

マガキの成長過程のモデル化に向けた 生理的パラメータの検討

小林 雅 人

キーワード：マガキ (*Crassostrea gigas*)，生活史，数理モデル，濾過速度，呼吸速度，生殖組織へのエネルギーの分配率

要旨：

450年以上も前に広島で始まったマガキ養殖は、江戸時代に盛んになり、第2次世界大戦後に全国に急速に広まった。今日では、マガキはアジア、ヨーロッパ、アメリカ、オセアニアと世界中に広がり、わが国ではホタテガイと同様に海面養殖漁業の中心的な貝類となっている。マガキ養殖は、食糧生産としてばかりでなく、閉鎖性海域の有機物除去や貝殻によるCO₂固定の担い手として、今後ますます注目されるに違いない。そこで本研究では、マガキ養殖漁場の管理と改善に資することを目的として、まず、生活史などのマガキの生物的特性をレビューし、次に養殖マガキ個体群の成長過程をモデル化するために必要となるマガキの生理的パラメータ、とくにマガキの成長にとって重要な役割を担うと考えられる濾過速度、呼吸速度、および生殖組織へのエネルギーの分配率について検討を行った。

マガキの1年間の生活周期は、生殖腺の季節変化を基準にして4期に分けられる。環境の諸条件により多少の遅速はあるが、これが春夏秋冬に対応しており、夏季に生まれてホタテガイ貝殻のコレクターに付着した個体は、翌年の秋季か翌々年の冬季に水揚げされるのが一般的である(年齢は1.5年程度)。ただし、商品価値の高い大型個体の育成のため、あるいは寒冷地での生育の悪さから、

さらに1年間養殖を続ける場合がある(年齢は2.5年程度)。マガキは、他の二枚貝類と同様に、デトリタス・プランクトンフィーダーで、懸濁態粒子状有機物および植物プランクトンを鰓で濾過して摂取する。セトンなどの粒子状無機物も有機物とともに摂取するが、そのほとんどは偽糞として排泄される。鰓により捕捉される粒子の大きさは $3\mu\text{m}$ 以上で、植物性の有機物を選択的に摂取している。

濾過速度は、水温とマガキの乾燥肉重量の関数として表わされ、5種類の実験式を検討した。水温が上昇するとともに、またマガキ個体の重量が増加するとともに濾過速度は大きくなる。最も適切であると判断されたマガキの濾過速度は、 20°C の水温でアメリカガキの濾過速度の約1.5倍となる関数で、同様の餌料濃度と水質環境下でマガキはアメリカガキよりも成長速度が早いという実験結果によって支持された。また、この関数が高水温よりも低水温でアメリカガキの濾過速度と比べて相対的に高い値をとることも、マガキがアメリカガキよりも低水温に適応していることから支持された。

濾過速度は塩分濃度にも影響を受けるので、マガキはアメリカガキよりも高塩分に適応していることから、 20psu 未満の塩分濃度で濾過速度に影響を与える関係式とした。しかし実際には、わが国では 20psu を下回る塩分の海域でマガキが養殖されることはほとんどない。さらに、濾過速度は懸濁態粒子の濃度によっても影響されるので、無機物による高濁度や高濃度の餌料環境下で濾過速度が低下する効果を、アメリカガキに倣って有機物と無機物を合わせた懸濁態粒子濃度の関数として加えた。

呼吸速度も水温とマガキの乾燥肉重量の関数として表わされ、4つの実験式を検討した。呼吸速度もまた、水温の上昇とマガキ重量の増加に伴って大きくなる。マガキの呼吸速度として妥当と判断された関数が4つから2つに絞られ、マガキの成長モデルで比較検討された結果から、アメリカガキで用いられた関数がマガキにも適していることが示唆された。また、呼吸速度は濾過速度と同様に塩分濃度にも影響を受けるので、アメリカガキで用いられたものをアレンジして、濾過速度と同様に 20psu 未満の塩分濃度で呼吸速度に影響を与える関係式とした。しかし、通常 20psu 以上の塩分の海域で行われるわが国のマガキ養殖では、濾過速度と同様に呼吸速度が低塩分水に影響されて低下することはないと考えられる。

春季以降に、マガキが餌料から摂取したエネルギーを体内の生殖組織へ分配する割合(分配率)を水温の関数として検討した。岡山県日生海域で調査したデ

ータに基づき、水温が23℃を超えると生殖組織へ摂取エネルギーが分配される割合が徐々に高まり、27℃で分配率が最大値0.8になる関係式とした。この関数は夏季から秋季にかけて水温が低下する時期にも適用され、水温の低下に応じて徐々に分配率が低下するので、秋季以降に放卵・放精が起こらなくなるマガキの生理的特性にも対応している。なお、本論では日生海域での調査結果に基づきマガキの生殖組織が発達する水温を23℃以上としたが、23℃よりかなり低い水温でも生殖組織が発達することが報告されており、生息（養殖）海域によって生殖組織の発達時期や産卵時期が異なると考えられることから、モデルを適用する海域の環境特性に応じた基準水温値を用いることが重要である。

1. はじめに

2011年3月11日14時46分に三陸沖を震源とするマグニチュード9.0の東北地方太平洋沖地震が発生した。この地震とそれに伴う10m以上もの巨大津波によって2万人を超える死者・行方不明者を数え、多くの尊い命が奪われた。わが国の水産業にとっても、巨大津波によって三陸沿岸の海面養殖漁場が破壊され、深刻な打撃を被った。三陸沿岸では、かき類、ホタテガイ、わかめ類、のり類、ほや類、ギンザケなどの海面養殖が盛んに行われており、太平洋北区（青森県太平洋側、岩手県、宮城県、福島県、および茨城県）における海面養殖生産量は、わが国の海面養殖総生産量の16.1%（2008年）を占めているからである（農林水産省、2010）。

わが国の水産業では、1994年11月に発効した国連海洋法条約で200海里の排他的経済水域が認められて以来（日本は1996年に批准）、遠洋漁業による生産量が低下するとともに今後の増加が期待できなくなったために、沿岸漁業および海面水域の養殖業がますます重要になっている。とくに海面養殖では、ぶり類、マダイ、ギンザケ、ヒラメ、ふぐ類などの魚類養殖、ホタテガイ、かき類などの貝類養殖、ならびにのり類、わかめ類、こんぶ類などの海藻類養殖が活発に行われており、2008年の生産量は1,146千トン（全漁業生産量の20.5%）に達し、その生産額は4,178億円（全漁業生産

額の25.7%)であった(農林水産省, 2010)。今後ますます遠洋漁業が低迷していくと予想される中で、食糧の安定的確保と自給率の向上という側面からも、海面養殖業の果たす役割はさらに増大するものと期待されている。

しかし、海面養殖漁業が活発に行われるに伴い、沿岸域の環境に悪影響が見られるようになって来た。それは、養殖漁業は自然環境下ではあるが、内湾の穏やかな海域、別の見方をすれば海水交換の悪い海域で営まれることが多いために、残餌や養殖されている生物の排泄物が外海へ運ばれずに留まり、内湾域の富栄養化を促してしまう。この影響の度合いや生物と環境との関係を、近年では生態系モデルを構築して解明しようとする試みがなされるようになってきた。すなわち、養殖される生物と水温、塩分、溶存酸素濃度などの物理的環境、餌料の量と質、周囲に生息する生物との関係、あるいは窒素、炭素、リンなどの物質収支について、それらのモデル化とそのモデルを使った相互関係の解明である(例えば、武岡ほか, 1988; 阿保・横山, 2003など)。これらの研究においては、養殖される生物の生物的・生理的特性を水温、塩分などの物理的環境と関連付けて数量化するために関数化(パラメータ化)することが不可欠であり、室内飼育実験や現場調査データに基づいてそれらが行われている。生物的パラメータについては、対象海域における現場調査から比較的容易に得られる。しかし生理的パラメータに関しては、室内実験と現場との間で生物の生理状態には外的諸条件の相違に起因する違いが小さくなく、室内実験データを現場にそのまま適用すると誤った結果を生む原因ともなりかねない。しかも、当該海域における現場調査データが不十分なために、モデルに適用される対象生物の生理的パラメータについて現場のデータを用いた吟味が必ずしも十分になされていないのが、現状である。

一方、わが国におけるマガキ養殖は、450年以上も前に広島で起こり江戸時代から盛んになったが、本格的に全国で実施されるようになったのは第2次世界大戦後であり、筏垂下式養殖法の考案によって急速に広まった

(森, 2005). 今日では, かき類は2008年に190千トンが生産され貝類養殖全生産量の45.6%を占め, ホタテガイ (226千トン) には劣るものの, 生産額ではホタテガイ (318億円) と肩を並べる水準の309億円 (貝類養殖全生産額の48.4%) に達している (農林水産省, 2010). 貝類養殖は, 給餌する魚類養殖とは大きく異なり, 残餌による水域汚染はないものの, 筏からの吊り下げ式 (垂下式) 養殖では, 貝類からの排泄物がほぼ直下の海底に堆積することによる底泥汚染が, 魚類養殖と同じ様に生じる (Hayakawa *et al.*, 2001; Hayakawa *et al.*, 2002; Izawa and Kobayashi, 2006; 山本ほか, 2009). すると養殖場では, 堆積した排泄物が分解する際に溶存酸素を大量に消費することから, 底層水の無酸素化が起こり, その水塊の挙動によって, 海底に生息するひらめ・かれい類などの魚類およびえび類・なまこ類などの底生生物のみならず, 中・表層を遊泳する魚類にまで悪影響を及ぼすことが問題となっている (菅野, 1982). しかし, 貝類は海水中の懸濁態有機物や植物プランクトンを餌にして成長することから, 近年では貝類の持つ有機物を除去する水質浄化機能に着目して, 閉鎖性内湾域で底層への酸素補給と合わせてマガキ養殖を積極的に取り入れる試みも始まっている (白井, 2005).

そこで本研究では, マガキ養殖漁場の管理と改善に資することを目的として, 先ず, 生活史などのマガキの生物的特性をレビューし, 次に養殖マガキ個体群の成長過程をモデル化するために必要となるマガキの生理的パラメータ, とくにマガキの成長にとって重要な役割を担うと考えられる濾過速度, 呼吸速度, および生殖組織へのエネルギーの分配率について検討を行った.

2. マガキの分布とその生活史

(1) マガキの分布

世界で養殖されている「かき」は, そのほとんどがマガキ (*Crassostrea*

gigas) であり、わが国では北海道から九州まで全国各地で養殖されている。なかでも、広島県と宮城県がマガキの二大生産地として知られているが、県別の生産量をみると、広島県がほぼ半数を占め(2008年には全国生産量の50.8%)、宮城県(同23.7%)、岩手県(同7.3%)、岡山県(同5.9%)と続く(農林水産省, 2010)。また、わが国のマガキ種苗が広く世界に輸出されたことから、国境を越えてマガキの養殖海域は広がっており、隣国の韓国と中国はもとより、米国とカナダの西海岸、イギリス、フランスを始めとしたヨーロッパ各地、オーストラリアやニュージーランドのオセアニアでもマガキが養殖されている(例えば、Walne and Spencer, 1971; Hughes-Games, 1977; King, 1977; Kim, 1980; Dinamani, 1987; Quayle, 1988 など)。

(2) マガキの生活史と養殖サイクル

生物を飼育あるいは養殖する際に、最も重要な基礎情報はその生物種の生活史と食性である。つまり、いつどこで生まれ、何を食べて成長し、どこで生活し、いつどこで子を産み(産卵し)、何年生きるのか、といった生物種固有のライフサイクルがわからなくては、養殖はもちろんのこと、飼育すらできない。イセエビやウナギなど、自然界での生活史と食性が完全に解明されていない水産生物は意外に多い。

マガキはわが国固有の生物種であり、沿岸の岩礁地帯や内湾域で一般に見られ、貝塚から出土した貝殻により縄文時代から食されていたと考えられるが、その生活史がある程度わかり、本格的に全国で養殖され始めたのは第2次世界大戦後からである(森, 2005)。菅原・小金沢(1995)は、マガキの1年間の生活周期を生殖腺の季節変化を基準にして次の4期間に分けている。

- 1) 生殖機能は休止しているが、生殖のためのエネルギー源を獲得して貯蔵する時期

2) 生殖腺が発達・成長し、生殖に関する内分泌系が活性化する時期

3) 放卵・放精が起こる時期

4) 放卵・放精が終了し、生殖腺が退縮して、その機能が停止する期間

これらの期間は、環境の諸条件によって多少の遅速があるにせよ、それぞれ冬季、春季、夏季、秋季に対応している。そこで、マガキの生活史を菅原・小金沢(1995) および森(2005)を参考して、夏季の産卵期から順に記述することにする。

海域差はあるが、海水温が19℃以上になるとマガキは産卵する。マガキは雌雄異体で、水温、塩分などの環境変化をトリガーにして、海洋中でそれぞれの個体が一斉に放卵と放精をする。卵が受精して孵化すると、トロコフォア幼生、ベリジャー幼生を経て24時間(25℃)でD型幼生になり、受精から2~3日すると60~70 μm に成長する。その後、D型幼生のまま浮遊期間(餌料、水温、塩分などの環境条件により遅速はあるが、2~4週間)を経て、殻高が270 μm になると他物に付着して固着生活に入る。養殖に供する種苗(種がき)は、浮遊幼生密度の高い養殖場で採苗されるが、ほとんどの地域では広島か宮城で採苗された種がきを購入している。採苗は、ホタテガイの貝殻を束ねたコレクターを海洋中に吊るして行われるのが一般的で、マガキ稚貝が付着したホタテガイ貝殻(1枚に30~40個体が付着している)を種がきとして売買する。付着した稚貝は4~5日で2~3mmとなり、9月下旬には10mmくらいまで成長する。

他物に付着したマガキは、秋季から冬季にかけて獲得したエネルギー源を生殖のために体内に貯蔵する。マガキ養殖場では、「抑制」と称して、4~5月まではマガキ稚貝の付着しているホタテガイ貝殻を定期的に海水から引き上げて干出させ、成長を抑制する処理(床上げ処理)を行う。これは、種がきとして長距離輸送に耐えられる頑強な個体に育て、春季に生殖組織を発達させるためのエネルギーを蓄えさせないようにする工夫でもある。

春季を迎えると、それまで蓄えていたエネルギーを振り向けることにより、マガキの生殖腺が急速に発達・成長し、生殖に関する内分泌系が活性化する。養殖場では、5月頃から稚貝の付着したホタテガイ貝殻を1枚ずつつけて、20～30cmくらいの間隔で、水深にもよるが5～6mのロープに取り付け(15～30枚/連)、それらを50cmほどの間隔で筏から海中に吊るして本養殖を開始する。標準的な筏の大きさは、たて10.9m、よこ18.2mで、一つの筏に600～800本の垂下連(ロープ)が吊るされる。

生殖腺が急速に発達した結果、夏にはマガキの生体が生殖組織でほとんど覆われるようになり、「水がき」と呼ばれて味が悪いことから食用には供されない。夏場にマガキを食べないのはこのためであり、ちょうど食品が痛みやすく食中毒を起こしやすい時期と重なり、夏にマガキを食べると食中毒を起こすという誤った言い伝えが生まれてしまった。いわゆる、英語の綴りでRの付かない月(5～8月)には「かき」を食べないという習慣である。しかし、1年中マガキを食べている地域は、フランスを始めとして意外に多い。日本では夏に食されている「かき」はイワガキがほとんどであり、マガキは敬遠されている。

夏季になると、水温の急激な上昇あるいは下降、塩分濃度の急激な下降などの環境変化を契機にして、一斉にマガキの放卵と放精が起こる。1個体の放卵・放精回数は1度に限らず、それぞれの個体の栄養状態と生殖組織の発達状況に応じて多数回に及ぶことがある。また、卵や精子の放出に伴う体力の低下によって死亡する個体も少なくなく、養殖場ではマガキのへい死率を下げるために、春季にマガキの成長を抑制して生殖組織の発達を抑制し、放卵・放精のストレスを軽減している。

秋季になると放卵・放精が終了し、生殖腺が退縮して見られなくなる。すると、摂取したエネルギーを次第に体組織内にグリコーゲンなどの炭水化物物として蓄えるようになる。マガキが秋季から冬季にわたり急速に成長するのはこのためであり、この時期にグリコーゲンを豊富に含んだマガキ

が出荷され食されている。ちなみに、岡山県日生海域における出荷サイズは、湿肉重量が6 g以上、殻高は約8 cmである(草加ほか, 1991)。

(3) マガキの寿命

マガキの寿命は、各個体の栄養状態に依存するので一概には決まらない。潮汐により干出する岩礁に付着した自然環境下で生育するマガキでは、成長が遅いために数年間は生きていると考えられる。しかし、餌料の多い内湾域で、他物に付着した時点から栄養状態が良い個体では、夏季までに生殖組織を十分に発達させるために、放卵・放精とともに1年間で死亡してしまう。養殖場では、夏季に採苗した個体を翌年の秋季か翌々年の冬季に出荷するのが一般的なので、出荷マガキは1.5年程度の年齢である。ただし、商品価値の高い大型個体を育成するためにさらに1年間養殖する場合もあり(2年がきと呼ぶが、2.5年程度の年齢)、とくに寒冷地では成長速度が遅いので、岩手県の大船渡湾などではほとんどがこの2年がきである(Hayakawa *et al.*, 2001)。

(4) マガキの食性

マガキは他の二枚貝類と同様に、デトリタス・プランクトンフィーダーで、懸濁態粒子状有機物および植物プランクトンを鰓で濾過して摂取する。セストンなどの粒子状無機物も有機物とともに摂取するが、そのほとんどは偽糞として排泄される(楠木, 1977a)。また、マガキが鰓で捕捉する粒子の大きさは3 μm 以上で(楠木, 1977d)、植物性の有機質に富むものを選択的に摂取しているという研究例がある(楠木, 1977b)。

最近では、炭素と窒素の安定同位体比分析によって、河口域に生息するアサリとシオフキは、陸上由来有機物が多く存在する環境に生息しているにもかかわらず、海域由来の有機物を選択的に摂取していることが明らかになった(Kasai *et al.*, 2004)。また、ヤマトシジミは生息場所によって餌

として取り込む有機物が異なることから、非選択的に周囲の有機物を摂取しており、陸上植物起源の有機物も分解できる能力が備わっている可能性が示唆された (Kasai and Nakata, 2005)。その後、実際にヤマトシジミは陸上植物起源の有機物を分解するセルロース分解酵素セルラーゼを持っていることが Sakamoto *et al.* (2007) によって認められた。一方、マガキに関しても同様の手法で研究が進められており、ヤマトシジミと同様に、陸上由来有機物と植物プランクトンからなる水中の有機物を非選択的に取り込んでいることがわかった (岩崎, 2006)。この研究成果により、マガキにも陸上植物起源の有機物を分解する能力が備わっている (セルロース分解酵素を持つ) 可能性のあることが示唆されている。

3. モデル化に向けたマガキの生理的パラメータの検討

1950年代以降に急速に発展してきたマガキ養殖は、技術的にはほぼ確立したとあって良いが、今後さらにマガキの生産量を増大させるためには、養殖に伴う自家汚染を防止する手法の開発が急務である。具体的には、養殖密度の適正化や養殖筏の適正配置などであり、それらを行うための基礎的な知見の蓄積が不可欠である。そのため、莫大な費用と労力を投じて実際のマガキ養殖漁場で現場調査が繰り返し行われているが、現場では複合的な環境要因を一括して取り扱うために、個々の環境要因と生物との関連やそれらの定量的な見積もりが困難である。この問題点を克服するために、モデル化によるシミュレーションは極めて有効な手段であり、単純化した環境要因と生物との関連をモデル化して、現場調査によって得られたデータに基づくシミュレーションをすることにより、定量的な成果が得られる。そこで、養殖漁場の管理と改善に資することを目的として、養殖マガキ個体群の成長過程をモデル化するために必要となるマガキの生理的パラメータ、とくにマガキの成長にとって重要な役割を担うと考えられる濾過速度、呼吸速度、および生殖組織へのエネルギーの分配率について検討を行う。

(1) 濾過速度

前章で述べたとおり、マガキはデトリタス・プランクトンフィーダーであり、懸濁態粒子状有機物や植物プランクトンを鰓で捕捉して摂餌する。植物性の有機物を選択的に摂餌しているという研究例はあるが、鰓では実際に海水中を漂う懸濁態物質を海水と共に吸い込み、有機物が無機物にかかわらず捕捉している。そして、捕捉した懸濁態物質のうち、大部分の無機物と有機物の一部を偽糞として、また未消化有機物と一部の無機物を糞として排泄する。このとき、懸濁態物質を含む海水を鰓で濾過する速度を濾過速度と定義する。

1) 濾過速度の関数化

マガキの濾過速度を飼育実験で測定した例は多数あり、マガキの大きさ(重量)、供試餌料の種類と濃度(植物プランクトンの種類と濃度)、水温、塩分などにより影響を受けるために、それらの関数として表わされている。そこで、本研究で検討した濾過速度の関数を以下に示す。

A. Powell *et al.* (1992) は、Doering and Oviatt (1986) が殻高と水温の関数として表わした濾過速度の式

$$FR = (SL^{0.96} T^{0.95}) / 2.95 \quad \dots \textcircled{1}$$

にHibbert (1977) の求めた殻高—乾燥肉重量回帰式

$$SL = W^{0.317} 10^{0.669} \quad \dots \textcircled{2}$$

を代入して

$$FR = 1.49 W^{0.304} T^{0.95} \quad \dots \textcircled{3}$$

を得た。この式によって、0～100mmのサイズのかきを含むすべての二枚貝の濾過速度が表現できることを示した。ここに、FRは濾過速度(ml/min・ind.)、SLは殻高(cm)、Tは水温(°C)、Wは乾燥肉重量(g)をそれぞれ示す。

B. Gerdes (1983) は、植物プランクトンの *Isochrysis galbana* (密度 100×10^6 cells/l) を餌料に用い、水温20°Cで、乾燥肉重量0.005～0.811gのマ

ガキから濾過速度として

$$FR = 1.2 W^{0.73} \quad \dots \textcircled{4}$$

を得た。しかし実験データを検討したところ、この式は誤っていることがKobayashi *et al.* (1997) によって指摘され、再計算されて

$$FR = 2.29 W^{0.732} \quad \dots \textcircled{5}$$

に改められた。ここに、FRは濾過速度 (l/h · ind.)、Wは乾燥肉重量 (g) をそれぞれ示す。

- C. Kobayashi *et al.* (1997) は、Hibbert (1977) の求めた殻高—乾燥肉重量回帰式 (②式) を岡山県日生海域で調査した養殖マガキの殻高—乾燥肉重量回帰式

$$SL = 7.78 W^{0.291} \quad \dots \textcircled{6}$$

に変更して、水温を20℃とし、Doering and Oviatt (1986) の①式から

$$FRw = 2.51 W^{0.279} \quad \dots \textcircled{7}$$

を得た。ここに、FRwは水温20℃のときの濾過速度 (l/h · ind.)、SLは殻高 (cm)、Wは乾燥肉重量 (g) をそれぞれ示す。

次に、⑦式を小型のマガキにも適用できるように、改良を加える。Gerdes (1983) は小型のマガキの飼育実験で濾過速度 (⑤式) を求めたことから、2 g以下の乾燥肉重量のマガキではGerdes (1983) の⑤式と⑦式を合成した式を用い、2 gを超えるマガキでは⑦式を用いることにする。すなわち、

$$2.0g < W : FRw = 2.51 W^{0.279}$$

$$W \leq 2.0g : FRw = 0.117 W^3 - 1.05 W^2 + 3.09 W + 0.133 \quad \dots \textcircled{8}$$

である。ここに、FRwは水温20℃のときの濾過速度 (l/h · ind.)、Wは乾燥肉重量 (g) をそれぞれ示す。

さらに、水温による影響を考慮する。Walne (1972) は、水温条件を変えたマガキの飼育実験により、水温20℃のときの濾過速度が、5℃のときの2倍になることを明らかにし、

$$FR \text{ (at } 20^{\circ}\text{C)} = 2 FR \text{ (at } 5^{\circ}\text{C)} \quad \dots \textcircled{9}$$

という実験式を提示した。この水温と濾過速度との関係から、

$$FR = (FRw T^{0.5}) / 4.47 \quad \dots \textcircled{10}$$

を得る。ここに、FRは濾過速度 (l/h · ind.)、FRwは水温20℃のときの濾過速度 (l/h · ind.)、Wは乾燥肉重量 (g)、Tは水温 (℃) をそれぞれ示す。

なお、Kobayashi *et al.* (1997) に記載されている岡山県日生海域における養殖マガキの殻高—乾燥肉重量回帰式は、

$$SL = 77.9 W^{0.291} \quad \dots \textcircled{11}$$

であったが (SLの単位はmm)、ミスプリントであることがわかり、⑥式に改める。

- D. Raillard *et al.* (1993) は、餌料を含むすべての懸濁態粒子の濃度が乾燥肉重量で200mg/l以下の飼育環境下で、マガキの濾過速度を

$$FR = 2 W^{0.4} \quad \dots \textcircled{12}$$

と見積もった。ただし、水温の影響については考慮されていない。ここに、FRは濾過速度 (l/h · ind.)、Wは乾燥肉重量 (g) をそれぞれ示す。

- E. 楠木 (1978) は広島のマガキ養殖場で現場調査を行い、得られたデータから回帰式として濾過速度

$$FR = (0.066 T - 0.308) Ww \quad \dots \textcircled{13}$$

を得た。Wwは湿肉重量なので、乾燥肉重量に変換するために、Kobayashi *et al.* (1997) が岡山県日生海域の現場調査によって得た回帰式

$$W = 0.225 Ww - 0.193 \quad \dots \textcircled{14}$$

を代入して乾燥肉重量の関数として用いる。ここに、FRは濾過速度 (l/h · ind.)、Tは水温 (℃)、Wwは湿肉重量 (g)、Wは乾燥肉重量 (g) をそれぞれ示す。

2) 関数化された濾過速度の比較検討

関数化された A ~ E の濾過速度が適切かどうかを比較検討するために、水温20°Cにおけるマガキの乾燥肉重量と濾過速度との関係を図1に、また水温と乾燥肉重量 1 gのマガキの濾過速度との関係を図2にそれぞれ示した。これらの図をみると、マガキの重量が増加するとともに(マガキが成長するとともに)、また B と D を除き水温が上昇するとともに、マガキの濾過速度は上昇しているが、E の傾きが際立って大きいことが注目される。これは、楠木 (1978) が夏から冬に向かって水温が低下する期間に、月に一度の頻度で現場調査によって得たデータから、濾過速度を見積もったために生じたバイアスであると考えられる。つまり、水温が低下するとともにマガキが成長して重量が増加するために濾過速度が大きくなっていくという状況下で、水温と重量との関係が濾過速度関数に反映された結果であると判断できる。したがって、E の関数がマガキの濾過速度を適切に表わしているとはいえない。また、B は Gerdes (1983) が水温20°Cの環境下で乾燥肉重量 1 g以下のマガキを用いて測定した濾過速度であるために、水温の変化による影響が不明であるとともに(図2には線ではなく点でしか表現されていない)、乾燥肉重量 1 gを超えるマガキでは濾過速度が著しく大きくなってしまう(図1)。ちなみに、出荷サイズの目安となるマガキの殻高は80mmで(草加ほか, 1991)、このときの乾燥肉重量は 1 gを超えており、100mmを超えるマガキでは 2 g以上に達する(Kobayashi *et al.*, 1997)。したがって、B の関数も成熟したマガキの濾過速度を適切に表わしているとはいえない。

一方、A、C、Dの3つの曲線はそれぞれ大きな差がなく、どれも妥当な濾過速度を表わしていると考えられる。しかし、Dの関数は水温の影響が考慮されていない点に問題がある。Dの濾過速度が水温にかかわらず一定であるということは、相対的に低水温時に濾過速度が大きく、高水温時に小さくなるということを示しており(図2)、生物は一般的に低温

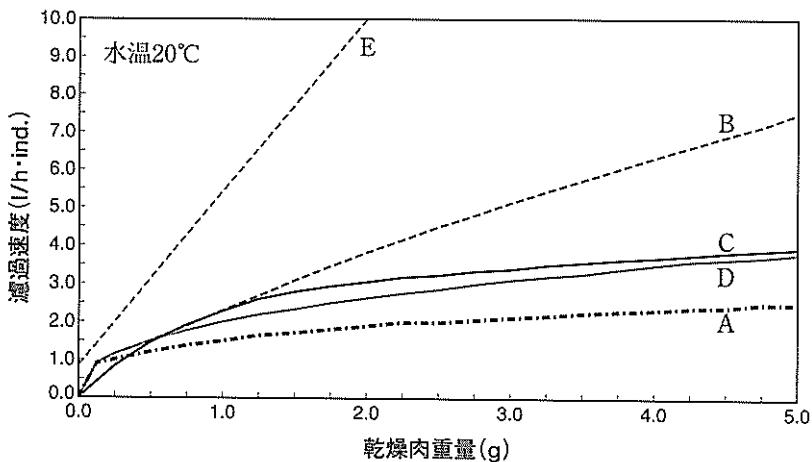


図1：水温20℃におけるマガキの乾燥肉重量と濾過速度との関係（A～Eは本文中の関数をそれぞれ表わす。）

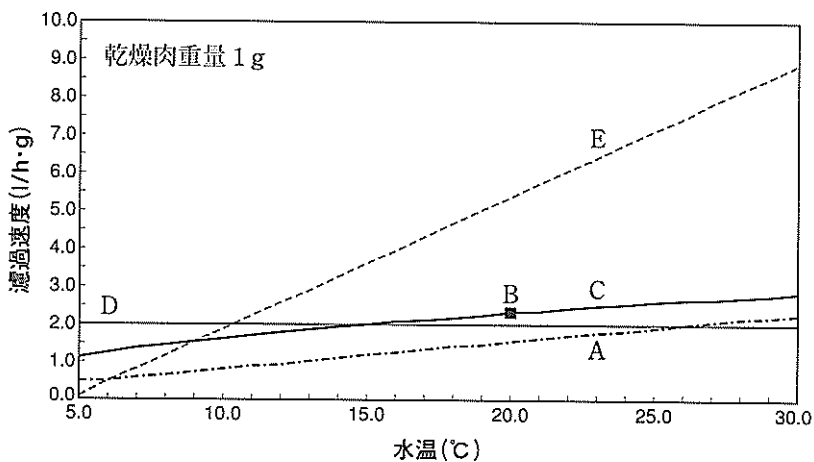


図2：水温と乾燥肉重量1gのマガキの濾過速度との関係（A～Eは本文中の関数をそれぞれ表わし、Bは■の点を示す。）

時よりも高温時の方がその活性が増大するという生理的特性に反する。このため、D はマガキの濾過速度として適切ではないと判断される。なお、A の関数は Powell *et al.* (1992) がアメリカガキ (*Crassostrea virginica*) の濾過速度として用いた式であり、ここでは比較検討するために図 1, 2 に記載した。そこで、C の濾過速度を A のそれと比較すると、C は A よりも総じて大きい値をとり、水温 20°C のときには約 1.5 倍の値となる (図 1)。これについては、同様の餌料濃度と水質環境の下では、マガキはアメリカガキよりも成長速度が早いという飼育実験結果が報告されていることから (Barber and Mann, 1994)、C が A よりも大きい値となることに矛盾はない。また、マガキはアメリカガキよりも低水温に適応している (Mann *et al.*, 1991)。図 2 では高水温よりも低水温の方が C と A の差が若干大きくなっており、この点でもマガキの生理的な特性が C の関数に反映されているといえる。さらに、Bernard (1974) も水温 5 ~ 25°C の範囲でマガキの濾過速度を乾燥肉重量と水温との関数として求めているが、その値は水温 20°C で A の 1/3 ~ 2/3 とかなり低いので、マガキの濾過速度として不適といわざるを得ない。したがって、以上の検討結果から C の関数が最も適したマガキの濾過速度であると判断できる。

次に、海水の塩分濃度が濾過速度に及ぼす影響について考える。Powell *et al.* (1992) は、アメリカガキに対して Loosanoff (1953) によって提示された、濾過速度は塩分が 7.5psu を下回ると低下し、3.5psu 以下になると停止するという関係式を用いた。しかし、Quayle (1988) と Mann *et al.* (1991) によって指摘されているようにマガキはアメリカガキよりも高い塩分に適応していることから、マガキに対しては、濾過速度が低下する塩分を 20psu に、また停止する塩分を 10psu に変更して、以下の関係式を用いることにする。

$$\begin{aligned}
20\text{psu} \leq S &: & \text{FRs} = \text{FR} \\
10\text{psu} < S < 20\text{psu} &: & \text{FRs} = \text{FR} (S - 10) / (20 - 10) \quad \dots \textcircled{15} \\
S \leq 10\text{psu} &: & \text{FRs} = 0.0
\end{aligned}$$

ここに、Sは海水の塩分濃度 (psu)、FRsは塩分濃度補正済み濾過速度 (l/h · ind.)、FRは塩分濃度補正前の濾過速度 (l/h · ind.) をそれぞれ示す。実際には、わが国では20psuを下回る塩分濃度の海域でマガキが養殖されることは極めてまれであることから、濾過速度が低塩分水に影響されて低下することはないと考えられる。

また、マガキの濾過速度は、懸濁態粒子の濃度によっても影響を受けることが楠木 (1977c) によって指摘されている。つまり、懸濁態粒子が高濃度に存在する海水中ではマガキの濾過速度は低下し、逆に低濃度では濾過速度が増す。しかし、マガキでこの関係を関数化した研究例がないので、アメリカガキを用いてLoosanoff and Tommers (1948) によって求められた

$$\tau = (4.17 \times 10^{-4}) 10^{0.0418x} \quad \dots \textcircled{16}$$

を利用する。ここに、 τ は有機物と無機物を合わせた懸濁態粒子濃度 (g/l)、 x は濾過速度の減少率 (%) をそれぞれ示す。この式を変形して濾過速度の減少率について解くと、

$$\text{FR}_\tau = \text{FRs} (1 - 0.01 (\log_{10} \tau + 3.38) / 0.0418) \quad \dots \textcircled{17}$$

を得る。ここに、 FR_τ は懸濁態粒子濃度補正済み濾過速度 (l/h · ind.)、FRsは塩分濃度補正済み濾過速度 (l/h · ind.)、 τ は有機物と無機物を合わせた懸濁態粒子濃度 (g/l) をそれぞれ示す。この式は有機物と無機物を合わせた懸濁態粒子濃度による濾過速度への影響を表わしているのので、楠木 (1977c) とGerdes (1983) が報告した、懸濁態粒子が高濃度で存在する環境下あるいは高濃度の餌料環境下においてマガキの濾過速度は低下する、という効果が含まれている。また、アメリカガキでは、ほぼ連続して摂餌していること (Higgins, 1980a)、餌料の質によって濾過速度は変化しないこと (Higgins, 1980b; Valenti and Epifanio, 1981)、さらには窒素含有量の

高い餌料を選択的に取り込んでいること (Newell and Jordan, 1983) がそれぞれ報告されているが、マガキではこれらの知見は乏しい。

(2) 呼吸速度

マガキは海水を鰓で濾過して摂餌するが、そのときに海水中の溶存酸素を鰓から取り込み呼吸する。この酸素を取り込む速度 (酸素消費速度) を呼吸速度と定義する。

1) 呼吸速度の関数化

呼吸速度は、マガキの大きさ (重量) および周囲の海水の水温と塩分によって変化することが知られている (Shumway, 1982)。しかし、濾過速度が懸濁態粒子の濃度によって影響を受けるにもかかわらず、通常的环境下では、呼吸速度は濾過速度の変化には影響を受けないと指摘されている (Clemmesen and Jorgensen, 1987)。そのため、呼吸速度は濾過速度には依存しない関数として、多くの研究者によって求められた。本研究で検討した呼吸速度の関数を以下に示す。

F. アメリカガキの呼吸速度は、Dame (1972) によって水温と乾燥肉重量の関数として、

$$R = (69.7 + 12.6 T) W^{-0.25} \quad \dots \textcircled{18}$$

と表わされた。ここに、Rは呼吸速度 ($\mu\text{l O}_2/\text{h}\cdot\text{g}$)、Tは水温 ($^{\circ}\text{C}$)、Wは乾燥肉重量 (g) をそれぞれ示す。この呼吸速度の関数は、Powell and Stanton (1985) の検討によりすべての二枚貝に適用できることが確かめられており、Powell *et al.* (1992) はこれをアメリカガキのモデルに適用した。

G. Heral *et al.* (1983) は、Bernard (1974) の飼育実験によるデータに基づき、マガキの単位乾燥肉重量 (g) 当たりの呼吸速度を水温の関数として、

$$R = 0.008 T - 0.027 \quad \dots \textcircled{19}$$

を求めた。ここに、Rは呼吸速度 ($\text{ml O}_2/\text{h}\cdot\text{g}$)、Tは水温 ($^{\circ}\text{C}$) をそれ

ぞれ示す。

H. Kim (1980) もマガキの飼育実験データに基づき、呼吸速度を水温と乾燥肉重量の関数として、

$$R = W^{(-0.0083 T - 0.3591)} 10^{(0.0386 T - 0.5351)} \quad \dots \textcircled{20}$$

を導いた。ここに、Rは呼吸速度 (mg O₂/h·g)、Tは水温 (°C)、Wは乾燥肉重量 (g) をそれぞれ示す。

I. Raillard *et al.* (1993) は、マガキの呼吸速度を水温と乾燥肉重量の関数として

$$R = (0.031 T - 0.022) W^{-0.3} \quad \dots \textcircled{21}$$

を用いた。ここに、Rは呼吸速度 (ml O₂/h·g)、Tは水温 (°C)、Wは乾燥肉重量 (g) をそれぞれ示す。

2) 関数化された呼吸速度の比較検討

関数化された F ~ I の呼吸速度が適切かどうかを比較検討するために、水温20°Cにおけるマガキの乾燥肉重量と呼吸速度との関係を図3に、また水温と乾燥肉重量 1 gのマガキの呼吸速度との関係を図4にそれぞれ示した。図3と4をみると、濾過速度と同様に、呼吸速度も水温が上昇するとともに、またマガキ個体が大きくなる（重量が増す）にしたがって増加する。なかでも H の呼吸速度は、水温の上昇と個体重量の増加に伴い極端に大きくなっていて、現実的ではないことがわかる。逆に、G の呼吸速度はかなり小さい。これは濾過速度の項で述べたように、Bernard (1974) がマガキの飼育実験で得た低い濾過速度に基づいて求められた呼吸速度なので、その値が過小評価されたものと考えられる。したがって、G の呼吸速度も現実的ではない。以上から、F の関数と I の関数がマガキの呼吸速度を表わす現実的な関数として利用できるかと判断される。両者のさらなる比較検討は、マガキ用に開発された数理モデルを用いて Kobayashi *et al.* (1997) によって行われ、F の関数の方が岡山県日生海域のマガキの成長を再現するには適していることが示された。

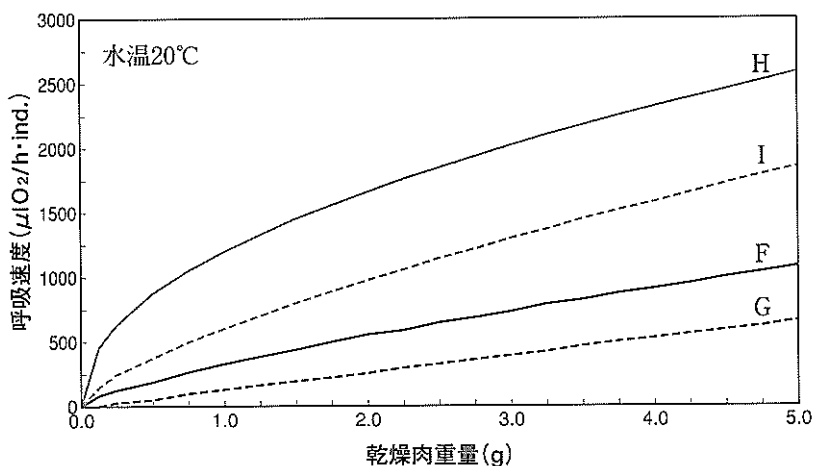


図3：水温20°Cにおけるマガキの乾燥肉重量と呼吸速度との関係（F～Iは本文中の関数をそれぞれ表わす。）

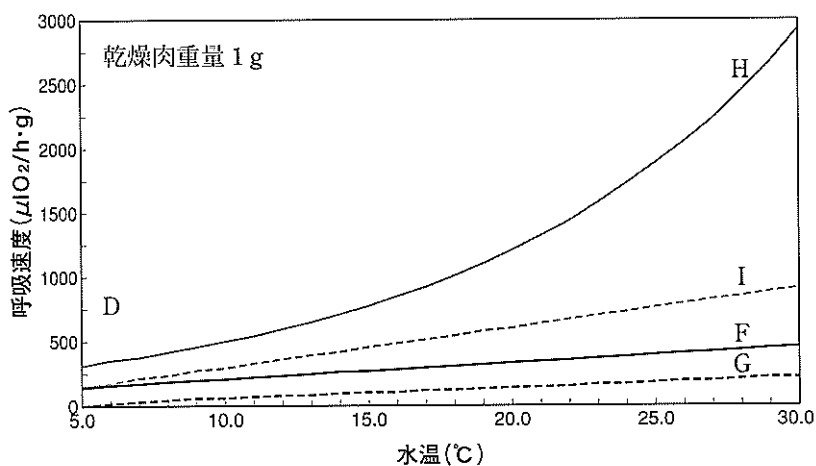


図4：水温と乾燥肉重量1gのマガキの呼吸速度との関係（F～Iは本文中の関数をそれぞれ表わす。）

また、呼吸速度も塩分濃度と水温によって影響を受けることが知られており、Shumway and Koehn (1982) は、3 通りの水温 (10°C, 20°C, 30°C) と 3 通りの塩分濃度 (7 psu, 14psu, 28psu) の合計 9 通りの環境条件下でアメリカガキを飼育して酸素消費量を測定した。この実験結果を用いて、Powell *et al.* (1992) は R_r を塩分濃度 10psu 環境下の呼吸速度と 20psu 環境下の呼吸速度との比として

$$R_r = R_{10\text{psu}} / R_{20\text{psu}} \quad \dots \textcircled{22}$$

と定義して、以下の経験式を得た。

$$20^\circ\text{C} \leq T : R_r = 0.0915 T + 1.324$$

$$T < 20^\circ\text{C} : R_r = 0.007 T + 2.099 \quad \dots \textcircled{23}$$

ここに、 T は水温 (°C) を示す。これらの式では、水温 T が 20°C のときに不連続となることが Izawa and Kobayashi (2006) によって指摘されている。しかし、Shumway and Koehn (1982) の実験値から Powell *et al.* (1992) が求めた経験式であることから、本論ではこれらの式をそのまま利用することにする。さらに、塩分が呼吸速度へ与える影響を以下のように表わす。

$$20\text{psu} \leq S : R_s = R$$

$$15\text{psu} < S < 20\text{psu} : R_s = R (1 + (((R_r - 1) / 5) (20 - S))) \quad \dots \textcircled{24}$$

$$S \leq 15\text{psu} : R_s = R R_r$$

ここに、 S は海水の塩分 (psu)、 R_s は塩分濃度補正済み呼吸速度 ($\mu\text{l O}_2/\text{h}\cdot\text{g}$)、 R は塩分濃度補正前の呼吸速度 ($\mu\text{l O}_2/\text{h}\cdot\text{g}$)、 R_r は塩分濃度 10psu 環境下の呼吸速度と 20psu 環境下の呼吸速度との比をそれぞれ示す。Powell *et al.* (1992) は、海水の塩分が 15psu を下回るとアメリカガキの呼吸速度が低下すると考えて、塩分が呼吸速度に与える影響を考慮した。しかし、マガキはアメリカガキよりも高塩分水に適応していることから (Mann *et al.*, 1991; Barber and Mann, 1994)、Powell *et al.* (1992) の採用した塩分値よりも 5 psu 高い値を用いた。実際には、わが国では 20psu を下回る塩分の海域でマガキが養殖されることは極めてまれであることから、

濾過速度と同様に呼吸速度が低塩分水に影響されて低下することはないと考えられる。

また、呼吸速度は、水温と塩分以外の環境条件やpHなどの水質、さらには、かきの産卵などによっても影響を受けることが指摘されているが (Shumway, 1982), それらの影響を定量的に表わした研究例がないことから、これ以上には数量的に考慮することができない。

(3) 生殖組織へのエネルギーの分配率

春になると、マガキは冬季に蓄えたエネルギーを使って体内に生殖組織を作り始める。そして生殖組織が十分に発達した夏季に放卵と放精が起こる。この過程は春季から夏季の水温の上昇時期に起こることから、桜の開花時期を予想する方法と同様に、マガキの放卵・放精時期を、基準値を上回る海水温度の日々の合計値(積算水温)が一定の値に達したときと予測できることが知られている。具体的には地域間で相違はあるが、宮城県松島湾では基準値を10℃として、放卵・放精の目安となる積算水温の値が600℃・日と見積もられている(菅原・小金沢, 1995)。ここでは、生殖組織を作る過程で、餌料から摂取したエネルギーを生殖組織へ分配する割合(分配率)を水温の関数として検討する。

Powell *et al.* (1992) は、アメリカガキ成体のエネルギーの生殖組織への分配率を、Soniati and Ray (1985) による現場観測データに基づく経験式として、

$$1月\sim 6月: Reff = 0.054T - 0.729$$

$$7月\sim 12月: Reff = 0.047T - 0.809 \quad \dots \textcircled{25}$$

と表わした。ここに、Reffは摂取エネルギーの生殖組織への分配率、Tは水温(℃)をそれぞれ示す。

一方、日本の岡山県日生海域におけるマガキでは、6月中旬(水温21.4~22.8℃)から7月中旬(25.8~26.7℃)にかけて急速に生殖組織が発達し

始め、9月(10月の水温は22.4~22.6℃)まで続くという調査結果に基づき(草加ほか, 1991), 23℃以上になると生殖組織へのエネルギーの分配が始まると仮定した。そこで, 単純化するために, 生殖組織へのエネルギーの分配率に最小値0.2~最大値0.8の一定値を与えた。なお, 最大値の0.8は Powell *et al.* (1992) がアメリカガキで用いた値である。

$$23^{\circ}\text{C} \leq T : \text{Reff} = \text{const.} (0.2 - 0.8)$$

$$T < 23^{\circ}\text{C} : \text{Reff} = 0.0 \quad \dots \textcircled{26}$$

ここに, Tは水温(℃), Reffは摂取エネルギーの生殖組織への分配率をそれぞれ示す。

この分配率は23℃以上で一定値を与えているため, 春季から夏季の水温の上昇に対応した分配率の増加と, 夏季から秋季の水温の下降に対応した分配率の減少を表現できていない。そこで, 草加ほか(1991)による日生海域における実際の調査データに基づき, マガキの生殖組織へのエネルギーの分配率を水温の関数として表わすことにする。すなわち, 23℃以上で(6月中旬以降に)生殖組織が急速に発達し, 27℃(7月中旬)になると放卵・放精が起こることから, 23℃と27℃を閾値として

$$27^{\circ}\text{C} \leq T : \quad \text{Reff} = 0.8$$

$$23^{\circ}\text{C} < T < 27^{\circ}\text{C} : \text{Reff} = 0.2T - 4.6 \quad \dots \textcircled{27}$$

$$T \leq 23^{\circ}\text{C} : \quad \text{Reff} = 0.0$$

と仮定した。ここに, Tは水温(℃), Reffは摂取エネルギーの生殖組織への分配率をそれぞれ示す。

この関数では, 水温が23℃を超えると生殖組織へ摂取エネルギーが分配される割合が徐々に高まり, 27℃で分配率が最大値0.8(アメリカガキと同様の値を用いた)になる。また, 夏季から秋季にかけて水温が低下する時期には, 水温の低下に応じて徐々に分配率が低下する。秋季以降にマガキの放卵・放精が起こらなくなることから, この関数はマガキの生理的特性に対応しているといえる。

ところで、Mann (1979) とMuranaka and Lannan (1984) は、マガキの生殖組織が発達する水温はそれぞれ12°C (塩分30psu以上) と16°C (塩分30psu) であると飼育実験から報告している。これらの値は23°Cよりもかなり低い。23°Cという値は草加ほか (1991) による日生海域における現場調査結果に基づいているので、ここでは23°Cを採用した。しかし、前章で述べたがマガキは19°C以上で産卵するという報告もあるように (菅原・小金沢, 1995)、生息 (養殖) 海域によって生殖組織の発達時期や産卵時期が異なると考えられることから、モデルを適用する海域の環境特性に応じた閾値を用いることが重要であるといえる。

4. おわりに

1950年代からわが国各地で盛んに行われるようになったマガキ養殖が、アジア、ヨーロッパ、アメリカ、オセアニアと世界中に広がり、今後は食糧生産としてばかりでなく、閉鎖性海域の有機物除去や貝殻によるCO₂固定の担い手として、ますます注目されることは間違いない。その際に必要となる養殖技術を発展させるためにも、マガキの生物的・生理的特性に関する知見を十分に蓄積しておくことは非常に意義深い。また、マガキの生物的・生理的特性をパラメータ化 (関数化) してモデルに組み込み、マガキの成長をシミュレーションする手法も、今後ますます必要になってくる。なぜなら、シミュレーションでは大掛かりな実験筏を準備する手間や費用が必要なく、1年間を待たずしてマガキの成長の度合いがわかるからである。しかし、シミュレーションは万能ではない。これまでも多くのモデルがそうであったように、シミュレーション結果が実際のマガキの成長を反映していなければ、机上の空論となってしまう。そうならないような、現実に即したモデルの構築をめざすために、単に実験室で得られたマガキの生物的・生理的特性をそのままモデルで使用することは避けるべきであり、現場調査データと比較しながら十分な検討を行った後にモデルに取り

入れるべきである。そこで本研究では、マガキ養殖漁場の管理と改善に資することを目的として、先ず、生活史などのマガキの生物的特性をレビューし、次に養殖マガキ個体群の成長過程をモデル化するために必要となるマガキの生理的パラメータ、とくにマガキの成長にとって重要な役割を担うと考えられる濾過速度、呼吸速度、および生殖組織へのエネルギーの分配率について検討を行った。

本研究により得られた成果は、養殖マガキの成長過程をモデル化する際に利用できるばかりでなく、飼育実験によって得られる様々なデータを評価する際に、また現場での養殖環境の改善や評価にも用いることができる。さらに、モデルの運用により養殖マガキ個体群の成長をシミュレーションすることによって、マガキ養殖を今後一層発展させるための養殖漁場の管理と改善に資することができるはずである。また、モデルによるマガキ個体群の成長シミュレーションは、現実の環境データを利用してモデル内でマガキ成長を再現することだけに留まらない。他の利用方法としては、たとえば、地球温暖化による水温の上昇、また豪雨や洪水などによる内湾域の低塩分化などを想定した環境データを作成し、それらを用いた養殖マガキの成長シミュレーションによるマガキ養殖業の将来予測や災害対策などへの貢献が期待される。

引用文献

- 阿保勝之・横山 寿 (2003) : 三次元モデルによる「堆積物の酸素消費速度に基づく養殖環境基準」の検証と養殖許容量推定の試み, 水産海洋研究, 67, 99-110.
- Barber, B.J. and R. Mann (1994) : Growth and mortality of eastern oyster, *Crassostrea virginica* (Gmelin, 1791), and Pacific oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793), under challenge from the parasite, *Perkinsus marinus*. Jour. Shellfish Res., 13, 109-114.
- Bernard, F.R. (1974) : Annual biodeposition and gross energy budget of mature Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. Jour. Fish. Res. Board Can., 31, 185-190.

- Clemmesen, B. and C.B. Jorgensen(1987) : Energetic costs and efficiencies of ciliary filter feeding. *Mar. Biol. (Berl.)*, 94, 445-449.
- Dame, R.F.(1972) : The ecological energies of growth, respiration and assimilation in the intertidal American oyster *Crassostrea virginica*. *Mar. Biol. (Berl.)*, 17, 243-250.
- Dinamani, P.(1987) : Gametogenic patterns in populations of Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, in Northland, New Zealand. *Aquaculture*, 64, 65-76.
- Doering, P.H. and C.A. Oviatt(1986) : Application of filtration rate models to field populations of bivalves; An assessment using experimental mesocosms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 31, 265-275.
- Gerdes, D.(1983) : The Pacific oyster *Crassostrea gigas* Part I. Feeding behavior of larvae and adults. *Aquaculture*, 31, 195-219.
- Hayakawa, Y., M. Kobayashi and M. Izawa(2001) : Sedimentation flux from mariculture of oyster (*Crassostrea gigas*) in Ofunato estuary, Japan. *ICES Jour. Mar. Sci.*, 58, 435-444.
- Hayakawa, Y., M. Kobayashi and K. Hayashizaki (2002) : Environmental monitoring and data utilization for estimation of sedimentation flux from oyster mariculture in Ofunato estuary, Japan. *Fish. Sci.* 68, supp. I , 550-553.
- Heral, M., J.M. Deslous-Paoli and J.M. Sornin (1983) : Energetic transfers between the oyster *Crassostrea gigas* and the food potentially available in an ostreiculture basin. A preliminary approach. *Oceanis*, 9, 169-194.
- Hibbert, C.J. (1977) : Growth and survivorship in a tidal-flat population of the bivalve *Mercenaria mercenaria* from Southampton Water. *Mar. Biol. (Berl.)*, 44, 71-76.
- Higgins, P.J. (1980a) : Effects of food availability on the valve movements and feeding behavior of juvenile *Crassostrea virginica* (Gmelin). I. Valve movements and periodic activity. *Jour. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 45, 229-244.
- Higgins, P.J. (1980b) : Effects of food availability on the valve movements and feeding behavior of juvenile *Crassostrea virginica* (Gmelin). II. Feeding rates and behavior. *Jour. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 46, 17-27.
- Hughes-Games, W.L. (1977) : Growing the Japanese oyster (*Crassostrea gigas*) in subtropical seawater fish ponds. I. Growth rate, survival and quality index. *Aquaculture*, 11, 217-229.
- 岩崎真希 (2006) : 長崎県形上湾における養殖マガキの食性と成長解析, 2005年度課題研究, 京都大学農学部資源生物科学科, 13頁.
- Izawa, M. and M. Kobayashi (2006) : Estimation of the sediment flux from the cultured Japanese oyster in Ofunato Estuary and its annual variation -

- Calculation by incorporating the monthly mean environmental data for ten years - La mer, 43, 117-128.
- 菅野 尚 (1982) : 自家汚染の実態 2.貝類養殖場, 日本水産学会編『浅海養殖と自家汚染』, 恒星社厚生閣, 19-30.
 - Kasai, A., H. Horie and W. Sakamoto (2004) : Selection of food sources by *Ruditapes philippinarum* and *Macra veneriformis* (Bivalva : Mollusca) determined from stable isotope analysis. Fish. Sci., 70, 11-20.
 - Kasai, A. and A. Nakata (2005) : Utilization of terrestrial organic matter by the bivalve *Corbicula japonica* estimated from stable isotope analysis. Fish. Sci., 71, 151-158.
 - Kim, Y. (1980) : Efficiency of energy transfer by a population of the farmed Pacific oyster, *Crassostrea gigas* in Geoje-Hansan Bay. Bull. Korean Fish. Soc., 13, 179-193.
 - King, M.G. (1977) : Cultivation of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in a non-tidal hypersaline pond. Aquaculture, 11, 123-136.
 - Kobayashi, M., E.E. Hofmann, E.N. Powell, J.M. Klinck and K. Kusaka (1997) : A population dynamics model for the Japanese oyster, *Crassostrea gigas*. Aquaculture, 149, 285-321.
 - 草加耕司・藤沢邦康・林 浩志 (1991) : 日生町地先におけるカキ養殖—移動系列による成長とへい死の差異について—, 岡山県水産試験場研究報告, 6, 76-83.
 - 楠木 豊 (1977a) : カキ養殖漁場における漁場老化に関する基礎的研究—I マガキの排せつ物量, 日本水産学会誌, 43, 163-166.
 - 楠木 豊 (1977b) : カキ養殖漁場における漁場老化に関する基礎的研究—II マガキ排せつ物の有機物含量, 日本水産学会誌, 43, 167-171.
 - 楠木 豊 (1977c) : マガキの濾過水量の測定法について, 日本水産学会誌, 43, 1069-1076.
 - 楠木 豊 (1977d) : マガキえらによる懸濁微小粒子の捕捉, 日本水産学会誌, 43, 1391-1396.
 - 楠木 豊 (1978) : マガキ排せつ物量と懸濁物捕捉量との関係, 日本水産学会誌, 44, 1183-1185.
 - Loosanoff, V.L. and F.D. Tommers (1948) : Effect of suspended silt and other substances on rate of feeding of oysters. Science, 107, 69-70.
 - Loosanoff, V.L. (1953) : Behavior of oysters in water of low salinities. Proc. Natl. Shellfish Assoc., 43, 135-151.
 - Mann, R. (1979) : Some biochemical and physiological aspects of growth and gametogenesis in *Crassostrea gigas* and *Ostrea edulis* grown at sustained

- elevated temperatures. Jour. Mar. Biol. Assoc. UK, 59, 95-110.
- Mann, R., E.M. Burreson and P.K. Baker (1991) : The decline of the virginia oyster fishery in Chesapeake Bay : considerations for introduction of a non-endemic species, *Crassostrea gigas* (THUNBERG, 1793). Jour. Shellfish Res., 10, 379-388.
 - 森 勝義 (2005) : マガキ, 森 勝義編『水産増養殖システム 3 貝類・甲殻類・ウニ類・藻類』, 恒星社厚生閣, 171-267.
 - Muranaka, M.S. and J.E. Lannan (1984) : Broodstock management of *Crassostrea gigas* : environmental influences on broodstock conditioning. Aquaculture, 39, 217-228.
 - Newell, R.I.E. and S.J. Jordan (1983) : Preferential ingestion of organic material by the American oyster *Crassostrea virginica*. Mar. Ecol. Prog. Ser., 13, 47-53.
 - 農林水産省 (2010) : 『平成20年漁業・養殖業生産統計年報』, 農林水産省大臣官房統計部編, (財)農林統計協会, 217頁.
 - Powell, E.N. and R.J. Stanton Jr. (1985) : Estimating biomass and energy flow of molluscs in palaeo-communities. Palaeontology, 28, 1-34.
 - Powell, E.N., E.E. Hofmann, J.M. Klinck and S.M. Ray (1992) : Modeling oyster populations I. A commentary on filtration rate. Is faster always better? Jour. Shellfish Res., 11, 387-398.
 - Quayle, D.B. (1988) : Pacific oyster culture in British Columbia. Can. Bull. Fish. Aquat. Sci., 218, 1-231.
 - Raillard, O., J.M. Deslous-Paoli, M. Heral and D. Razet (1993) : Modelling growth and feeding of the Japanese oyster *Crassostrea gigas* in Marennes-Oleron Bay (France). Oceanolog. Acta, 16, 73-82.
 - Sakamoto K., K. Touhata, M Yamashita, A. Kasai and H. Toyohara (2007) : Cellulose digestion by common Japanese freshwater clam *Corbicula japonica*. Fish. Sci., 73, 675-683.
 - 白井玄爾 (2005) : カキ養殖を利用した環境の浄化 (1), 月刊「水」, 47, 33-40.
 - Shumway, S.E. (1982) : Oxygen consumption in oysters : An overview. Mar. Biol. Lett., 3, 1-23.
 - Shumway, S.E. and R.K. Koehn (1982) : Oxygen consumption in the American oyster *Crassostrea virginica*. Mar. Ecol. Prog. Ser., 9, 59-68.
 - Soniat, T.M. and S.M. Ray (1985) : Relationships between possible available food and the composition, condition and reproductive state of oysters from Galveston Bay, Texas. Contrib. Mar. Sci., 28, 109-121.
 - 菅原義雄・小金沢昭光 (1995) : 第 1 章 養殖技術の進歩 1-1 マガキ, 野村 正

監修『カキ・ホタテガイ・アワビ生産技術と関連研究領域―』, 恒星社厚生閣, 1-17.

- 武岡英隆・橋本俊也・柳 哲雄 (1988) : ハマチ養殖場の物質循環モデル, 水産海洋研究, 52, 213-220.
- Valenti, C.C. and C.E. Epifanio (1981) : The use of a biodeposition collector for estimation of assimilation efficiency in oysters. *Aquaculture*, 25, 89-94.
- Walne, P.R. and B.E. Spencer (1971) : The introduction of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) into the United Kingdom. In M.A.F.F. Shellfish Inf. Leaflet, 21, 14 pp.
- Walne, P.R. (1972) : The influence of current speed, body size and water temperature on the filtration rate of five species of bivalves. *Jour. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 52, 345-374.
- 山本民次・前田 一・松田 治・橋本俊也 (2009) : 広島湾マガキ *Crassostrea gigas* の成長および排糞に対する養殖密度の影響, 日本水産学会誌, 75, 230-236.