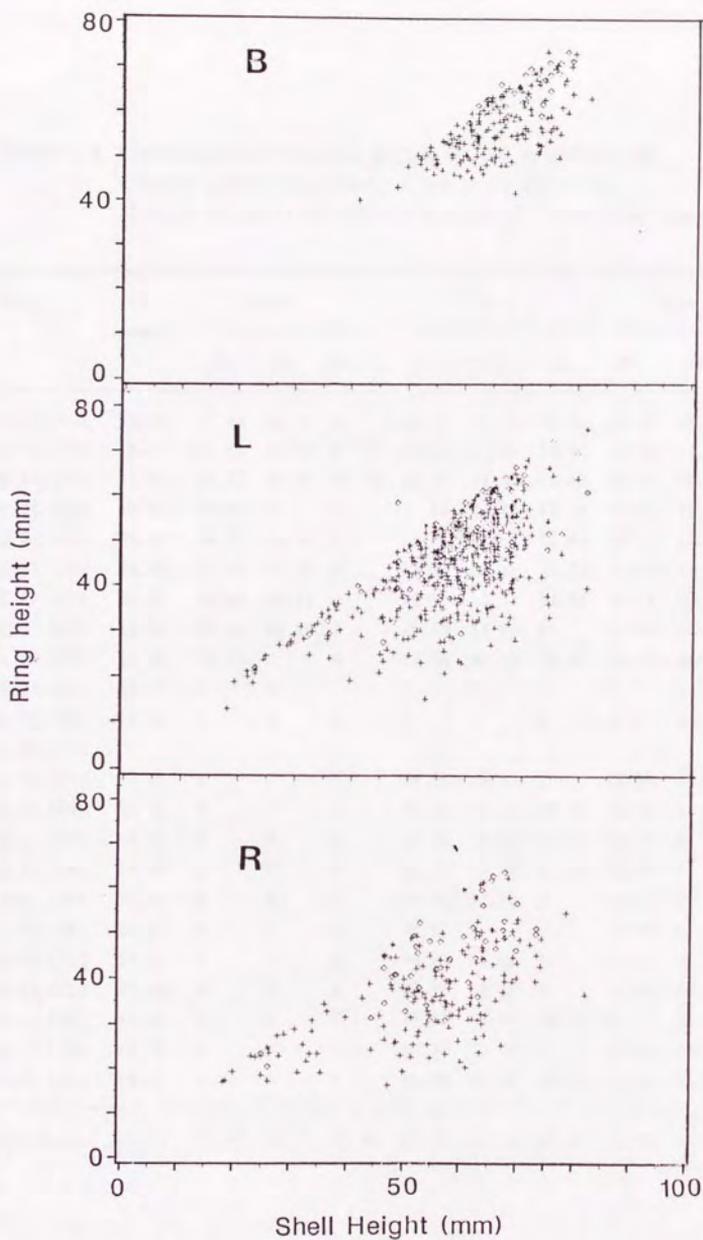


Fig.4.5 Plots of the ring height against shell height by patterns of external growth ring (B,L,R) for *Fulvia mutica*(Reeve) in Tokyo Bay. The plus, square and star indicate one, two and three rings respectively.

Table 4.3 Ring Height(mm) of *Fulvia mutica* (Reeve) by patterns of external growth ring (Type B,L and R) in Tokyo Bay.
B1-B3,L1-L3 and R1-R3 indicate one,two and three rings respectively.

Date	SH (mean)	Type B			Type L			Type R		
		B1	B2	B3	L1	L2	L3	R1	R2	R3
Apr. 20, 1988	59.70	53.02	66.20	0	48.71	51.49	55.50	40.68	38.10	0
May 25, 1988	58.67	51.18	58.90	0	43.82	41.65	57.40	36.23	49.10	0
Jun. 16, 1988	64.89	56.71	65.55	69.30	42.28	51.25	54.87	37.88	50.84	51.50
Apr. 26, 1989	62.40	57.84	0	0	41.81	50.88	60.50	37.66	39.60	45.00
May. 24, 1989	63.89	54.08	66.54	0	45.02	50.57	54.83	26.71	42.30	48.70
Jun. 30, 1989	58.89	57.03	59.70	0	45.34	51.35	51.17	35.60	0	0
Jul. 26, 1989	62.56	58.06	63.44	0	46.50	52.71	54.84	36.14	45.26	0
Aug. 22, 1989	59.37	57.42	62.50	0	48.84	50.64	0	37.99	45.53	52.13
Sep. 26, 1989	42.59	53.27	0	0	47.26	53.93	58.37	28.78	38.77	47.50
Oct. 28, 1989	15.47	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Nov. 28, 1989	18.95	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Dec. 22, 1989										
May 12, 1990	57.86	0	0	0	38.94	48.47	0	28.70	32.90	0
Jun. 26, 1990	52.12	0	0	0	38.80	40.62	38.50	26.10	0	0
Aug. 1, 1990	40.27	0	0	0	40.87	43.40	49.00	58.10	0	0
Aug. 21, 1990	16.98	0	0	0	28.10	37.60	47.80	34.40	0	0
Oct. 3, 1990	20.47	0	0	0	19.52	21.90	0	20.23	0	0
Oct. 31, 1990	30.01	0	0	0	28.70	0	0	23.33	0	0
Nov. 23, 1990	33.56	0	0	0	30.28	36.05	0	25.10	0	0
Dec. 24, 1990	30.40	0	0	0	24.70	29.20	0	24.05	20.50	24.60
Jan. 20, 1991	44.88	0	0	0	35.88	39.83	33.10	0	0	0
Mar. 13, 1991	56.12	0	0	0	43.72	49.50	0	40.90	45.68	0
Apr. 21, 1991	55.68	0	0	0	41.84	43.44	44.80	46.92	48.30	0
Total Mean	55.21	55.09	64.15	69.30	43.07	49.22	53.50	35.68	44.95	47.24

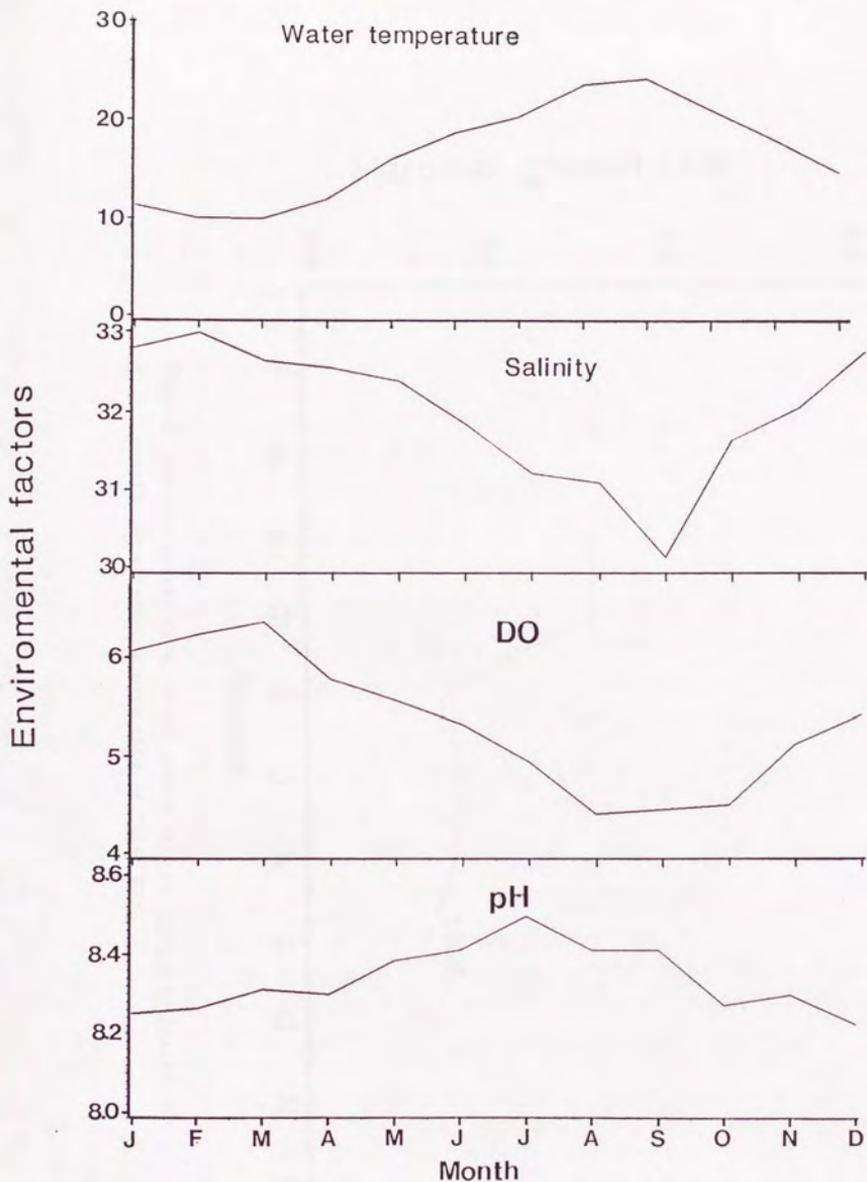


Fig.4.6 Monthly changes in environmental factors (water temperature in °C, salinity, DO in ml/l and pH) in Tokyo Bay.

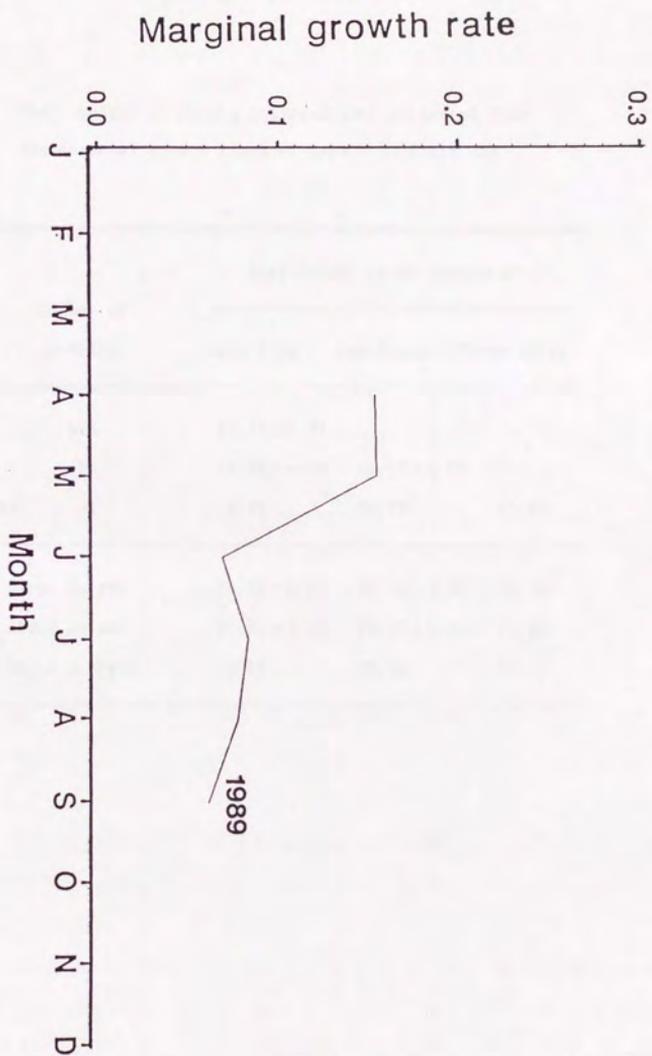


Fig.4.7 Monthly change in marginal growth rate of Pulvina mutica (Reeve) with one external growth ring in Tokyo Bay.

Table 4.4 Shell height of *Fulvia mutica*(Reeve) estimated from the external growth rings of type B in Tokyo Bay.

EGR	Number of Samples	Ring Height in mm (mean±sd)		
		One Ring	Two Rings	Three Rings
One ring	125	55.17±6.97		
Two Rings	31	54.86±4.46	64.31±4.60	
Three Rings	1	52.20	58.90	69.30
Estimated Ring Height		55.09±6.52	64.15±4.62	69.30
Estimated Shell Height		63.29±7.35	69.96±5.28	73.90
Estimated Shell Length		66.10	73.59	77.62

第5章 貝殻成長線解析

5 - 1 目 的

生物の成長と年齢を知ることは生物学及び生態学の重要な目的の一つである。貝類は成長に伴って永久に残される貝殻を形成するので、古くから年齢研究のよい材料とされてきた。貝類の年齢査定は一般的に次のような方法が考えられ、また用いられてきた(Jones et al., 1978)。

1) 飼育して成長を測定し、その成長率を把握する方法。

この方法は古くから用いられている(Belding, 1910)。また最も確かな方法でもあるが、飼育するのに時間がかかり、また自然条件と全く同じ状態に保つのはほぼ不可能に近いという欠点がある。

2) 標識放流法(Merrill, et al., 1966; Forster, 1967; Brousseau, 1979; Phillips, 1981)。

標識付けの難しさや回収率などの問題があって、不確実性が大きい。

3) 殻長頻度分布解析法(Size-frequency Analysis)(Craig and Hallam, 1963; Williamson and Kendall, 1981)。

この方法は計算機の普及により、いろんな対象種に対して近年広く用いられるようになった。しかし、サンプルが自然における年級群の分布を表すようにサンプリングされていなければならない。また周期的にサンプリングをする必要がある。それに、得られた結果は年級群に関する平均値で、個体ごとの情報が得られない。トリガイの殻長頻度分布解析については第3章で検討を行った。

4) 貝殻表面輪紋査定法。

貝の年齢査定を行う最も一般的な方法である。殻表に日輪を形成する種もあるが(Clark, 1968, 1975)、ほとんどの種では年輪しか区別できない。そして年輪の読みとりや他の障害輪との区別が難しく、査定結果に誤差が大きい。トリガイにおけるこの方法の適用の問題については第4章で詳しく述べた。

以上の方法は何れも多く欠点があり、有効な手段とは言いがたい。もし生物が生活史の記録を一日のスケールで(day-by-day)完全に保存していれば、成長を研究の対象とする研究者にとって非常に望ましいことに違いない。一方、骨や歯或いは貝殻などの硬組織(hard tissue)を形成する生物だけがその硬組織に生活史の記録を残すことができる。生物の硬組織が成長するとき、関係する生理活動や外部環境は常に変動する。このためにでき上がった硬組織は均質ではなく生理活動や外部環境の変動を反映した微細構造の積み重ね(すなわち付加成長:additive deposition)からできている。このように出来上がった硬組織の表面及び断面では微細構造が線状に見えるので、多くの場合成長線と呼ばれている。生理活動や環境要因は無秩序な時間間隔で変動することもあれば、規則正しい時間間隔、すなわち周期的に変動することもある。年周期が木の年輪を作ることはよく知られている(Fritts, 1976)。年周期が年輪として記録されているのだから、生物の微細構造は一日にできる可能性もある。こうであれば、一日の間隔で生物の成長やそれに関連した様々な現象を追跡することが可能となるに違いない。

その可能性を初めて示したのはWells(1963)である。彼はサンゴの化石の外壁に見られる節(groove)を年輪、それらの間の細かい線(ridge)を日輪であると仮定し、その日輪を数え、それを基にデボン紀には一年の日数は400日あったと結論した。Wellsの研究をきっかけに古生物学だけでなく、鉱物学、天文学、考古学、水産学など様々な分野で成長線の研究が行われ、応用されてきた(Barker, 1964; Berry and Barker, 1968, 1975; House and Farrow, 1968; Pannella and MacClintock, 1968; Rhoads and Pannella, 1970; Farrow, 1971, 1972; Evans, 1972a, 1972b, 1975; Koike, 1973, 1975, 1982, 1986a, 1986b; Hall, 1975; Kato and Hamai, 1975; Pannella, 1975; Thompson, 1975; Lutz, 1976; Lutz and Rhoads, 1977, 1980; Gordon and Carriker, 1978; Jones et al., 1978; Kennish, 1980; Richardson et al., 1980; Richardson et al., 1980a, 1980b, 1981; Ekaratne and Crisp, 1982, 1984; Ohno, 1983, 1985; Richardson, 1987a, 1987b; Anware et al., 1990)。成長線解析は特に地質学における地質年代の決定(例えば, Berry and Barker, 1968, 1975; Pannella et al., 1968; Pannella, 1972, 1975; Dolman, 1975; Ronsenberg and Runcorn, 1975; Weinstein and Keeney, 1975)、生態学または生物学における年齢査定及び成長に及ぼす環境的影響の決定(例えば, Pannella and MacClintock,

1968; Rhoads and Pannella, 1970; Farrow, 1972; Evans, 1972a, 1972b, 1975; Kato and Hamai, 1975; Jones et al., 1978; Kennish, 1980; Richardson et al., 1980; Richardson et al., 1980a, 1980b, 1981; Ekaratne and Crisp, 1982, 1984; Ohno, 1983, 1985, 1989; Richardson, 1987a, 1987b; Anwar et al., 1990), 及び考古学における先史時代の人類生活様式の推定(Coutts, 1970, 1975; Koike, 1973, 1975)などの分野にその有効性が証明されている(Lutz and Rhoads, 1980). これまでに脊椎動物では魚類の鱗, 耳石, 脊椎骨, 鱗条, 膜骨, 角, クジラの歯, 鬃, 毛髪, 無脊椎動物では軟体動物, サング, 甲殻類(フジツボ)などの硬組織について微細成長線が認められている(Peabody, 1961; Neville, 1967; Clark, 1974). 軟体動物では, 頭足類(コウイカ), 腹足類, 特に二枚貝類についての研究が多く, その形成パターンと環境条件との関係についてかなり解明されてきている(特にセイヨウザルガイ *Cerastoderma edule* とピノスガイの一種である *Mercenaria mercenaria* を材料とした飼育実験で詳しく研究されている).

かつて貝類の成長線の形成周期については二つの仮定がおかれた(Thompson, 1975). その二つの仮定とは1)成長線の形成間隔が日周期で, 2)この周期は内的な生物時計によって維持されているということである. しかし, 特に最近10年間に飼育実験による基礎研究が行われ, 二枚貝の成長線形成に多様性のあることが証明されてきた. また潮下帯と潮間帯の種では成長線形成に大きな違いのあることもわかってきた(貝類の成長線形成の多様性については大野(1989)による詳細な総説がある). 潮間帯の種では日周期よりも生息場所の潮汐周期(すなわち潮汐が成長線の決定要因である)を示していることが明らかになった(例えば, Lutz and Rhoads, 1980; Kennish, 1980). 問題は潮線下の種で要因は様々考えられる. 日周期であってもその決定要因はまだはっきりしないことが多い.

生態学の分野においては成長線解析はday-by-day(潮周期なら, およそ12時間)の間隔で生物の成長を追跡することができるだけでなく, その成長と関係する環境的(例えば, 水温, 光など)または生物的(例えば, 捕食者)要因を細かい時間間隔で検討することができる. また環境汚染の生物モニタリングとしても重要視されている(Kennish and Olsson, 1974; Jones, 1981). 海外では特に最近10年間に成長線に関する基礎的または応用的研究が精力的に行われてきた. しかし, 日本では何れの面においても十分ではないと思われる. 筆者の知る限りでは, ウ

マガイ *Spisula sachalinensis*(Schrenck)についてKato and Hamai(1975)が、ハマグリ *Meretrix lusoria* について Koike(1973,1980a,1980b,1982), カガミガイ *Phacosoma japonicum* についてTanabe(1988), そしてカワラガイ *Fragum unedo*, アカガイ *Scapharca broughtonii*, トリガイ *Fulvia mutica*(Reeve) などについてOhno(1985)の飼育実験以外に見あたらない。このうち、成長線解析を応用して貝の年齢を検討したのは Koike(1980a)とTanabe(1988)の例しかない。

一方、成長線を用いて年齢査定を行う場合には、まず成長線の形成周期を決定しなければならない。形成周期の決定には普通飼育実験を行い、マーキング実験が必要であるとされている。Ohno(1985)の行った飼育実験によると、トリガイは飼育期間と同じ数の成長線を形成する、つまり成長線形成が日周的である。また、トリガイが潮下帯の貝であるから、潮汐の影響が小さいと考えられる。ここでは、Ohno(1985)の結果に従い、トリガイの成長線形成が日周的であると仮定して、トリガイの年齢と成長を解析し、次のことを目的とする。

- 1) トリガイの年齢査定及び成長解析の正確な方法を確立すること。
- 2) 成長率を決定すること及び成長率の季節変動の解明。
- 3) 成長に与える環境要因を決定すること。
- 4) 成長線形成の決定要因を検討すること。
- 5) 死亡時期(=採捕日)から遡ることによって、発生時期を推定すること。

5 - 2 材料と方法

5 - 2 - 1 貝殻構造と成長線：用語と定義について

Fig. 5.1 にトリガイの貝殻の模式図を示した。その中に貝殻の形態を表す用語を記した。一方、付加成長によってできた二枚貝の貝殻は均一な構造ではなく、形成機構の異なる数層の殻質層からなる(速水,1974;小林,1988)。Fig. 5.2 に二枚貝の殻層構造を表す概念図を示した。一般に二枚貝の殻は性質の異なる3つの層からできている。外側から殻皮(periostracum), 外層(outer shell layer or ectostracum), 内層(inner shell layer or endostracum)となるが、このほ

かに内・外層の間にミオストラカム(myostracum)と呼ばれる薄層が識別される。外層は一般に套線部でよく発達しているのに対し、内層は套線よりも殻頂に近い部分に形成される。なお、貝殻の構造及びそれを表す用語についてPannella and MacClintock(1968), Kennedy et al.(1969)と小林(1988)を参考にした。

一方、成長線はプリズム構造を示す貝殻の外層によく見られる(Fig. 5.2)。貝殻の微細構造を表す用語として、成長線の他に成長縞や溝などがある。英語ではgrowth line, increment, band, ridge, grooveなど使用目的及び著者によって様々であるが、酸によるエッチングに強い細い線を成長線(growth line)、酸によるエッチングに弱いとされるそれらの成長線間の幅の広い層を成長輪(growth increment)とするのが一般的であると思われる。Rosenberg(1975)は構造、化学組成、時、環境及び生理行動という五つの面から成長線を表す用語の意味と定義の検討を行った。

しかし、成長線形成の生理的メカニズムはまだあまり解明されていないのが現状である。貝殻の微細構造の組織について成長輪の部分より成長線の方が酸によるエッチングに強いことが示しているように、成長線部分の方が有機物をより多く含んでいると考えられているが(Pannella, 1975; Lutz and Rhoads, 1977, 1980)、違った指摘もある(Koike, 1980; Deith, 1985)。一方、生態学の立場から成長線を用いる場合は組織的意義よりもその周期性、つまり時間的意義をとらえることが一般的だと思われる。ここでは大野(1989)に従い、酸によるエッチングに対する強い細い線を成長線(growth line)、2本の成長線間の幅の広い層を成長輪(growth increment)と呼ぶ(Fig. 5.2)。

5-2-2 査定材料

Table 5.1 に本研究に用いる供試材料を示した。レプリカを作成できたのは計129個体であった。定期的にサンプリングして採捕したトリガイの貝殻から、貝殻の状態がよく保存されている個体の一部を材料とした。ランダムに貝殻を選んだわけではないが、殻長50mm以上のものを大型個体、それ以下のものを小型個体と見なし、小型個体と大型個体の両方を含むように努めた。大型個体については各月に20個体前後を選んだ。小型個体の数は少ないので、採捕したほとんどを材

料とした。但し、30mm以下の稚貝は標本作成が難しく、そのため、レプリカの作成できた小型個体は1990年の10月と11月に採集したものが主となっている。なお、Table 5.1 のうち、殻高範囲からわかるように1989年9月から1990年12月までの個体は全て小型個体に相当する。それ以外のものは大型個体である。

また、トリガイは左殻と右殻が全く同じであるので、左右の区別をしていない。一個体につき貝殻の片方だけを測定する。

5-2-3 標本作成法

成長線の解析には一般的に次のような方法が用いられている(Richardson et al., 1979; Kennish et al., 1980; 小池, 1986)。

- 1) 標本作成：樹脂包埋→切断→研磨→エッチング→レプリカ作成
- 2) 成長線の検出

トリガイについても基本的には以上の手順に従うが、トリガイ貝殻の特質から標本作成の時に特に次のような試みを行った。

樹脂包埋：トリガイ貝殻が大きい上、薄く柔らかいため、とても割れ易い。そのために、樹脂で包埋すると、樹脂を大量に必要とするだけでなく、貝殻が樹脂の収縮で割れたり、固定に時間がかかりすぎたりして、うまくいかない(樹脂の代わりに石膏なども試したが)。それで、大型個体については包埋せずに直接カットすることにした。こうすると、樹脂の節約になるだけでなく、研磨の時間もあまりかからずに済むし、レプリカが取りやすいという利点がある。ただし、貝殻がたくさんある場合ならよいが、貴重な標本の場合(化石のような)には不向きであろう。小型個体については一部分(特に殻長30mm以下のもの)を樹脂包埋して、カットした。

カット：大型個体(包埋しないもの)は20cm×1mmのカッター(株)マルト-社 MC-100)で、小型個体はダイヤモンドカッター(10.2cm×0.3mm)で最大成長面に沿って切断する(Fig. 5.3)。

研磨：カットした面をまずオートグラインダで研磨材#800(IWAMOTO MINERAL社製カーボランダムを使用)を使っておよそ3分間(包埋個体はそれ以上)研磨する。そして、ガラス板の上で#1000と#1500のカーボランダムでそれぞれ5分ほど

(包埋個体の研磨時間はそれぞれ15分以上かかる) 研磨する。水道水で洗浄し、乾燥させ、エッチングに備える。

エッチング: エッチングタイムはcritical stepである(Kennish et al., 1980)。その時間は貝の種類によって違い、数秒から十数分まで様々である(Crisp and Richardson, 1975; Kennish et al., 1980; Thompson et al., 1980; 小池, 1986; Tanabe, 1988)。トリガイについて、エッチングタイムを1分以内、1~3分、3~5分、5~10分、10分以上という5つの段階に分けて0.1Mの塩酸で実験してみた結果、エッチングタイムは少なくとも5分以上、10分間程度必要であることがわかった。また二回ほどエッチングすると効果が良くなるようである。特にchondrophore部ではエッチングタイムが長い方が効果的であった。

レプリカ作成: 研磨面に有機溶剤を点滴してacetate peelを貼ってレプリカをとるのが現行の方法であるが、包埋していないトリガイ貝殻の切断面はとても細くpeelを貼れない。それで、トリガイの切断面を有機溶剤(酢酸メチルを使用)に浸し、素早くpeel(応研商事: Bioden R.F.A. Acetyl Cellulose film, 厚さ0.034mmを使用)に貼り、乾燥したらpeelから貝殻をとり、レプリカを作成した。

検出: 万能投影機(Nikon V16D)で100~500の倍率で成長線を測定する。このシステムはデジタルセンサーを持ち、0.001mm(1 μ m)の単位で測定できる。

5-2-4 成長線測定法

成長線の測定の目的は2つある。一つは成長線の数を知ることである。二つは成長線の間隔(すなわち成長輪の幅: growth increment width)の測定である。方法としては次の2つが考えられる(Richardson, 1987a)。

- 1). 全本数を数えること。何百本の成長線を数えなければならない。時間がかかるだけでなく、誤差が大きい。それに見にくいところでは数えられない。
- 2). 数ヶ所について測定し、数学的に推定する方法(Fig. 5.4)。

Richardson(1987a)は $\text{numbers of bands/mm} = a + bI + cI^2$ 。(I: 殻表面長で殻長に比例する。) という2次式で成長線の増加率(正確には変化率)を表し、これを積分することによって全数を推定する方法をとっている。これを参考にして、トリガイは成長が速く寿命が短いということ、また成長率と殻高とのプロットから、

次のような2つの仮定をする。

成長率(dSH/dt)は殻高(SH)に線形的に減少する。

$$dSH/dt = a - bSH \quad (5.1)$$

成長線の増加率(dN/dSH)は殻高に線形的に増加する。

$$dN/dSH = u + vSH \quad (5.2)$$

従って、(5.1)式は von Bertalanffy の成長曲線に相当する。ここで、 a 、 b は回帰定数である。 b と a/b はそれぞれ von Bertalanffy の K と L_{∞} に相当する((5.1)式を積分すると、von Bertalanffyの成長曲線 $SH_t = a/b [1 - \exp\{-b(t-t_0)\}]$ になる)。

(5.2)式を積分すると、成長線の全本数(N)が推定される。

$$N = uSH + 1/2 * vSH^2 + w \quad (3)$$

ただし、 w は積分定数で、理論的に SH が0の時の成長線の数である。

chondrophore部の測定について

以上は貝殻における成長線の測定法であるが、トリガイについては貝殻だけでなく、chondrophoreと称する部分でも成長線が見られる(Fig. 5.5)。生物の成長は各部分において相対的に同じであると考えられる。従ってchondrophoreにおける成長線の測定も貝殻と同じ方法を採用できる。

ここで $CL(\mu m)$ をchondrophore length(成長線が最初に形成された位置からの最大距離。さらにFig. 5.5を参照)とすると、(5.4)、(5.5)、(5.6)式が成立する。

$$dCL/dt = a' - b'CL \quad (5.4)$$

$$dN'/dCL = u' + v'CL \quad (5.5)$$

$$N' = u'CL + 1/2 v'CL^2 + w' \quad (5.6)$$

ここでは、 t は時間を、 a' 、 b' 、 u' と v' は回帰定数を、 w' は積分定数を、 N' は成長線数をそれぞれ表す。

5 - 3 結果と考察

トリガイの貝殻構造と成長線パターン

Fig. 5.6 にトリガイの貝殻の断面写真を示した。このようにトリガイの貝殻は殻皮層が非常に薄く、主に内・外二層からなる。トリガイの貝殻の厚さが非常に薄く（大型個体でも1mmを超えず、大体0.5mm前後となっている）、殻頂から腹縁部まで厚さがあまり変わらないが、腹縁部では外層がよく発達し、殻頂に近づくほど内層がよく発達する。個体によって違うが、大型個体では貝殻のおよそ中間部で内外二層が同じぐらいの厚さになる。そして、殻頂からおよそ1/3のところまで外層がかなり薄くなり、貝殻がほとんど内層によって占められるようになる。殻頂部あたりでは外層が無くなる。

一方、成長線は貝殻の外層によく見える。しかし、成長線は最大成長面（すなわち成長方向）に垂直に形成されるのではなく、むしろ内層に平行にできている。1本の成長線が相当長く続いている。このため、成長線の測定が非常に難しくなる。また殻頂に近づくほど外層が薄くなるので、成長線の読みとりが難しくなる。従って、成長線の全本数を数えるのが難しい。数ヶ所で測定し、推定することができるが、殻頂部で成長線が査定できないこと、及びトリガイの貝殻が非常に大きく全範囲における検鏡が難しいことから、推定法にも問題がある。

また一方、トリガイのchondrophoreにも成長線が確認できた。chondrophoreにおける成長線のパターンを Fig. 5.7 に示してある。chondrophoreでは成長線が同心の半円状的に形成されている。chondrophoreの中心部（便宜的に成長線が最初にできた部分を中心部、最近出来た部分を末縁部と称する。以下同じ）では成長線が非常に明瞭で、成長線の間隔も広いが、成長とともに成長線の間隔が狭くなり、末縁部では不明瞭になる。また、個体によっては明らかに年輪と思われる100~200 μ の成長停滞域がある。このようにchondrophoreにおける成長線のパターンは貝殻の成長線と同じようにトリガイの成長の経時的变化を表している。chondrophoreと貝殻における成長線の形成パターンの構造的関係を Fig. 5.8 のように表すことができる。従って、貝殻の成長線の代わりにchondrophoreにおける成長線を用いてトリガイの成長と年齢を調べることができる。chondrophoreにおける

成長線は測定しやすいだけでなく (chondrophoreの大きさは大型個体でも5mmを超えないので、80mmにもなる貝殻より検鏡しやすい)、貝殻の殻頂で査定出来ない成長線の部分 (すなわち初期成長) についてもよく保存されているので、初期成長の解明が期待できる。

以上の結果から、小型個体について貝殻の成長線も一部分調べた以外には、ほとんどの場合はchondrophoreをもって成長線の査定を行った。

成長線の測定結果

Fig. 5.9にchondrophore lengthと殻高との関係を示した。殻高の成長がある値で停止するのに対して、chondrophoreは成長し続けている。このように直線回帰関係というよりも、明らかに非線形的な指数減少関係を示しているように見える。これをSASのNLIN(NonLinear regression)プロシジャ(SAS, 1985)を用いて指数関数に当てはめた。その結果、殻高(SH:mm)とchondrophore length(CL:μm)との間に次のような式が推定された(Fig. 5.10)。

$$SH = 110.33 \{ 1 - \exp(-2.959 \cdot 10^{-4} \cdot CL) \} \quad (5.7)$$

トリガイではある年齢に達すると殻長(殻高)の成長が停止する。しかし、貝殻の厚さ及び殻重量が増え続ける。帯状輪紋のある個体は帯状輪紋のない同じぐらいの大きさのものに比べると貝殻が重くなっている。chondrophoreと殻高との関係はおそらくその表れであると考えられる。

一方、レプリカが作成できたものの中に、エッチングや研磨などが原因で成長線が読み取れない個体も相当あり(特に1988年6月の標本については最初に作成したもので、失敗が多かった)、実際に成長線の全本数を査定できた個体は54個体であった(Table 5.2)(なお、Table 5.2にある54個体以外にもおよそ10個体ほどについて成長線の測定ができたが、切断の時にchondrophoreの末縁部の損失が特に大きかったために、chondrophore lengthと成長線の数との回帰計算のみに使った)。

Table 5.2を見ると、1988年6月、1989年の4~6月及び1991年の1月と3月に採捕した殻高50mm以上の大型個体(計29個体)については成長線が300本未満のものが3個体(C890436, C910126, C9910301)で、500本を超えるものは7個体

(C890428, C890503, C890510, C890513, C890531, C890604, C890633)あったが、ほとんどは 400本前後となっている。そして、1990年の10~12月に採捕した小型個体はほとんど 200本以下となっている。また、殻表の帯状輪紋と合わせて結果を見ると、帯状輪紋を有する個体は成長線が全て 400本以上で、ちなみに成長線 500 本以上の 7 個体の内、6 個体が帯状輪紋を持ち、帯状輪紋を 2 本持つ 1 個体は 629本以上であった。標本の採捕時期と産卵期を総合的にみると、大型個体はちょうど満 1 歳で、小型個体はおよそ 0.5歳(6 か月)に相当するものである。これは成長線(日周期)の査定結果と一致する。また帯状輪紋を有する個体ではその成長線の本数が全部 365を超え、帯状輪紋 2 本の 1 個体が 629以上の成長線を持つという結果は帯状輪紋が年輪である結論を支持する。成長線を測定するときに、帯状輪紋を持たない個体では成長線が読みとり易く、一方、帯状輪紋を持つ個体ではFig. 5.7 でも示したように、chondrophoreで成長線の間隔が狭くなっている区域では成長線の読みとりが難しくなる。そして当然ながら、成長線は特に小型個体では査定が容易でかつ誤差が小さい。大型個体になればなるほど特に帯状輪紋を持つ個体では測定が難しくなり、誤差も相対的に大きくなる。

chondrophore lengthと成長線の数との関係を示したのがFig. 5.11である。明らかに、直線回帰関係にあることがわかる。chondrophore length(CL: μm)と成長線の本数(LN)との回帰式は次のように推定された。

$$LN = 0.14475 * CL - 10.2562 \quad (R^2 = 0.9351) \quad (5.8)$$

なお、Rは相関係数を表す。

(5.8)式をCLについて整理して(5.7)式に代入すると、次の式が成立する。

$$SH = 110.33 [1 - \exp\{-2.0442 * 10^{-3} (LN + 10.2562)\}] \quad (5.9)$$

Ohno(1985)の結果に従い、トリガイの成長線が日周期で形成されると仮定し、LNを時間t(一日)と置き換えると、(5.10)式が成立する。

$$SHt = 110.33 [1 - \exp\{-2.0442 * 10^{-3} (t + 10.2562)\}] \quad (5.10)$$

(5.10)式はトリガイの成長曲線を表す式となる。この成長曲線は実際に von Bertalanffy の成長式に相当する。

(5.10)式による理論推定ではトリガイは満 1 歳(365日)と満 2 歳(730日)の成長は、chondrophoreがそれぞれおよそ 2592 μm と 5114 μm の長さになり、殻高がそれぞれ 59.10mmと 86.04mmとなる。

推定法による測定結果

すでに述べたように、成長線の測定において全本数を数えることは非常に時間がかかり、且つ誤差が大きい。また作成したレプリカが全範囲を通じて読み取れるとは限らない。これらの場合には何ヶ所かを測定して数学的に推定する方法が有効と考えられる。小型個体ではchondrophoreにおける成長線査定が容易で、推定法を用いる必要がないが、ここで特に測定に手間のかかる大型個体を中心にこの方法を適用してみた。

chondrophoreの数ヶ所のそれぞれ成長線 n 本（ここでは10本とした。従って、日輪であれば10日間に相当する）の幅を dCL とすると、日間成長率は dCL/n となる。同じように、 $dCL \mu m$ （ここでは $100 \mu m$ とした）成長したときに成長線の数 dLN であれば、成長線の変化率（すなわち増加率）は dLN/dCL となる。理論的に成長に伴って成長率が減少し、成長線の変化率は増加する。

Fig. 5.12にはchondrophoreの成長率 (dCL/dLN) 及び成長線の増加率の CL に対するプロットを示した。また、モデル（(5.4)式と(5.5)式）のパラメータの推定値をTable 5.3にまとめた。相関係数からも明らかなように個体によってかなりばらつきがある。また(5.5)式の方がモデルの適用が良い。(5.4)式は実際に von Bertalanffy的な成長を仮定しているので、モデルのパラメータの b 及び a/b はすなわちそれぞれ von Bertalanffyの成長係数 K 及びchondrophoreの極限長に相当する。 a/b の値すなわちchondrophoreの極限長が $10000 \mu m$ を超える個体(D880614, D890614, D890647, D910311)は明らかに過大推定されている。この値は b すなわち直線の勾配によって左右され、成長率の減少が小さい時に、モデルの当てはまりが悪く、勾配 b が小さく、 a/b の値が大きくなる。それで、相関の有意性を検定 (t 検定) した結果、(5.4)式の相関では7個体が、また(5.5)式では3個体が5%の危険率で有意と認められなかった (Table 5.3: $P > 0.05$)。

この方法では成長率が線型的に減少する（すなわち von Bertalanffy 式に表されるように指数減少的な成長）と仮定している。すでに明らかなように、満1歳までのトリガイの成長率は季節的な変動があるものの、あまり減少しない。従って、1歳未満の個体についてこの方法を適用すると過大推定になり、うまくいか

ないだろう（例えば，D900301，D910311）。逆に，トリガイは満1歳になると成長速度が著しく低下するので，推定法の適用性もよくなる。この例でも示したように大型個体であればあるほど値とモデルの対応がよくなる（例えば，標本番号D880601，D880679，D890503，D890510，D880524，D880531）。

(5.4)式の有意性検定で有意と認められなかった7個体を除いて推定したパラメータの平均値を求め，CLとt（時間：日）は次式のように与えた。

$$CLt = 5330 \{ 1 - \exp(-1.9757 \cdot 10^{-3} \cdot t) \} \quad (5.11)$$

この式は指数式であるが，約1.5歳までは実測により得られた直線式（(5.8)式）と大差がない（Fig. 5.13）。

一方，(5.6)式を使って成長線を推定する場合は積分定数wを仮定しなければならない。ここで，w = 0と仮定すると，成長線の推定結果はTable 5.4のようになった（LN1）。この結果では標本番号D880640の個体が帯状輪紋2本を持つにもかかわらず，成長線が362となっているので過小推定されている。また1991年3月に採集した2個体（D910301，D910311）では少し過大推定されているようである。標本番号D880679の個体は帯状輪紋を持たないのに705という結果は実測値と比較しても明らかに過大推定されている。これ以外，特に1989年4～5月に採集した帯状輪紋を持つ大型個体については推定値と実測値がかなり近いといえる。またさらに，CLを(5.8)式に代入して計算した値（Table 5.4:LN2）と比較して見ても，大差はないといえる。

成長線の推定値はCLの値に大きく依存する。しかし，大型個体のカットは使用したカッターの精度の問題でchondrophoreを損失させるので，CLの値はしばしば実際の値より小さくなり，これが推定誤差の一つの原因だと思われる。今後，このような解析の場合に，もっと精密なカッターの使用が望ましい。

(5.5)式の相関関係に有意性のない3個体を除いたパラメータの平均値から次式が得られた。

$$LN = 0.1119 \cdot CL + 1.6899 \cdot CL^2 \quad (5.12)$$

この式と実測によって得られた回帰式（(5.8)式）との比較をFig. 5.13に示した。このように1歳辺りまではほとんど差がないといえる。実際にトリガイの成長は季節変動を示すから，成長率（dCL/dt，あるいは成長線の増加率：dN/dCL）を(5.4)式（あるいは(5.5)式）のような単純直線モデルとして仮定するには問

題がある。しかし、Richardson(1987)のように高次式のモデルにすると、重回帰によるパラメータの推定誤差が大きくなる。Fig. 5.13で明らかなように、(5.4)と(5.5)式の仮定はわりに実際と合っていると考えてよいだろう。この方法をここで貝殻について応用できなかったが、chondrophoreにおける応用例から今後大型の貝殻における成長率の測定に応用が期待できると考えられる。

成長率の測定結果(Fig. 5.12)からも明らかなように、トリガイは1歳までに成長率の減少が小さく、線形的に成長するといえる。満1歳に達し、成熟し、産卵するようになると、成長率の著しい減少が見られる。従って、トリガイの成長をモデル化するときに、成長率の季節的変動はもとより、年齢的な要素を考慮することが必要であろう。

5-3-2 考察

chondrophoreにおける成長線について

トリガイは貝殻だけでなく、chondrophoreにも成長線が見られ、成長率の査定に利用できる。chondrophoreにおける成長線は貝殻の成長線より特に次の2点で実用性が優れている。

- 1) chondrophoreは貝殻よりずっと小さく、検鏡が容易であること。
- 2) 初期成長の検討ができること。ほとんどの貝では成長線の見える外層が殻頂の近くでは薄くなり、成長線の読みとりが不可能になる。しかし、chondrophoreではむしろ殻頂部で成長線が明瞭で、このため、稚貝或いは成貝の初期の成長と年齢の研究には特に有効である。

chondrophoreは貝類の歯(dentition)、或いは靱帯(ligament、蝶番靱帯:hinge-ligamentともいう)の一形態で、形態学的、分類学的または進化的に重要な意味を持つとされている(速水, 1974; Clarkson, 1979; 山田 他, 1983)。しかし、靱帯に成長線(年輪)が見られるという指摘(速水, 1974;)があったが、その応用例はほとんどなかった。

Ohno(1989)はカキの靱帯における成長線の形成パターンと潮汐との関係を検討した。またOhno(1984)によるとホタテガイの靱帯にも成長線が見られる。一方、

Jones et al. (1978)がウバガイの一種 *Spisula solidissima*, そして MacDonal d and Thomas (1980)がオオノガイ *Mya arenaria*の chondrophoreについてそれぞれ年輪の存在を確認し, その数が貝殻の年輪と一致するとしている. また Thompson et al. (1980)では Ocean Quahog *Arctica islandica*の chondrophoreの年輪を数えて年齢査定を行い, その最大年齢が 149歳にも達すると報告している. これらの例では何れも成長線を年輪と考えている. しかし, トリガイの chondrophoreでは成長線が日周期で形成されている. その応用が期待できる.

成長線の日周期について

トリガイの成長線の形成周期について Ohno (1985)は飼育実験の結果よりその決定要因がはっきりしないものの, 日周期であると結論している. 本研究では Ohno (1985)に基づき日周期と仮定してトリガイの年齢及び成長を検討した. しかし, 当然ながら, 成長線の形成周期の問題は成長線解析における最も重要な前提である. ここでは, 成長線の測定結果をふまえて, トリガイの成長線形成の日周期の妥当性について考察する.

まず, 成長線が日周期であるという仮定による成長線解析の信頼性を検討する. (5.10)式は成長線解析によって推定されたトリガイの成長曲線を表している. これによるトリガイの理論成長は満1年, 満2年と満3年で殻高がそれぞれ 59.10 mm, 86.04mmと100.79mmとなる. 殻長に直すとそれぞれ61.87mm, 89.09mmと103.99 mmに相当する. この結果を殻長頻度分布解析及び殻表輪紋査定の結果と比較してみると, 2歳以上ではばらつきがあるものの, 特に満1歳まではかなり一致しているといえる (Table 5.5, Fig. 5.14を参照). そして, (5.10)式の成長曲線は実際に von Bertalanffy 型 (つまり指数型) の成長曲線である. von Bertalanffy の K 及び L_{∞} に相当する値はそれぞれ 2.042×10^{-3} (この値は日単位で年単位に換算すると約0.75になる) と110.33mmである. この二つのパラメータは殻長頻度分布解析によって推定された von Bertalanffy 成長曲線の K (0.98) と L_{∞} (96.42mm) とも大差がない. 従って, 日周期である仮定で得られた結果は十分に妥当であると結論できよう.

次に, 成長線の形成周期が日周期ではない場合に成長線解析の結果を検討して

見ることにする。自然界の周期としては、1年(365日)、1日(24.0h)、1月(29.53太陽日、または28.51太陰日)、潮汐(典型的には半日(太陰日、正確には12.4h)ほかに一日、半月(正確には14.8太陽日及び14.3太陰日で、場所によっては12~17日と違う)などがある)などが挙げられる(Clark, 1974)。成長線の測定結果から日周期以上の周期はまず考えられない。考えられるのは半日周期、つまり潮汐周期だけとなる。以下、この可能性について考察する。

潮汐が貝類の成長線形成に与える影響については特に潮間帯の種について詳しく研究され、潮間帯の種の成長線が潮汐周期を示すことがわかってきた。潮間帯の種にとって潮汐が支配的な環境要因であり、潮汐周期を反映して成長線が形成されている。例えば、潮間帯のオオイシカゲガイ *Clinocaedium nuttalli* (Evans, 1972a, 1975)、セイヨウザルガイ *Cerastoderma edule* (Richardson et al., 1979, 1980a, 1980b, 1981) がその代表種で、一日に2本の成長線を形成する。一方、潮間帯の種に比べ潮下帯の種に関する研究が少なく、その成長線形成にまだ定説がない。潮下帯では潮汐の影響が小さいとは言え、潮汐の影響が全くないわけではない。特に浅海では潮汐によって波や餌や光強度や水深などにおける一連の変化をもたらし、間接的にも潮下帯の種に影響を及ぼす(Clark, 1975)。トリガイの生息域は沿岸に近く、水深が10m~20mで相対的に浅い。従って、潮汐の影響がないとは言いきれない。もし、トリガイが潮汐周期を反映していれば、成長線解析の結果はどうなるだろうか。(5.10)式の理論計算では満1歳($t=730$)で殻高が86.04mmになる。この結果は明らかに過大推定である。殻高が60~70mm前後の大型個体はほとんどが満1歳で、成長線もおおよそ400本前後となっている(Table 5.2)。しかし、一日に2本形成されるなら、これらの大型個体の年齢は0.5歳ぐらいとなる。これは明らかに今までの知見と合わない。同じように、1990年10~12月に採捕した小型個体で春に生まれた0.5歳前後の個体であり、成長線の数100~250となり、ほとんどは200未満である(Table 5.2)。成長線が半日周期であれば、その発生時期が夏~秋になる。従って、トリガイの成長線が半日周期であると考えられない。

次に、無周期性について検討してみる。飼育実験では無周期性を示す種も報告されている。例えば、ピノスガイの一種 *Mercenaria mercenaria* は周期性を示さないようである(Gordon and Carriker, 1978)。また、ホタテガイ *Argopecten*

irradians は成長率が低下すると（水温が原因），一本の成長線を形成するのに一日以上必要とする（Palmer, 1980）。しかし，無周期性の問題について実験デザイン上の問題が大きく，一律にいえない。トリガイについてはこの可能性が小さいと考えている。Ohno(1985)の飼育実験で日周期を示すことのほかに，次の二つの理由を挙げたい。まず，トリガイでは成長線形成と貝殻成長の間に相関関係があることである（例えば，(5.9)式）。もし，無周期に形成するなら，このような関係は容易に得られないだろう。そして，成長線形成パターンの規則正しさである。もし成長線が周期的な要因で形成されていなければ，成長線の形成パターン及び形成頻度が個体間或いは貝殻の部位によってもっとばらつきがあるに違いない。従って，トリガイの成長線が周期的に形成されると考えるのは妥当であろう。

以上のことを要約すると，トリガイの成長線形成が日周期（つまり日輪）であると推察される。

トリガイの日輪の決定要因について

潮間帯の種に比べて，潮下帯の種における成長線の形成要因の決定は難しいとされている。なぜなら，日周期であっても，それは外的な環境要因（例えば太陽光）によるか，それでも内的生体リズム（生物時計）によるかを区別するのが容易ではないからである。Thompson(1975)はビノスガイの一種 *Mercenaria mercenaria* の成長線形成が内的生体リズムに支配される貝殻の開閉活動の周期を示すと結論したが，同様な実験を行った Gordon and Carriker(1978)はこれを否定している。現時点では，日周期が確実に生物時計によってコントロールされていることが証明された例はない。

潮間帯の種における成長線形成が生物時計によって維持されているのではなく，生息場所の潮汐周期を反映していることから，成長線の形成に外的環境要因の関与が最も大きいと理解するのが妥当であろう。日周期についてのいくつかの実験結果は何れも光の影響を示唆している。例えば，シャコガイの *Tridacna maxima*, *T. crocea* はその外套膜に共生藻(zooxanthellae)を共生させ，栄養源としている。共生藻の光合成活動が光の量の変化に影響される。従って，宿主のシャコガイの成長線形成は外部の環境要因の日周期で維持されていると考えられている(Heno-

cque, 1980; Ohno, 1989). また, ホタテガイの一種の *Pecten diegensis* は 8 時間おきに明暗を繰り返すと (つまり一日を 16 時間に短縮), 実験期間中に 16 時間のサイクルで成長線が形成されている (Clark, 1975). すなわち, *P. diegensis* の成長線形成にも光の刺激が関与していることを示唆している. これらの例は何れも貝類の成長線形成に外的影響が支配的要因であることを強く示唆している

殻表における輪紋形成でも明らかなようにトリガイは外的環境に大きく影響される. トリガイの成長線の形成要因として内的生物時計より外的環境変化と考えるのが妥当であろう. 今のところ, トリガイの成長線の日周期の形成要因として太陽光の影響が第一要因であると考えている. 但し, この結論に関しては今後の課題として, 実験的に確かめる必要があるであろう.

日輪による発生時期の推定

成長線が一日に一本形成されていれば, 死亡 (採捕) 時から遡り発生時期を正確に推定することが可能である. この方法は産卵期を決定できるだけでなく, 個体ごとにその発生時期を正確に把握することができるという意味においても重要であろう.

Table 5.6 と Fig. 5.15 に発生時期の推定結果を示す. この結果はトリガイの発生期間が長く, 盛期が 4~6 月であることを示している. 全体的にこれまでの知見と完全に一致している. 特に 1990 年 10 月以後に採集した小型個体は推定発生時期は全て 3~7 月となり, その大部分が 4~6 月となっている. 大型個体では 5 個体 (標本番号が C890456, C890503, C890513, C890531, C890633) が 11~1 月となったが, これ以外の個体は全て 2~9 月となり, またそのほとんどは 4~6 月の間となっている. ちなみに, 推定発生時期が 11~1 月となった 5 個体については, 成長線の測定誤差によると考えられる. なぜなら, この 5 個体のうち, 4 個体が帯状輪紋を持ち, 満 1 歳以上で, 成長線の数が 500 以上となっているからである. しかし, 全体的に特に個体が小さいほど誤差が小さいと思われる. この結果はまたさらに秋季産卵の可能性を否定している. 第 3 章でトリガイの秋季産卵の可能性が小さいと述べたが, 成長線からの推定結果がこれを支持していると言える.

受精から成長線のできるまでの日数がわからないが, 成長線の形成パターンで

述べたように、成長線は殻頂から形成される。西広(1981)によると、トリガイは受精後3日目に受精殻長 $98\mu\text{m}$ のD型幼生となり、6日目に殻頂部が丸くなり、殻長 $123\mu\text{m}$ に成長する。15日目に殻長 $212\mu\text{m}$ の成熟浮遊仔貝となり、殻頂が突出し、それに伴い殻頂の両端がくびれて見えるようになる。そして、17日目に殻長 $255\mu\text{m}$ となり、沈着稚貝となる。この結果から、受精から成長線の形成までは長くても2週間前後だと思われる。2週間ぐらいのずれがあるとしても成長線から推定した発生時期の信頼性には大きな影響はない。

以上の結果から明らかなように、成長線からもトリガイの産卵期が春であることが推定された。この方法はまた特に小型個体の発生時期を正確に把握することができることを示している。

成長率の季節変動及びその決定要因について

成長線間の間隔(すなわち成長輪幅 growth increment width)は一日当たりの成長量で、日間の成長率に相当する。ここで、chondrophoreにおける日輪から見たトリガイの成長率の季節的変動及びその決定要因について考察を行う。成長線査定の信頼性(成長線が多ければ誤差が大きくなる)から、ここで便宜的に小型個体(成長線が200本前後、年齢が約6ヶ月)、ちょうど満1歳の大型個体(成長線が400本前後)、満1歳以上の特大個体(成長線が500本以上、多くは帯状輪紋を持つ)に分けて、成長率の季節変動を検討する。

【成長率の季節変動と個体差】 Table 5.7 に日間の成長率の測定結果を示した。個体差があるものの、ほとんどの個体は一日当たりの平均成長率が $6\sim 8\mu\text{m}$ (殻高における日間または月間の成長率はそれぞれ約 $0.20\sim 0.26\text{mm}$ 及び $5.87\sim 7.83\text{mm}$ に相当する。(5.7)式より)となっている。大型個体では平均成長率が $7\mu\text{m}$ 以下の個体が多かったのに対して、小型個体では $7\mu\text{m}$ 以上の個体が多い。日成長の平均値から小型個体が大型個体より成長が良い。また最大成長率と最小成長率が $2\sim 19\mu\text{m}$ となっているが、大部分の個体では $3\sim 14\mu\text{m}$ となっている。

Fig. 5.16には小型個体の成長率の季節変化を示した。まず1990年10月31日に採捕した6個体(標本番号C901001~C901016)は成長線の数から生まれて6か月の

ものであるが、何れも9～10月に成長率が大きく、8月には小さい。生まれてまもない春では日間の変動は相対的に大きい。6月には9～10月と同じような高い成長率を示している。一方、1990年11月23日に採捕した6個体(標本番号C901102～C901112)は年齢約6～8ヶ月のものであるが、1個体(C901106)は春の5～6月に成長率が高く、ほかの5個体は大体7～8月に低く9月に高くなるが、10月には一時減少が見られる。そして1990年12月24日に採捕した2個体(C901202, C901203)では1個体(C901202)の成長率が相対的に安定していると言える。もう1個体の成長率は6月に高く、7～8月に低くなり、9月以後には相対的に高くなっている。そして1991年1月に採捕した2個体では1個体(C910122)は9月までに成長率が低いが10～11月に非常に高くなっている。もう1個体(C910126)は7～8月に低く、9月以後に高い。以上の結果から小型個体では個体差があるものの、全体的には次のことが言えるだろう。1)発生した初期では成長率が不安定であるが、6月に成長率が高い。2)7～8月に成長率が最も低い。3)9～10月に成長率が最も高い。そして10月の末になると、成長率の一時的減少がしばしば見られる。

次にちょうど満1歳の大型個体の成長率の季節変化を見る(Fig. 5.17)。1989年4～6月に採捕したものがほとんどで、生まれて約12～15か月であると推定されている。これらの個体の成長率の変動パターンは必ずしも一致しないが、全体的には激しい季節変動を示している。これらの個体では成長線の査定に多少の誤差もあるので、成長率のピークまたは谷は経時的スケールにおいて少しのずれもみられるが、ほとんどの個体は小型個体に見られる変動パターンと同じように、春(5～6月)と秋(9～10月)に成長率のピークがあって、10月の終わりから11月までの間に一旦減少し、12～1月辺りにまた増加する。そして、2月以後に成長率は減少する。例えば、3月20日に生まれたと推定される標本番号C890406の個体は6月に成長率のピークがあり、7月から8月の初めまでに成長率の谷があり、9月に最も大きいピークがあり、10月辺りで一旦減少し、11～12月に再び増加し、1月の終わりから減少に転ずる。全く類似したパターンは標本番号C890511, C890522, C890533, C890642などの個体にも明瞭に読みとられる。なお、1991年の3月に採捕した1個体(C910302)は8月から成長率が増加し、11月の終わりから12月の初め頃に最大のピークに達する。それ以後減少する。

満1歳群の結果から、小型個体に見られる変動パターン以外に次の2点がさらに言えるだろう。まず秋のピークに一旦減少した成長率は11~1月の相当長い間に再びピークに達する。そして、2月から成長率の低い季節が続く。

一方、Fig. 5.18に満1歳以上だと思われる6個体の成長率の季節変動を示している。この中の4個体(C890428, C890503, C890510, C89063)は帯状輪紋を持つ。この6個体は特に満1歳以後での成長線査定に誤差がある程度存在するので、推定発生時期を基に季節変動のパターンを見るのは危険であると考え。従って、むしろ、発生時期が春と見なして成長線のパターンを検討したほうが妥当であると思う。実際には何れも350本(約一年)までに成長率の季節変動は以上に示した1歳群の変動パターンとよく似ている。特に帯状輪紋を持つ4個体は満1年に達してから、成長率は低いレベルで安定する。すなわち、満1歳後の成長は非常に小さくなることを示している。Fig. 5.17に示した1歳群は夏と秋の終わり及び冬に成長率の一時減少があるが、帯状輪紋が形成されていなかった。しかし、ここに示した帯状輪紋を持つ4個体は満1歳になると成長率は相当長い間にわたって低く、これに応じて帯状輪紋が形成されたと推察される。この結果は前章で検討した帯状輪紋の形成は成長率の相当長い間の減少によるという結論と一致する。

【成長率の決定要因について】 貝殻の成長には水温、塩分、溶存酸素、暴風、長雨、底質などの環境要因に加えて、餌の量や捕食などの生物的要因が複雑に関係していると考えられる。以上で示した日間成長率の変動の多様性からいろいろな要因が複雑に作用していると考えられる。しかし、成長率の季節的変動のパターンから満1歳までに水温の変化が最も大きな要因であることが容易に推察できる。春、秋、及び初冬における成長率の増加は水温の上昇に伴うものであることが明らかである。また冬における成長率の減少は水温の低下によることも容易に理解できる。そして、真夏における成長率の一時的減少は高水温に伴う塩分や溶存酸素の低下によると考えられる。夏の高水温に伴う塩分や溶存酸素の低下は成熟と産卵による生理的变化と共に満1歳群の成長停滞をもたらす。帯状輪紋を形成させるということについてすでに述べたが、生まれて6ヶ月前後の小型個体への影響がここで明らかになった。しかし、晩秋にしばしば見られる成長率の一時的減少が気温の一時的激変によるか或いは別の原因によるのか不明である。一方、満1歳以上の大型個体にとって、成熟及び産卵が成長率の支配要因であるよ

うに推察される。産卵期間中には水温の上昇にもかかわらず、成長率は低い水準を維持する。その後の成長率の変化は相対的に低い水準で安定すること（例えば、Fig. 5.18, C890428, C890510）から、水温のような外部の環境要因よりもトリガイの生理的要因が支配的であると思われる。

以上のような大きい季節変動とは別に、成長率の変動にはクラスター現象が見られる。間隔はそれぞれ違うが、10～15日の間隔をもって成長率のピークと谷が交替して変動しているように見える。このことは潮汐（大潮、小潮）の影響を強く示唆している。トリガイは潮下帯の貝で潮汐によって干出することはまずないが、沿岸の浅いところに生息しているために、特に大潮による一連の環境変化が成長に影響を及ぼすことが十分に考えられる。従って、成長率のピークと谷はそれぞれ小潮及び大潮の時期に一致する可能性が大きいと推察されるだろう。

Koike(1980a)は有明海産のハマグリ *Meretrix lusoria* を用いて貝殻の日成長の変化と環境要因との相関を調べた結果、貝殻の日成長量が海水温との相関が最も高く、海水温度と塩分の2要因で日成長量の変動の約80%を説明できると示している。また日成長の変動のピークは小潮の時期に相当することから、大潮時の干出が貝殻の成長阻害をもたらすと結論している。

成長率（成長輪幅: growth increment width）における増減交替つまりクラスター現象（14日周期）について潮汐の影響が指摘されてきた(Berry and Barker, 1968, 1975; Pannella and MacClintock, 1968; Pannella et al., 1968; Pannella, 1972; Ohno, 1989)。このようにトリガイの成長を検討する場合、特に大潮のような要因も考慮しなければならないだろう。但し、現在では潮汐がトリガイの成長に及ぼす影響のメカニズムはまだよくわかっていない。そのメカニズムの解明も今後の課題の一つであろう。

成長率の日変動で明らかなように、季節変動のパターンが水温に大きく影響される。しかし、個体間の違いは或いは日変動の激しいことから、トリガイの成長は生理的要因とともに沿岸環境の複雑な変化によって影響を受けていると考えられる。