東京湾の砂質干潟において外来性二枚貝ホンビノスガイ *Mercenaria mercenaria* の生物攪拌が底質およびベントス群集に与える影響

土屋 渚,¹ 青木 茂,^{1*} 植松 幸希,²
鳥羽 光晴,³ 山口 直文,⁴ 岡本 研¹

(2020 年 7 月 2 日受付, 2020 年 9 月 14 日受理, 2020 年 11 月 20 日 J-STAGE 早期公開)

¹東京大学大学院農学生命科学研究科, ²(国研)水産研究・教育機構 国際水産資源研究所,

³東京海洋大学 産学・地域連携推進機構, ⁴茨城大学広域水圏環境科学教育研究センター

Ecological effects of bioturbation by alien hard clam *Mercenaria mercenaria* in a sandy tidal flat of Tokyo Bay, Japan

NAGISA TSUCHIYA,¹ SHIGERU AOKI,^{1*} YUKI UEMATSU,²
MITSU HARU TOBA,³ NAOFUMI YAMAGUCHI⁴ AND KEN OKAMOTO¹

¹Graduate School of Agricultural and Life Sciences, The University of Tokyo, Bunkyo, Tokyo 113-8657, ²National Research Institute of Far Seas Fisheries, Japan Fisheries Research and Education Agency, Shimizu, Shizuoka 424-8633, ³Office of Liaison and Cooperative Research, Tokyo University of Marine Science and Technology, Minato, Tokyo 108-8477, ⁴Center for Water Environment Studies, Itako, Ibaraki, 311-2402, Japan

In the last 20 years, the population of the alien hard clam *Mercenaria mercenaria* in Tokyo Bay, Japan has grown. This alien species is expected to have some impacts on ecosystems, however, there are no reports on the ecosystem engineering effects of the hard clam in Tokyo Bay. In this study, we deployed a field manipulation experiment by using enclosures (including hard clam treatment, manila clam treatment, and control) to evaluate the effects of the hard clam on the physical characteristics of the sediments, microphytobenthos, and benthos communities in a sandy tidal flat. In the hard clam treatment, ORP at a depth of 5 cm and the median grain size of subsurface sediment, and chlorophyll *a* and pheo-pigment content of all sediment layers were significantly higher than in the other treatments at 4 and 6 weeks after the start of the experiment. However, there was no effect on the density and species composition of benthic diatom, meiobenthos and macrobenthos. These results suggest that the bioturbation of the hard clam has an ecosystem function that increases the permeability of the sediment and the biomass of benthic diatoms in Tokyo Bay.

キーワード：外来種, 環境変化, 砂質干潟, 生物攪拌, 底生微細藻類, 二枚貝, ベントス, ホンビノスガイ

水域の外来種は船舶の航行や水産物の輸出入など様々な人間活動に伴って、意図的・非意図的に移入定着し、在来生態系や人間社会に影響を与えている。特に生態系や人間活動への影響が大きな外来種は、「世界の侵略的外来種ワースト 100」として国際自然保護連合 (IUCN) により選ばれており、そのなかにはろ過食性の二枚貝 3 種 (スモコダキガイ *Potamocorbula amurensis*, カワホトトギスガイ *Dreissena polymorpha*, ムラサキイガイ *Mytilus galloprovincialis*) が含まれている (Global Inva-

sive Species Database 2020, http://www.iucngisd.org/gisd/100_worst.php, 2020 年 4 月 8 日)。

外来種も含めてろ過食性二枚貝による環境の変化には様々な機序があり,¹⁾ まず水柱の植物プランクトンやデトリタス等の懸濁物を餌として取り込み、糞や偽糞を排出、堆積させることで底質の有機物量を変化させる、ろ過に伴う biodeposition の効果が挙げられる。Biodeposition による環境への影響は、これを引き起こすろ過食性二枚貝の種類、密度および、その場所の流れや深さな

どの条件によって異なる。²⁾ 次に挙げられる二枚貝による環境改変として、生物攪拌がある。生物攪拌者による堆積物粒子の移動 *particle reworking* は4つのタイプに分けられており、埋性二枚貝は、自身の周辺の堆積物粒子をランダムな方向にわずかに動かし続ける *biodiffusor* と定義されている。^{3,4)} *Biodiffusor* はタマシキゴカイ *Arenicola marina* のように大規模な生物攪拌は起こさないが、⁵⁾ その高い生息密度、摂餌や排糞に伴う連続した貝殻の開閉運動のため無視できない生態系機能を持っていると考えられている。⁶⁾ 実際に、*biodiffusor* である埋性二枚貝のいくつかの種では、堆積物粒子の攪拌にともない、泥・シルト成分が流されて減少し、流れなどの物理的攪乱に対して底質が不安定な状態になることが報告されている（ヨーロッパザルガイ *Cerastoderma edule*, ^{7,8)} アサリ *Ruditapes philippinarum*⁹⁾）。また、埋性二枚貝の生物攪拌が、底質の直上水の酸素を底質の深い場所にまで運び、逆に底質から水柱への栄養塩フラックスを促進するなど、生態系機能に関係していることを明らかにした研究も多い。^{10,11)} さらに、ろ過食の埋性二枚貝による底質環境の改変が、底生微細藻類やメイオベントス、マクロベントスの現存量と種組成までカスケード的に効果をおよぼしたという報告も少なくない。¹²⁻¹⁴⁾ しかし底質環境の改変は、前述の通り二枚貝の種、現存量、流れなどの影響を受け、さらには底質の粒度組成、すなわち泥・シルト分が多い *cohesive* か、砂質の *non-cohesive* かにより生物攪拌者の生態的影響が大きく左右されることが最近の研究で明らかにされつつある。^{8,15,16)}

外来性のろ過食の埋性二枚貝が生態系へ与える影響を評価した研究はすでに海外ではあり、例えば Lopes *et al.*¹⁷⁾ は養殖対象種として導入されたアジア原産のアサリの生態系機能を同属の在来種である *R. decussatus* と比較した。Soissons *et al.*⁸⁾ は同じく移入されたアサリと同所的に生存するヨーロッパザルガイを比較した。また Novais *et al.*¹⁸⁾ は世界中の汽水域へ侵入しているアジア原産タイワンシジミ種群 *Corbicula fluminea* の生態系へ与える影響を明らかにしたが、日本での外来性のろ過食の埋性二枚貝による環境改変に関する研究例は私たちの知る限り見あたらない。

東京湾においても数多くの外来種が移入定着しており、¹⁹⁾ 在来生態系への影響が懸念されている。1998年に千葉県幕張にて初採集されたホンビノスガイ *Mercenaria mercenaria* は、マルスダレガイ科のろ過食の埋性二枚貝で、北米東海岸南部から東京湾に移入、定着したと推定されている。^{20,21)} 特に湾奥部の千葉県地先三番瀬地区では、資源が急激に減少した在来種アサリに代わる漁獲対象種になり、2010年以降は両種の漁獲量が逆転するまでになった。²²⁾ 今後、水産資源としての需要

が高まれば国内での人為移動による拡散が懸念されるが、その際には水産資源としての側面に加えて、外来種としての側面も考慮する必要がある。本種のように影響が未確認の外来種が引き起こす潜在的な影響を予測することは、外来種のリスク評価や生態系管理の面において非常に重要である。¹⁾

そこで本研究では、外来種ホンビノスガイが東京湾湾奥の干潟の底質環境、底生微細藻類およびベントス群集に与える影響を明らかにするために、干潟上にケージを設置し、在来種アサリを対照種としたエンクロージャー実験を行った。

材料と方法

調査地と実験個体 本実験は、東京湾湾奥に位置する江戸川放水路河口干潟の潮間帯中部で行った (Fig. 1)。実験場所の底質は中央粒径値 200–220 μm 、泥分率 1% 以下の砂質だった。三番瀬の北に位置する江戸川放水路は 1930 年に開削された長さ 3.4 km の放水路であり、旧江戸川とは可動堰で仕切られているため、三番瀬に開口する細長い入り江状になっている。旧江戸川からの淡水の放水は増水時にのみ行われるため、平常時の放水路内の塩分は 30 以上と三番瀬とほとんど変わらない。本実験期間内 (2018 年 4 月から 2019 年 6 月) に放水は行われず、河川由来の泥の流入はなかった。江戸川放水路河口干潟では、潮間帯上部から中部にアサリが、潮間帯中部から潮下帯にホンビノスガイが生息している。本実験で使用したホンビノスガイおよびアサリは、江戸川放水路干潟内の実験場所周辺の潮間帯中部において同所的に生息していたものを採集した。採集した二枚貝を実験場所 (潮間帯中部) 近くに設置した予備ケージ内で 2 週間馴致飼育したのち、生残していた個体を実験に使用した。馴致飼育中の両種の生残率はともに約 95% と高かった。

実験デザイン 本実験は秋 (2018 年 10–11 月、泥温 13–17°C) と春 (2019 年 5–6 月、泥温 22–28°C) の 2 回行った。放水路河口干潟の潮間帯中部に、4 つの試験区からなる実験ブロックを 3 反復で設定した (Fig. 1)。各実験ブロックは、等潮線に沿って、約 10 m の等間隔になるように設置した。実験ブロックは以下の 4 つの試験区からなる。1) ホンビノス区：トリカルネット (タキロン製) で製作したケージ (内径 30 cm、高さ 30 cm の円柱形、目合 10 mm) を、底質上 10 cm、底質下 20 cm になるように埋設した。ケージ内の砂は 500 μm の篩でふるってマクロベントスを排除した。2 週間の馴致後、殻長 20–50 mm のホンビノスガイをケージ内に 16 個体収容し実験開始とした。2) アサリ区：ホンビノス区と同様にケージを埋設、ケージ内のマクロベントスを排除した。2 週間の馴致後、殻長 20–50 mm のアサリ

Fig. 1 (a) Location of the study area on a tidal flat in Tokyo Bay. Dashed lines indicate ebb tide levels on the flat. Black squares denote three experimental blocks. (b) Arrangement of experimental blocks on the study site. Black circle: *Mercenaria mercenaria* (cage, containing *Mercenaria mercenaria*); white circle: *Ruditapes philippinarum* (cage, containing *Ruditapes philippinarum*); gray circle: cage control (cage, without bivalves); gray square: ambient control (no cage, without bivalves).

を各ケージ内に 17 個体収容し実験開始とした。3) ケージ対照区: ホンビノス区と同様にケージを埋設し、ケージ内のマクロベントスを排除した。4) 周辺区: ケージのない裸地 30 cm × 30 cm の四角い区画を他試験区と同様に底質下 20 cm まで砂を掘り、掘った部分の砂を 500 μ m の篩でふるって試験区内のマクロベントスを排除した。周辺区の四方には市販品の園芸用支柱 (外径 5 mm) を立て目印とした。周辺区以外のすべてのケージに目合 20 mm のトリカルネットの蓋を付けた。エンクロージャーに収容した二枚貝の個体密度は、二枚貝採集場所での密度 (未発表) の範囲内にあり、またホンビノス区とアサリ区で殻長および見た目の生物量が揃うように収容個体数を設定した。実験に使用した各二枚貝について、実験開始時と実験終了時 (実験開始 6 週目) に、デジタルノギス (Mitsutoyo CD-S10C) を用いて殻長を測定した。

底質分析 サンプルングは、秋、春ともに実験開始から 4, 6 週目の大潮干潮時に行った。底質分析は、底質環境の指標として、泥温、酸化還元電位、強熱減量、中央粒径値、また底生微細藻類の現存量の指標として、クロロフィル *a* 量・フェオ色素量を調べた。強熱減量、中

央粒径値、クロロフィル *a* 量・フェオ色素量については、内径 2.5 cm のプラスチック製コア (断面積: 約 5 cm²) を用いて、表層 6 cm の底質をケージごとに 3 回採取し、プラスチックカードを使って 0-1, 1-2, 2-4, 4-6 cm の 4 層にスライスした。3 回分のスライスされた底質をチャック付きプラスチック袋にプールし、研究室に持ち帰って -30°C で冷凍保存し、凍結乾燥後、層ごとに分析を行った。泥温および酸化還元電位は、ORP 電極 (HORIBA, 9300-10D) を用いて、表層から 5 cm の深さの値を現場で測定した。各試料の分析は次のように行った。強熱減量は、60°C のオープンで乾燥した底質を、マッフル炉で 550°C、4 時間強熱後の減量 (%) として算出した。²³⁾ 中央粒径値は、凍結乾燥後の底質に過酸化水素水を加えて有機物を除去し、レーザ回折式粒子径分布測定装置 (島津製作所 SALD-2300) を用いて測定した。クロロフィル *a* 量・フェオ色素量は約 1 g の凍結乾燥させたサンプルを正確に秤量し、*N,N*-ジメチルホルムアミド (DMF) 10 mL を加え、一晚抽出後、分光光度計 (島津製, UV-1280) を用いて分光光度法²⁴⁾により測定した。

生物分析 底生微細藻類およびメイオベントスの調査は、底質分析の調査と同時に、実験開始から 4, 6 週目の大潮干潮時に、マクロベントスの調査は実験終了時 (6 週目の底質採取後) に行った。底質分析のために採取した表層 1 cm の底質の一部を底生微細藻類組成の分析用とし、研究室で分取した後 10% 中性ホルマリンを添加した。固定したサンプルは、光学顕微鏡下で観察し、シアノバクテリアや被殻の中が空になっている珪藻の割合が 10% を超えないことを確認し、底生微細藻類の主要構成種である底生珪藻の同定・定量のために被殻の洗浄を行った。被殻の洗浄には排水洗浄剤法²⁵⁾を用いた。試料の一部にパイプハイター (花王) を加え静置した後、蒸留水を加えて遠心分離機にかけ、上澄みを捨てる操作を 5-6 回繰り返す。洗浄剤を完全に除去した。1 mL 中に 10,000-30,000 被殻になるよう洗浄後の被殻の濃度を調整し、100 μ L を取ってマウントメディア (和光純薬) でプレパラートを作成して、1 試料につき約 200 被殻の珪藻を同定した。同定は植松²⁶⁾および Uematsu *et al.*²⁷⁾に従った。メイオベントスの分析にも底質分析のために採取した底質試料の一部 (約 10 g) を使い、深さ 0-1, 1-2, 2-4, 4-6 cm の 4 層について測定した。底質分析用に採取した底質の全体の重さと分取したメイオベントス用試料の重さを秤量した後、10% ホルマリン-0.1% ローゼベンガル溶液を加えて、固定・染色した。メイオベントスの抽出は浮上法²⁸⁾を用い、前処理として底質試料に蒸留水を加えたあと遠沈し脱塩を行った。ピーカーに脱塩した底質 10 g を収容し、Ludox[®] TM-50 (Sigma-Aldrich, 比重 1.4) 100 mL を

加え, よく攪拌し, 10 分放置した後, 上澄みを目合い 38 μm の篩でふるった。この操作を 3 回繰り返して, 残渣を蒸留水で洗浄して, 双眼実体顕微鏡下でソーティングし, 分類群 (線虫類, ハルパクチクス類, キクロプス類, 貝形虫類) ごとに個体数の計数を行った。採取した底質試料全体の重さとメイオベントス用試料の重さから, 層別の密度 ($\text{ind. } 5 \text{ cm}^{-3}$) を求めた。マクロベントスについては, 実験終了時 (6 週目) に各エンクロージャー内の底質 (半径 15 cm, 深さ 20 cm の円柱形) を, 現場で目合い 500 μm の篩でふるって残渣を回収した。回収したサンプルは研究室に持ち帰った後, 10% ホルマリン-0.1% ローズベンガル溶液で固定・染色した。その後, 双眼実体顕微鏡下でソーティングし, 種ごとに個体数の計数を行った。

統計解析 種それぞれの実験開始時の殻長組成, および, 実験期間中の殻長増加量を, 正規分布に従うものとみなして, それぞれの 95% 信頼区間を求めた。秋および春の底質分析各項目とベントス現存量の単変量については, 多くの項目で, 波あたりの違いによると考えられるブロック間の場所差および天候の違いによると考えられるサンプリング日間の日差が見られたため, 線形混合モデル (linear mixed-effects models: LMM) を用いて解析した。各測定項目を目的変数とし, 試験区 (3 水準; ホンビノス区, アサリ区, 対照区), 深さ (4 水準) および試験区と深さの交互作用を固定効果とし, ブロックとサンプリング日を変量効果としたモデルを各季節で構築した。ただし, マクロベントスのサンプリングは実験終了時の 1 回のみのため, 多毛類と二枚貝の総個体数のモデルではブロックのみを変量効果とした。 F 検定を用い固定効果に有意差 ($p < 0.05$) がみられた場合, 多重比較を Tukey-Kramer test によって行った。底生微細藻類, マクロベントスの種組成の多変量は, 非計量的多次元尺度構成法 (nMDS) により二次元上に布置し, PERMANOVA により試験区間の違いを検定した。すべての解析は R 3.6.2 for Windows²⁹⁾ により実行し, R パッケージ lme4,³⁰⁾ car,³¹⁾ multcomp³²⁾ および vegan³³⁾ を用いた。

結 果

ケージ対照区と周辺区の比較 ケージ効果の有無を確認するため, 底質およびベントスの単変量について, ケージ対照区と周辺区の違いを LMM を用いて検定した。春の単変量では, ケージ対照区の泥温 ($27.3 \pm 1.0^\circ\text{C}$) は周辺区の泥温 ($26.0 \pm 1.4^\circ\text{C}$) に比べて有意に高かったが (LMM: $F = 53.08$, $p < 0.001$), 泥温以外の単変量 (酸化還元電位, 強熱減量, 中央粒径値, クロロフィル a 量, フェオ色素量, 多毛類密度, 二枚貝密度およびメイオベントス密度) ではケージ対照区と周辺区の間

間に有意な差はみられなかった。秋の実験においては, すべての単変量において 2 区間に有意差はみられなかった。ケージによる効果はほとんど見られなかったため, 以降はこれら 2 つの操作区を合わせて, ホンビノス区, アサリ区に対する対照区と定義した。

二枚貝の成長と生残 実験開始時の殻長と, 開始時と終了時の殻長を使った回帰モデルから計算された実験期間中の成長量 ($\text{mm}/6 \text{ weeks}$) の 95% 信頼区間 (CI) を Table 1 に示した。実験開始時の殻長は秋, 春ともに貝の種類による違いは見られなかった (秋ホンビノスガイ $35.3 \pm 5.1 \text{ mm}$; 秋アサリ $35.6 \pm 5.9 \text{ mm}$; 春ホンビノスガイ $33.4 \pm 4.1 \text{ mm}$; 春アサリ $35.1 \pm 3.4 \text{ mm}$)。秋の二枚貝はほとんど成長しなかったが, 春の実験では両種ともに成長が見られ, 成長量はアサリ (95% CI; $0.1\text{--}2.3 \text{ mm}/6 \text{ weeks}$) に比べてホンビノスガイ (95% CI; $2.5\text{--}5.5 \text{ mm}/6 \text{ weeks}$) の方が大きかった。春のホンビノス区を除いた全ての区で, 実験終了時に死亡個体のもとのみられる死殻が見つかった。死殻の数から推定されたケージ 3 反復での死亡個体数は, 秋のアサリ区ではすべてのケージで 2 個体ずつ, 秋のホンビノス区では 2 個体が 2 ケージと 1 個体が 1 ケージ, 春のアサリでは 2 個体が 1 ケージと 1 個体が 2 ケージとなり, それぞれの二枚貝区内のケージ間で大きな違いは見られなかった。春のホンビノス区ではすべてのケージで死殻は見つからなかった (Table 2)。

底質分析 単変量の LMM による解析結果を Table 3

Table 1 Shell length at the beginning of the experiment and the 95% confidence interval (CI) for growth estimated by a linear model, for the hard clam *Mercenaria mercenaria* and the Manila clam *Ruditapes philippinarum*

Species	Season	Initial shell length (mean $\pm$ SD, mm)	95% CI for growth (mm/6 weeks)
<i>M. mercenaria</i>	Autumn	35.3 ± 5.1	-2.1-0.1
	Spring	33.4 ± 4.1	2.5-5.5
<i>R. philippinarum</i>	Autumn	35.6 ± 5.9	-1.8-0.6
	Spring	35.1 ± 3.4	0.1-2.3

Table 2 Number of individual clams per cage at the start and end of the experiments

Species	Season	Start		End		
		Live clams	Live clams	Empty shells	Missing clams	
<i>M. mercenaria</i>	Autumn	16, 16, 16	14, 14, 15	2, 2, 1	0, 0, 0	
	Spring	16, 16, 16	16, 5, 5	0, 0, 0	0, 11, 11	
<i>R. philippinarum</i>	Autumn	17, 17, 17	15, 15, 15	2, 2, 2	0, 0, 0	
	Spring	17, 17, 17	15, 16, 16	2, 1, 1	0, 0, 0	

The three numbers in each cell show the results of triplicate cages.

Table 3 Summary of the LMM (linear mixed-effects models) for the univariate variables of sediment and benthos community; (a) autumn and (b) spring
(a) Autumn

	Variable	Factors (fixed effects)								
		Treatment			Depth			Treatment × Depth		
		df	F value	p	df	F value	p	df	F value	p
Sediment	Temperature	2	0.33	ns	—	—	—	—	—	—
	ORP	2	7.49	0.001	—	—	—	—	—	—
	Ignition loss	2	2.62	ns	3	10.52	<0.001	6	0.61	ns
	Median grain size	2	6.40	0.003	3	0.49	ns	6	2.78	0.016
Microphytobenthos	Chlorophyll <i>a</i>	2	1.76	ns	3	52.51	<0.001	6	0.35	ns
	Pheo-pigments	2	3.72	0.028	3	88.97	<0.001	6	0.47	ns
Macrobenthos	Polychaete abundance	2	0.12	ns	—	—	—	—	—	—
	Bivalve abundance	2	1.75	ns	—	—	—	—	—	—
Meiobenthos	Nematoda abundance	2	2.33	ns	3	71.41	<0.001	6	0.83	ns

(b) Spring

	Variable	Factors (fixed effects)								
		Treatment			Depth			Treatment × Depth		
		df	F value	p	df	F value	p	df	F value	p
Sediment	Temperature	2	1.78	ns	—	—	—	—	—	—
	ORP	2	5.75	0.005	—	—	—	—	—	—
	Ignition loss	2	0.76	ns	3	7.70	0.001	6	1.18	ns
	Median grain size	2	7.05	0.002	3	8.67	<0.001	6	2.86	0.013
Microphytobenthos	Chlorophyll <i>a</i>	2	3.66	0.030	3	19.54	<0.001	6	0.75	ns
	Pheo-pigments	2	4.88	0.009	3	25.16	<0.001	6	0.90	ns
Macrobenthos	Polychaete abundance	2	3.16	ns	—	—	—	—	—	—
	Bivalve abundance	2	0.01	ns	—	—	—	—	—	—
Meiobenthos	Nematoda abundance	2	0.01	ns	3	40.09	<0.001	6	0.37	ns

ns: not significant

に示した。秋の実験では、酸化還元電位 (LMM: $F = 7.49$, $p = 0.001$), 中央粒径値 (LMM: $F = 6.40$, $p = 0.003$), フェオ色素量 (LMM: $F = 3.72$, $p = 0.028$) で試験区の固定効果がみられたが、多重比較による検定 (Tukey-Kramer multiple comparison: $p < 0.05$) では有意差のある試験区の組み合わせは見つからなかった (Fig. 2a)。春の実験では、酸化還元電位 (LMM: $F = 5.75$, $p = 0.005$), 中央粒径値 (LMM: $F = 7.05$, $p = 0.002$), クロロフィル *a* 量 (LMM: $F = 3.66$, $p = 0.030$), フェオ色素量 (LMM: $F = 4.88$, $p = 0.009$) の各項目で試験区の違いによる固定効果が大きくみられ、さらに中央粒径値では試験区と深さの交互作用 (LMM: $F = 2.86$, $p = 0.013$) でも効果があった。効果がみられた項目について多重比較検定を行ったところ (Fig. 2b), クロロフィル *a* 量はすべての層でホンビノス区が対照区と比較して多く、フェオ色素量もすべての層でホンビノス区が他の2試験区と比較して多くなっていた。交互作用がみられた中央粒径値は深さ 2–4 cm においてホンビノス区 ($227.7 \pm 9.2 \mu\text{m}$) が対照区 ($210.0 \pm$

$6.3 \mu\text{m}$) に比べ大きくなっていた。酸化還元電位は多重比較による有意差がみられた試験区の組み合わせはなかったが、アサリ区 ($63.2 \pm 36.5 \text{ mV}$) と対照区 ($69.9 \pm 22.6 \text{ mV}$) に比較して、ホンビノス区 ($79.7 \pm 19.4 \text{ mV}$) で高くなる傾向がみられた。次いで深さによる単変量への固定効果をみると、春の実験では層別に測定した強熱減量、中央粒径値、クロロフィル *a* 量、フェオ色素量のすべてで、秋の実験では交互作用がみられた中央粒径値を除いた強熱減量、クロロフィル *a* 量、フェオ色素量で有意差がみられた (Table 3)。これら深さの効果がみられた単変量について多重比較検定 (Tukey-Kramer multiple comparison: $p < 0.05$) をおこなったところ、春では、表層 0–1 cm 層でより深い層と比較して、クロロフィル *a* 量、フェオ色素量値が高く、中央粒径値が小さくなっていた (Fig. 2b)。また秋では、クロロフィル *a* 量、フェオ色素量値は表層 0–1 cm 層でより深い層と比較して高かった (Fig. 2a)。

生物分析 固定前のサンプルでは、多くの生きた底生珪藻が観察され、藍藻や緑藻類はほとんどみられなかつ

Fig. 2 (a) Vertical profiles in (a) autumn and (b) spring of ORP (mV), median grain size (μm), chlorophyll *a* ($\mu\text{g/g}$), pheo-pigments ($\mu\text{g/g}$) and nematoda density (ind. 5 cm^{-3}) on Control, *Mercenaria mercenaria* treatment and *Ruditapes philippinarum* treatment, respectively. Error bars indicate SD. The colors of bars indicate the result of the Tukey-Kramer post-hoc test within treatments; a combination of black bar and white bar, significant differences from each other; gray bar, not significant from other treatments.

たため、底質分析で測定されたクロロフィル *a* 量はおもに底生珪藻のものと推定された。春と秋を通して計 45 種の底生珪藻種が出現し、そのほとんどが羽状珪藻だった。出現個体数の上位 95% までの種をおもな出現種 32 種として Table 4 に示した。秋、春ともに特定の種の優占はみられず、全珪藻個体数に対する割合が一番多い種でも秋で 13.3% (*Amphora* sp.11), 春で 8.7% (*Nitzschia* sp.4) にとどまった。種組成に季節間で異なる傾向がみられたため、季節ごとに試験区間の種組成の違いを多変量解析したところ (Fig. 3a), 両季節で試験区間の差はみられなかった (PERMANOVA: 秋 Pseudo- $F=0.65$, $p=0.832$; 春 Pseudo- $F=0.65$, $p=0.903$)。メイオベントスは出現個体数の 95% 以上を線虫類が占め、ついでハルパクチクス類, 貝形虫類の順となった。線虫

の個体数における試験区と深さの固定効果を LMM で解析すると、試験区の効果はみられなかったが、深さの効果はみられ (LMM: 春 $F=40.09$, $p<0.001$; 秋 $F=71.41$, $p<0.001$), 季節, 試験区に関係なく、つねに表層 0-1 cm 層で密度が高かった (Tukey-Kramer multiple comparison: $p<0.05$, Fig. 2a, 2b)。

マクロベントスのおもな出現種は多毛類と二枚貝であり、秋、春を通して計 33 種が出現した (Table 5)。秋の優占種はヒゲスピオ *Rhynchospio glutaea* (全個体数に占める割合: 42.9%), ツツオオフエリア *Armandia* cf. *amakusaensis* (23.1%), アサリオおよびシオフキ *Mactra veneriformis* の稚貝 (それぞれ 7.0% と 6.5%), ヒガタチロリ *Glycera macintoshi* (5.2%) で、これら 5 種で全個体数の 85% を占めた。春はヒゲスピオ (54.3%), ア

Table 4 List of dominant benthic diatoms with occurrence (Occur.) and proportion (Prop.)

Taxon		Autumn		Spring	
		Occurr.	Prop. (%)	Occurr.	Prop. (%)
<i>Amphora</i>	<i>marina</i>	208	9.0	157	6.8
	<i>copulata</i>	151	6.5	141	6.1
	<i>acutiuscula</i>	122	5.2	179	7.7
	<i>coffaeiformis</i>	66	2.8	82	3.5
	sp. 3	156	6.7	77	3.3
	sp. 6	243	10.5	90	3.9
	sp. 7	247	10.6	41	1.8
	sp. 8	12	0.5	22	1.0
	sp. 9	38	1.6	53	2.3
	sp. 10	69	3.0	169	7.3
	sp. 11	310	13.3	93	4.0
<i>Achnanthes</i>	sp. 1	8	0.3	21	0.9
<i>Actinocyclus</i>	sp. 1	37	1.6	28	1.2
	sp. 2	76	3.3	118	5.1
<i>Catenula</i>	<i>adhaerens</i>	137	5.9	110	4.8
<i>Cocconeis</i>	<i>scutellum</i>	5	0.2	15	0.6
<i>Diploneis</i>	cf. <i>papula</i>	13	0.6	33	1.4
<i>Fallacia</i>	sp. 1	6	0.3	3	0.1
<i>Fragilaria</i>	sp. 1	9	0.4	7	0.3
<i>Navicula</i>	<i>salinicola</i>	21	0.9	116	5.0
	<i>gregaria</i>	20	0.9	22	1.0
	sp. 1	31	1.3	64	2.8
	sp. 4	3	0.1	19	0.8
	sp. 5	11	0.5	11	0.5
	sp. 6	111	4.8	98	4.2
<i>Nitzschia</i>	cf. <i>pellucida</i>	8	0.3	10	0.4
	<i>aurariae</i>	5	0.2	10	0.4
	sp. 2	10	0.4	6	0.3
	sp. 4	153	6.6	200	8.7
	sp. 5	19	0.8	49	2.1
<i>Planotidium</i>	sp. 6	1	0.0	97	4.2
	sp. 1	6	0.3	8	0.3

Occurrence (Occur.) is the number of frustules counted.
Proportion (Prop., %) is the relative density of each taxon.

サリ（稚貝）（27.2%）、ホソミサシバ *Eteone* cf. *longa*（10.8%）の上位3種で全個体の92%となり、秋に比べて特定の種の優占が大きかった。底生微細藻類と同様に季節により出現種の傾向が異なったため、季節ごとの種組成について多変量解析をおこなったが（Fig. 3b）、試験区間の差はみられなかった（PERMANOVA：秋 $\text{Pseudo-}F = 0.84$, $p = 0.576$ ；春； $\text{Pseudo-}F = 1.96$, $p = 0.118$ ）。

考 察

エンクロージャー実験の検証 まずエンクロージャー実験の妥当性のうち、ケージ効果について考察する。本

Fig. 3 Non-metric MDS plots of Bray-Curtis similarities between the treatments (cross marks, control; triangles, *Mercenaria mercenaria* treatment; closed circles, *Ruditapes philippinarum* treatment) for (a) benthic diatom assemblages and (b) macrobenthos assemblages; the results of PERMANOVA are shown by p -value.

研究では、埋在性二枚貝が底質環境や底生生物へ与える影響を明らかにするため、エンクロージャー（アサリ区とホンビノス区）およびエクスクロージャー（排除区）を使った操作実験をおこなった。干潟で行われる操作実験ではケージが使われることが多いが、ケージは実験区周辺の水の流れを弱めるため、実験結果に人為的影響が出る可能性がある。³⁴⁾ Miller and Gaylord³⁵⁾は、ケージによる流れへの影響を最小限にするため側面や天井のメッシュサイズはなるべく大きくし、ケージ内の流れの方向を乱さないようにケージの面積と高さを工夫し、さらにケージ対照区を設置してケージの効果がないことを直接確認することを勧めている。本研究で用いたケージは側面 10 mm、天井 20 mm と、実験に使った二枚貝が通り抜けられない最大のメッシュサイズを採用するとともに、ケージ内のベントスを排除したケージ対照区と、ケージのない裸地でベントスを排除した周辺区を比較することにより、ケージ効果を検証した。その結果、実験終了時にクロロフィル a 量・フェオ色素量を含めた底質環境項目のうち泥温を除いた全てで、ケージ対照区と周辺区間に違いはみられなかったため、本実験ではケージ効果は無視できると考えられた。泥温は、春にはケージのない周辺区よりケージのある3つの区で約 1℃ 高くなる傾向がみられたが、秋には実験区間で差がみられなかった。この季節による違いの理由としてサンプリング時間の違いが考えられる。実験海域では日潮不等であったため、春は潮が引く昼間の干潮時に、秋は夜間の干潮

Table 5 List of macrobenthos with abundance (Abund.) and proportion (Prop.)

	Taxon	Autumn		Spring	
		Abund. (ind./m ²)	Prop. (%)	Abund. (ind./m ²)	Prop. (%)
Polychaete	<i>Eleone</i> cf. <i>longa</i>	62	2.69	1845	10.75
	<i>Eulalia</i> cf. <i>viridis</i>	5	0.21	5	0.03
	<i>Eumida</i> sp.	24	1.03	0	0
	<i>Simplisetia erythraeensis</i>	7	0.31	0	0
	<i>Neanthes succinea</i>	0	0	236	1.37
	<i>Syllis</i> sp.	0	0	2	0.01
	<i>Cirriformia</i> cf. <i>comosa</i>	0	0	152	0.89
	<i>Hesionidae</i> sp.	24	1.03	0	0
	<i>Paraprionospio patiens</i>	0	0	12	0.07
	<i>Prionospio pulchra</i>	21	0.93	5	0.03
	<i>Pseudopolydora</i> cf. <i>kempi</i>	19	0.83	226	1.32
	<i>Rhynchospio glutaea</i>	988	42.87	9314	54.28
	<i>Spio</i> aff. <i>filicornis</i>	21	0.93	43	0.25
	<i>Polydora</i> sp.	0	0	24	0.14
	<i>Capitella capitata</i>	19	0.83	183	1.07
	<i>Heteromastus</i> sp.	17	0.72	107	0.62
	<i>Sigambra hanaokai</i>	12	0.52	0	0
	<i>Scoletoma nipponica</i>	0	0	2	0.01
	<i>Glycera macintoshi</i>	119	5.17	145	0.85
	<i>Nephtys polybranchia</i>	52	2.27	0	0
	<i>Nephtys caeca</i>	0	0	31	0.18
	<i>Armandia</i> cf. <i>amakusaensis</i>	533	23.14	19	0.11
	<i>Arenicola brasiliensis</i>	0	0	5	0.03
	<i>Maldane</i> sp.	0	0	5	0.03
Bivalve	<i>Ruditapes philippinarum</i>	162	7.02	4662	27.17
	<i>Mercenaria mercenaria</i>	57	2.48	40	0.24
	<i>Arcuatula senhousia</i>	0	0	62	0.36
	<i>Mactra veneriformis</i>	150	6.51	5	0.03
	<i>Meretrix lusoria</i>	0	0	5	0.03
	<i>Macoma incongrua</i>	0	0	10	0.06
	<i>Solen strictus</i>	7	0.31	5	0.03
	<i>Scapharca kagoshimensis</i>	5	0.21	0	0
	<i>Phacosoma japonicum</i>	0	0	10	0.06

Abundance (Abund., ind./m²) is the mean density of each taxon.

Proportion (Prop., %) is the relative density of each taxon.

時にサンプリングをおこなった。すなわち、昼間にサンプリングを行った春には、日照によって温められた水がケージ内に留まったため、ケージのない周辺区より泥温が高くなったと推測された。しかし、その泥温差も約 1℃と小さく、底生生物への影響は少ないと考えられた。また、本実験のケージはケージ内の流れを弱める働きが見られたが、その効果は泥温のみに限定されており、他の測定項目に対するケージ効果は無視できると考えられた。

次に実験期間中の二枚貝個体数の減少について検証する。実験終了時にエンクロージャーの中に死んだ個体の殻が 1–2 個体分残っていた実験区があり (Table 2),

投入した二枚貝の死亡に伴う有機物の負荷が操作実験の結果に影響を与えた可能性が考えられる。そこで、対照区を死亡個体数 0 の結果として加え、死亡個体数と酸化還元電位のケージ間の相関を季節および二枚貝の種類の組み合わせ別に解析した。死殻が見つかった 3 つの組み合わせで死亡個体数と酸化還元電位の間に相関は見られず (LM: 秋ホンビノス $r^2 = 0.33$, $p = 0.10$; 秋アサリ $r^2 = 0.12$, $p = 0.36$; 春アサリ $r^2 = 0.02$, $p = 0.69$), また死亡個体が見られたケージにおいてスポット的に酸化還元電位が低くなる箇所もなかったため、死亡個体の実験結果への影響は小さかったと考えられた。一方で、死亡個体が見られなかった春のホンビノス区 3

つのうち2つでは、開始時に17個体収容したにもかかわらず、終了時に生きた個体が5個体しか回収できず、死骸も見あたらなかった。上記のようにエンクロージャーには二枚貝が通り抜けない目合いのメッシュカバーをつけており、ホンビノスガイが魚類や鳥類による食害あるいは潮干狩り客によるいたずらにより消失したとは考えにくかった。エンクロージャーは底質下が20 cmとなるように設定していたが、実験期間中に地盤高が約5 cmほど上下することが観察されており、ケージの洗掘の結果、ホンビノスガイがケージ底部から逃げ出した可能性は否定できない。しかし、一部の個体しか残っていなかった2つの区と全個体残っていた1つの区の間で、底質データの傾向に違いがみられなかったため、ホンビノスガイの密度に関係なくホンビノスガイの効果はあったと判断し、解析には3つのホンビノス区のデータを用いた。

二枚貝が底質に及ぼす影響 実験開始時の底質は、マクロベントスを除去するため、実験区設定時に深さ20 cmまでふるいでふるった。そのため粒度をはじめとする底質環境は、深さに関係なく均一となったはずであるが、実験終了時の底質環境項目には多くの項目で深さによる違いが見られた (Table 3)。具体的には、表層で粒度が細かく、強熱減量・クロロフィル *a* 量・フェオ色素量および線虫の個体数が高かった。これは、実験期間中に、表層で底生微細藻類 (クロロフィル *a* 量・フェオ色素量に相関) の増殖に伴いバイオフィームが形成され、さらにそれらを餌とする線虫が増えたためと考えられる。このような潮間帯底質表層のバイオフィームが、より細かい粒子をその場に捕捉する効果をもつことは多くの研究で報告されているが、^{36,37)} 本研究における実験終了時の底質表層の低い中央粒径値と高い強熱減量も、バイオフィームにより細かい砂粒子やデトリタスが効果的に捕捉されたためと思われる。次に、二枚貝区と対照区の違いを比較すると、春のホンビノス区において違いが検出され、底質下層で粒度が粗く (深さ2-4 cm)、酸化還元電位が高く (深さ5 cm) になったとともに、すべての層でクロロフィル *a* 量、フェオ色素量が増加した。底質のこれらの変化は対照区ではおきていなかったため、ホンビノスガイの生物攪拌の結果と考えられた。ベントスの底質攪拌により底質の混合層でシルト・クレイ成分が抜け、底質が砂質 (non-cohesive) になり浸透性 (penetration) が高くなる現象は、コメツキガニ *Micetyris longicarpus*³⁸⁾ やタマシキゴカイ³⁹⁾ などの活発な底質攪拌者では知られていたが、近年、ホンビノスガイと同じ程度に生物攪拌が小さい *biodiffusor* である埋在性二枚貝のヨーロッパザルガイでも報告されている。⁸⁾ また、蛍光ビーズをトレーサーに使った実験で、ヨーロッパザルガイが粗い粒子を表層の下層の混合層に選択的に留

めることが直接観察されている。⁴⁰⁾ 本実験のホンビノス区でも同じ現象が起こり、下層の中央粒径値が大きくなったと推測される。一方で、埋在性二枚貝の生物攪拌が底質と直上水間の物質のフラックス (下向きの酸素および上向きの栄養塩フラックス) を増大させ、その結果、底質中での微生物・メイオベントスによる有機物の分解や表層での底生微細藻類の生産が増加することが多くの研究で報告されている (総説¹⁰⁾ および原著論文^{2,11,41,42)})。本研究のホンビノス区でも、底質中の酸化還元電位が高くなり、クロロフィル *a* 量、フェオ色素量が増加したことから、ホンビノスガイの攪拌に伴う底質の浸透性の増加および底質-直上水間の物質フラックスの増加が底生微細藻類の増殖を促進した可能性が考えられる。ただし、底質の砂が粗くなれば、生物攪拌がなくても波や潮汐のエネルギーにより間隙水の移動 (advection) が起こり、底質の浸透性が高くなることは知られており、^{43,44)} 本研究でのホンビノス区の高い酸化還元電位すなわち浸透性の上昇はホンビノスガイの生物攪拌の直接的な効果に加え、底質が粗くなったことによる間接的な効果であることも考えられる。

本実験では春と秋の2回、埋在性二枚貝のホンビノスガイとアサリが底質に与える影響を調べたが、春のホンビノス区でのみ生物攪拌の効果が見られ、春のホンビノスガイだけに生物攪拌が活発になる行動があったことが示唆された。*Biodiffusor* である埋在性二枚貝が底質へ影響を与える行動として、摂餌活動に伴う殻の開閉運動 (pedal gape pulse) や潜砂活動などが挙げられる。⁶⁾ 前者は頻度は多いが一回の攪拌の規模は小さく、後者は攪拌の規模は大きいが頻度は少ない。生物攪拌の効果がみられた春のホンビノスガイは実験期間中に速い成長が観察されており (Table 1)、この生物攪拌の有無と成長の有無の一致は、春のホンビノスガイの活発な摂餌行動により底質が攪拌されたと推測できる。また、ホンビノスガイは潜砂したあとも、垂直方向、⁴⁵⁾ 水平方向⁴⁶⁾ に活発な移動行動を取ることが報告されており、この種特有の行動が底質攪拌の効果と関係がある可能性もある。一方で春のアサリは実験開始前の馴致期間中はホンビノスガイに劣らない早い成長がみられたにもかかわらず (未発表)、実験期間中の成長は遅く底質攪拌の効果も見られなかった。春の実験で、この2種に違いが見られた原因として、晩春から夏にかけての濁度の上昇や酸素濃度の低下などの富栄養化した東京湾湾奥部特有の環境が考えられ、ホンビノスガイが富栄養化した環境でも成長が比較的良好との研究報告とも一致する。^{47,48)} また秋にホンビノス区、アサリ区ともに攪拌の効果と成長が見られなかったのは、両種とも産卵期の後で活性が低下したこと、秋の水温低下で餌となる植物プランクトン量が減少したことの結果であると考えられた。

二枚貝が底生生物に及ぼす影響 本研究では、春のホンビノス区で底質の浸透性が高くなり、底生微細藻類の現存量が増加したが、底生珪藻の種組成、メイオベントスの現存量と鉛直分布、およびマクロベントスの現存量と種組成には、試験区間で違いは見られなかった (Table 3b, Fig. 3)。一般に、生物はサイズが小さいほど生活史が短いため、増殖への効果は底生珪藻、メイオベントス、マクロベントスの順で現れやすい。本研究でメイオベントスとマクロベントスの現存量にホンビノスガイの底質攪拌の効果が現れなかったのは、実験期間 (4 および 6 週間) が短かったことが原因である可能性がある。しかし、本研究のおもなメイオベントスであった線虫の単位面積当たりの個体数は 2 週間目には平衡に達していた ($\text{mean} \pm \text{SD}$, ind./5 m⁻²; 2 週目 1540 $\pm$ 510; 4 週目 1300 $\pm$ 240; 6 週目 1710 $\pm$ 520)。また本研究と同じように二枚貝を含めたベントスの活動がメイオベントスへの影響を調べた複数の研究において、実験開始後 2 週間で元どおりのメイオベントス群集が再生されていたことが報告されている。^{49,50)} そのため本研究の実験期間はメイオベントスにとって十分であると考えられる。一方で、実験開始時に人為的に排除・消滅させたマクロベントス群集が完全に再生されるためには半年でも不十分であるという報告がある。^{51,52)} また、Kanaya¹⁴⁾ は、本実験と同じように 3 か月間の野外操作実験を行い、埋性二枚貝がマクロベントスの亜成体や幼生密度に影響することを明らかにしている。本実験では、季節の違いによる影響を明らかにするため、実験期間を 6 週間と短めに設定しており、マクロベントス群集への影響を調べるには短すぎた可能性が考えられる。次に、底生珪藻の現存量以外の底生生物の結果にホンビノスガイの生物攪拌の効果が出なかった要因として、本実験を行った干潟が砂質であったことが考えられる。二枚貝の底質攪拌がベントスへ与える影響を調べた研究において、生物攪拌による深い層での浸透性の改善が線虫の鉛直分布へ及ぼす効果は、浸透性が高い砂質 non-cohesive の底質より、泥質 cohesive の底質でより大きくなることが報告されている。⁴⁹⁾ また、ヨーロッパザルガイの生物攪拌が安定した泥表面に密集するマクロベントスを物理的に排除するのは、泥質の底質に限定される現象であるとの報告もある。¹⁶⁾ 本研究が行われた江戸川放水路と江戸川をつなぐ可動堰は増水時にのみ運用され、通常は泥を含んだ淡水の流入はなく、実験期間中、底質は中央粒径値 200–220 μm 、泥分率 1% 以下の砂質であり、泥質底でおこりやすい生物攪拌のベントスへの効果がみられなかった可能性がある。底生珪藻の種組成は底質の粒度組成により異なることが知られており、^{53,54)} 本研究の調査地江戸川放水路を含む東京湾でも、泥分率が 0–12% の複数の干潟で、泥分率の高い場所で epipelon (滑走型の

珪藻)が多く、低い場所では epipsammon (固着型の珪藻)が優占したことが報告されている。⁵⁵⁾ 本研究では、すべての試験区で泥分率が <1% と低く、またホンビノスガイの底質攪拌が、底生珪藻が存在する表層ではなく下層の粒度組成に効いていたため、底質表層に生息する底生珪藻の種組成に影響を及ぼさなかったと考えられた。

外来性二枚貝が生態系へ与える影響 外来種の環境への影響の評価は、比較する在来種により異なる。例えば、養殖種としてヨーロッパに導入されたアジア原産のアサリの生態系機能の環境への影響を評価する時、近縁種であり生態が似ている在来種 *R. decussatus* と比較すれば、すべての項目で有意な差は見られなかった¹⁷⁾ のに対し、行動が比較的活発な在来種ヨーロッパザルガイと比較すれば、底質粒度の改変の強さで在来種と異なる。⁸⁾ 本研究では、東京湾湾奥の干潟に外来種として移入したホンビノスガイは、在来種アサリと比べると底質の浸透性を高くし、底生微細藻類の現存量を増やすという生態系機能を持っていることが示された。本研究を実施した干潟はかつてアサリが多産した三番瀬の北部に位置しており、現在でもアサリは生息しているものの密度は低く、夏季の貧酸素や河川出水、冬季の洗掘による死亡などの影響により個体群は不安定である。⁵⁶⁾ 本実験期間中にも濁度上昇、貧酸素や高温によると思われる成長の停止が見られた。一方で、ホンビノスガイの本海域での漁獲は順調に伸びており、²²⁾ 本実験でも春に早い成長が観察された。すなわち、上で指摘したホンビノスガイの持つ生態系機能は、今の三番瀬の環境がホンビノスガイに適していることからくる結果であり、かつての環境ならばアサリでも同じような機能が見られた可能性がある。

外来種の評価は評価者の視点や立場により対立することもあり、また環境の違いによって生態系への影響が異なるため、外来種の導入や利用には慎重な判断が必要となる。アジア原産のタイワンシジミ種群は、移入先で旺盛な繁殖力、強力なる過食、biodeposition の機能により在来の二枚貝種の現存量と多様性を減少させ、環境に悪影響を及ぼす外来生物の一種と認識されているが、⁵⁷⁾ 一方でこの種群は埋性二枚貝でもあるため、ポルトガルの Minho estuary では生物攪拌機能がマクロベントスの密度や種多様性を増加させるという報告もあり、¹⁸⁾ このように外来種が有する複数の生態的機能の評価が対立することにより全体的な評価が難しくなる場合がある。また、Herbert et al.⁵⁸⁾ は、ヨーロッパで広く養殖され、さらに養殖場から逃げた個体が自然下での分布を広げている外来種マガキ *Crassostrea gigas* を使って、外来種評価の難しさを論じている。そして、外来種の環境への悪影響を考慮しながら外来種の持続可能な経済利用 (養殖や漁業など) を促進するためには、その外来種が

様々な環境下で持つ生態的影響に関する科学的証拠を揃えたうえで、外来種の利用や導入といった管理を決定することが大切であると指摘している。東京湾のホンビノスガイは外来種ではあるが漁獲による経済的恩恵を地域にもたらしており、また本研究の結果から底質環境や底生生物への悪影響を起こしている可能性は低いことが示唆された。しかし、本研究の結果は湾奥の1つの干潟における操作実験から得られた限定されたものであることも留意しなければいけない。また、東京湾の環境が変じ、かつてのようにアサリ資源が復活した時に、同じろ過食者として餌をめぐる競合種になる可能性もあり、様々な生態的影響の継続的な観察が大切である。さらに、ホンビノスガイの分布がみられない地域への移植を考える場合には、東京湾では見られない希少種への影響などや、一度移植された海産生物の駆除は困難であるという事情も併せて、導入を慎重に判断をすることが求められる。

謝 辞

茨城大学広域水圏環境科学教育研究センターの碓井星二助教および金子誠也博士(現・日本国際湿地保全連合)には同施設の使用に際し便宜を図っていただいた。東京大学大学院農学生命科学研究科佐野光彦元教授には多くの有益な助言をいただいたこと、深く感謝しております。また、東京大学大学院農学生命科学研究科の小室拓央氏、水石さおり氏、青木千尋氏、大貫溪介氏、正木僚氏には、特に調査の面で多くの協力をいただき、深く感謝申し上げます。また、有益なコメントをいただきました、匿名の査読者にも、感謝いたします。

文 献

- 1) Sousa R, Gutierrez JL, Aldridge DC. Non-indigenous invasive bivalves as ecosystem engineers. *Biol. Invasions* 2009; **11**: 2367–2385.
- 2) Norkko J, Shumway SE. Bivalves as bioturbators and bioirrigators. In: Shumway S, editor. *Shellfish Aquac. Environ.* Wiley-Black Well, New York. 2011; 297–317.
- 3) François F, Poggiale JC, Durbec JP, Stora G. A new approach for the modelling of sediment reworking induced by a macrobenthic community. *Acta Biotheor.* 1997: 295–319.
- 4) Kristensen E, Penha-Lopes G, Delefosse M, Valdemarsen T, Quintana C, Banta G. What is bioturbation? The need for a precise definition for fauna in aquatic sciences. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2012; **446**: 285–302.
- 5) Volkenborn N, Hedtkamp SIC, van Beusekom JEE, Reise K. Effects of bioturbation and bioirrigation by lugworms (*Arenicola marina*) on physical and chemical sediment properties and implications for intertidal habitat succession. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2007; **74**: 331–343.
- 6) Woodin SA, Volkenborn N, Pilditch CA, Lohrer AM, Wetthey DS, Hewitt JE, Thrush SF. Same pattern, different mechanism: Locking onto the role of key species in seafloor ecosystem process. *Sci. Rep.* 2016; **6**: 1–11.
- 7) Ciutat A, Widdows J, Readman JW. Influence of cockle *Cerastoderma edule* bioturbation and tidal-current cycles on resuspension of sediment and polycyclic aromatic hydrocarbons. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2006; **328**: 51–64.
- 8) Soissons LM, Gomes da Conceicao T, Bastiaan J, van Dalen J, Ysebaert T, Herman PMJ, Cozzoli F, Bouma TJ. Sandification vs. muddification of tidal flats by benthic organisms: A flume study. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2019; **228**: 106355.
- 9) Sgro L, Mistri M, Widdows J. Impact of the infaunal Manila clam, *Ruditapes philippinarum*, on sediment stability. *Hydrobiologia* 2005; **550**: 175–82.
- 10) Meysman FJR, Middelburg JJ, Heip CHR. Bioturbation: a fresh look at Darwin's last idea. *Trends Ecol. Evol.* 2006; **21**: 688–695.
- 11) Norkko A, Villnas A, Norkko J, Valanko S, Pilditch C. Size matters: implications of the loss of large individuals for ecosystem function. *Sci. Rep.* 2013; **3**: 2646.
- 12) Thrush SF, Hewitt JE, Gibbs M, Lundquist C, Norkko A. Functional role of large organisms in intertidal communities: Community effects and ecosystem function. *Ecosystems* 2006; **9**: 1029–1040.
- 13) Kanaya G, Nobata E, Toya T, Kikuchi E. Effects of different feeding habits of three bivalve species on sediment characteristics and benthic diatom abundance. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2005; **299**: 67–78.
- 14) Kanaya G. Effects of infaunal bivalves on associated macrozoobenthic communities in estuarine soft-bottom habitats: a bivalve addition experiment in a brackish lagoon. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 2014; **457**: 180–189.
- 15) Jones HFE, Pilditch CA, Bruesewitz DA, Lohrer AM. Sedimentary environment influences the effect of an infaunal suspension feeding bivalve on estuarine ecosystem function. *PLoS One* 2011; **6**: e27065.
- 16) Van Colen C, Thrush SF, Vincx M, Ysebaert T. Conditional responses of benthic communities to interference from an intertidal bivalve. *PLoS One* 2013; **8**: 1–8.
- 17) Lopes ML, Rodrigues JP, Crespo D, Dolbeth M, Calado R, Lillebo AI. Functional traits of a native and an invasive clam of the genus (*Ruditapes*) occurring in sympatry in a coastal lagoon. *Sci. Rep.* 2018; **8**: 1–11.
- 18) Novais A, Souza AT, Ilarri M, Pascoal C, Sousa R. Facilitation in the low intertidal: Effects of an invasive species on the structure of an estuarine macrozoobenthic assemblage. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2015; **522**: 157–167.
- 19) 風呂田利夫. 東京湾における外来種の生息状況. *海洋と生物* 2007; **29**: 231–235.
- 20) Murakami-Sugihara N, Furota T, Okamoto K. Genetic structure of the exotic hard clam *Merccenaria mercenaria* in Tokyo Bay, determined using mitochondrial DNA. *Fish. Sci.* 2012; **78**: 569–575.
- 21) 西村和久. 東京湾奥アサリ漁場に生息するホンビノスガイ(移入種)について. *ちりぼたん* 2005; **36**: 63–66.
- 22) 濱崎瑠菜, 工藤貴史. ホンビノスガイ漁業の発展過程から考える東京湾における人と生物と水の関係. *水産振興* 2018; **52**: 1–49.
- 23) Heiri O, Lotter AF, Lemcke G. Loss on ignition as a method for estimating organic and carbonate content in sediments: Reproducibility and comparability of results. *J. Paleolimnol.* 2001; **25**: 101–110.
- 24) Lorenzen CJ. Determination of chlorophyll and pheo-pigments: spectrophotometric equations. *Limnol. Oceanogr.*

- 1967; **12**: 343–346.
- 25) 南雲 保. 簡単に安全な珪藻被殻の洗浄法. *Diatom* 1995; **9**: 88.
 - 26) 植松幸希. 東京湾の砂浜・干潟域における底生珪藻相とその分布規定要因. 博士論文, 東京水産大学, 東京. 2014.
 - 27) Uematsu Y, Aoki S, Okamoto K, Hino A. Benthic diatom ora of intertidal sediment in Tokyo Bay, Japan. *Diatom* 2019; **35**: 64–74.
 - 28) Eleftheriou A, McIntyre A. Methods for the study of marine benthos 3rd ed. Blackwell Science, Oxford. 2005.
 - 29) R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2020.
 - 30) Bates D, Maechler M, Bolker BM, Walker SC. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *J. Stat. Softw.* 2015; **67**: 1–48.
 - 31) Fox J, Weisberg S. An R Companion to Applied Regression, Third edition. Sage, Thousand Oaks CA. 2019.
 - 32) Hothorn T, Bretz F, Westfall P. Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical J.* 2008; **50**: 347–363.
 - 33) Oksanen J, Kindt R, Legendre P, O'Hara B, Simpson G, Solymos P, Stevens M, Wagner H. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5–6. 2019.
 - 34) Reise K. Tidal flat ecology. Springer-Verlag, Berlin. 1985.
 - 35) Miller LP, Gaylord B. Barriers to flow: The effects of experimental cage structures on water velocities in high-energy subtidal and intertidal environments. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 2007; **344**: 215–228.
 - 36) Holland AF, Zingmark RG, Dean JM. Quantitative evidence concerning the stabilization of sediments by marine benthic diatoms. *Mar. Biol.* 1974; **27**: 191–196.
 - 37) Garwood JC, Hill PS, MacIntyre HL, Law BA. Grain sizes retained by diatom biofilms during erosion on tidal flats linked to bed sediment texture. *Cont. Shelf Res.* 2015; **104**: 37–44.
 - 38) Webb AP, Eyre BD. The effect of natural populations of the burrowing and grazing soldier crab (*Mictyris longicarpus*) on sediment irrigation, benthic metabolism and nitrogen fluxes. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 2004; **309**: 1–19.
 - 39) Volkenborn N, Polerecky L, Hedtkamp SIC, van Beusekom JEE, de Beer D. Bioturbation and bioirrigation extend the open exchange regions in permeable sediments. *Limnol. Oceanogr.* 2007; **52**: 1898–1909.
 - 40) Montserrat F, Van Colen C, Provoost P, Milla M, Ponti M, Van den Meersche K, Ysebaert T, Herman PMJ. Sediment segregation by biodiffusing bivalves. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2009; **83**: 379–391.
 - 41) Sandwell DR, Pilditch CA, Lohrer AM. Density dependent effects of an infaunal suspension-feeding bivalve (*Austrovenus stutchburyi*) on sandflat nutrient fluxes and microphytobenthic productivity. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 2009; **373**: 16–25.
 - 42) Murphy AE, Anderson IC, Luckenbach MW. Enhanced nutrient regeneration at commercial hard clam (*Mercenaria mercenaria*) beds and the role of macroalgae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2015; **530**: 135–151.
 - 43) Billerbeck M, Roy H, Bosselmann K, Huettel M. Benthic photosynthesis in submerged Wadden Sea intertidal flats. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2007; **71**: 704–716.
 - 44) Huettel M, Berg P, Kostka JE. Benthic exchange and biogeochemical cycling in permeable sediments. *Ann. Rev. Mar. Sci.* 2014; **6**: 23–51.
 - 45) Roberts D, Rittschof D, Gerhart DJ, Schmidt AR, Hill LG. Vertical migration of the clam *Mercenaria mercenaria* (L.) (Mollusca:Bivalvia): environmental correlates and ecological significance. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 1989; **126**: 271–280.
 - 46) Tettelbach ST, Europe JR, Tettelbach CRH, Havelin J, Rodgers BS, Furman BT, Velasquez M. Hard clam walking: Active horizontal locomotion of adult *Mercenaria mercenaria* at the sediment surface and behavioral suppression after extensive sampling. *PLoS One* 2017; **12**: 1–22.
 - 47) Carmichael RH, Shriver AC, Valiela I. Bivalve response to estuarine eutrophication: the balance between enhanced food supply and habitat alterations. *J. Shellfish Res.* 2012; **31**: 1–11.
 - 48) Wall CC, Gobler CJ, Peterson BJ, Ward JE. Contrasting growth patterns of suspension-feeding molluscs (*Mercenaria mercenaria*, *Crassostrea virginica*, *Argopecten irradians*, and *Crepidula fornicata*) across a eutrophication gradient in the Peconic Estuary, NY, USA. *Estuaries and Coasts* 2013; **36**: 1274–1291.
 - 49) Braeckman U, Colen C Van, Soetaert K, Vincx M, Vanaverbeke J. Contrasting macrobenthic activities differentially affect nematode density and diversity in a shallow subtidal marine sediment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2011; **422**: 179–191.
 - 50) Urban-Malinga B, Zalewski M, Barnes N. Effects of various bivalves on meiobenthic and nematode assemblages in shallow sandy sediments. *Hydrobiologia* 2016; **772**: 131–144.
 - 51) Botter-Carvalho ML, Carvalho PVVC, Santos PJP. Recovery of macrobenthos in defaunated tropical estuarine sediments. *Mar. Pollut. Bull.* 2011; **62**: 1867–1876.
 - 52) Van Colen C, Montserrat F, Vincx M, Herman PMJ, Ysebaert T, Degraer S. Macrobenthic recovery from hypoxia in an estuarine tidal mudflat. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2008; **372**: 31–42.
 - 53) Oh SH, Koh CH. Distribution of diatoms in the surficial sediments of the Mangyung-Dongjin tidal flat, west coast of Korea (Eastern Yellow Sea). *Mar. Biol.* 1995; **122**: 487–496.
 - 54) Du GY, Son M, Yun M, An S, Chung IK. Microphytobenthic biomass and species composition in intertidal flats of the Nakdong River estuary, Korea. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2009; **82**: 663–672.
 - 55) 植松幸希, 青木 茂, 岡本 研, 日野明徳. 東京湾の3干潟における底生珪藻の分布. *Sess. Org.* 2012; **29**: 1–9.
 - 56) TOBA M. Revisiting recent decades of conflicting discussions on the decrease of Asari clam *Ruditapes philippinarum* in Japan: A review. *Nippon Suisan Gakkaishi* 2017; **83**: 914–941.
 - 57) Sousa R, Antunes C, Guilhermino L. Ecology of the invasive Asian clam *Corbicula fluminea* (Muller, 1774) in aquatic ecosystems: an overview. *Ann. Limnol. Int. J. Limnol.* 2008; **44**: 85–94.
 - 58) Herbert RJH, Humphreys J, Davies CJ, Roberts C, Fletcher S, Crowe TP. Ecological impacts of non-native Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) and management measures for protected areas in Europe. *Biodivers. Conserv.* 2016; **25**: 2835–2865.