

アコヤガイの餌料環境と摂餌生態

誌名	中央水産研究所研究報告
ISSN	09158014
著者名	沼口,勝之
発行元	水産庁中央水産研究所
巻/号	8号
掲載ページ	p. 123-138
発行年月	1996年3月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



総説

アコヤガイの餌料環境と摂餌生態

沼口 勝之*

A Review on the Feeding Ecology and Food Environment of the Japanese Pearl Oyster, *Pinctada fucata martensii*

Katsuyuki Numaguchi*

Abstract : Pearl production is very important industry in Japan. Pearl production constituted 10-15% of total Japanese marine aquaculture and 44-55% of Japanese shellfish production from 1981-1993. This production is mainly carried out by culturing one species, the Japanese pearl oyster, *Pinctada fucata martensii* (Dunker, 1850). Biology and culture methods of Japanese pearl oysters have been established and reported on. Knowledge of the feeding ecology and food environment of pearl oysters is important for the productive culturing of pearl oysters. However, feeding ecology and food environment of pearl oysters have been studied but little.

This paper reviews feeding ecology and food environment of Japanese pearl oysters. The first chapter describe feeding habits and then the relation between food environment of pearl farms and growth rate of cultured pearl oysters. The effects of poor food environments on pearl oysters are discussed. The second chapter describe the feeding organs and mechanism of pearl oysters and then relation between filtration rate of pearl oyster and environmental conditions. Indicators of feeding conditions are discussed.

我国の真珠産業は、戦後養殖技術の発達により飛躍的に生産量および生産額を伸ばしてきた。近年(1981-1993)の真珠生産額は我国の海面養殖生産額の10.4-14.5%, また貝類養殖生産額の43.6-55.3%であり (Table 1), 真珠養殖は我国の水産業において重要な位置を占めている。我国の海産真珠の養殖は主にアコヤガイ (*Pinctada fucata martensii*) を対象に行われている。これまで多くの研究者により、アコヤガイの生理・生態などの生物学的研究およびアコヤガイの養殖法に関する調査・研究が行われ、その研究成果は総論として小林・渡部(1959)、松井(1965)、宮内(1966)により報告されている。これらの研究成果は、真珠養殖をこれまでの経験的な技術から科学的根拠のある技術に展開するうえで大きな役割を果たした。今日ではアコヤガイ養殖技術はこれらの研究成果や養殖業者の努力により著しく向上したといえる。

Table 1. Amount of production in Japanese shellfish aquaculture. (million yen)¹⁾

Year	Aquaculture of shellfish (Total)	Pearl oyster	Oyster	Scallop	Others
1981	93,698	48,925 (52.2) ²⁾	27,215	17,184	374
82	98,641	47,817 (48.2)	29,768	20,823	233
83	114,649	59,825 (52.2)	30,950	23,574	300
84	118,716	65,682 (55.3)	31,426	21,225	383
85	118,336	57,833 (48.9)	30,411	29,781	311
86	117,568	53,571 (45.6)	29,783	33,294	920
87	117,839	51,413 (43.6)	27,304	38,216	906
88	133,261	61,163 (45.9)	30,953	40,302	843
89	130,423	62,187 (47.7)	31,213	36,315	708
90	165,210	88,519 (53.6)	34,779	41,083	829
91	165,602	84,919 (51.3)	40,098	39,454	1,131
92	159,877	77,906 (48.7)	42,087	38,712	1,172
93	160,099	80,355 (50.2)	41,001	37,353	1,390

- 1) Data source is "Annual Report on Statistics of Fisheries and Aquaculture Production" of Ministry of Agriculture, Forestry and Fisheries (1995).
- 2) Parentheses indicate ratio of amount of pearl production to that of aquaculture of shellfish in Japan.

しかし近年、各地の養殖漁場においてアコヤガイのへい死が多くみられるようになり、養殖業者はその対策のため貝のへい死を見越してより多くのアコヤガイを養殖する傾向にあるといわれている。内湾域に形成される真珠漁場でアコヤガイの養殖貝数が増加すると漁場の有する環境収容力を上回ることになり、このことがさらにアコヤガイの成長不良や貝の衰弱・へい死率を増加させる要因になることが考えられる。漁場における適正な養殖貝数を呈示するためには、それぞれの漁場において環境収容力が明らかにされなければならない。しかし、真珠漁場の環境収容力についての研究は、断片的なものしかみられない(上野,井上,1961; 澤田,谷口,1969)。漁場の餌料環境やアコヤガイの摂餌生態についての知見は、漁場の環境収容力を解明し、適正な養殖管理を行うために重要である。本稿では、これまで研究されたアコヤガイの餌料環境と摂餌生態について既往の知見を整理するとともに、著者が行ったアコヤガイの餌料環境と摂餌生態についての調査・研究の結果を加えて概説する。

1. 餌料環境とアコヤガイ

餌料環境と二枚貝の成長との関係についてはカキ、イガイ類で多くの研究が行われ、餌料環境の重要性が指摘されている (Kirby-Smith and Barber,1974; Widdows,1978; Bayne and Worrall,1980; Bayne and Newell,1983; 楠木ら,1983; Sprung,1984; MacDonald and Thompson,1985)。アコヤガイでは、漁場の餌料環境とアコヤガイの成長、食性との関係、また不適な餌料環境がアコヤガイに及ぼす影響などの調査・研究が行われている。本項ではこれらについて述べ、漁場の餌料環境の重要性や問題点について論議する。

1. アコヤガイの食性と餌料環境

アコヤガイの食性を調べる方法の一つとして、貝の胃内容物を観察する方法がある。豊島ら (1958), Chang *et al.* (1988)は養殖漁場におけるアコヤガイの胃内容物を調べ、アコヤガイの胃内には主として *Chaetoceros*属, *Skeletonema costatum*, *Nitzschia*属, *Thalassiosira*属などの小型珪藻類が多く観察されたことを報告した。しかし、小型珪藻類がアコヤガイ胃内容物の主要種であったことから、アコヤガイが小型珪藻類を選択的に摂取し、主要な餌料としているとは必ずしも言えない。なぜなら、珪藻類は細胞が珪酸質の殻で覆われ、貝の消化器官においてその形態が壊れにくい特徴を有しているのに対して、アコヤガイに摂餌された珪藻類以外の植物プランクトンや微細な懸濁粒子などは消化器官においてその形態が残りにくいいため観察するのが困難であることが多い。このため、アコヤガイの胃内容物の観察では、比較的形態が残り易い珪藻類が多く観察された可能性があると考えられる。アコヤガイは懸濁物食者であり小型珪藻類とともに他の植物プランクトンや有機懸濁粒子なども摂取することが考えられるが、貝が漁場において小型珪藻類以外にどのような種類の植物プランクトンや有機懸濁粒子を摂取しているのかについては知見が少なく、今後アコヤガイの食性についてさらに検討する必要がある。

真珠養殖漁場の餌料環境調査では、アコヤガイが主として植物プランクトンを摂餌しているという前提のもとに、漁場の植物プランクトンの種組成や分布あるいは種組成の変遷についての調査が行われている (時岡,山路,1950a,b; 豊島ら,1958; 佐藤ら,1965; 福島,1966; 植本,1981)。福島 (1970, 1972)はアコヤガイのへい死が多かった年と少なかった年の漁場の植物プランクトンの種組成に違いがあることを報告した。すなわち、アコヤガイのへい死が少なかった年には *Chaetoceros*属, *Skeletonema*属, *Bacteriastrium*属, *Thalassionema*属等が優先種であるのに対して、アコヤガイのへい死が多かった年にはこれらの種類が少なく、*Coscinodiscus*属, *Nitzschia*属が優先種であったこと、前者の珪藻類はアコヤガイが消化し易い種類であるのに対して、後者の珪藻類はアコヤガイが消化しにくい種類であることから、漁場餌料の質の変化がアコヤガイのへい死増大の一因ではないかと指摘した。沼口 (1994a)は漁場海水中の懸濁物を $>300\mu\text{m}$ 、 $100\text{--}300\mu\text{m}$ 、 $50\text{--}100\mu\text{m}$ 、 $10\text{--}50\mu\text{m}$ 、 $1.2\text{--}10\mu\text{m}$ の5種類のサイズに分画して、各サイズの懸濁物の重量と植物色素量を測定し、その時期別変化を調べた。その結果、漁場におけるアコヤガイ垂下層の海水中には、 $1.2\mu\text{m}$ から $300\mu\text{m}$ 以上までの広い範囲の懸濁粒子がみられたが、このうち $1.2\text{--}10\mu\text{m}$ のサイズの懸濁物の重量とその懸濁物に含まれる植物色素量の割合は平均でそれぞれ42%と55%であり、他のサイズの懸濁物の割合より常に多いことを報告した。後述

するようにアコヤガイは微細な粒子を摂取することが知られていることから、漁場の餌料環境調査では $10\mu\text{m}$ 以下の微細な懸濁粒子についても考慮して調査を行う必要を指摘した(沼口,1994a)。

上述したように真珠養殖漁場の餌料環境調査では、植物プランクトンの種組成や分布調査が多く行われているものの、天然漁場におけるアコヤガイの食性はまだ十分には解明されておらず、漁場においてアコヤガイの成育に適した餌料種はなにか、また餌料がどの程度の濃度の場合がアコヤガイの成長に適当なのかなど、今後明らかにすべき課題が残されている。

2. 餌料環境とアコヤガイの成長

懸濁物食者であるアコヤガイは植物プランクトンを含む懸濁物粒子を摂取することから、海水中の懸濁物量や懸濁物中のクロロフィル量、炭素・窒素量などが、漁場におけるアコヤガイ餌料量の指標として用いられている。関(1972)は漁場の餌料量の指標として懸濁物中のクロロフィル量を用い、密殖漁場では植物プランクトンの現存量が少なく、アコヤガイの成長は劣ることを報告している。伊藤(1978)は懸濁物量と懸濁物中の有機物量、クロロフィル量、炭素・窒素量等の季節変化を調べ、漁場における懸濁物の質的、量的な面からアコヤガイの栄養環境の状態を検討した。Numaguchi(1994)は餌料環境の指標として、懸濁物量と共に懸濁物中の有機物量、植物色素量(クロロフィル a とフェオ色素量)および炭素量を測定し、それぞれの季節的な変動傾向はほぼ一致していたことを報告した。また、漁場の餌料環境とアコヤガイの成長との関係について検討した結果、漁場の植物色素量の平均濃度と貝の成長率との間には正の相関がみられ(Fig. 1)、漁場の餌料環境とアコヤガイの成長とは密接な関係があることを述べた。

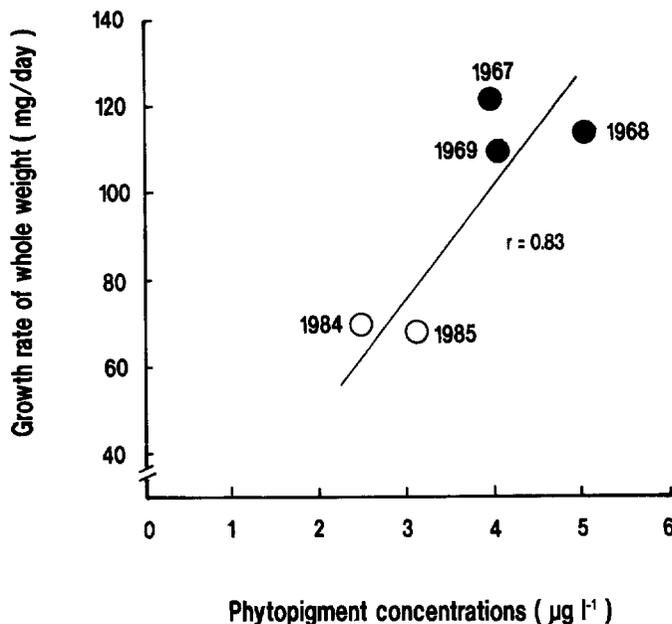


Fig. 1. Relation between average phytopigment concentration of pearl farm and growth rates (whole weight) of two year old pearl oysters. Number of symbols show year of investigation. ●; Data of Ago Bay by Seki(1972), ○; Data of Ohmura Bay by Numaguchi(1994).

アコヤガイなど懸濁物食二枚貝類の養殖では魚類養殖と異なり養殖経費の大きな割合を占める餌代がかからないが、その代わり魚類養殖のように餌料の量と質を人為的に調節することができない欠点を有している。現在のところは二枚貝類漁場の餌料環境の質、量を人為的に調節できる技術は開発されていない。今後は二枚貝増養殖場の餌料環境の改善を図り、沿岸域の生物生産力を向上させるための水産土木工学的な技術の開発が必要であろう。現在マリノフォーラム21で試みられている人工湧昇流発生構造物などにより底層水の栄養塩類の上下混合を行い漁場の植物プランクトンの増大を図り漁場の生物生産力を改良するなどの様々な技術の開発が期待される。しかし、この場合留意しなければならないのは、漁場が富栄養化して赤潮が発生するような条件をつくらないようにすること、漁場の汚濁を防ぐことなどを考慮することが重要である。

3. 不適な餌料環境がアコヤガイに及ぼす影響

アコヤガイの成育に好ましくない餌料環境として、アコヤガイの密殖(関,1972)やアコヤガイと餌料を競合する付着生物などの増大による漁場における餌料不足、あるいは漁場の物理的・化学的な環境変化に伴う餌料濃度の低下などが考えられる。一方、植物プランクトンの濃度が異常に高くなる赤潮もアコヤガイにとっては不適な餌料環境であると考えられる。このような餌料不足や赤潮がアコヤガイに及ぼす影響について論議する。

3.1 飢餓と水温の影響

二枚貝類に対する飢餓の影響についてはイガイ(Bayne,1973a,b; Gabbott and Bayne,1973), ムラサキイガイ(His *et al.*,1989), マガキ(Riley,1976), アメリカガキ(Wright and Hetzel,1985)などで研究されている。飢餓条件下では貝の代謝速度は低下するとともに、貝自身の体成分を消費しながら個体の生命維持を図るため軟体部重量が減少することが知られている。

アコヤガイにおいても飢餓条件下では他の二枚貝類と同様の現象が生じることが予測される。しかし、アコヤガイでは飢餓条件下で軟体部重量やCondition index(肥満度)がどの程度減少するのかについては正確には知られていない。また飢餓の影響は季節によって異なることが考えられるので、Numaguchi(1995a)は異なる水温でアコヤガイの無給餌飼育を60日間行い、期間中の貝肉重量や体成分の変化および貝のへい死率について検討した。このときの実験水温は冬季、春季あるいは秋季、夏季を想定して、15℃、22℃、28℃の3つの水温区を設けた。その結果、乾燥肉重量とCondition indexはいずれの水温区でも経時的に減少したが、その減少量は水温が高い実験区ほど大きいこと、また軟体部の乾燥肉重量、炭素および窒素量の1個体、1日あたりの減少量と水温との間には高い正の相関がみられ(Fig. 2)、飢餓による貝の軟体部重量や体成分の減少と水温とは密接な関係があることが報告された。この飼育実験では無給餌期間中(60日間)における貝の累積へい死率は15℃、22℃区で2%以下、28℃区では7%と比較的少なかった。以上のことから漁場において低餌料環境が短期間継続しても、それが直接の原因となってアコヤガイが大量へい死する可能性は低いと推察される。

しかし、Numaguchi(1995a)が述べたように高水温時の飢餓は著しい貝肉重量と体成分の減少をもたらし貝の栄養状態は低下すると考えられることから、低餌料環境の継続により貝の栄養状態が低下した時期に、水温や塩分など貝の生理活動に影響を及ぼすような環境変化があれば、貝のへい死がおきる可能性は十分あると考えられる。

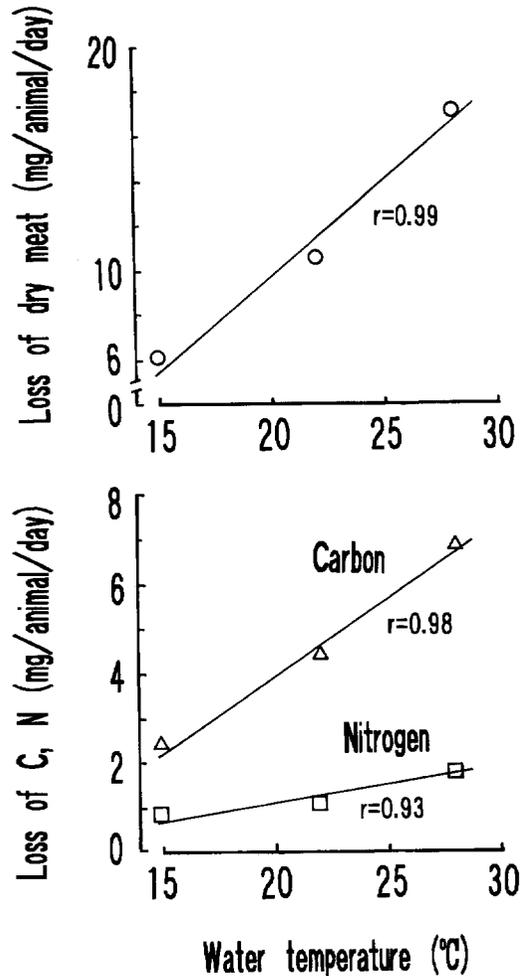


Fig.2. Relation between water temperature and daily dry meat weight losses(upper figure), carbon and nitrogen content losses(lower figure) in unfed pearl oyster held at different water temperatures (Numaguchi,1995a).

3.2 飢餓とアコヤガイの衰弱・へい死

沖野(1977)は夏季から秋季にかけての高水温時にアコヤガイのへい死が多く発生すること、関(1972)は夏季に低餌料環境が長期間継続する漁場ではアコヤガイは衰弱することを報告している。先の実験でアコヤガイを60日間飢餓条件下においた場合のへい死率は7%以下と比較的低かった(Numaguchi,1995a)。しかし、飢餓の期間をさらに継続するとアコヤガイはさらに自身の貝肉成分を消費して個体の維持を図る限界にまで至りへい死することが予想される。

Numaguchi(1995b)は、漁場水温が上昇する初夏から秋季までの期間、アコヤガイを漁場水温条件のもとで115日間の無給餌飼育試験を行い期間中のアコヤガイのへい死率の推移と貝の状態を観察した。その結果、アコヤガイは水温が28-29℃になった8月上旬(無給餌開始後70日目)からへい死率が増大し始め、実験が終わった9月下旬(無給餌開始後115日目)には累積へい

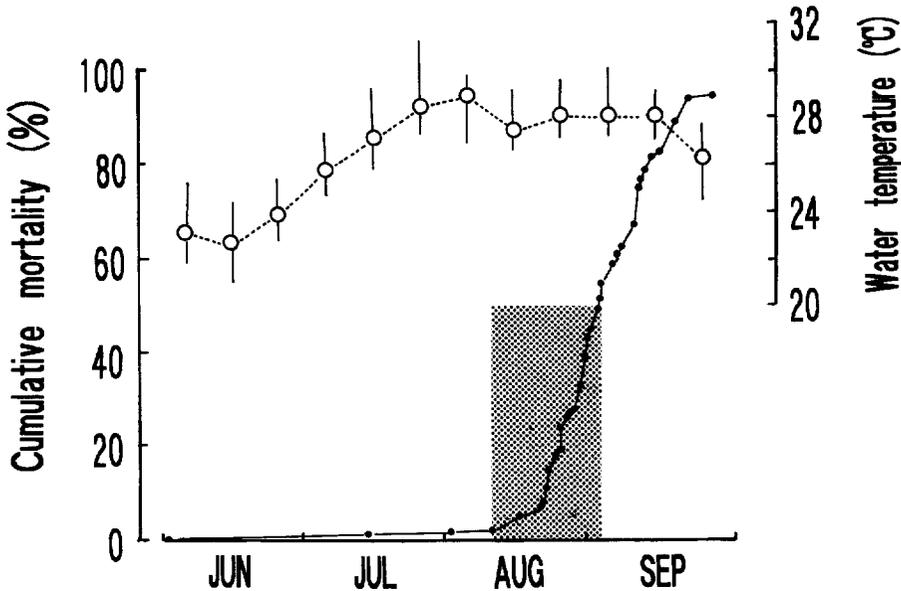


Fig.3. Cumulative mortality of unfed pearl oysters(●) held at environmental seawater temperature from early June to late September in 1985. Values of water temperature are means(○) and each vertical line shows the range at ten day intervals of water temperature. The shaded area shows the initial stage of pearl oyster mortality (Numaguchi,1995b).

死亡率は95%に達した(Fig. 3)。アコヤガイの貝柱には他の組織よりグリコーゲン量が多く、貝柱のグリコーゲンは貝の栄養貯蔵物質であることが報告されている(足利,1949a,b,1957)。実験期間中のアコヤガイ貝柱のグリコーゲン量は無給餌飼育開始後1週間で急激に低下し、栄養貯蔵物質であるグリコーゲンは飢餓条件下では直ちに消費された。一方、Condition indexと乾燥肉重量は経時的に減少した。また、アコヤガイの生理的状態の指標として用いられる杆晶体重量(植本,1967)も同様に経時的に減少した。以上のことから、飢餓条件下のアコヤガイは体貯蔵エネルギーや体成分を消費しながら無給餌開始後70日目(8月上旬)まで個体の生命維持を図っていたが(この時期までのアコヤガイの累積へい死率は2%)、それ以降は生命維持の限界を越えへい死に至ったと考えられる。アコヤガイのへい死が無給餌開始後70日目から115日目までの比較的長い期間にわたって継続してみられたのは、個体により飢餓に対する耐性に違いがあったためではないかと推察される。アコヤガイのへい死率が高くなりだした時期のCondition indexの平均値は4以下(実験開始時13.7)、乾燥肉重量の減少率は70%以上であった。これらの値はアコヤガイが生命維持の限界域に達する時点を判断するための指標になると思われる。先の実験で、28℃で60日間の飢餓条件下のおいたアコヤガイの累積へい死率が7%と低かったのは60日目のCondition indexが5.7、乾燥肉重量の減少率が59%であり、まだ貝の生存限界域に達していなかったと推測される(Numaguchi,1995b)。

天然の漁場ではアコヤガイが完全な飢餓の状態になることは殆どありえないが、低餌料環境が長期間継続する可能性はあり、このような場合はアコヤガイは摂餌による栄養の補給が制限されることになり、貝の代謝を補償するため自身の貝肉成分を消費することになる。特に高水

温時には貝の酸素消費量は増大し(植本,1968), 貝の代謝は亢進するため, 夏季に漁場の低餌料環境が長期間継続すれば体貯蔵エネルギーや体成分の消費量は大きくなり, その結果貝は衰弱しこの状態が著しくなれば貝はへい死に至ると考えられる。

3.3 赤潮がアコヤガイに及ぼす影響

赤潮が二枚貝に及ぼす影響については多くの報告がみられる(Loosanoff and Engle, 1947; Widdows *et al.*,1979; Tracey,1988; Shumway,1990; Heinig and Cambell,1992)。赤潮によるアコヤガイの被害についての報告は多くないが, 1965年に長崎県大村湾において*Gymnodinium sp.*を原因種とする大規模な赤潮が発生した時の調査によると, 湾内の魚類やアカガイなどと同様に養殖アコヤガイに対しても被害があったことが報告されている(塩川,入江,1966)。また最近では1992年に三重県英虞湾に発生した*Heterocapsa sp.*の赤潮によりアコヤガイが大量にへい死したことが報告された(松山ら,1995)。本種はアコヤガイに対して直接大きな生理的な障害を与えると考えられており, 今後本種がどのような機構でアコヤガイをへい死させるのか, またその対策についての研究が要望される。

へい死に至るような大規模な赤潮でなくてもアコヤガイは赤潮の発生によりなんらかの影響を受けることが考えられることから, 大村湾の真珠養殖漁場において小規模の赤潮が発生した1985年と, 赤潮の発生がみられなかった1984年の養殖アコヤガイについて比較検討した。その結果, 赤潮が発生した年と発生しなかった年のアコヤガイの状態に違いがみられた。小規模な赤潮が発生した1985年の8月上旬(*Heterosigma sp.*)と10月上旬(*Prorocentrum sp.*)にはアコヤガイのろ水率は著しく低下し, 後述する摂餌量の指標となる消化盲嚢に含まれる植物色素量もこの時期に著しく低下した。また赤潮発生時には貝のCondition indexと貝柱のグリコーゲン量も同様に低下した。このことは赤潮によりアコヤガイの摂餌活動が抑制され, それに伴い貝のCondition indexと栄養貯蔵物質であるグリコーゲン量が低下したと考えられる(Numaguchi, 1994)。

アコヤガイに及ぼす赤潮の影響は発生する赤潮の種類や濃度によって違いがあると考えられるが, 通常アコヤガイに大きな被害を及ぼさないだろうと考えられていたごく小規模な赤潮でも, 発生時にはアコヤガイになんらかの生理的な影響を及ぼしている可能性が考えられる。

II. アコヤガイの摂餌生態

1. アコヤガイの摂餌器官と摂餌機構

二枚貝の摂餌器官の構造と摂餌機構については, これまで主にカキとイガイ類を対象に多くの研究がなされ, これらの研究成果はYonge(1926), 高槻(1949), Jørgensen(1966), Purchon(1968), Bayne *et al.*(1976), Winter(1978), Morton(1983), Bricelj and Shumway(1991)により総説されている。

アコヤガイの摂餌器官の構造については, Kuwatani(1964)が組織学的手法により胃を中心とした消化器官の構造を詳細に研究した。さらに, 桑谷(1965)はアコヤガイに炭素粒子を摂取させ消化器官における炭素粒子の消化・吸収の様子を組織学的手法により観察し, アコヤガイの消化盲嚢細管に取り込まれる炭素粒子の最大の長さは $17.5\mu\text{m}$, 幅は $10\mu\text{m}$ で, 粒子の摂取率

は粒径が小さいほど高く、長さ及び幅が $2.5\mu\text{m}$ 以下の粒子の摂取率はそれぞれ全体の66%及び75%を占めていることを明らかにした。沢野(1950)はアコヤガイに牛の血球、米のデンプン、鶏卵の油脂などを投与し、摂取の様子と消化の過程を観察しアコヤガイの摂餌に適当な粒子の大きさは $2-5\mu\text{m}$ 程度であると推定した。これらの報告から判断すると、漁場のアコヤガイは前述した小型の浮遊珪藻類とともに海水中の微細な懸濁粒子をも摂取することが推察される。

椎野(1969)はアコヤガイの消化器官など貝の内部形態について解剖学的な記載を行っている。また、辻井(1957, 1965)はアコヤガイの摂餌と消化についての報告を行い、アコヤガイの餌料の摂取から消化器官における消化・吸収の過程を以下のように述べている。すなわち、餌料となる海水中の懸濁粒子は、海水と共に鰓の繊毛運動により起こる水流により外套腔へ入り、鰓糸間の繊毛により漉しとられ、繊毛運動により唇弁まで運ばれ口部に達する。餌料はその後繊毛運動により短い食道を経て胃に入る。胃に達した懸濁粒子のうち、微細な粒子は消化盲嚢に、大きな粒子は腸へと送られる。消化盲嚢に送られた微細な粒子は細管部の食作用により細胞内消化される。また胃では、主に炭水化物消化酵素を含む杆晶体が胃楯に当たり回転しながら消化酵素を溶解し、胃と腸において細胞外消化が行われる。杆晶体の形態はゼラチン様の棒状で頭部は胃内に出、残りの部分は杆晶体嚢に入っており、ここで杆晶体の分泌が行われている(Wada, 1969)。また、腸壁や体組織内では遊走細胞(変形細胞)が集まり細胞内消化を行うことにより、摂取された餌料は消化・吸収される。

2. アコヤガイの摂餌活動

2.1 アコヤガイのろ水率

アコヤガイが単位時間に懸濁物粒子(植物性プランクトンを含む)を海水とともに外套腔に吸水する量をろ水率という。アコヤガイの摂餌量は、その時点の環境水中の餌料濃度と貝のろ水率との積により概略の摂餌量が求められる。アコヤガイのろ水率が高いことは摂餌が活発に行われていることになり、ろ水率は貝の摂餌活動の指標となる。二枚貝のろ水率の測定法としては外套腔から排泄される水量からろ水率を求める直接法(Hersh, 1960; 宮内, 1962a, b; Galtsoff, 1964)、海水中の懸濁粒子の濃度変化からろ水率を求める間接法(Jørgensen, 1949; 辻井, 大西, 1957; Galtsoff, 1964)などいくつかの方法がある。Table. 2にこれまで報告されているアコヤガイのろ水率の測定方法と結果を示した。

2.2 アコヤガイの摂餌活動と環境要因

沼口(1994b)は室内飼育実験で、 $10-33^{\circ}\text{C}$ までの9温度区に馴致させたアコヤガイのろ水率を間接法により測定した結果、アコヤガイの日間ろ水率は水温の上昇に伴って増加し $22-28^{\circ}\text{C}$ 付近で最も高くなり、水温 13°C 以下および水温 $28-31^{\circ}\text{C}$ ではろ水率は著しく低下した(Fig. 4)ことを報告した。また同時に、ろ水率の季節変化を養殖漁場のアコヤガイについて求めた結果、室内実験の結果とはほぼ同様な結果が得られた。このことからアコヤガイの摂餌活動が最も活発な水温は $22-28^{\circ}\text{C}$ 付近であり、漁場水温が 28°C を越える夏季の高水温時あるいは冬季に水温が 13°C 以下になるとアコヤガイの摂餌活動は不活発になると推察される。

以上のことから判断して、真珠養殖漁場において夏季に十分量の餌料があったとしても漁場水温が 28°C 以上になるとアコヤガイのろ水率が著しく低下するため、貝の摂餌量は相対的に低

Table 2. Filtration rate of pearl oyster in various methods(After Numaguchi,1994b)

Method	Water temperature(°C) or season	Shell size (cm) or Age(Year)	Filtration rate ^b (ℓ/day/animal)			Reference
			Min.	Max.	Ave.	
Indirect	21-23	S.H ^a 2.6-3.4	10.8	21.7	16.0	Tsujii and Ohnishi(1957)
〃	〃	S.H 5.0-5.8	27.0	121	75.0	〃
〃	〃	S.H 6.7	81.8	96.5	89.2	〃
Direct	19-28	S.H 6.2-6.8	40.5	165.9	93.8	〃
Direct	8-30	S.L ^a 3.5	0.1	21.5	—	Miyauchi(1962b)
〃	〃	S.L5.0	0	79.7	—	〃
〃	〃	S.L5.7	0	89.3	—	〃
Chlorophyll	22-28	4 Year	12	552	(ca.276)	Uyeno and Inouye(1961)
Crude silicate	18-28	SL5.4-8.1(3Year)	24.4	352	166.7	Sato <i>et al</i> (1964)
Neutral red	May-November	2 Year			110-160 ⁴⁾	Seki(1972)
Nitrogen budget	〃	〃			125-170 ⁵⁾	〃
〃	〃	〃			63-80 ⁶⁾	〃
Indirect	10-33	S.L 5.9(2Year)	0.9	294	—	Numaguchi(1994b)

1) Converted to the rate,ℓ/day/animal from original paper.

2) S.H shows shell height.

3) S.L shows shell length.

4) Period when water temperature was more than 15°C,except the spawning season(described in original paper).

5) Summer season (described in original paper).

6) Low water temperature period (described in original paper).

下することが考えられる。また、夏季に漁場の餌料量が少ないときにはアコヤガイの摂餌条件はさらに厳しくなると推察される。一方、水温が27°C以上になるとアコヤガイの酸素消費量は著しく高くなり(植本,1968)、貝の代謝が亢進することが知られている。したがって漁場水温が28°C以上になった場合には、貝の代謝は亢進するのに対して貝の摂餌活動が不活発になるため、貝は個体の代謝の亢進を補償するだけのエネルギーの補給が追いつかなくなる、いわゆるエネルギー収支のアンバランスが生じる可能性が考えられる。そしてこのことが夏季によくみられるアコヤガイの衰弱・へい死の一つの要因になると推察される(Numaguchi,1995b)。

アコヤガイの摂餌活動に及ぼす環境要因として前述した水温の他に、塩分(太田,福島,1961; 宮内,1962b)、流れ(太田,1959b)、懸濁物濃度(太田,1959a; 辻井,大西,1957; 佐藤ら,1964)などがあげられている。アコヤガイの摂餌活動は上記のそれぞれの単一の環境要因によって影響を受けるが、漁場ではこれらの環境要因が複合してアコヤガイに作用することから、漁場における貝の摂餌活動はより複雑に変化するものと考えられる。

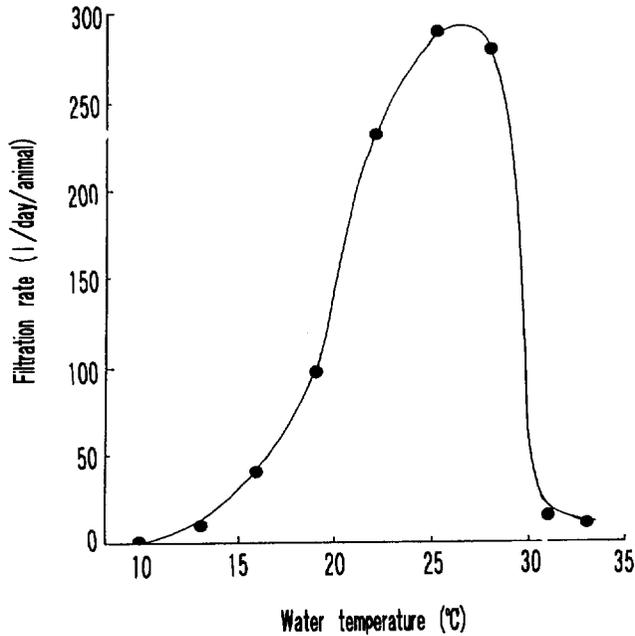


Fig.4. Relation between water temperature and filtration rate of pearl oyster (Numaguchi,1994b).

2.3 摂餌活動の日周期性

アコヤガイの摂餌の日周期性について大川(1959)はアコヤガイの消化管の容積に対する餌料の割合の日変化を求め、貝の捕食活動は日中より夜間のほうが活発であることを報告した。森(1948)はアコヤガイの日周活動を貝の酸素消費量と移動により調べ、日中より夜間のほうが酸素消費量は増加し、移動も大きいことを述べている。このようにアコヤガイの活動性は夜間に高まり、同時に摂餌活動も活発になると考えられる。

3. 摂餌量の指標

アコヤガイの摂餌量を知るためには、直接的には消化管内容物を観察する方法(豊島ら,1958; 大川,1959; Chang *et al*,1988)が、また間接的にはろ水率(辻井,大西,1957; 宮内,1962a,b; 佐藤ら,1964)や貝の糞量(太田,1959a,b)を測定する方法がある。しかし、これらの方法は測定技術や解析に時間を要し簡便な方法とは言えない。アコヤガイは懸濁物食者であり環境水中の植物プランクトンを摂取することから、貝の消化器官には植物プランクトン細胞に含まれる植物色素が存在することが予想される。沼口(1985)はアコヤガイの消化盲嚢をアセトン抽出し、その色素の分光特性を測定した。その結果、消化盲嚢に含まれる色素はクロロフィルが分解したフェオ色素であること、また培養微細藻類の投与に伴いアコヤガイの消化盲嚢に含まれるフェオ色素量(以下は消化盲嚢色素量と略す)が経時的に増加すること、さらにアコヤガイ垂下

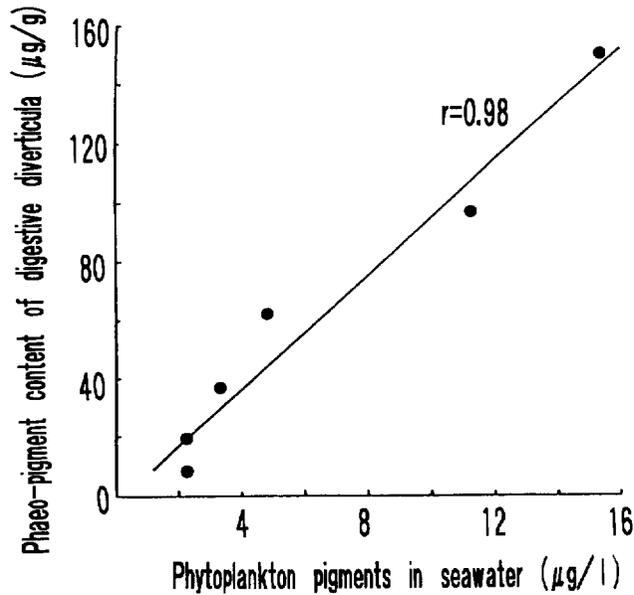


Fig.5. Relation between phaeo-pigment content extracted from the digestive diverticula of pearl oysters and phytoplankton pigments(chlorophyll-*a* + phaeo-pigment) in the environmental seawater(Numaguchi,1985).

層海水中の植物色素量とアコヤガイ消化盲嚢色素量との間には正の相関がみられ(Fig. 5), 両者は密接な関係があることを示した。以上のことから, アコヤガイ消化盲嚢色素量の測定により, 貝が漁場において摂餌する植物性餌料の摂取量を間接的に知ることが出来, また測定が簡便であることからアコヤガイの摂餌量の指標として有効な方法であることが述べられている。

結び

これまでの調査・研究によりアコヤガイの餌料環境と摂餌生態について様々な知見が集積されてきた。しかし, 真珠養殖漁場の環境収容力を推定するにはまだ解決すべき問題が多く残されている。本論で指摘したように, アコヤガイの食性はまだ完全には解明されていない。また, 漁場におけるアコヤガイの成育に適した餌料種や, 貝の成長に必要な餌料量を明らかにする等まだ解決すべき課題が残されている。これらの基礎的なデータと漁場の生物生産力の適確な把握が出来て初めてそれぞれの漁場の適正な管理が可能になると考えられる。また, 天然に大きく依存しているアコヤガイの餌料環境を人為的に改変できるような技術の開発が将来的には必要であろう。

本論ではアコヤガイの餌料環境と摂餌生態について述べた。これらの知見は他の二枚貝類の餌料環境と摂餌生態の調査・研究を行う場合に役に立つであろう。現在, 二枚貝類の栽培漁業や増養殖の展開が図られているが, これらの二枚貝類の漁場造成・整備あるいは資源管理を行う場合には, それぞれの貝類について漁場の環境収容力を明らかにすることが重要である。今

後さまざまな有用二枚貝類について漁場の餌料環境と摂餌生態の調査・研究をさらに充実させ、二枚貝類の増養殖や資源管理を行うための基礎的な知見の蓄積を図ることが重要であると考える。

文献

- 足利千枝, 1949a: アコヤガイの生化学的研究 (第2報). 貯蔵による貝肉グリコーゲン量の変化. 日本農芸化学会誌, 23, 63-65.
- 足利千枝, 1949b: アコヤガイの生化学的研究 (第3報). 貝肉の部位別並に雌雄別によるグリコーゲン含有量. 日本農芸化学会誌, 23, 65-68.
- 足利千枝, 1957: アコヤガイの生化学的研究 (第7報). 貝肉グリコーゲン並びにステロールの生化学的考察. 大阪市衛生研研報, 19, 110-116.
- Bayne B., 1973a: Aspects of the metabolism of *Mytilus edulis* during starvation. *Netherlands J. Sea Research*, 7, 399-410.
- Bayne B.L., 1973b : Physiological changes in *Mytilus edulis* L. induced by temperature and nutritive stress. *J.mar.biol.Ass.U.K.*, 53, 39-58.
- Bayne B.L., Thompson R.J., and Widdows J., 1976: Physiology:1, in "Marine mussels their ecology and physiology" (ed. by Bayne B.L), International Biological Programme Vol.10, Cambridge Univ.Press, Cambridge, pp.121-206.
- Bayne B.L., and Worrall C.M., 1980: Growth and production of mussels *Mytilus edulis* from two populations. *Mar.Ecol.Prog.Ser.*, 3, 317-328.
- Bayne B.L. and Newell R.C., 1983: Physiological energetics of marine molluscs, in "The Mollusca." (ed. by Saleuddin.A.S.M. and Wilbur K.M.), Vol.4, Physiology, Part.1., Academic Press, New York, pp.407-515.
- Bricelj V.M., and Shumway S., 1991: Physiology: Energy acquisition and utilization, in "Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture" (ed. by Shumway A.E.), Elsevier, Amsterdam, pp.305-436.
- Chang M., Hong J., Huh H., 1988: Environmental conditions in the pearl oyster culture grounds and food organisms of *Pinctada fucata martensii* (Dunker) (Bivalvia, Pterioidea). *Ocean Research*, 10, 67-77.
- 福島菊夫, 1966: 真珠漁場の浮遊生物, 特に英虞湾と的矢湾の比較について. 昭和39年度三重県水試事業報告, pp.158-163.
- 福島菊夫, 1970: 的矢湾および五カ所湾におけるアコヤガイの異常斃死に関する研究—特に餌料生物環境について—. 真珠技術研究会報, 9, 1-21.
- 福島菊夫, 1972: 餌料生物環境とアコヤガイの健康状態について—異常斃死に関する昭和46年度の試験—. 真珠技術研究会会報, 10, 15-31.
- Gabbott P.A., and Bayne B.L., 1973: Biochemical effects of temperature and nutritive stress on *Mytilus edulis* L. *J.mar.biol.Ass.U.K.*, 53, 269-286.
- Galtsoff P.S., 1964: The American oyster *Crassostrea virginica* Gmelin. *Fish.Bull.Fish.Wildl.Serv.*, 64, 1-480.
- 平成5年漁業・養殖業生産統計年報. 1995. 農林水産省統計情報部, 農林統計協会, 東京, 296pp.
- Heining C.S., and Campbell D.E., 1992: The environmental context of a *Gyrodinium aureolum* bloom and shellfish kill in Maquoit Bay, Maine, September 1988. *J. Shellfish.Res.*, 11, 111-122.
- Hersh G.L., 1960: A method for the study of the water currents of invertebrate ciliary filters. *Veliger*, 2, 77-83.
- His E., Robert R., and Dinet A., 1989: Combined effects of temperature and salinity on fed and starved larvae of the Mediterranean mussel *Mytilus galloprovincialis* and the Japanese oyster *Crassostrea gigas*. *Marine Biol.*, 100, 455-463.

- 伊藤克彦, 1978: 英虞湾真珠漁場におけるアコヤガイの栄養環境について. 国立真珠研報, 22, 2363-2381.
- Jørgensen C.B., 1949: The rate of feeding by *Mytilus* in different kind of suspension. *J.mar.biol.Ass.U.K.*, 28, 333-344.
- Jørgensen C.B., 1966: Biology of suspension feeding. Pergamon Press, Oxford, pp.1-358.
- Kirby-Smith W.W., and R.T.Barber R.T., 1974: Suspension-feeding aquaculture systems: effects of phytoplankton concentration and temperature on growth of the bay scallop. *Aquaculture*, 3, 135-145.
- 小林新二郎, 渡部哲光, 1959: 真珠の研究. 技報堂, 東京, pp.1-280.
- 楠木 豊, 木村知博, 馬久地隆幸, 橋本俊将, 1983: カキの成育と餌料量との関係について. 広島水試研報, 13, 7-33.
- Kuwatani Y., 1964: On the anatomy and function of stomach of Japanese pearl oyster *Pinctada martensii*(Dunker). *Bull.Jap.Soc. Sci. Fish.*, 31, 174-186.
- 桑谷幸正, 1965: 炭素粒子投与によるアコヤガイの摂餌機構の解明. 日水誌, 31, 789-798.
- Loosanoff V.L., and Engle J.B., 1947: Feeding of oysters in relation to density of microorganisms. *Science*, 105, 260-261.
- MacDonald B.A., and Thompson R.J., 1985: Influence of temperature and food availability on the ecological energetics of the giant scallop *Placopecten magellanicus*. *Mar.Eco.Prog.Ser.*, 25, 279-294.
- 松井佳一, 1965: 真珠の辞典. 北隆館, 東京, pp.1-783.
- 松山幸彦, 永井清仁, 水口忠久, 藤原正嗣, 石村美佐, 山口峰生, 内田卓志, 本城凡夫, 1995: 1992年に英虞湾において発生した *Heterocapsa* sp. 赤潮発生期の環境特性とアコヤガイへい死の特徴について. 日水誌, 61, 35-41.
- 宮内徹夫, 1962a: アコヤガイの濾過水量 I. 日週性について. 水産増殖, 9, 201-206.
- 宮内徹夫, 1962b: アコヤガイ濾過水量 II. 濾過水量におよぼす水温と比重の影響. 水産増殖, 10, 7-13.
- 宮内徹夫, 1966: 真珠の養殖. 高島真珠養殖所, 佐世保, pp.1-335.
- 森 主一, 1948: アコヤガイの日周期活動. 貝類学雑誌, 15, 46-51.
- Morton B., 1983: Feeding and digestion in bivalvia, in "The Mollusca" (ed. by Saleuddin A.S.M. and Wilbur K.M.) Vol.5, Physiology Part 2, Academic Press, New York, pp.65-147.
- 沼口勝之, 1985: 摂餌量の指標としてのアコヤガイ消化盲嚢に含まれるフェオフィチンの検討. 養殖研報, 7, 91-96.
- 沼口勝之, 1994a: 真珠養殖漁場における懸濁物の粒子組成と植物色素量. 水産工学, 30, 181-184.
- 沼口勝之, 1994b: アコヤガイのろ水率におよぼす水温の影響. 水産増殖, 42, 1-6.
- Numaguchi K., 1994: Growth and physiological condition of the Japanese pearl oyster, *Pinctada fucata martensii* (Dunker, 1850) in Ohmura Bay, Japan. *J.Shellfish.Res.*, 13, 93-99.
- Numaguchi K., 1995a: Effects of water temperature on catabolic losses of meat and condition index of unfed pearl oyster, *Pinctada fucata martensii*. *Fisheries Science*, 61, 735-738.
- Numaguchi K., 1995b: Influences of unfed condition on the mortality of pearl oyster, *Pinctada fucata martensii*. *Fisheries Science*, 61, 739-742.
- 沖野哲昭, 1977: 高水温の継続が養殖アコヤガイの貝殻形成と斃死におよぼす影響. 長崎県水試報, 13, 101-107.
- 大川泰司, 1959: アコヤガイの食性について I. 捕食活動の日週期. 国立真珠研報, 5, 450-458.
- 太田 繁, 1959a. アコヤガイの食性に関する研究 II. アコヤガイの糞の量の季節的変化. 国立真珠研報, 5, 429-433.
- 太田 繁, 1959b. アコヤガイの食性に関する研究 IV. 養殖条件 (いかだ内における貝の垂下位置並びに漁場) によるアコヤガイの糞量の変化 (予報). 国立真珠研報, 5, 439-442.
- 太田 繁, 福島洋太郎, 1961: アコヤガイの食性に関する研究. VI. 低比重海水がアコヤガイの糞量におよ

- ほす影響. 国立真珠研報, 6, 567-572.
- Purchon R.D., 1968: The biology of the mollusca. Pergamon Press, Oxford, pp.101-268.
- Riley R.T., 1976: Changes in the total protein, lipid, carbohydrate, and extracellular body fluid free amino acids of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, during starvation. *Proc.Natl Shellfish Ass*, 65, 84-90.
- 佐藤忠勇, 松本三郎, 堀口吉重, 辻井 禎, 1964: 粗珪酸を指標とするアコヤガイの汜過水量と摂餌量の測定法について. 日水誌, 30, 717-722.
- 佐藤忠勇, 堀口吉重, 安達六郎, 1965: 的矢湾における浮遊粗粒子 (主としてプランクトン) と微粒子 (主としてデトライタス) の化学組成について. 日本プランクトン研究連絡会報, 12, 66-71.
- 澤田保夫, 谷口宮三郎, 1969: 真珠養殖漁場の養殖海洋学的研究VI. 漁場底泥からみた真珠漁場の汚染度と漁場収容密度の算定について. 国立真珠研報, 14, 1719-1734.
- 沢野英四郎, 1950: 真珠貝の地中養殖法の研究. 水産研究会報, 3, 48-57.
- 関 政夫, 1972: 養殖環境におけるアコヤガイ, *Pinctada fucata*, の成長および真珠品質に影響を及ぼす自然要因に関する研究. 三重県水試研報, 1, 32-149.
- 椎野季雄, 1969: 軟体動物, 「水産無脊椎動物学」(椎野季雄著), 培風館, 東京, pp.145-212.
- Shumway S.E., 1990: A review of the effects of algal blooms on shellfish and aquaculture. *J.World.Aquaculture Soc*, 21, 65-104.
- 塩川 司, 入江春彦, 1966: 1965年夏期大村湾赤潮時の海況とその被害-VI. 赤潮による水産被害について. 長崎大学研究報告, 21, 115-129.
- Sprung M., 1984: Physiological energetics of mussel larvae (*Mytilus edulis*). I. Shell growth and biomass. *Mar.Ecol.Prog.Ser*, 17, 283-293.
- 高槻俊一, 1949: 牡蠣. 技報堂, 東京, pp.1-262
- 豊島友光, 谷口忠敬, 入江春彦, 銭谷武平, 1958: アコヤガイ (*Pinctada martensi* (DUNKER)) の成長度と環境条件について. 長崎大学研報, 6, 97-105.
- 辻井 禎, 1957: アコヤ貝の捕食に就いて. 真珠研究会伊勢部会会報, 6, 18-21.
- 辻井 禎, 大西侯彦, 1957: アコヤガイの濾過水量及び捕食の実験的研究. I. 濾過水量について. 国立真珠研報, 3, 194-201.
- 辻井 禎, 1965: 捕食と消化機構. 「真珠養殖全書」(真珠養殖全書編集委員会編), 全国真珠養殖漁業協同組合連合会編, 東京, pp.28-42.
- 時岡 隆, 山路 勇, 1950a: 英虞湾の真珠漁場に関する研究 第2報, 英虞湾プランクトンの量的分布. 三重県水試研報, 1, 5-18.
- 時岡 隆, 山路 勇, 1950b: 英虞湾の真珠漁場に関する研究 第3報, 英虞湾プランクトンの質的分布. 三重県水試研報, 1, 19-61.
- Tracey G.A., 1988: Feeding reduction, reproductive failure, and mortality in *Mytilus edulis* during the 1985 'brown tide' in Narragansett Bay, Rhode Island. *Mar.Ecol.Prog.Ser*, 50, 73-81.
- 植本東彦, 1967: 仕立て作業および挿核手術がアコヤガイの生理状態に及ぼす影響. 日水誌, 33, 705-712.
- 植本東彦, 1968: アコヤガイの酸素消費量と水温との関係について. 国立真珠研報, 13, 1617-1623.
- 植本東彦, 1981: 真珠漁場の栄養水準の変化とそれに伴う生物相の変遷. 水産海洋研究会報, 38, 28-37.
- 上野福三, 井上啓晴, 1961. 真珠漁場における餌料基礎生産と漁場の海洋構造について I. 密殖と食物連鎖の関係. 国立真珠研報, 7, 829-864.
- Wada K., 1969: Studies on the crystalline style of Japanese pearl oyster-II. Histological and Histochemical observation of the crystalline style sac. *Bull.Japan.Soc.Sci.Fish*, 35, 141-147.
- Widdows J., 1978: Combined effects of body size, food concentration and season on the physiology of *Mytilus edulis*. *J.mar.biol.Ass.U.K*, 58, 109-124.
- Widdows J., Moore M.N., Lowe D.M., and Salkeld P.N., 1979: Some effects of a dinoflagellate

- bloom(*Gyrodinium aureolum*) on the mussel, *Mytilus edulis*. *J.mar.biol.Ass.U.K.*, 59, 522-524.
- Winter J.E., 1978: A review on the knowledge of suspension-feeding in lamellibranchiate bivalves, with special reference to artificial aquaculture systems. *Aquaculture*, 13, 1-33.
- Wright D.A., and Hetzel E.W., 1985: Use of RNA:DNA ratios as an indicator of nutritional stress in the American oyster *Crassostrea virginica*. *Mar.Ecol.Prog.Ser.*, 25,199-206.
- Yonge C.M., 1926: Structure and physiology of the feeding and digestion in *Ostrea edulis*. *J.Mar.Bio.Ass.U.K.*, 14, 295-386.