砂質干潟におけるホトトギスガイの泥状のマット形成と基質攪拌による
マット破壊が底生生物群集の季節変動に及ぼす影響

Influence of the Development and Destruction of Muddy Byssal Mats Made by a Mytilid Mussel, *Musculista senhousia*, on Seasonal Fluctuations of the Macrobenthic Community on Sandy Tidal Flats

堤 裕昭^{1),*}・野村龍之介¹⁾・田上貴文¹⁾・小森田智大¹⁾・岩崎敏治²⁾・藤森隆美³⁾

¹⁾ 熊本県立大学環境共生学部環境資源学科, 〒862-8502 熊本市月出 3-1-100

²⁾ 株式会社隆勢, 〒861-6102 熊本県上天草市松島町合津 7915-12

³⁾ 川口漁業協同組合, 〒861-4123 熊本県熊本市川口町 3013-4

Hiroaki TSUTSUMI^{1),*}, Ryunosuke NOMURA¹⁾, Takafumi TANOUE¹⁾, Tomohiro KOMORITA¹⁾,
Toshiharu IWASAKI¹⁾ and Takami FUJIMORI¹⁾

¹⁾ Faculty of Environmental and Symbiotic Sciences, Prefectural University of Kumamoto, 3-1-100 Tsukide, Kumamoto 862-8502, Japan

²⁾ Ryusei Co. Ltd., 7915-12 Aitsu, Matsushima, Kamiamakusa 861-6102, Japan

³⁾ Kawaguchi Fishermen's Association, 3013-4 Kawaguchi, Kumamoto 861-4123, Japan

Abstract: On the Midori River Tidal Flats, which face Ariake Bay in Kumamoto, Kyushu, Japan, the originally sandy sediment has recently become widely covered with muddy byssal mats created by mytilid mussels, *Musculista senhousia*. Since the formally dominant bivalves in the macrobenthic community, such as *Tapes* (*Ruditapes*) *philippinarum*, *Macra veneriformis*, and others, favor sandy sediment as their habitat, they have been excluded by the development of the muddy byssal mats. In this study, sediment covered such mats on the tidal flats was dug up to a depth of about 1 m with a power shovel fixed to a barge, with the aim of eliminating the muddy byssal mats, and restoring sandy surface sediment there. This operation was successful, and soon afterwards the two bivalves, *T. (R.) philippinarum*, and *M. veneriformis*, again became dominant in the macrobenthic community. The effect of digging up the sediment lasted through the year-long course of this study even though *M. senhousia* twice had a chance for dense recruitment of juveniles through reproduction.

Key Words: physical extirpation, *Macra veneriformis*, Midori River Tidal Flats, muddy byssal mats, *Musculista senhousia*, sandy tidal flats, *Tapes* (*Ruditapes*) *philippinarum*

はじめに

九州西岸に位置する有明海は潮位の干満差が大潮時には約 5~6 m に達し、干潮時には広大な干潟が現れ、その面積は約 2 万 ha におよび、日本の沿岸に現存する干潟総面積の約 4 割を占める (環境庁 1994)。一般に、干潟では水中で植物プランクトンが増殖するだけでなく、基質表面でも底生微細藻類が繁茂し、きわめて高い一次生産が生じる (MacIntyre *et al.* 1996; Underwood & Kromkamp 1999; 門谷 2000; Montani *et al.* 2003)。福岡県南部~熊本県北部の有明海東岸には砂質干潟が広く分布し、干潟の高い一次生

産に支えられて、アサリ (*Tapes* (*Ruditapes*) *philippinarum*)、ハマグリ (*Meretrix lusoria*)、シオフキガイ (*Macra veneriformis*)、マテガイ (*Solen macroceros*) などの二枚貝類が高密度に棲息して (池末 1980, 菅野 1981)、漁業資源として利用されてきた (菊池 2000)。そのなかでも、熊本県荒尾市~熊本市の海岸の砂質干潟ではアサリの漁獲量が群を抜いて大きく、1970 年代には有明海における貝類の年間総漁獲量が 10 万トンを超えていたが (菊池 2000)、この地域の砂質干潟だけで年間約 4 万~6 万 5 千トン を占めていた (環境省 2006)。ところが、1980 年代になるとそのアサリの漁獲量が急激に減少し、1997 年にはわずか 1,009 トンまで落ち込んでしまい (Tsutsumi 2006)、2000 年代になっても年間 5,000 トンに満たない漁獲量にとどまっている (環境省 2006)。この期間中にアサリの棲息域となる砂質干潟の面積にはほとんど変化がないことから、アサリの棲息環境に何らかの変化が生じて稠密な個体群が崩壊して

Received a March 2012 Accepted 3 December 2012

* Corresponding author

E-mail: capitella-hiro@dance.ocn.ne.jp

しまったことを示している。

このようなアサリの漁獲量の急激な減少は日本各地で発生しているが、その原因としては、高水温および低水温、低塩分、過剰の浮遊土、溶存酸素の低下、飼料不足、過剰の泥分、底土の過剰な流動、貝類へい死等による腐敗水、有害プランクトン、寄生虫、ホトトギスガイ (*Musculista senhousia*) やカキ等の動物群落やアオサ類やオゴノリ類等の海藻群落による海底面被覆、ヒトデや巻貝類等などによる食害、外国産アサリ種苗との交雑による劣性の遺伝形質出現、重金属などの毒物、漁具による傷害、ビブリオによる疾病など、様々な要因が挙げられている (柿野 2000; 松川ら 2008)。

有明海に面する熊本県の砂質干潟では総面積に大きな変動はなく、埋め立てなどによる環境の物理的攪乱は少ない。アサリの漁獲量が激減した原因としては、梅雨期や台風の来襲期的大雨によって山間部から大量の土砂が運ばれて堆積すること (梶山ら 1983; 藤森ら 1983)、ナルトビエイ (*Aetobatus flagellum*)、ツメタガイ (*Glossaulax didyma*)、カモ類等による食害などが原因として指摘されてきたが (中原・那須 2002)、1970 年代以降のアサリ漁獲量の減少が 6 万トンを超えることを考慮すると、その原因についてはまだ未解明な部分が多く残されている。このようなアサリの漁獲量激減の原因を解明する研究が進められる一方で、熊本市の緑川河口干潟や荒尾市の荒尾干潟では、アサリの漁獲量の回復を目指して、有明海の沖合の海底で採取された海砂を用いて干潟の基質表面を覆い、基質の物理化学的環境を改変する実験が行われてきた。その結果、海砂で覆砂した場所に限っては、アサリをはじめ、シオフキガイ、ホトトギスガイ、マテガイなどの二枚貝類が高密度に棲息するようになった (堤ら 2000, 2002; Yamaguchi *et al.* 2004)。この事実、この地域の干潟におけるアサリの漁獲量を激減させた主要な原因の 1 つが基質の物理化学的特性の変化に由来することを示唆するとともに、沖合の海底で採取された海砂を用いた覆砂が二枚貝類を主体とする底生生物群集を劇的に回復させる手段の 1 つとなりうることを実証した。

ところが、近年、環境保護のために海砂や川砂の採取を禁止する施策が全国に広まり、九州の一級河川で川砂の採取が 2000 年に原則禁止され (堤 2005)、熊本県内の海砂の採取も制限されつつある。今後、干潟における底生生物の回復を早めるためには覆砂を続ける余地が残っているが、覆砂用の砂を入手することが難しくなってきた。一方、近年、覆砂によって二枚貝類の棲息量が回復した干潟では、広範囲にわたってホトトギスガイが高密度に棲息するようになった。この種は細い繊維質の足糸を分泌して他の個体と結びつき、泥の粒子をその足糸に絡みつかせることにより、泥状のマットを形成して (伊藤・梶原 1981a, 1981b; Crooks 1998)、砂質干潟の基質表層を泥化させる。そのため、砂質の基質を好むアサリ、シオフキガイ、マテガイなどの二枚貝類の棲息が再び難しくなっている。

そこで、筆者らは、熊本市の緑川河口干潟において、基質表層が中砂を主体とした砂質干潟として元来の粒度組成に戻り、アサリやシオフキガイなどの二枚貝類が優占する底生生物群集を回復させることをめざして、2010 年 7 月にホトトギスガイが高密度に棲息して厚い泥状のマットを形成する場所の基質を重機で攪拌し、その泥状のマットを破壊し、基質表層をそのマットの下にある砂質の層と置換する実験を行った。本論文では、緑川河口干潟の下部における 2008 年～2009 年の底生生物群集の季節変動に関する定量調査の結果を報告し、ホトトギスガイの生息密度の急速な増加と泥状のマット形成に伴う基質の粒度組成の変化を示す。ならびに、この調査域に隣接した場所で 2010 年 7 月に実施した、ホトトギスガイが泥状のマットを形成した基質を重機で攪拌する実験の結果を報告し、この方法がアサリやシオフキガイなどの砂質の基質に棲息する二枚貝類の回復をめざした対策として有効であるかを検証するとともに、ホトトギスガイによる泥状のマット形成と基質の物理的な攪乱がこれらの二枚貝類の棲息におよぼす影響について考察する。

方法および材料

調査地

本研究においては、熊本県熊本市の緑川河口干潟下部のアサリ漁場として利用されてきた場所の一面に、底生生物群集の季節変動ならびに基質の粒度組成の季節変化を調査する地点として、Stn L (32°43'39"N, 130°34'24"E, Fig. 1) を設定した。また、この調査地点南西側に隣接して、約 100 m 四方の基質攪拌のための実験区を設定し (32°43'6.3"N, 130°33'58.2"E, Fig. 1)、この実験区を 4 分割して、それぞれの区画に 1 地点ずつ計 4 調査地点を設けた (Stn Ex. 1～Stn Ex. 4)。この実験区では、実験開始前の 2010 年 7 月には、Stn Ex. 1～Stn Ex. 3 を含む面積約 3/4 の場所の基質表面がホトトギスガイの作った泥状のマットに覆われていた (Fig. 1 に示す Experimental site において灰色で示された区域)。実験区に近接して、ホトトギスガイの泥状のマットで表層が厚く覆われていて、基質の攪拌を行わなかった場所を対照地点として Stn C を設けた。

底生生物群集の季節変動ならびに基質の粒度組成の季節変化に関する調査

2008 年 3 月～2009 年 9 月に、Stn L において、毎月 1 回大潮干潮時に、底生生物の定量調査および基質の粒度組成に関する調査を行った。底生生物の定量調査で、方形コアサンプラー (10×10×5 cm) を用いて 10 回基質を採取し、それぞれ目合い 1 mm の篩でふるい、ふるい上の残差物をサンプルとした。また、基質の粒度組成を分析するために、方形コアサンプラー (5×5×5 cm) を用いて 1 回基質を採取した。

Fig. 1. Study area, Midori River Tidal Flats in Kumamoto, Kyushu, Japan. The gray-shaded areas in the experimental site were covered by byssal mats of *Musculista senhousia*, with much ambient muddy sediment, at the start of this study in July, 2010.

Fig. 2. Operations to dig up the sediment on the tidal flats using a power shovel fixed to a barge.

基質の攪拌実験と調査

2010年7月11日、実験区の全域（約100 m四方）において、株式会社隆勢所有の重機（KOMATSU, PC800）を用いて、深さ1 m程度まで基質を掘り起こして、攪拌した（Fig. 2）。基質の攪拌を行う直前の2010年7月11日および攪拌後の9月8日に、実験区の4調査地点（Stn Ex. 1～Stn Ex. 4）において、干潮時に柱状コアサンプラー（内径4 cm、長さ45 cm）を用いて表層より深さ20 cm（Stn Ex. 1のみ深さ30 cm）までの基質コアサンプルを採取し、深さ1 cm層ごとに切り分けた。また、2010年7月～2011

年9月に、2011年2月を除き毎月1回、大潮干潮時に実験区の4調査地点ならびにStn Cにおいて、基質の粒度組成の調査および底生生物の定量調査を行った。なお、Stn Cにおいては、2010年9月および10月には干出時間が短く調査ができなかった。各調査地点において、基質の粒度組成の調査では、方形コアサンプラー（5×5×5 cm）を用いて基質サンプルを1回採取した。底生生物の定量調査では、方形コアサンプラー（10×10×5 cm）を用いて基質を5回採取し、目合い1 mm目の篩を用いてふるい、ふるい上の残渣物をサンプルとした。

分析方法

方形コアサンプラーを用いて採取した基質サンプルは、ウェットシーピング法によって粒度組成の分析を行った。柱状コアサンプラーを用いて採取した基質サンプルは、鹿児島大学総合博物館において、レーザー回折式粒度分布測定装置（SHIMADZU, SALD-3100）を用いて各層別に詳細な粒度分析を行い、基質の含泥率および中央粒径値を求めた。底生生物の定量調査用サンプルは、ローズベンガルを溶かしたホルマリン10%溶液を用いて固定と染色を行い、プラスチック・バッグに保管した。後日、ホルマリン固定したサンプルを目合い1 mmの篩を用いて再度ふるいながら水洗した。実体顕微鏡下でふるいの残渣物中の底生生物をすべて選りだし、種を同定し、各種別に個体数の計数ならびに湿重量の計測を行った。

結 果

底生生物群集におけるホトトギスガイの卓越と基質の粒度組成の変化

Fig. 3には、Stn Lにおける底生生物群集の密度および湿重量の2008年3月～2009年10月の変化を示す。2008年3月には、アサリが密度および湿重量ともに底生生物群集の最優占種を占め、それぞれ2,070 ind. m⁻²および6,122 gWW m⁻²に達していた。ホトトギスガイは2008年8月に大量の稚貝の新規加入が確認された（16,570 ind. m⁻²）。同種は、11月～12月にも稚貝の新規加入が見られ、それに対応した密度の増加が2009年1月にわずかに認められた（10,980 ind. m⁻²）。ホトトギスガイの密度は、その後2009年3月～2010年10月には4,940～8,360 ind. m⁻²を保った。これらの個体の成長に伴い、湿重量は徐々に増加し、2009年3月には1,770 gWW m⁻²、同年9月には4,972 gWW m⁻²に達した。これに対して、アサリは2008年8月まで密度で1,630 ind. m⁻²、湿重量で1,716 gWW m⁻²を保っていたが、ホトトギスガイの密度の増加に伴って減少し、2009年10月には密度がわずか90 ind. m⁻²、湿重量も56.0 gWW m⁻²まで低下した。密度は2009年5月～6月に一旦1,560～1,660 ind. m⁻²に回復したが、これは湿重量の増加を伴っていないので、稚貝の新規加入によるものと考えら

Fig. 3. Seasonal changes of (a) densities and (b) biomass in wet weight of the macrobenthic communities at Stn L on Midori River Tidal Flats between March, 2008, and October, 2009.

Fig. 4. Seasonal changes of the particle size composition of the sediment at Stn L on Midori River Tidal Flats between March, 2008, and October, 2009.

Fig. 5. (a) Sediment top and (b) beneath the byssal mats created by *Musculista senhousia*, showing highly reduced conditions in the mats. These photos were taken at Stn L on Midori River Tidal Flats on September 18, 2009.

れる。これらの個体も9月までにはほとんど棲息しない状態となり、2009年9月～10月にはホトギスガイが独占的に棲息する状態となった。

Fig. 4には、Stn Lにおける2008年3月～2009年10月の基質の粒度組成の変化を示す。2008年3月～9月の基質の泥分（粒径63 μm未満）はわずか $2.5 \pm 1.2\%$ （平均値±標準偏差）で、中砂（粒径250～500 μm, $47.9 \pm 2.5\%$ ）および細砂（粒径125～250 μm, $21.8 \pm 6.3\%$ ）を主体とした砂質の基質が存在していた。ところが、ホトギスガイが2008年8月に高密度個体群（ $16,570 \text{ ind. m}^{-2}$ ）を形成し、それらの個体の成長によって個体群の湿重量が10月に $1,973 \text{ gWW m}^{-2}$ に達すると、基質の粒度組成が一変して、泥分（粒径63 μm未満）が41.9%に増加した。この泥分は冬季から翌年の春季にかけて徐々に減少したが、2009年4月の4.1%を最小値として、その後は再び増加して10月には26.5%に達した。また、2008年10月以降は、極細砂（粒径63～125 μm）および細砂の比率も増加し、泥、極細砂、細砂の3つの成分の比率の合計値は2009年10月まで42.0%～77.5%を占めた。Fig. 5には2009年9月のStn Lの基質表層の写真を示す。基質表層はホトギスガイが分泌した足糸に泥や極細砂が付着して形成された泥状のマットで覆われ、内部は嫌気化していた。

重機を用いた基質の攪拌による粒度組成の変化

Fig. 6には重機を用いて基質を攪拌した実験区における攪拌直前（2010年7月11日）および攪拌後（2010年9月8日）の基質表面の写真、Fig. 7には実験区の4地点（Stn Ex. 1～Stn Ex. 4）における基質各層の泥分および中央粒径値の平均値の鉛直プロファイルを示す。基質の攪拌直前には、基質はホトギスガイが形成した泥状のマットに覆われていた（Fig. 6(a)）。基質の泥分は、深さ5 cmまでの層で $6.7 \pm 3.0\%$ （平均値±標準偏差）、深さ5～10 cm層で $13.5 \pm 5.5\%$ 、深さ10～15 cm層で $19.0 \pm 6.8\%$ 、深さ15～20 cm層では $23.4 \pm 10.9\%$ と徐々に増加した。泥分の最

Fig. 6. Sediment surface at the experimental site on Midori River Tidal Flats (a) before and (b) after digging. These photos were taken on July 11 and September 8, 2010, respectively.

Fig. 7. Vertical profiles of (a) mud content and (b) median particle size of the sediment before and after digging operations on Midori River Tidal Flats.

高値は深さ 16~17 cm 層で 33.2% を記録した。それより深層では泥分は急激に減少し、深さ 19~20 cm 層では泥分は 7.4% まで低下した。Stn Ex. 1 においては、さらに深さ 30 cm までの層の基質を採取することができたが、深さ 22~24 cm 層の泥分は 11.9% に対して、深さ 24~30 cm 層では 0.0~3.4% に低下し、砂質の層となった。以上のように、ホトトギスガイによって形成された泥状のマットは、深さ 20 cm 前後に達していた。

重機を用いた基質の攪拌後は、このホトトギスガイが形成した泥状のマットは基質表層から消失し、砂質の基質に変化していた (Fig. 6(b))。深さ 12 cm までの層ではほとんど泥が含まれない状態となり (泥分: $0.9 \pm 0.7\%$, 平均値 $\pm$ 標準偏差), 基質の攪拌直前の泥分と統計学的にも有意な差が認められた (t -test, $t=6.207$, $p<0.01$)。深さ 12 cm より深い層では基質の攪拌直前と同様に泥分の増加傾向が見られたが、深さ 12~18 cm の層の泥分は $8.7 \pm 4.6\%$ で、基質の攪拌直前 ($25.3 \pm 12.0\%$) と比較すれば、この層でも大幅に泥分が減少した (t -test, $t=3.257$, $p<0.05$)。

基質の中央粒径値にも大きな変化が認められた。基質の攪拌直前の深さ 5 cm までの層の 4 地点 (Stn Ex. 1~Stn Ex. 4) の中央粒径値は $313.2 \pm 18.5 \mu\text{m}$ (平均値 $\pm$ 標準偏差), 深さ 5~10 cm 層では $301.2 \pm 33.4 \mu\text{m}$, 10~15 cm 層

Fig. 8. Seasonal changes of the particle size composition of the sediment at the experimental site (the mean values of the four experimental stations, Stn Ex. 1 to Stn Ex. 4) on Midori River Tidal Flats between July, 2010, and September, 2011.

では $280.5 \pm 55.3 \mu\text{m}$, 深さ 15~20 cm 層では $280.6 \pm 70.9 \mu\text{m}$ であった。基質の攪拌後は、深さ 12~13 cm 層を除いて、深さ 18 cm までのすべての層で中央粒径値が増加した (中央粒径値の平均値: $355.1 \pm 26.3 \mu\text{m}$, 増加分: $65.5 \pm 38.3 \mu\text{m}$)。

重機を用いた基質の攪拌後の粒度組成の変化

Fig. 8 には、2010 年 7 月~2011 年 9 月における実験区の 4 地点 (Stn Ex. 1~Stn Ex. 4) の表層 (深さ 5 cm までの層) の粒度組成の平均値を示す。基質の攪拌直前の 2010 年 7 月における基質表層の粒度組成の特徴としては、泥分が 6.6% に達していたこと、中砂がもっとも高い比率 (57.1%) を占め、次いで細砂が 20.2% を占めていたことである。重機を用いた基質の攪拌後の 2010 年 8 月の基質では、中砂および細砂主体の粒度組成に大きな変化は見られなかったが (中砂: 49.3%, 細砂: 23.1%), 泥分はわずか 1.0% に低下し、7 月にはほとんど含まれなかった礫 (粒径 2 mm 以上) および極粗砂 (粒径 1~2 mm) がそれぞれ 6.3% および 5.7% に増加した。

2010 年 9 月以降も、基質の粒度組成は中砂および細砂

がそれぞれ $56.4 \pm 5.7\%$ および $23.9 \pm 7.3\%$ を占める構造が続き、泥分も 2011 年 6 月を除き、 $2.0 \pm 0.9\%$ の低い範囲を推移した。2011 年 6 月には、泥分が一時的に 9.6% に増加したが、7 月には 3.0%，8 月には 1.8% に低下した。これは梅雨期の大雨で川を通して土砂が流入して堆積したためと考えられるが、この泥は梅雨期終了後には水中に再懸濁し、泥分はすぐに低下した。

底生生物群集の密度と湿重量

基質の攪拌直前（2010 年 7 月 11 日）ならびに攪拌後の 2010 年 8 月～2011 年 9 月における実験区（Stn Ex. 1～Stn Ex. 4）および対照地点の Stn C の底生生物群集の密度および湿重量の変化について、それぞれ Fig. 9 および Fig. 10 に示す。なお、実験区の 4 調査地点（Stn Ex. 1～Stn Ex. 4）については平均値を示す。

Stn C では、調査期間を通して基質表層にホトトギスガイの泥状のマットが形成されていた。同種は底生生物群集の最優占種であり、2010 年 7 月に密度は 800 ind. m^{-2} にとどまっていたが、湿重量は 912.5 gww m^{-2} に達していた。8 月には逆に密度が $18,925 \text{ ind. m}^{-2}$ に急増したが、湿重量はわずか 30.9 gww m^{-2} に激減した。これはホトトギスガイが 7 月頃に繁殖した後、個体群の大部分の個体が死亡したこと、続いて大量の稚貝が新規加入した結果であった。ホトトギスガイの密度は 2010 年 11 月に $2,100 \text{ ind. m}^{-2}$ に一旦減少した後、徐々に増加して、2011 年 6 月には $8,800 \text{ ind. m}^{-2}$ に達した。湿重量も同期間に 319.5

gww m^{-2} から $2,699.2 \text{ gww m}^{-2}$ に増加した。採集した底生生物の定量サンプルの観察からは、12 月頃に再び新規加入による稚貝の定着が見られた。この調査域では、ホトトギスガイは個体群として年に 2 回繁殖していると考えられる。12 月頃に新規加入した個体は冬季の低水温のために成長速度が遅く、本研究で基質をふるった目合い 1 mm のふるいには春季の成長によって残るようになり、密度が 2011 年 6 月にむけて増加したと考えられる。この地点では、ホトトギスガイの他にマテガイ、シオフキガイ、アサリなどの二枚貝類が棲息していたが、いずれも密度は低く、最高でも 2010 年 8 月にそれぞれ $1,150 \text{ ind. m}^{-2}$ 、 $1,050 \text{ ind. m}^{-2}$ 、 450 ind. m^{-2} に止まった。

湿重量では、シオフキガイおよびアサリの成貝の個体重量がホトトギスガイよりはるかに重いので、両種の密度は低かったが、2010 年 11 月にシオフキガイは 659.9 gww m^{-2} 、アサリは 355.9 gww m^{-2} を記録した。ただし、ホトトギスガイの湿重量の増加に伴ってシオフキガイの湿重量は減少し、2011 年 4 月以降はまったく採集されなかった。アサリの場合は、2010 年 11 月～翌年 7 月の期間には湿重量で $126.0 \sim 1,303.1 \text{ gww m}^{-2}$ の集団が、ホトトギスガイの作った泥状のマットの中で棲息していた。しかしながら、2010 年 8 月および 2011 年 8 月にはほとんど棲息が確認されない状態となった（2010 年 8 月：密度 450 ind. m^{-2} ，湿重量 19.7 gWW m^{-2} ，2011 年 8 月：密度 33 ind. m^{-2} ，湿重量

Fig. 9. Seasonal changes of the densities of macrobenthic communities at (a) Stn C, and (b) the experimental site (the mean values of the four experimental stations, Stn Ex. 1 to Stn Ex. 4).

Fig. 10. Seasonal changes of biomass in wet weight of macrobenthic communities at (a) Stn C, and (b) the experimental site (the mean values of the four experimental stations, Stn Ex. 1 to Stn Ex. 4).

0.1 gWW m⁻²). これらの結果は、アサリはホトトギスガイの泥状のマットの中でも夏季を除いては棲息可能であることを示している。夏季はFig. 5(b)に示すように、泥状のマットの内部が強く嫌気化するので、その影響を受けて棲息が困難であったと考えられる。

実験区 (Stn Ex. 1~Ex. 4) では、基質の攪拌直前の2010年7月には、アサリが6,375 ind. m⁻²の密度で生息し、湿重量も1,097.7 gww m⁻²に達していた。しかしながら、ホトトギスガイも1,005 ind. m⁻²の密度で棲息し、湿重量は繁殖直前の成員が多かったので、アサリにほぼ匹敵する906.2 gww m⁻²を記録した。そのため、基質表面はホトトギスガイによる泥状のマットで被覆されていて、表層深さ5 cmまでの泥分は6.6%に達していた (Fig. 7(a))。基質の攪拌によってホトトギスガイが作った泥状のマットは破壊されて取り除かれ、表層は泥分が1~2%程度の砂質の基質となった (Fig. 6(b), 7, 8(a))。基質の攪拌後の2010年8月には、ホトトギスガイの密度は稚貝の新規加入によって1,035 ind. m⁻²に達したが、湿重量はわずか25.1 gww m⁻²にとどまった。

ここで、実験区におけるその後の底生生物群集の動態に関して、次の3つの点が注目された。

1. Stn Cのホトトギスガイの密度と比較すると、2010年8月に新規加入した稚貝の密度は約1/18 (1,035 ind. m⁻²) にとどまり、9月以降、次の新加入が起きたと考えられる2011年8月まで、ホトトギスガイがほとんど棲息しない状態が続いた。
2. 2010年7月に生息が確認されなかったシオフキガイが8月には密度1,910 ind. m⁻²を記録し、湿重量が密度の割に少なかった (103.2 gww m⁻²) ことから、稚貝の定着が起きたと考えられた。密度がさらに増加することはなかったが、生残した個体の成長によっての湿重量が増加し、2011年9月まで底生生物の種別の湿重量では高い値 (318.2~1,408.2 gww m⁻²) を保った。
3. アサリはシオフキガイについて密度が高く、2011年3月~6月には45~160 ind. m⁻²を記録し、湿重量では190.0~711.1 gww m⁻²に達した。

以上のように、基質を攪拌した実験区では、ホトトギスガイによって作られた泥状のマットが一掃され、底生生物群集はシオフキガイやアサリなどの砂質の基質環境を好む二枚貝類が優占する構成に変化し、1年後の2011年9月まで、再びホトトギスガイによる泥状のマットが形成することはなかった。

考 察

ホトトギスガイは日本国内 (伊藤・梶原 1981a; Yamamuro *et al.* 2000, 2010) だけではなく、移入種としてオセアニア、北米やヨーロッパにも分布域を拡大し、付着糸を

出して多数の個体がつながって塊となり、そこに泥が堆積してできた泥状のマット “byssal thread mats” を形成していることが報告されている (オーストラリア: Willan 1987; Slack-Smith & Brearley 1987; ニュージーランド: Creese *et al.* 1997; アメリカ, カリフォルニア: Crooks 1996, 1998; 地中海: Hoenselaar & Hoenselaar 1989; Mistri 2002; Florio *et al.* 2008)。このホトトギスガイによる泥状のマットが同所的に棲息する底生生物の生息に悪影響をおよぼし、沿岸の底生生態系の攪乱要因として作用しているかという点については、様々な議論がある。

Mistri (2004) は、ホトトギスガイの泥状のマットの中に棲息するヨーロッパアサリ (*Tapes decussatus*) やアサリの棲息に影響を与えるのかについて室内実験を行ったところ、両種の成長や生残には影響が見られなかったことを示した。Munari (2008) は、イタリアの地中海沿岸において、ホトトギスガイの泥状のマット形成によって棲息する底生生物が豊富になったことを示した。一方、Creese *et al.* (1997) は、ニュージーランドの沿岸で、ホトトギスガイのマットの中には、その外側と比較すると棲息する底生生物が大幅に少ないことを報告した。Crooks (2001) およびKushner (2005) は、アメリカ, カリフォルニアの海岸で、ホトトギスガイのマット形成が基質表層に棲息する二枚貝類 (e.g. *Chione* spp., *Laevicardium substriatum*) の生残に大きな影響をおよぼすことを示したが、Crooks (2001) は基質に深く潜る性質を有する種 (ex. *Macoma nasuta*) の成長や生残にはほとんど影響がおよんでいないことを示した。本研究の調査結果では、シオフキガイはホトトギスガイのマットの中にはほとんど棲息しない一方で、重機でそのマットを破壊すると、すぐに進入して優占種として棲息するようになった (Fig. 10)。アサリは、2010年11月~翌年7月の期間には湿重量で126.0~1,303.1 gww m⁻²の集団がホトトギスガイのマットの中に棲息していたが、2010年8月および2011年8月にはほとんど棲息が確認されない。また、この基質攪拌実験に先立って行ったホトトギスガイのマット形成の過程を追跡した調査においても、マットが発達した2009年9月には、アサリの湿重量はほとんど0に近い状態に減少した (Fig. 3)。これらの結果は、Crooks (2001) およびKushner (2005) が示すように、アサリよりも基質表在性の強いシオフキガイはホトトギスガイによるマット形成が大きな棲息の障害となり、アサリの場合はより深く基質に潜って棲息できるので、その影響が少ないことが示唆される。しかしながら、いずれの場合も夏季にマットの中に生残する成員がきわめて少なかった。ホトトギスガイのマットの内部は、この季節には極度に嫌気化した状態に陥るので (Fig. 5(b))、アサリの成員の生残に大きな影響がおよぶことが指摘される。上述の外国における過去の研究例では、このマット内部の嫌気化の問題が考慮されていない。気候条件が異なるので、このような嫌気的な状態が発生していないことも考えられる。いずれ

にしても、本研究の調査域である緑川河口干潟においては、アサリ漁の漁場環境を維持するためにも、砂質干潟に広く分布するその他の二枚貝類（シオフキガイ、マテガイ等）の棲息環境を維持するためにも、泥状のマット形成を伴うホトトギスガイの棲息は適度に制御された状態にしなければならない。また、この種が独占的に砂質干潟の空間を占有する状況は、近年までは何らかのメカニズムで抑制されてきたと考えられる。

ホトトギスガイは岩礁潮間帯に生息するムラサキイガイと同じイガイ科の二枚貝類である。ムラサキイガイ (*Mytilus edulis*) の場合、岩礁潮間帯における付着可能な基質空間を巡る競争関係でもっとも強い競争力を有しており、ホトトギスガイと同様に付着糸を出してマット状の塊となって岩に付着し、しばしば基質の表面を埋め尽くすほどまでに増殖する。ところが、ムラサキイガイに対しては、捕食して岩礁表面の空間独占を阻むヒトデ類や巻貝類が数多く生息している場合が多い (Dayton 1971)。ホトトギスガイの場合にも、同様にカニ類、捕食性の巻貝類、魚類、カモ類やシギ類などの海岸に生息する鳥類などによる捕食が示されている (Reusch 1998; Yamamuro *et al.* 1998; Crooks 2002)。また、アマモ場の存在が、ホトトギスガイの進入や増殖を阻害する効果を持っていることも指摘されている (Reusch 1998; Reusch & Williams 1998)。

緑川河口干潟では、二枚貝類を捕食する巻貝としてツメタガイやサキグロタマツメタ (*Euspira fortunei*) が生息している。しかしながら、ホトトギスガイの泥状のマットの中からこれらの巻貝に捕食されて貝殻に穴の開いたアサリは多数見出されるが、同様に捕食されたホトトギスガイはまったく見られず、これらの種はホトトギスガイの捕食者としては機能していない。また、アサリはナルトビエイやアカエイ (*Dasyatis akajei*) などのエイ類からも大きな捕食圧を受けていて、干潟の基質表面にはエイ類の捕食活動によって作られた凹みが多数見られるが、ホトトギスガイの泥状のマットの中にはそのような凹みは見出されない。カモ類やシギ類などの鳥類による捕食の可能性も考えられるが、この干潟ではこれらの鳥類の生息数は少ない。また、ホトトギスガイの棲息を制限するようなアマモが密生した場所もない。したがって、緑川河口干潟においては、ホトトギスガイの稚貝が大量に定着した場合、その増殖と泥状のマットの形成を制御して、干潟の基質表面の独占的利用を制限できる捕食者は見当たらない。

緑川河口干潟において、ホトトギスガイによる基質表面の独占的な空間利用が広範囲におよぶようになったのは近年のことであるので、同種の個体群サイズや分布を制御する主要な要因として、捕食者のような生物学的な要因以外の要因の存在が指摘される。本研究における重機を用いて基質を攪拌した実験結果が示すことは、基質表層の攪拌、つまり物理的な攪乱が、ホトトギスガイの棲息を制限する要因の1つとなりうることを示している (Fig. 6~8)。ホ

トトギスガイが形成した泥状のマットに対して同様な底質表層への物理的な攪乱をおよぼす自然現象としては、本調査域では台風や冬季の強い季節風によって発生する強い波浪などが相当すると考えられる。このような基質の物理的な攪乱によって一旦ホトトギスガイの泥状のマットが一扫され、砂質干潟の基質表層の泥分がわずかに1~2%台に減少した砂質の基質に戻り、アサリやシオフキガイなどの懸濁物食性の二枚貝類が優占する底生生物群集が再形成されると、少なくとも1年後まではホトトギスガイの繁殖によって稚貝の新規加入が起きても、生残して泥状の塊を形成するまでには至らなかった (Fig. 9(b), 10(b))。翌年の梅雨期の大雨の影響と考えられるが、一時的に基質の泥分が増加しても (9.6%, 2011年6月)、ホトトギスガイがほとんど棲息しない条件下では水中に再懸濁して、2カ月後には泥分は1%台に低下した (Fig. 8)。したがって、基質が何らかの強い物理的な攪乱を頻繁に受ける条件が存在すれば、ホトトギスガイによる泥状のマット形成が妨げられて、基質表層を広く埋め尽くすことは妨げられると考えられる。しかしながら、このような自然条件による基質の物理的な攪乱作用は、年による気象条件の変化によって大きな変動が生じる。特に、熊本県沿岸の干潟は2005年以降、本研究の期間に至るまで、台風による環境の強い攪乱を一度も受けていない。このような条件が続く状態でホトトギスガイの高密度の稚貝の定着が発生すると、この種における泥状のマット形成による基質表層の空間独占を阻止することは難しくなることが予想される。今後の研究では、砂質干潟におけるホトトギスガイの高密度個体群と泥状のマット形成を制御する要因として、基質の攪拌を含む物理的な攪乱の効果に注目しながら、砂質干潟におけるホトトギスガイとアサリをはじめとする二枚貝類の個体群の動態に関する相互作用についてさらに研究を進めていきたい。

謝辞: 基質サンプルの粒度組成について詳細な解析のために鹿児島大学総合博物館所有のレーザー回折式粒度分布測定装置を用いた。館長の大木公彦教授には同装置の使用を許可していただき、ならびに粒度分析の結果の検討に助言をいただいた。文末ながら厚くお礼申し上げる。

引用文献

- Creese, R., S. Hooker, S. De Luca and Y. Wharton 1997. Ecology and environmental impact of *Musculista senhousia* (Mollusca: Bivalvia: Mytilidae) in Tamaki Estuary, Auckland, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 31: 225-236.
- Crooks, J. A. 1996. The population ecology of an exotic mussel, *Musculista senhousia*, in a southern California bay. *Estuaries*, 19: 42-50.
- Crooks, J. A. 1998. Habitat alteration and community-level effects of an exotic mussel, *Musculista senhousia*. *Marine Ecology Progress Series*, 62: 137-152.
- Crooks, J. A. 2001. Assessing invader roles within changing ecosystems: historical and experimental perspectives on an exotic mussel in an urbanized lagoon. *Biological Invasions*, 3: 23-36.
- Crooks, J. A. 2002. Predators of the invasive mussel *Musculista senhou-*

- sia (Mollusca: Mytilidae). *Pacific Science*, 56: 49–56.
- Dayton, P. K. 1971. Composition disturbance and community organization. The provision and consequent utilization of space. *Ecological Monographs*, 45: 137–59.
- Florio, M., P. Breber, T. Scirocco, A. Specchiulli, L. Cilenti and L. Lumare. 2008. Exotic species in Lesina and Varano lakes new guest in lesina and varano lakes: Gargano National Park (Italy). *Transitional Waters Bulletin*, 2: 69–79.
- 藤森常生・堤 泰博・岩村征三郎 1983. 畠口地先アサリへい死調査 (その2). 昭57年度熊本県のり研究所事業報告書, pp. 201–205.
- Hoenselaar, H. J. and J. Hoenselaar 1989. *Musculista senhousia* (Benson in Cantor, 1842) in the western Mediterranean (Bivalvia, Mytilidae). *Basteria*, 53: 73–76.
- 池末 弥 1980. 有明海のエビ・カニ・貝類. 月刊海洋, 12: 97–104.
- 伊藤信夫・梶原 武 1981a. 横須賀港におけるホトトギスガイの生態—I 分布, 個体数変動および生息域底質の全硫化物. 附着生物研究, 3: 37–42.
- 伊藤信夫・梶原 武 1981b. 横須賀港におけるホトトギスガイの生態—II 足糸および足糸マツトの構造. 附着生物研究, 3: 43–46.
- 梶山 実・藤森常生・野尻節郎 1983. 畠口地先アサリへい死調査 (その1). 昭和57年度熊本県のり研究所事業報告書, pp. 197–200.
- 柿野 純 2000. アサリの生息条件と大量発生. 海洋と生物, 127: 143–154.
- 環境庁 1994. 第4回自然環境保全基礎調査報告書 (干潟, 藻場, サンゴ礁調査) 第1巻 干潟. 環境庁自然保護局, 291 pp.
- 環境省 2006. 委員会報告 (平成18年12月21日), 環境省有明海・八代海総合調査評価委員会, 80 pp.
- 菊池泰二 2000. 干潟浅海系の保全の意義. 佐藤正典 (編), 有明海の生きものたち, 海游舎, 東京, pp. 306–317.
- Kushner, R. B. 2005. The effects of the introduced Asian mussel *Musculista senhousia* on native bivalve growth and survival in southern California. Master thesis in Biology, San Diego State University, 32 pp. (http://coe.sdsu.edu/ste/faculty/cmason/documents/vita_july_2011.pdf)
- MacIntyre, H. L. and J. J. Cullen 1996. Primary production by suspended and benthic microalgae in a turbid estuary: time-scales of variability in San Antonio Bay, Texas. *Marine Ecology Progress Series*, 145: 245–268.
- 松川康夫・張 成年・片山知史・神尾光一郎 2008. 我が国のアサリ漁獲量激減の要因について. 日本水産学会誌, 74: 137–143.
- Mistri M. 2002. Ecological characteristics of the invasive asian date mussel, *Musculista senhousia*, in the Sacca di Goro (Adriatic Sea, Italy). *Estuaries*, 25: 431–440.
- Mistri M. 2004. Effect of *Musculista senhousia* mats on clam mortality and growth: much ado about nothing? *Aquaculture*, 241: 207–218.
- 門谷 茂 2000. 瀬戸内海の現状と干潟域における物質循環. 海洋と生物, 129: 323–331.
- Montani, S., P. Magni and N. Abe 2003. Seasonal and interannual patterns of intertidal microphytobenthos in combination with laboratory and areal production estimates. *Marine Ecology Progress Series*, 248: 79–91.
- Munari C. 2008. Effects of the exotic invader *Musculista senhousia* on benthic communities of two Mediterranean lagoons. *Hydrobiologia*, 611: 29–43.
- 中原康友・那須博史 2002. 主要産地からの報告—有明海熊本県沿岸. 日本ベントス学会誌, 57: 139–144.
- Reusch, T. B. H. 1998. Native predators contribute to invasion resistance to the non-indigenous bivalve *Musculista senhousia* in southern California, USA. *Marine Ecology Progress Series*, 170: 159–168.
- Reusch, T. B. H. and S. L. Williams. 1998. Variable responses of native eelgrass *Zostera marina* to a non-indigenous bivalve *Musculista senhousia*. *Oecologia*, 113: 428–441.
- Slack-Smith, S. M. and A. Brearley 1987. *Musculista senhousia* (Benson 1842): a mussel recently introduced into the Swan River Estuary, Western Australia. *Records of The Western Australian Museum*, 13: 225–230.
- 菅野 徹 1981. 有明海自然・生物・観察ガイド. 東海大学出版会, 泰野, 194 pp.
- 堤 裕昭 2005. 有明海に面する熊本県の干潟で起きたアサリ漁業の著しい衰退とその原因となる環境変化. 応用生態工学, 8: 83–102.
- Tsutsumi, H. 2006. Review: Critical events in the Ariake Bay ecosystem: clam population collapse, red tides, and hypoxic bottom water. *Plankton and Benthos Research*, 1: 3–25.
- 堤 裕昭・石澤紅子・富重美穂・森山みどり・坂元香織・門谷 茂 2002. 緑川河口干潟における覆砂後のアサリ (*Ruditapes philippinarum*) の個体群動態. 日本ベントス学会誌, 57: 177–187.
- 堤 裕昭・竹口知江・丸山 渉・中原康智 2000. アサリの生産量が激減した後の緑川河口干潟に生息する底生生物群集の季節変化. 日本ベントス学会誌, 55: 1–8.
- Underwood, G. J. C. and J. Kromkamp 1999. Primary production by phytoplankton and microphytobenthos in estuaries. *Advances in Ecological Research*, 29: 93–153.
- Willan, R. C. 1987. The mussel *Musculista senhousia* in Australasia; another aggressive alien highlights the need for quarantine at ports. *Bulletin of Marine Science*, 41: 475–489.
- Yamaguchi, H., H. Tsutsumi, M. Tsukuda, S. Nagata, C. Kimura, M. Yoshioka, S. Shibamura and S. Montani 2004. Utilization of photosynthetically produced organic particles by dense patches of suspension feeding bivalves on the sand flat of Midori River Estuary, Kyushu, Japan. *Benthos Research*, 59: 67–77.
- Yamamuro, M., J. Hiratsuka and Y. Ishitobi 2000. Seasonal change in a filter-feeding bivalve *Musculista senhousia* population of a eutrophic estuarine lagoon. *Journal of Marine Systems*, 26: 117–126.
- Yamamuro, M., J. Hiratsuka and Y. Ishitobi 2010. What prevents *Musculista senhousia* from constructing byssal thread mats in estuarine environments? A case study focusing on Lake Shinji and nearby estuarine waters. *Landscape and Ecological Engineering*, 6: 23–28.
- Yamamuro, M., N. Oka and J. Hiratsuka. 1998. Predation by diving ducks on the biofouling mussel *Musculista senhousia* in a eutrophic estuarine lagoon. *Marine Ecology Progress Series*, 174: 101–106.