

熊本県緑川河口干潟におけるホトトギスガイの個体群動態および
その生物活性が干潟の物質循環に及ぼす影響

平成30年(2018年)

熊本県立大学大学院 環境共生学研究科

博士後期課程

竹中 理佐

目次	2
第1章 緒論	
1-1 干潟とそこに生息する生物	4
1-2 干潟の物質循環およびそれに対する二枚貝の役割	5
1-3 干潟に生息するホトトギスガイ	5
1-4 本研究の目的	7
第2章 緑川河口干潟におけるホトトギスガイの二次生産量の特徴	
2-1 はじめに	9
2-2 材料および方法	
2-2-1 調査海域	10
2-2-2 試料の採取	11
2-2-3 試料の処理	11
2-3 結果	
2-3-1 ホトトギスガイ個体群の季節変化	12
2-3-2 環境要因の季節変化	14
2-4 考察	14
2-4-1 基礎生産者に与える影響	15
2-4-2 二次生産量の特徴	15
第3章 泥マットの形成を伴うホトトギスガイの高密度パッチの形成と衰退が砂質干潟の底質環境ならびに 底生生物群集の構造に及ぼす影響	
3-1 はじめに	17
3-2 材料および方法	
3-2-1 調査海域	18
3-3 調査方法	
3-3-1 サンプルング	18
3-3-2 試料の分析	19
3-3-3 データ解析	20
3-4 結果	
3-4-1 底生生物群集の季節変化	21
3-4-2 ホトトギスガイの個体群特性	22
3-4-3 ホトトギスガイによる泥マットの形成と底質環境の変化	22
3-4-4 ホトトギスガイの生物活性によって制御される底質の有機窒素量	26

3-5	考察	27
第4章 二枚貝類を通した河口域における物質循環の特徴		
4-1	はじめに	32
4-2	材料および方法	
4-2-1	調査海域	34
4-2-2	サンプリング	34
4-2-3	試料の分析	34
4-2-4	使用したデータおよびその計算方法	35
4-2-5	二枚貝類の個体群の窒素量, 二次生産量, 摂食量および排泄量の計算方法	35
4-3	結果	
4-3-1	堆積物表層中のChl- <i>a</i> 現存量	36
4-3-2	二枚貝類の密度および平均殻長	38
4-3-3	現存量	39
4-3-4	生産量の特徴	40
4-3-5	二枚貝類の摂食量および排泄量	40
4-3-6	成長期および衰退期の物質収支の特徴	41
4-4	考察	43
第5章 まとめ		
		47
謝辞		
		48
引用文献		
		49

熊本県緑川河口干潟におけるホトトギスガイの個体群動態および
その生物活性が干潟の物質循環に及ぼす影響

第1章 緒論

1-1 干潟とそこに生息する生物

海洋全体でみると河口沿岸域は約10%ほどの面積しか無いが、陸域に密接することで高濃度の栄養塩が供給され、そこでの一次生産量は熱帯雨林における生産量に匹敵する程である (Valiela 1995; Turner & Millward 2002). この中で潮汐による潮位変化に伴い、冠水と干出を繰り返す帯状の地域は潮間帯と呼ばれ、潮間帯の勾配がゆるやかで潮位差が大きく、潮汐毎に干出する平坦な砂地や泥地の場所が干潟 (tidal flat) と呼ばれている (菊池 2003). 干潟は、生態系の物質循環を通じて行なわれる高い環境浄化作用や、水産生物の幼稚仔の生育場、アサリ (*Ruditapes philippinarum* Adams & Reeve)・ハマグリ (*Meretrix lusoria* Röding) などの二枚貝類やアオサ類 (*Ulva* sp.)・オゴノリ [*Gracilaria vermiculophylla* (Ohmi) Papenfuss] などの藻類の食用生物の生産収穫の場、鳥類の餌場および中継所や越冬地として、その重要性が認識されきた (菊池 1993). しかし、産業活動が進むに連れて、著しい変革や埋め立てなどによってその面積は減少していった (菊池 1993; 小松・矢野 2006). 今現在残っている干潟で行う研究は、未だ未解明な部分の多い河口干潟生態系の構造や機能を知ることができる貴重な機会である.

干潟は河川から陸起源の有機物が運ばれ、河口部において海水と混濁し、豊富な栄養塩によって、植物プランクトンおよび底生性の微細藻類 (底生微細藻類) が重要な一次生産者である (Cahoon 1999; MacIntyre et al. 1996; 門谷 2004; Yamaguchi et al. 2004; 山口 2011). それら一次生産者を摂食する代表的な底生生物 (ベントス) として、巻貝や二枚貝類、甲殻類、多毛類などが存在し、それら底生生物を摂食する魚類や鳥類などの高次消費者へつながっていく生態系が成立している. (Fig. 1-1: 桑江ら 2004). 底生生物を摂食様式から大きく分けると、水中に懸濁する有機物 (植物プランクトンや底生微細藻類, 有機物の集合体, バクテリアなど) をろ過して食べる懸濁物食者と、底質の表面や底質中の有機物を摂食する堆積物食者, これら生物を摂食する肉食者に大別される (菊池 2003). このような生物によって、干潟に存在する物質は生食連鎖・腐食連鎖を介して循環している.

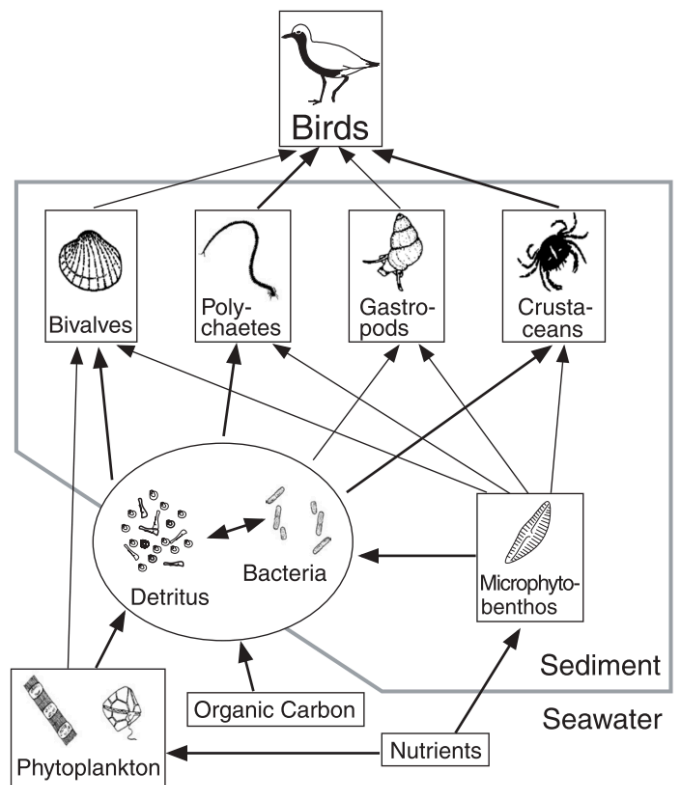


Fig. 1-1. 干潟における食物連鎖 (桑江ら 2004).

1-2 干潟の物質循環およびそれに対する二枚貝の役割

干潟域における物質循環過程として、植物プランクトンや底生微細藻類および海藻類などによる栄養塩の取り込み、懸濁物食者による海水中の懸濁態有機物の除去、最終代謝産物（尿）として無機態物質の供給、未消化排出物（糞や擬糞）として有機態物質供給および海底への堆積（biodeposition）、堆積物食者による沈降有機物の堆積や海水への再懸濁の防止、脱室、漁獲による有機物の取り上げ、鳥類・魚類による外への搬出、有機物の底泥への埋没、潮汐変動による湾外との入れ替えなどが挙げられる（鈴木 2006）。

この中で二枚貝類は、海水中の懸濁態有機物の除去 (Fig. 1-2: Filtration)、最終代謝産物として無機態物質の供給 (Fig. 1-2: Excretion右)、未消化排出物として有機態物質供給 (Fig. 1-2: Egestion・Excretion左) および海底への堆積を主に行っている。このような活動によって、干潟の物質循環を駆動する能力を二枚貝類が持っていることが報告されてきた (e.g., Jordan & Vaniela 1982; 山室 1992; Asmus & Asmus 1991; Nizzori et al. 2006; Dame 2011)。物質循環に影響をおよぼす二枚貝類の特徴としては、他の底生生物より大型で、高密度かつ広域に分布することが条件として挙げられている (Officer et al. 1982)。

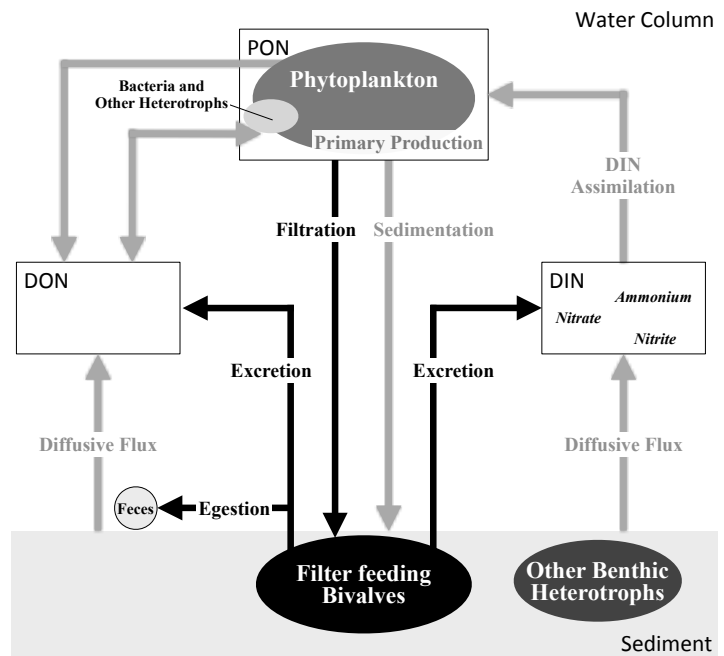


Fig. 1-2. 窒素循環の概略図。黒矢印は二枚貝を通る窒素の流れを示す。PON: 微粒子有機窒素, DIN: 溶存無機態窒素, DON: 溶存有機態窒素。(改変: 山室 1992)。

実際に、二枚貝類と二枚貝類が生息する生態系の物質循環との関係を調査した研究によると、Kuenzler (1961) はアメリカジョージア州の塩性湿地に棲息するイガイ科二枚貝 (mussel) の摂食によって、生態系の回転速度が2.6日速まったと結論した。Cloern (1982) がアメリカのSan Francisco Bayにおいて二枚貝類による植物プランクトンの過剰を求めたところ、湾の容積の1.2~1.8倍になった。このことから、二枚貝類による摂食および無機態物質の排泄行動が、水中の植物プランクトンの生産量を制御することを主張した。Doering et al. (1986) によるメソコスム実験から、二枚貝類の糞や擬糞の排出によって、粒子の堆積速度が約60%速くなった。このように、二枚貝類が高密度で棲息する生態系の物質循環を考える際に、二枚貝類は無視できない存在である。

1-3 干潟に生息するホトトギスガイ

干潟に生息する懸濁物食の二枚貝類の中で、特に高密度で存在することが多い種の1つとして、本研究の対象種であるホトトギスガイ (*Arcuatula senhousia* Benson) が挙げられる。この種は、潮間帯および水深20 mまでの浅い潮下帯の岩礁および砂泥底の干潟の底質表面に生息する二枚貝である (Sousa et al. 2009)。従来の

生息地はシンガポールからシベリアまでの西太平洋側の沿岸域とされてきたが、19世紀頃から生息地の拡大が報告され始め、今ではニュージーランドやオーストラリア、地中海、北アメリカの西岸等まで生息地が拡大してきた (Sousa et al. 2009)。ムール貝のような商業的価値はなく、地中海では侵略的外来種ワースト100の1種として扱われているほど、注目されつつある生物の1つである (Streftaris & Zenetos 2006)。

二枚貝類は自身の体を生息場所に留めるために足糸と呼ばれる糸状の物質を体外に放出する。ホトトギスガイも足糸を体外に分泌し、自身の体の周りに繭のような袋を作る [Fig. 1-3 (a), (b): Morton 1974; 伊藤・梶原 1981b]。個々の足糸袋が融合することで、堆積物表層に連続マットやカーペット、泥マットとよばれる構造物を形成する [Fig. 1-3 (c)~(e): 以後泥マット]。それにホトトギスガイが出した排泄物や擬糞由来の浮泥 (Morton 1974)、泥の粒子などが絡みつくことで泥状のマットとなり、簡単に目視で確認できる形状になる (Crooks 1998)。泥マットは底質表面を覆う形で存在し、底質の物理化学的性質を変える (泥化、嫌気化) ことが知られている (伊藤・梶原 1981a; 堤ら 2000; 2013)。底質を覆い、なおかつ底質中を変える効果を持つため、シオフキガイ [*Mactra quadrangularis (veneriformis)* Reeve] やハマグリ、アサリなど他の二枚貝類の斃死を招いた (倉田・飯村 1954)。

この泥マットの形成によって、ホトトギスガイは高密度で干潟に棲息することができ、最大密度は神奈川県横須賀湾で1 m²あたり約40万個体にまで達したことが報告されている (伊藤・梶原 1981a)。日本は元々のホトトギスガイの生息域内にあり、特に最大密度が1 m²あたり10万個体以上を超えた報告が多い (e.g., 堀ら 2000; Miyawaki & Sekiguchi 2000; 堤ら 2000; 細澤ら 2015; 竹中ら 2016)。日本以外の国でも、1 m²あたり1

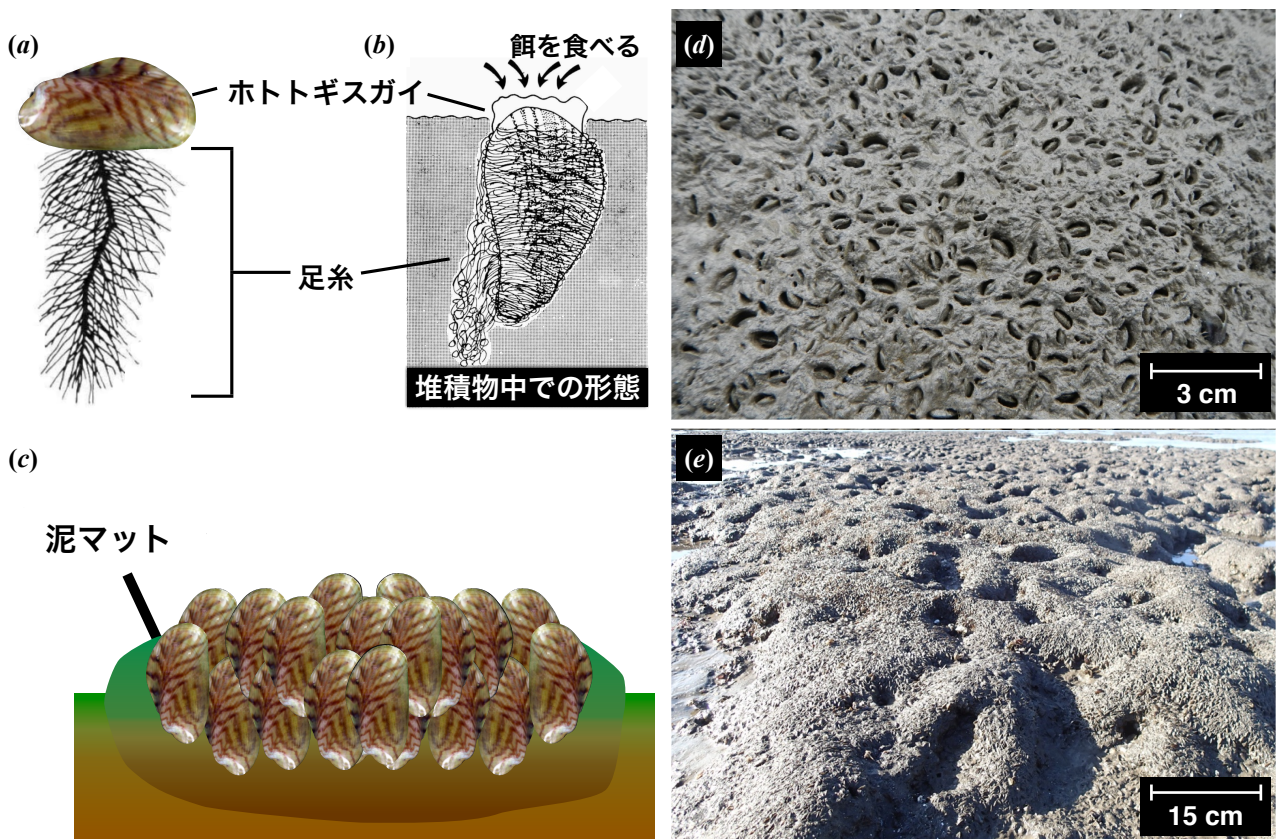


Fig. 1-3. ホトトギスガイおよび泥マットの模式絵および写真。 (a) ホトトギスガイと足糸 (改変: 伊藤・梶原 1981b), (b) 堆積物中での形態 (改変: Morton 1974), (c) 泥マット, (d) 泥マット表面 (緑川河口干潟), (e) 干潟を覆う泥マット (緑川河口干潟)。

万～10万個体の高密度個体群の形成が、アメリカのSan Diego Bay (15,000 ind. m⁻²: Reusch & Willams 1998; 30,500 ind. m⁻²: Willams et al. 2005) や、イタリアのSaca di Goro Lagoon (約30,000 ind. m⁻²: Munari 2008; 12,453 ind. m⁻²: Mistri et al. 2004), Gulf of Olbia (12,642 ind. m⁻²: Munari & Mistri 2007), ニュージーランドのTamaki Estuary (16,000 ind. m⁻²: Creese et al. 1997) などでも報告されてきた。ホトトギスガイの大量繁殖が起こると、食用価値の高い二枚貝類の減少が引き起こされることから、ホトトギスガイの駆除が推奨され、各地で駆除事業が行われてきた (e.g., 宍道湖・中海: 三浦ら 2002; 有明海・八代海: 農林水産省 2014)。

本研究対象地域である緑川が面する九州の西岸に位置する有明海には、全国の干潟の約40% (約20,400 ha) の面積が未だに残っている (堤 2005)。1980年代まで、有明海における漁獲量の大半はアサリやハマグリなどの二枚貝類で占めており、特に熊本県におけるアサリの漁獲量は1977年に約6万トン (全国の漁獲量の約40%) と、日本一の漁獲量を誇っていた (熊本県 2006)。しかし、それをピークに漁獲量は激減し、2000年代になっても数千トン以下の漁獲量に低迷したままである。アサリの減少要因は様々な要因が挙げられており (柿野 2000)、その中の1つに、ホトトギスガイの大量繁殖による海底被覆がある。実際に、緑川河口干潟でも高密度で存在するホトトギスガイが確認されており (e.g., 堤ら 2013)、ホトトギスガイによる底質のヘドロ化を受けて、海底の耕耘が行われた (資源回復・漁場生産力強化事業評価委員会 2011)。その結果、一旦は泥マットが消失しヘドロ化が解消されたが、次の繁殖時期になると再び泥マットが形成された。今後、ホトトギスガイが高密度で生息する地域において、効率的な除去方法を確定する必要がある、そのためにもホトトギスガイの生態学的特徴や生態系への影響を理解することが不可欠である。しかし、ホトトギスガイはその大繁殖に注目されてきたせいも、研究の大部分は在来種を脅かす侵略種としての報告 (e.g., Crooks 1998; Reusch & Willams 1998) や、泥マット形成による底質環境の改変など (e.g., 伊藤・梶原 1981a; Creese et al. 1997; Crooks 1998; 堤ら 2013) が多く、ホトトギスガイの摂食や排泄行動、および作成する泥マットを含めた生態系の物質循環まで考察した既往の研究は極めて少ない。

1-4 本研究の目的

本研究では、熊本県緑川河口干潟域を研究対象地として、そこに生息するホトトギスガイの個体群動態に注目した現場調査を行った。第2章では、2012年4月から2013年7月までにホトトギスガイの生息域およびその周囲域の水質環境 (水温、塩分) の定点観測を行った。ホトトギスガイの密度の季節変化と殻成長に関する調査結果を用いて、本種個体群の二次生産量を推定した。その結果より、二次生産量と水質環境との関係を明らかにし、また、ホトトギスガイの二次生産量を既往の文献と比較することで、その特徴を明らかにし、さらに同海域における植物プランクトンの基礎生産量に関する河口の研究結果と比較することで、ホトトギスガイ個体群が基礎生産者にどのような影響を及ぼすのか、その可能性を考察する。

第3章では、2014年5月から2015年4月にかけて底生生物群集の季節変動ならびにホトトギスガイの個体群動態を調査するとともに、ホトトギスガイによる泥マットの形成とその消失によって生じる干潟の底質環境の変化を追跡した。これらの調査結果をもとに、ホトトギスガイの泥マットの形成を伴う高密度パッチの形成と衰退が、砂質干潟の底質の物理化学的特性ならびに有機物量をどれくらい変動させるのか定量評価し

た。ホトトギスガイ個体群の動態およびそれに応答した泥マット内の有機物の動態から、同所的に生息する二枚貝類との資源競争の可能性を考察する。

第4章では、2015年6月から2017年6月までに合計7回、熊本県水産研究センター、熊本大学くまもと水循環・減災研究教育センター山田勝雅博士と共同で緑川河口域に棲息する二枚貝類および底質環境に関する調査を行った。その調査結果をもとに、緑川河口干潟に棲息する底生生物群集の優占種となることが多いホトトギスガイ、アサリ、ハマグリおよびシオフキガイを代表的な一次消費者とし、各個体群の二次生産量と堆積物中の基礎生産者の現存量を定量した。さらに各二枚貝類の軟体部の窒素量と現場の堆積物中の窒素量を定量し、ホトトギスガイ個体群が卓越しやすい緑川河口干潟域における窒素のマスバランスを評価する。これらの結果より、ホトトギスガイの生物活性が干潟河口域の物質循環に及ぼす影響を考察する。

第2章 緑川河口干潟におけるホトトギスガイの二次生産量の特徴

2-1 はじめに

イガイ科の二枚貝類は、岩礁や砂泥底基質に高密度の個体群を形成する生物であり、高い二次生産量を誇る。例えば、ドイツのWadden Seaにおけるヨーロッパイガイ (*Mytilus edulis* L.) の二次生産量は $207 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ であり (Asmus 1987), モロッコのTemaraにおけるペルナイガイ (*Perna perna* Linnaeus) では $675 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ と極めて高い値が報告されている ($27 \times 10^3 \text{ KJ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$: Shafee 1992; $\text{gC KJ}^{-1} = 0.025$: Brey et al. 2010). このように高い生産性を有することから摂食や排泄を通して生息域の物質循環に大きく影響を及ぼす生態系の重要な構成種として知られている (Asmus & Asmus 1991; Dame et al. 1991; Nizzoli et al. 2006).

本研究で対象とするホトトギスガイは、東アジアが原生地であるが、海路の発達に伴うバラスト水による幼生の輸送などの影響で、今ではヨーロッパや東アメリカの一部の地域にまで生息が拡大している (Sousa

Table 2-1. ホトトギスガイ個体群の最大密度, 最大バイオマス (B_{\max}), 二次生産量 (P), P/B_{\max} .

Location	Density (ind. m^{-2})	Biomass (g C m^{-2})	Production ($\text{g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$)	P/B_{\max}	Reference
Tomoe cove, Japan	1,000*	6.5 ^c	10.5 ^c	1.6	Tanaka & Kikuchi (1978)
Sacca di Goro, Italy	6,719	41.6 ^c	22.4 ^c	0.5	Mistri & Munari (2013)
Southern California Bay, USA	8,600*	23.7 ^c			Crooks (1996)
Lake Nakaumi, Japan	46,712	165 ^a			Yamamuro et al. (2000)
Sacca di Goro, Italy	22,506				Mistri (2004)
Auckland, New Zealand	16,000*				Creese et al. (1997)
Lake Hamana, Japan	10,000*				Kimura & Sekiguchi (2009)
San Diego Bay, USA	15,000	525.6 ^b			Reusch & Williams (1998)
Seto Inland Sea, Japan	14,420	37.5 ^b			Magni et al. (2000)
Ise Bay, Japan	4,630				Nanbu et al. (2006)
Ariake Bay, Japan	60,017	3.3 ^a			Tsutsumi et al. (2000)
Ariake Bay, Japan	16,570	164.1 ^a			Tsutsumi et al. (2013)
Mission Bay, USA	5,000*				Kushner (2005)
Yokosuka Bay, Japan	400,000*	99 ^a			Ito & Kajihara (1981a)
Mean	44,798	118.5			

Using weight-to-weight and energy-to-weight ratio conversion factors: (a) $\text{gC/gWW} = 0.033$ (this study), (b) $\text{gC/gDW} = 0.438$ (this study), (c) $\text{gC/gAFDW} = 0.475$ (c.f., Brey et al. 2010). *: determined from figure of literature.

et al. 2009). 特に地中海において、ホトトギスガイは侵略的外来種ワースト100の1種として扱われている (Streftaris & Zenetos 2006). 既往の文献をまとめたところ、ホトトギスガイの平均的な密度は約45,000 ind. m⁻²に達し、最高密度が400,000 ind. m⁻²に達するほどの個体群を形成することが示された (Table 2-1). 着底初期に、ホトトギスガイは自身の殻を覆う様に足糸を出して干潟の堆積物表層に定着し、足糸を絡み合わせてカーペットの様な構造物 (以後泥マット) を形成する (Morton 1974; Crooks 1996). 泥マットの形成によって生息地の形状が変わることで、定性的ではあるが他の底生生物の密度が増加する例が示されている (Crooks 1998; Mistri 2004). その一方で、泥マットの内部の基質が泥状になり、堆積物中の全硫化物含有率を上昇させることで、他の底生生物に対して悪影響を及ぼす可能性も指摘されている (伊藤・梶原 1981a; 堤ら 2013). このように、高密度な個体群を形成し、基質の性質を大きく改変することから、ホトトギスガイについても他の二枚貝類と同様に、生息場所の物質循環に影響を及ぼすことが知られている (Magni et al. 2000; Yamamuro et al. 2000; Mistri & Munari 2013). しかしホトトギスガイは、一部の地域で侵略種として注目されるようになってきたにも関わらず (e.g., Crooks 1996; Creese et al. 1997; Williams et al. 2005), 基礎的な情報である二次生産量に関する報告は2例に限られる. さらにその既往の二次生産量が記載されている文献中でのホトトギスガイ個体群の最高密度は1,000 ind. m⁻² (Tanaka & Kikuchi 1978), および6,720 ind. m⁻² (Mistri & Munari 2013) と比較的低いことから、平均的な密度のホトトギスガイ個体群による二次生産量は未だ報告されていない.

本研究の調査域である緑川河口干潟域において、2012年4月から2013年7月までにホトトギスガイおよびホトトギスガイが生息する周囲の水質環境の定量調査を行った. まず、ホトトギスガイの密度と殻成長をもとに二次生産量を推定した. 次に、水質の環境要因として、水温と塩分を測定した. 以上の結果より、本研究では、緑川河口干潟域におけるホトトギスガイの二次生産量を既往の文献と比較することで、その特徴を明らかにする. さらに同海域における既往の植物プランクトンの基礎生産量と比較することで、ホトトギスガイ個体群が基礎生産者にどのような影響を及ぼすのか、その可能性を考察する.

2-2 材料および方法

2-2-1 調査海域

本研究は、熊本県熊本市の緑川河口の干潟域において行った. 緑川は流域面積1,100 km², 流路延長76 kmの一級河川であり、河口は有明海の東岸に面している. 調査期間を通して、緑川に最も近い潮位観測所における潮汐の干満差は60~

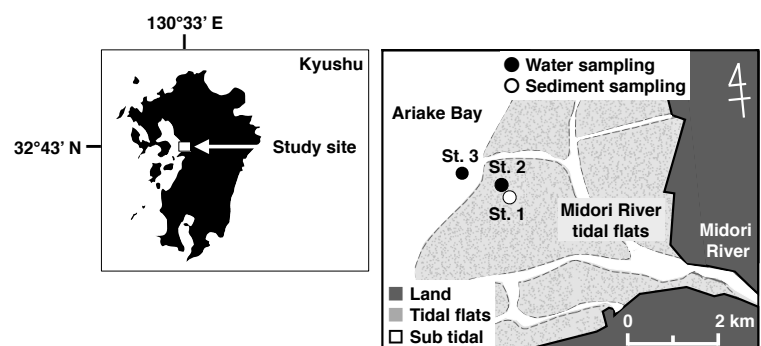


Fig. 2-1. 緑川河口域におけるサンプリング地点. 黒色箇所, 灰色箇所, 白色箇所はそれぞれ陸地, 河口干潟, 潮下帯を示す.

480 cmであった (気象庁 2018). 緑川の河口干潟は沖出し最大幅が約4.5 km, 面積が約2,200 haに及ぶ. この干潟上に調査定点 (St. 1) を設け、底生生物の定量調査を行った. また、St. 1から沖側へ約200 m離れた定点 St. 2を設置し、さらに1 km沖側に定点 St. 3を設け、それぞれ下げ潮時と上げ潮時に水質調査を行った (Fig. 2-1). St. 1とSt. 2の標高はほぼ等しく、St. 3はSt. 1, 2と比較して標高が約1 m低かった.

2-2-2 試料の採取

2012年4月から2013年7月にかけて合計18回の調査を行い、St. 1ではホトトギスガイの定量調査を行い、St. 2と3では水質調査を行った。

ホトトギスガイの定量用サンプルについて、2012年4月～8月と2013年6月～7月には方型コアサンプラー(10×10×5 cm)を用い、それ以外の時期(2012年10月～2013年4月)においては、ホトトギスガイの密度が極めて高いことから、プラスチックシリンジ(直径29 mm)を用いて、深さ約5 cmまでの底質を3～5回ずつ採取した。事前の検討により、採取方法の違いによる有意な密度差は検出されなかった(P=0.1631, ANOVA)。採取した底質をそれぞれ1 mm目の篩を用いてふるった後、残渣物をサンプルとして1袋ずつ入れて持ち帰った。ホトトギスガイの殻長と軟体部間の乾燥重量との関係式を作成するために、2013年6月～12月までに毎月20個体前後(合計159個体)を採取し持ち帰った。さらに、ホトトギスガイの軟体部の炭素含有量を測定するための生体試料も毎月数個体を採取した。

水質調査はSt. 2(下げ潮時)およびSt. 3(上げ潮時)において、船上から多項目水質計(YSI, Model 6600)を海水中に降ろして、表層から0.5 m間隔で水温および塩分を測定した。

2-2-3 試料の処理

ホトトギスガイの定量サンプルは、ローズベンガルを溶かしたホルマリン溶液を加え、最終濃度が10%になるように固定した後、再度1 mm目の篩を用いてふるいながら水洗いした。篩上の残渣物から生物を選り出し、実体顕微鏡下で計数し、殻付き湿重量の計量を行った。ホトトギスガイの標本については、殻長1 mm以上の個体のみをデジタルノギスを用いて0.01 mmまで殻長を計測した。

ホトトギスガイの殻長と軟体部の乾燥重量との関係式作成用サンプルについては、濾過海水中で一晩放置し、消化管の内容物を排泄させた。その後、個体の殻長を計り、殻以外の軟体部をアルミカップに取り、55°Cの恒温乾燥機で24時間以上乾燥させ、乾燥重量を測定した。殻長と軟体部の乾燥重量の関係式は以下の通りになった。

$$DW = 3.375 \times 10^{-6} SL^{3.269}, n=159 \text{ ----- (2-1)}$$

ここで、*DW*: ホトトギスガイ個体の軟体部の乾燥重量(g), *SL*: ホトトギスガイの平均殻長(mm)を表す。

ホトトギスガイ軟体部の炭素含有量を測定するためのサンプルについても同様に、濾過海水中で一晩放置し、消化管の内容物を排出させた。その後、ホトトギスガイの軟体部のみをマイクロチューブに分取し、凍結乾燥した後に粉碎し、元素分析計(ThermoQuest, NC2500)を用いて炭素含有量を測定した。炭素含有量からホトトギスガイの軟体部乾燥重量あたりの炭素含有率を算出した。

ホトトギスガイの二次生産量を推定するために、各調査日における殻長サイズからコホートの平均殻長を求め、式(2-1)にその時の平均殻長を代入することでコホートの平均的な軟体部の乾燥重量を算出した。さらに、軟体部の乾燥重量にホトトギスガイの軟体部乾燥重量あたりの炭素含有率(43.8%)を乗じ、個体あたりの炭素重量(g C ind.⁻¹)を算出した。一日あたりのホトトギスガイ個体群の二次生産量は成長量逐次計算法を用いた(c.f., 玉井 1988a; b)。

$$P_{t+1} = \frac{D_t + D_{t+1}}{2} \times (B_{t+1} - B_t) / (Date_{t+1} - Date_t) \quad \text{----- (2-2)}$$

ここで、 P : ホトトギスガイ個体群の一日における二次生産量 ($\text{g C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$), B : 個体あたりの炭素重量 (g C ind^{-1}), t : 調査回数, $Date$: 調査日, D : 密度 (ind. m^{-2}) を表す. 本研究では個体群の回転率を評価するために, 年間二次生産量 P を年間の最大生物量 B_{max} で除した P/B_{max} (玉井 1989) を算出した.

2-3 結果

2-3-1 ホトトギスガイ個体群の季節変化

Fig. 2-2には, ホトトギスガイの (a) 密度と (b) 殻付きの生物量を示す. ホトトギスガイの密度は調査を開始した2012年4月から7月まで0個体であったが, 8月3日には $80 \pm 12 \text{ ind. m}^{-2}$ (平均値 \pm 標準偏差) となり, 8月31日には $106,880 \pm 12,948 \text{ ind. m}^{-2}$ まで急速に上昇した. その後, 密度は徐々に低下し, 2013年7月23日には $13,150 \pm 196 \text{ ind. m}^{-2}$ に至った. 殻付きの生物量も, 密度が上昇した2012年8月の $0.1 \pm 0.04 \text{ g wet weight m}^{-2}$ (gWW m^{-2} , 平均値 \pm 標準偏差) から同年10月の $3,603 \pm 196.4 \text{ gWW m}^{-2}$ に急激に上昇した. 冬の間 (2012年10月~2013年1月) は減少傾向を示し, 2013年1月30日にかけて $2,421 \pm 205.5 \text{ gWW m}^{-2}$ まで減少したものの, 春期には再び増加し, 2013年4月27日には調査期間の最高値である $4,983 \pm 257.1 \text{ gWW m}^{-2}$ に達した.

Fig. 2-3には, 各調査日におけるホトトギスガイの殻長頻度分布図を示したところ, 今回調査

したホトトギスガイ個体群の殻長組成は単峰形であることが示された. Fig. 2-4にはホトトギスガイの平均殻長の季節変動を示す. 本研究におけるホトトギスガイ個体群は, 約1年で平均殻長が $15.4 \pm 1.7 \text{ mm}$ (平均値 \pm 標準偏差) まで成長した. 2012年の夏から秋 (8~10月) にかけては約1ヶ月間あたりおよそ3 mm成長しており, 秋から冬 (2012年10月~2013年2月) にかけては平均殻長が7~8 mmの範囲内を推移しており, 成長の停滞が見られた. 2013年2月以降の春から夏にかけては1ヶ月あたり約1 mmの成長が見られた.

Fig. 2-5には, ホトトギスガイの二次生産量の季節変動を示す. 最も高い二次生産量 ($2.4 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) を記録した期間は, 密度が急激に上昇した2012年8月31日から10月2日までの約1ヶ月間であり, この期間の積算値は 75.5 g C m^{-2} に達し, 1年間 ($308.6 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$) の約24%を占めた. 2012年12月11日から2013年1月30日ま

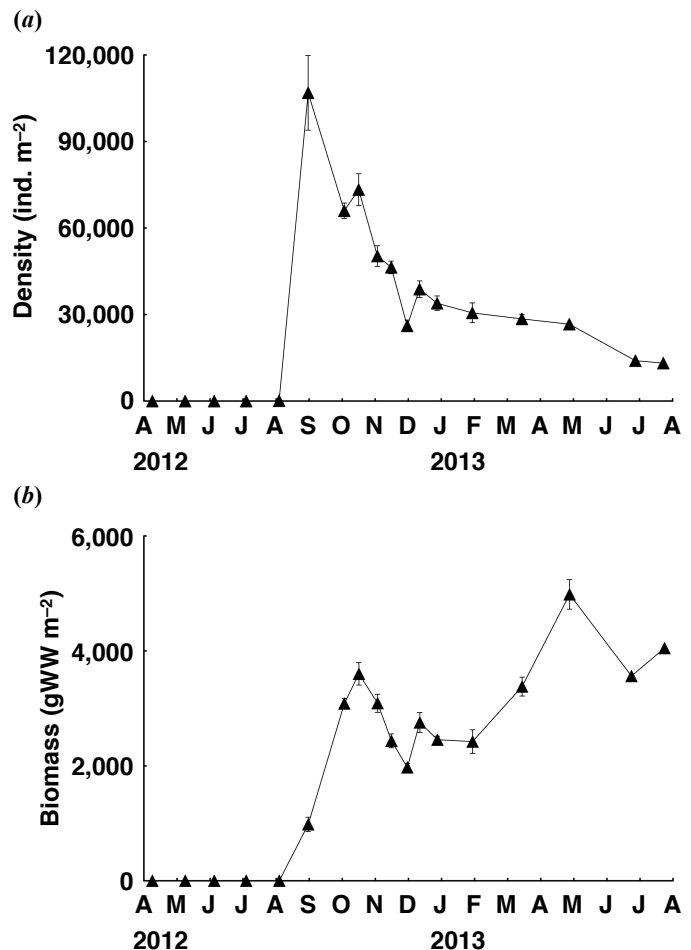


Fig. 2-2. ホトトギスガイ個体群の (a) 密度, (b) バイオマスの季節変化.

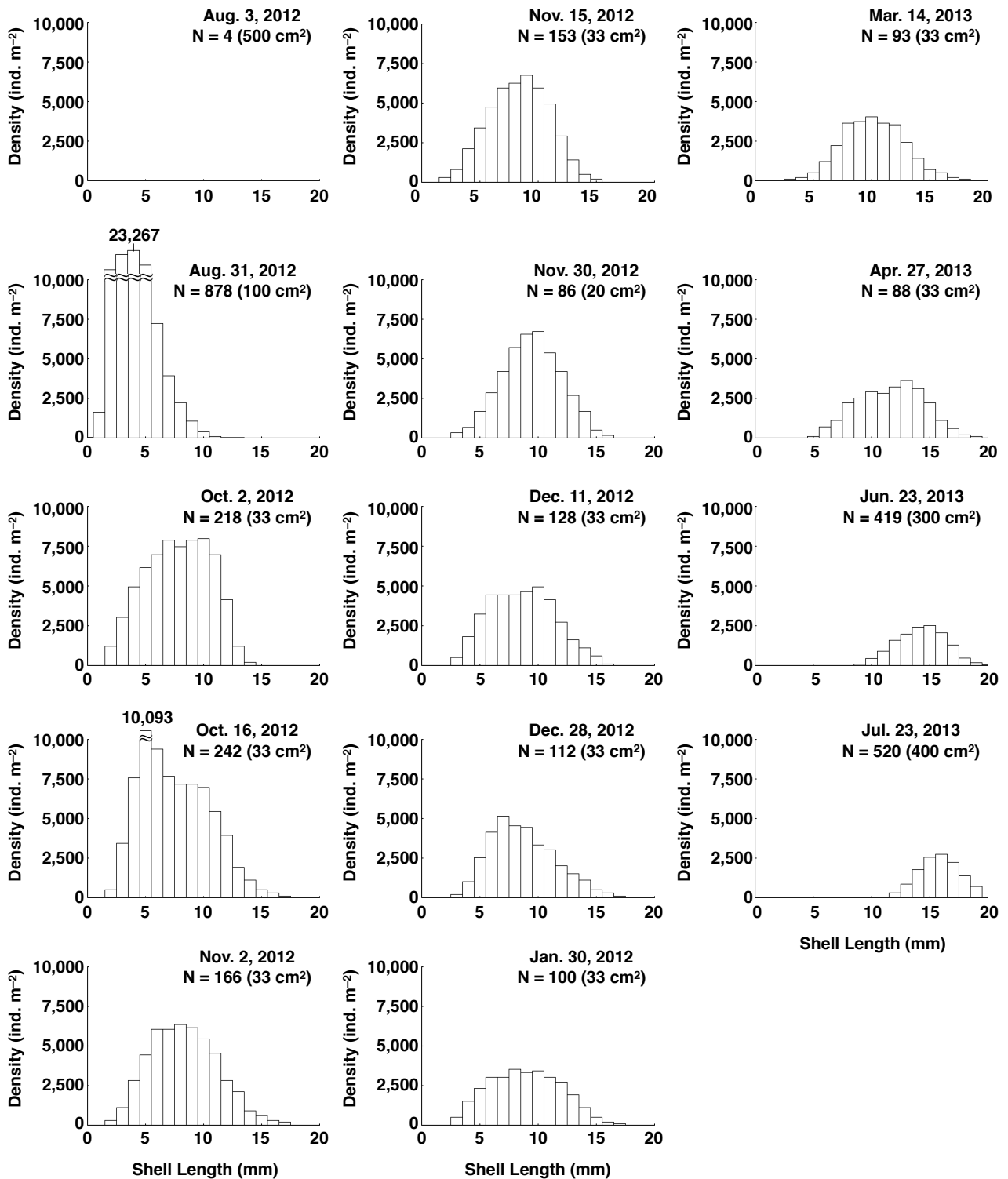


Fig. 2-3. ホトトギスガイ個体群のコホートの殻長頻度分布図。

での殻成長が低下した期間における二次生産量は $0.3 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ を常に下回っていた。その後、二次生産量は徐々に上昇した。2013年3月14日から4月27日までの春期と2013年6月23日から7月23日までの夏期における二次生産量は、約 $1.6 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ に達し、1年間の約23%ならびに15%を占めた。1年間の二次生産量 ($308.6 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$) と最大の生物量を記録した2013年4月27日における炭素ベースの生物量 (384.7 g C m^{-2} ; $\text{gC gWW}^{-1} = 0.077$; Brey et al. 2010) から、本研究におけるホトトギスガイ個体群の回転率を示す P/B_{\max} は0.8となった。

2-3-2 環境要因の季節変化

Fig. 2-6 (a) には、ホトトギスガイの出現以降の期間におけるSt. 2 (下げ潮時) とSt. 3 (上げ潮時) において観測された表層から海底までの平均水温, Fig. 2-6 (b) には平均塩分を示す。水温は2012年8月3日の段階で $26.0 \pm 0.1^\circ\text{C}$ (平均値 \pm 標準偏差) を示したが, 2012年11月2日に $18.0 \pm 1.6^\circ\text{C}$ まで低下した。その後も低下し続け, 2013年1月30日に $9.8 \pm 0.3^\circ\text{C}$ になった。徐々に春期になるにつれて水温も上昇し, 2013年7月23日の水温は 29.7°C まで上昇した。塩分は目立った変動を示さず, 最大値は2013年1月30日の 30.0 ± 1.8 (平均値 \pm 標準偏差), 最小値は2013年10月15日の 20.8 ± 0.1 だった。

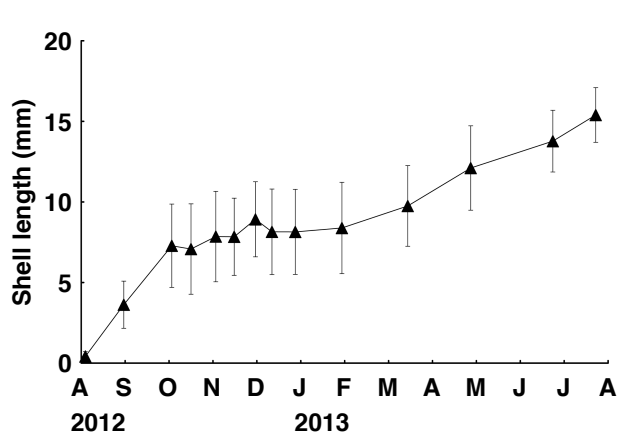


Fig. 2-4. ホトトギスガイ個体群のコホートの平均殻長の季節変化。

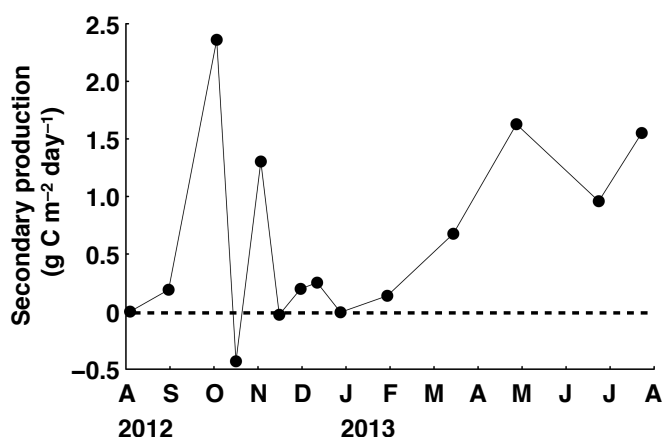
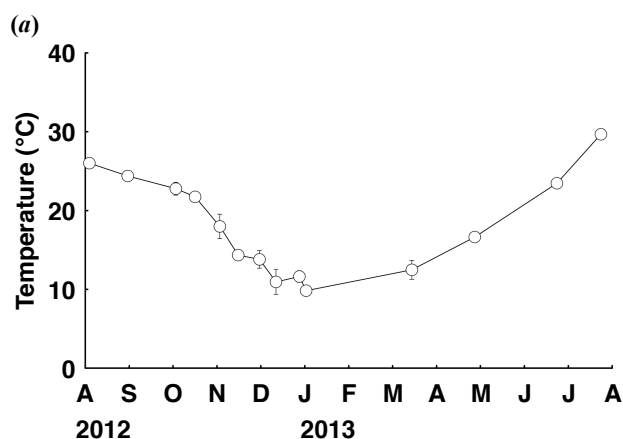


Fig. 2-5. ホトトギスガイ個体群の一日あたりの二次生産量の季節変動。

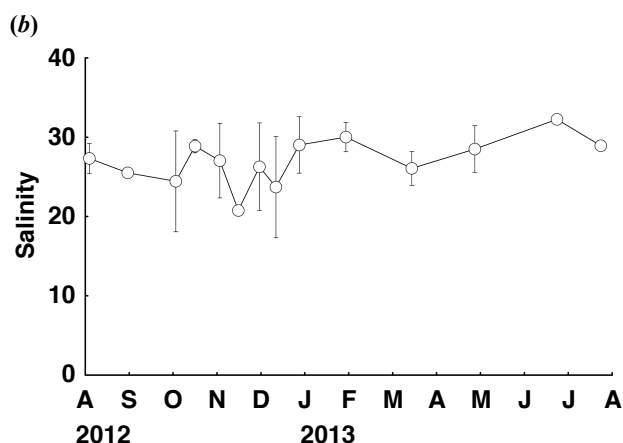


Fig. 2-6. 水柱における (a) 水温と (b) 塩分の季節変化。

2-4 考察

緑川が面する有明海において確認されたホトトギスガイのプランクトン幼生のピークは, 春から初夏と秋から初冬にかけての2回であり (Ishii et al. 2001), ホトトギスガイの新規加入時期は8月頃となることが報告されている (堤ら 2000; Ishii et al. 2001; 山崎ら 2007)。このことから, 本研究の8月における密度の上昇は, 新規加入した単一コホートによるものであると考えられる。緑川河口干潟における底生生物の季節変動として, 春から秋に二枚貝類の新規着底による密度の上昇, 冬場に低下する傾向が報告されてきた (e.g.,

堤ら 2000; 2002). 本研究でも同様に、夏場に新規着底による密度の上昇と、冬場に成長の鈍化が見られた。Craeymeersch et al. (1986) はオランダで2ヶ月ごとにヨーロッパイガイの二次生産量を一年間求めたところ、春から初冬までの間は正の生産量を示したが、冬期から初春までの時期には負の二次生産量となった。本研究も、ホトトギスガイ個体群が確認された晩夏から秋期にかけて、および晩冬から夏期にかけての時期に二次生産量の増加が見られ (Fig. 2-5), 反対に、晩秋から初春にかけての水温が低い時期における二次生産量は低い傾向を示し、ヨーロッパイガイと同様の傾向であった。

2-4-1 基礎生産者に与える影響

アメリカのHudson Riverにおけるカワホトトギスガイ (*Dreissena polymorpha* Pallas) の報告によると、カワホトトギスガイが植物プランクトンを摂食することで水柱のChlorophyll-*a* (Chl-*a*) 量を減少させることが示されている (Caraco et al. 1997). 結果としてカワホトトギスガイの侵入前後で植物プランクトンへの摂食圧が10倍増加し、現場のエネルギーフローを変えるほどの影響力を持つことが報告されている (Caraco et al. 1997). 本調査域が面する有明海において、高濃度のChl-*a*パッチを形成していた時 (約55.6 mg Chl-*a* m⁻³) の植物プランクトンによる一次生産量は、最大5 g C m⁻³ d⁻¹に達することが報告されている (Tripathy et al. 2010). このような高濃度のChl-*a*パッチがあり、河口干潟の平均水深を1 mとした場合の一次生産量は、5.0 g C m⁻² d⁻¹となる。この値を本研究のホトトギスガイの二次生産量の最高値 (2.4 g C m⁻² d⁻¹) と比較すると、ホトトギスガイの二次生産量は有明海の潜在的な一次生産量の約5割に相当することとなる。

軟体部の生産に加えて、ホトトギスガイは着底し、成長と同時に泥マットを形成し始める。泥マットの形成過程において、1個体ずつが体を覆う様に足糸を出して、繭の様な構造物を作る (Morton 1974; Crooks 1996). また足糸が個体間を結びつける結果、ホトトギスガイ個体群が泥マットを形成し (Crooks 1996), 基質を物理的に安定化させると考えられる。足糸に関して、イガイ科のスジヒバリガイ [*Geukensia demissa* Dillwyn (*Modiolus demissus* Dillwyn)] についての報告では、足糸の生産にかけるエネルギー量 (1.8 kg-cal m⁻² yr⁻¹) が、軟体部の生産に必要なエネルギー量 (3.7 kg-cal m⁻² yr⁻¹) の約半分程度であることが報告されている (Kuenzler 1961). このことを踏まえると、本研究においても着底初期のホトトギスガイは、軟体部の生産に加えて足糸の形成にもコストをかけていると考えられる。よって、ホトトギスガイは着底してから約1ヶ月間の間、軟体部の二次生産量のみで見積もる場合よりも、基礎生産者に対して高い摂食圧を示すと考えられる。以上のことを踏まえると本研究の結果は、高密度で生息するホトトギスガイ個体群が生息域の基礎生産者および物質循環に対して、無視できないほどの影響を及ぼす可能性を示している。Hudson Riverにおけるカワホトトギスガイのような現場のエネルギーフローに与える影響を把握するためには、緑川河口干潟全域におけるホトトギスガイ個体群の密度や生産量などについて、今後の詳細な定量調査が必要不可欠である。

2-4-2 二次生産量の特徴

本研究で得られたホトトギスガイの年間二次生産量 (308.6 g C m⁻² yr⁻¹) は既往のホトトギスガイの二次生産量に対して、イタリアのSacca di Goro Lagoonにおける22.4 g C m⁻² yr⁻¹の14倍および熊本の天草における

10.5 g C m⁻² yr⁻¹の29倍と高い値である (Tanaka & Kikuchi 1978; Mistri & Munari 2013). 既往の研究におけるホトトギスガイ個体群の回転率を示すP/B_{max}は0.5および1.6であり, 本研究の0.8と同程度であった. また, 本研究の結果を既往の他のイガイ科二枚貝類の二次生産量と比較すると, 本研究の結果は中程度の生産量であることが分かる (Table 2-2). 最も高い二次生産量を示した*Perna*属の成貝の最大殻長は, 60 mm前後にまで達することがある (Shafee 1992). この種は殻長サイズが大きいことから, 二次生産量も670 g C m⁻² yr⁻¹以上にも達する. 一方, ホトトギスガイは日和見種的な特徴をもつことから (Crooks 1996), 成貝でも殻長は最大約35 mm程度にとどまる (Crooks 1996). また, これら*Perna*属の調査地であるモロッコやメキシコ湾は本調査域よりも温暖な気候帯である (Hicks et al. 2001; Shafee 1992). 二枚貝類の二次生産量は水温に依存することを踏まえると (Dame 2011), 本調査域が温帯域であったことと, ホトトギスガイの殻長が他のイガイ科二枚貝より比較的小さいことから, 本研究で得られた二次生産量は他のイガイ科二枚貝と比較しても中程度に収まったと考えられる.

Table 2-2. イガイ科二枚貝の最大バイオマスと二次生産量, およびP/B_{max}.

Species	Biomass (g C m ⁻²)	Production (g C m ⁻² yr ⁻¹)	P/B _{max}	Location	Reference
<i>Perna perna</i>	394 ^c	675 ^c	1.7	Temara, Morocco	Shafee (1992)
<i>Perna perna</i>	925 ^b	670 ^b	0.7	Gulf of Mexico, USA	Hicks et al. (2001)
<i>Arcuatula senhousia</i>	385 ^a	309	0.8	Ariake Bay, Japan	This study
<i>Mytilus edulis</i>	573 ^b	207 ^b	0.4	Wadden Sea, Garman	Asmus (1987)
<i>Mytilus edulis</i>	147 ^b	74 ^b	0.5	Eastern Scheldt, Netherlands	Craeymeersch et al. (1986)
<i>Mytilus spp.</i>	412 ^a	71 ^a	0.2	St. Lawrence estuary, Canada	Cusson & Bourget (2005)
<i>Arcuatula senhousia</i>	42 ^b	22.4 ^b	0.5	Sacca di Goro, Italy	Mistri & Munari (2013)
<i>Arcuatula senhousia</i>	6.5 ^b	10.5 ^b	1.6	Tomoe cove, Japan	Tanaka & Kikuchi (1978)

Using weight-to-weight and energy-to-weight ratio conversion factors : (a) gC/gWW = 0.077, (b) gC/gAFDW = 0.475, (c) gC/KJ = 0.025. (c.f., Brey et al. 2010)

第3章 泥マットの形成を伴うホトトギスガイの高密度パッチの形成と衰退が砂質干潟の底質環境ならびに底生生物群集の構造に及ぼす影響

3-1 はじめに

沿岸域の底生生物群集で卓越し、高密度な個体群を形成する懸濁物食二枚貝類は、その摂食活動を通して、しばしばその海域において物質循環を制御する重要な生物の1つである。これらの生物は、水柱中の植物プランクトンや底質の表面で繁殖する底生微細藻類などの一次生産者の光合成によって生成された有機物を大量にろ過して取り込み、水中には無機栄養塩類を回帰させ、海底には未消化有機物を含む糞便を排泄して粒状有機物を堆積させる。例えば、Jordan & Valiela (1982) は塩性湿地生態系における窒素フラックを計算したところ、塩性湿地に生息するスジヒバリガイ個体群が濾過する粒状態窒素量は、塩性湿地から海へ潮汐交換によって流出する窒素量の約1.8倍に達し、そのろ過した窒素量の約半分が塩性湿地生態系内に排泄されることを示した。Yamaguchi et al. (2004) は、干潟の中部～下部の砂底に高密度に生息する懸濁物食二枚貝類 [e.g., アサリ (最大1,860 ind. m⁻²), シオフキガイ (最大700 ind. m⁻²)] などが、その生息場所の周辺で増殖する底生微細藻類に加えて、干潟上部の泥底で大量に増殖した底生微細藻類が、引き潮時の速い潮流によって再懸濁して干潟の沖合方向に輸送されるものを吸い込み大量の二次生産量を実現していることを示した。

本研究では、このような沿岸域に高密度に生息し、その生息活性が生息域における物質循環にも大きな影響を及ぼしうる懸濁物食二枚貝類の中で、イガイ科の二枚貝類の摂食活動に注目する。このイガイ科の二枚貝類は、沿岸域の様々な環境特性を有する場所において、しばしば高密度な個体群を形成することが知られている。[e.g., 岩礁潮間帯: *Brachidontes pharaonis* P. Fischer 16,550 ind. m⁻² (Bonnici et al. 2012); 亜潮間帯の縁: イガイ属種 (*Mytilus* spp.) 23,932 ind. m⁻², 5,939 g wet weight m⁻² (gWW m⁻²: Cusson & Bourget 2005); 潮下帯: ムラサキイガイ (*M. galloprovincialis* Lamarck) 1,945 ind. m⁻² (Ceccherelli & Rossi 1984); 汽水湖: ホトトギスガイ 12,453 ind. m⁻² (Mistri et al. 2004); 干潟: ヨーロッパイガイ 1,631 ind. m⁻², 1,208 gAFDW m⁻² (Asmus 1987); ホトトギスガイ 106,880 ind. m⁻², 4,983 gWW m⁻² (竹中ら 2016)]. いずれの場合も、各個体が足糸を分泌して隣の個体同士で絡ませることで高密度のパッチを形成し、その集団による水中の懸濁粒子のろ過活動を通して、海底の堆積物中への懸濁微粒子の堆積を促進する (Morton 1974; Creese et al. 1997)。特に、砂泥底に生息するホトトギスガイでは、しばしば厚い泥マットを形成して生息域の基質の物理化学的環境を大きく変化させ、底生生態系を著しく改変することが知られている (cf. 堤ら 2013)。

ホトトギスガイは日本の沿岸に生息する日本固有種であるが、近年、ヨーロッパや北米、オーストラリア、ニュージーランドなどに移入し、沿岸の底生生態系を攪乱する侵略的な外来種として注目されている (Sousa et al. 2009)。分厚く形成された泥マットの中で、その泥分の高い環境に適応できる底生生物には、生息を容易にする正の効果をもたらす (Mistri et al. 2004)。Crooks (1998) は、エビ類、甲殻類、巻貝類、多毛類などの底生生物の棲息量が、本種の泥マットの中で増加したことを報告した。一方、Creese et al. (1997) では、この泥マットの内部の底生生物の個体数は、外部と比較して著しく少ないことを報告した。ホトトギスガイが大量に増加した時には、懸濁物食二枚貝類 [アラヌノメカノコアサリ (*Chione undatella* G.B.

Sowerby), カシウカノコアサリ (*Chionista fluctifraga* G.B. Sowerby)] の成長や生存に悪影響が及んだことも報告された (Crooks 2001). 堤ら (2013) は, 夏季に泥マット内が極度に嫌気化することにより, それまでは泥マットの中に共存していた砂質干潟の底生生物群集の他の優占種であるアサリ, シオフキガイなどの懸濁物食二枚貝類の生存が生理的に困難となることを報告している. このように, ホトトギスガイの泥マットの形成を伴う高密度パッチの形成は, その沿岸生態系において生物多様性の発展に寄与するのか, それとも侵略的な底生生態系の攪乱要因となるのかについて, 今なお議論が続いている.

この研究では西日本, 九州の有明海に面する砂質干潟の1つである熊本県の緑川河口干潟を対象地とした. 本種は, 近年, この干潟上でしばしば5,000 ind. m⁻², 1,000 gWW m⁻²を超える高密度パッチを形成するようになり, 砂質の基質の上に厚い泥マットを形成している場所がいたるところで見られる (堤ら 2013). 本研究においては, この砂質干潟における底生生物群集の季節変動ならびにホトトギスガイの個体群動態を調査するとともに, ホトトギスガイによる泥マットの形成とその消失によって生じる干潟環境の変化を追跡した. これらの調査結果をもとに, ホトトギスガイの泥マットの形成を伴う高密度パッチの形成と衰退が, 砂質干潟の底質の物理化学的特性ならびに有機物量をどれくらい変動させるか定量評価した. ホトトギスガイ個体群の動態およびそれに応答した泥マット内の有機物の動態から, 同所的に生息する二枚貝類との資源競争の可能性を考察する.

3-2 材料および方法

3-2-1 調査海域

本研究は, 西日本, 九州, 熊本市の緑川河口の干潟域において行った (Fig 3-1). 緑川は流域面積1,100 km², 流路延長76 kmの一級河川であり, 河口は有明海の東岸に面している. 緑川にもっとも近い熊本市の潮位観測所 (32°49'N, 130°42'E) において, 本研究の調査期間

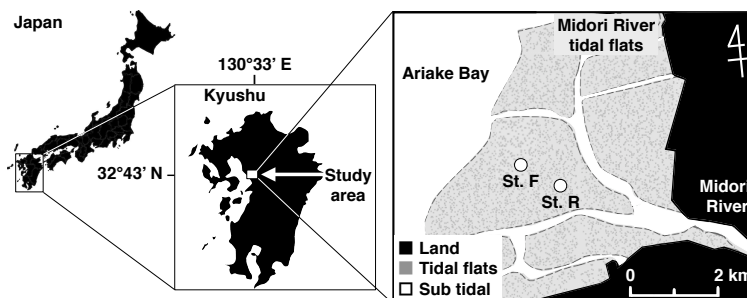


Fig. 3-1. 緑川河口域の場所. 黒色箇所, 灰色箇所, 白色箇所はそれぞれ陸地, 河口干潟, 潮下帯を示す.

(2014年5月~2015年4月) 中の潮汐の干満差は78~491 cmと予測された (気象庁 2018). 緑川河口干潟では, 大潮干潮時には沖出し最大幅が約4.5 km, 面積が約2,200 haに及ぶ砂質干潟が現れる. この干潟中央部のホトトギスガイの高密度個体群が形成された場所に調査地点St. Fを, そこから河口側へ約1 km離れ, ホトトギスガイがほとんど生息していない場所にもう1つの調査地点 (St. R) を設置した.

3-3 調査方法

3-3-1 サンプルング

本研究では, 緑川河口干潟に設置した2調査地点 (St. F, St. R) において, 2014年5月から2015年4月に合計11回の調査を行い, 底生生物の定量調査および底質の物理化学特性に関する調査を行った. 底生生物の定量

調査は、方型コアサンプラー (10 × 10 × 5 cm) を用いて、底質を3~5回ずつ採取し、1 mm目の篩を用いてふるった後、残渣物をそれぞれビニール袋に入れてサンプルとした。2014年5月から2015年1月には、ホトトギスガイの殻長と軟体部の乾燥重量との関係式を作成するために毎月約40個体を採集し、ホトトギスガイの軟体部の有機態窒素量を測定するための生体試料として約30個体を採集した。

底質の物理化学特性に関する調査は、St. Fにおいて毎月内径7.6 cmの円柱コアサンプラーを用いて表層から深さ12 cmまでの堆積物を採取した。表層から深さ6 cmまでは深さ1 cmごとに、それ以深の層は深さ2 cmごとにカットして、それぞれビニール袋に入れた。St. Rにおいては、2014年12月27日に同様の堆積物の採取を行った。これらの堆積物サンプルは保冷剤を入れたクーラーボックスに保管し、研究室に持ち帰った。

3-3-2 試料の分析

底生生物の定量サンプルは、ローズベンガルを溶かしたホルマリン溶液を加え、最終濃度が10%になるように固定した。後日、再度1 mm目の篩を用いてふるい、篩上の残渣物から生物を選り出し、実体顕微鏡下で種を同定し、種別に計数し、湿重量を計量した。ホトトギスガイおよびアサリの標本については、殻長1 mm以上の個体のみをデジタルキャリパーを用いて殻長を計測した。同様の方法で、両殻が揃っているホトトギスガイの死殻についても殻長を測定した。

ホトトギスガイの殻長と軟体部間との関係式作成用サンプルについては、濾過海水中で一晩放置し、消化管の内容物を排泄させた。その後、各個体の殻長を計り、殻以外の軟体部をアルミカップに取り、55°Cの恒温乾燥機で24時間以上乾燥させ、乾燥重量を測定した。2014年5月から2015年1月の9回の調査で採集した合計435個体を用いて、殻長と軟体部の乾燥重量の関係式を求めた。

$$DW = 1.021 \times 10^{-5} SL^{2.896}, n=435, r^2 = 0.947 \text{ ----- (3-1)}$$

ここで、*DW*: ホトトギスガイ個体の軟体部の乾燥重量 (g), *SL*: ホトトギスガイの平均殻長 (mm) を表す。

ホトトギスガイの軟体部の窒素含量を測定するための生体試料は、軟体部を取りだしてマイクロチューブに入れ、凍結乾燥した後にすり鉢を用いて粉碎し、元素分析計 (ThermoQuest, NC2500) を用いて窒素含量を測定した。

各調査時のホトトギスガイ個体群の窒素量を、次の手順で求めた。

1. 定量調査の標本の殻長の計測結果より、個体群の平均殻長を求めた。(2014年8月13日に採集した標本については、個体群が2つのコホートから構成されていたので、各コホート別の平均殻長を求めた。)
2. 平均殻長と式3-1 (殻長と軟体部の乾燥重量の関係) から、個体群の平均個体軟体部重量を算出する。
3. ホトトギスガイ個体群の窒素量 (g N m⁻²) = 平均個体軟体部重量 × 軟体部窒素含量 × 密度 ----- (3-2)

各調査時のアサリ個体群の窒素量を、次の手順で求めた。なお、アサリの軟体部の窒素含量はKomorita et al. (2014) で測定された12.3%を用いた。

1. 定量調査の標本の殻長の計測結果より、個体群の平均殻長を求めた。(コホートが複数からなる月は各コホート別の平均殻長を求めた)
2. 堤ら (2002) の殻長と軟体部の乾燥重量との関係式から、アサリ個体群の平均個体軟体部重量を算出する。
3. アサリ個体群の窒素量 (g N m^{-2}) = 平均個体軟体部重量 × 軟体部窒素含量 × 密度 ----- (3-3)

底質の物理化学特性用の堆積物サンプルは、アシストチューブに約10 g詰め、堆積物を冷結乾燥させた後、ホトトギスガイの足糸をピンセットを用いて取り除いた。足糸を取り除いた堆積物を乳鉢で粉碎し、2Nの塩酸で酸処理を行った。その後、蒸留水で洗浄し、真空乾燥させ、再び乳鉢で粉碎し、元素分析計 (ThermoQuest, NC2500) を用いて、足糸を除いた堆積物の窒素含量を測定した。

残った底質の物理化学特性用の堆積物サンプルを粒度組成用の堆積物サンプルとし、それをウェットシービング法で分画し、泥分 (粒径63 μm 以下の粒子の割合) を求めた。目合い1 mmおよび2 mmの篩に残ったホトトギスガイはすべて選りだし、計数した。目合い0.5~2 mmの篩に付着したホトトギスガイの足糸については、ピンセットで採取し、水の入ったビーカーに入れた。足糸に付着している堆積物粒子を水中で振るい落とした後、プラスチックシャーレに入れ、55°Cの恒温乾燥機で24時間以上乾燥させ、足糸の乾燥重量を測定した。足糸の窒素量を以下の式で求めた。

$$\text{足糸の窒素量} = \text{足糸の乾燥重量} \times \text{足糸の窒素含量} \quad \text{----- (3-4)}$$

なお、足糸の窒素含量は、ホトトギスガイの軟体部の窒素含量の測定方法と同様の方法で求めた。

3-3-3 データ解析

本研究では、足糸の乾燥重量が内径7.6 cmの円柱コアサンプラーで採取した底質サンプルで、深さ1 cmごとの各層の底質サンプルにおいて、乾燥重量10 mg以上の足糸が含まれていた場合に、その層を足糸層と定義した。各調査時の足糸層の窒素量を、それぞれ次の過程で求めた。

1. 基質を足糸層と非足糸層に分ける。
2. 足糸層と非足糸層の各層ごとの窒素量を測定する (Nb , Nc)。
3. 調査期間中における非足糸層の窒素量から非足糸層の平均値 (mNc) を求め、これを元々干潟が持つ窒素量とする。
4. 調査日ごとの足糸層全体の窒素量を以下の式で求める。

$$NB = \sum_{n=1}^{D_b} (Nb_n - mNc) \quad \text{----- (3-5)}$$

ここで、 NB : 調査日ごとの足糸層全体の窒素量 (g N m^{-2})、 Nb : 各層ごとの足糸層の窒素量 (g N m^{-2})、 mNc : 干潟が持つ窒素量 (g N m^{-2})、 D_b : 足糸層の数を表す。

ホトトギスガイ個体群の1日あたりの二次生産量を、成長量逐次計算法により、窒素量のデータを用いて次式から推定した (cf. 玉井 1988a; b)。

$$P_{t+1} = \frac{D_t + D_{t+1}}{2} \times (B_{t+1} - B_t) / (Date_{t+1} - Date_t) \quad \text{----- (3-6)}$$

ここで、 P : ホトトギスガイ個体群の1日における二次生産量 ($\text{g N m}^{-2} \text{ day}^{-1}$), D : 密度 (ind. m^{-2}), B : 平均殻長の個体の軟体部窒素量 (g N ind.^{-1}), $Date$: 調査日, t : 調査回数を示す。

3-4 結果

3-4-1 底生生物群集の季節変化

Fig. 3-2には、St. FおよびSt. Rにおける2014年5月～2015年4月の底生生物群集の密度の季節変化を示す。St.Fにおいて、ホトトギスガイが調査開始時の2014年5月に約42,000 ind. m^{-2} の高密度で生息して底生生物群集を独占していた。8月～9月には密度が急激に増加して約80,800 ind. m^{-2} に達した。本研究の調査地では、ホトトギスガイの繁殖による稚貝の新規加入が夏に発生することが知られているので(堤ら 2000; Ishii et al. 2001), そのイベントに対応した密度の急速な増加であると考えられる。10月以降、ホトトギスガイ個体群の密度は減少の一途をたどった。11月には約23,500 ind. m^{-2} に減少したが、この時点ではまだ底生生物群集の密度の90%以上を占めていた。ホトトギスガイの密度はさらに減少を続けて、2015年4月にはほとんど消滅した。一方、ホトトギスガイ個体群の衰退に伴って、多毛類の密度が徐々に増加して、2015年3月に約3,380 ind. m^{-2} に達した。3月以降はアサリの密度が急速に増加して、5月には約20,100 ind. m^{-2} に達し、ホトトギスガイに替わって底生生物群集の最優占種となった。

St. Rでは、調査期間を通して底生生物群集の密度が500～2,840 ind. m^{-2} の範囲を変動した。St. Fのようにホトトギスガイの高密度個体群が形成されることはなく、シオフキガイが底生生物群集の最優占種として、2014年6月～10月には600～2,120 ind. m^{-2} を記録した。

Fig. 3-3には、St. FおよびSt. Rにおける2014年5月～2015年4月の底生生物群集の湿重量の季節変化を示す。St. Fにおいては、調査開始時の2014年5月にホトトギスガイが群集全体の湿重量のほとんどを占め、1,756 gWW m^{-2} を記録した。6月以降にはさらに増加して、8月には4,988 gWW m^{-2} の最高値に達し、11月まで4,000 gWW m^{-2} 前後の湿重量が維持された。12月以降は密度の減少に伴って湿重量も急速に減少し、2015年3月にはわずか9 gWW m^{-2} を記録し、4月には個体群が消滅した。これに対して、アサリの湿重量は、2014年7月に3,520 gWW m^{-2} を記録したが、ホトトギスガイが4,000 gWW m^{-2} 前後の湿重量を保った8～11月には110～680 gWW m^{-2} の範囲に減少した。12月以降、ホトトギスガイの湿重量の減少すると反対にアサリの湿重量は増加し、2015年4月および5月にはそれぞれ3,680 gWW m^{-2} および1,080 gWW m^{-2} を記録し、底生生物群集の湿重量の88.9%および76.8%を占めた。

St. Rでは調査期間を通して、シオフキガイの湿重量が種別の値でもっとも大きな割合を占め、底生生物群集の湿重量全体の19.4～96.3%を占めた。St. Fにおいてホトトギスガイの高密度(密度: 16,400～80,800 ind. m^{-2} , 湿重量: 1,756～4,988 gWW m^{-2})が維持されていた2014年5月～11月頃にはSt. Rでシオフキガイの湿重量は125～672 gWW m^{-2} ($260 \pm 190 \text{ gWW m}^{-2}$: 平均値 \pm 標準偏差)に止まっていた。しかしながら、ホトトギスガイ個体群が急速に衰退していった2014年12月～2015年4月になると、この地点ではシオフキガイの湿重量

が急速に増加して、2015年4月は2,500 gWW m⁻²に達した。

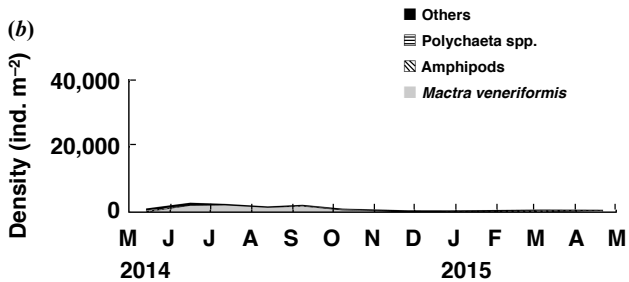
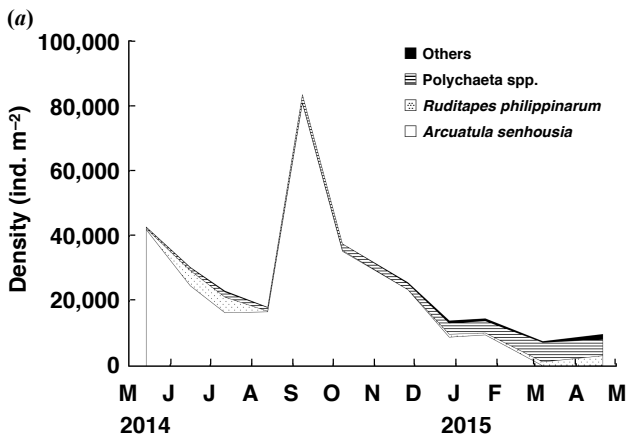


Fig. 3-2. 底生生物群集の密度の季節変動 (a) St. F, (b) St. R.

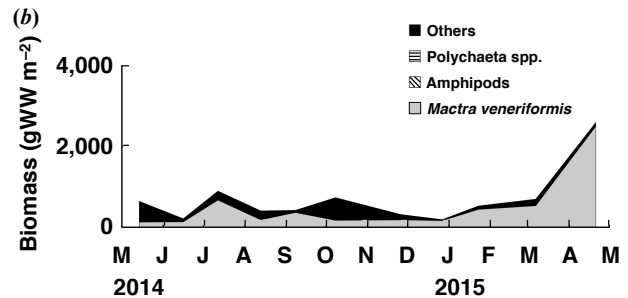
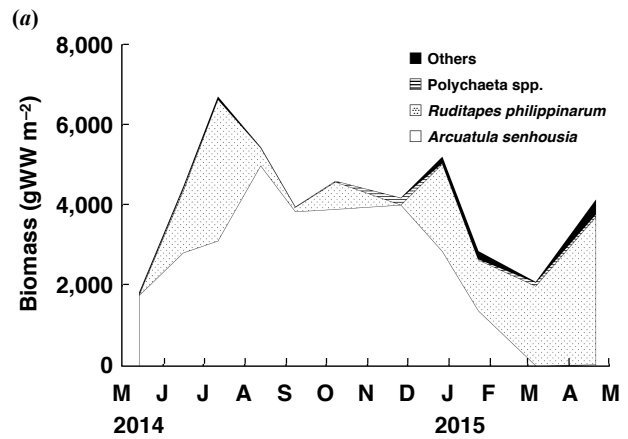


Fig. 3-3. 底生生物群集の湿重量の季節変動 (a) St. F, (b) St. R.

3-4-2 ホトトギスガイの個体群特性

Fig. 3-4には、St. Fにおける2014年5月～2015年4月のホトトギスガイ個体群の殻長頻度分布の季節変化を示し、個体群を構成する各コホートの平均殻長の変化をFig. 3-5に示す。調査を開始した2014年5月の個体群は、殻長は 6.7 ± 2.3 mm (平均値 \pm 標準偏差) の1つのコホート [コホート (1)] で構成されていた。このコホートは約3ヶ月後の8月13日には殻長が 15.0 ± 1.7 mm に成長した。この時、殻長 5.0 ± 1.1 mm の稚貝のコホート [コホート (2)] の新規加入が記録された。繁殖後の浮遊幼生期間ならびに基質への底着から目合い1 mmの篩に残るまでに要した期間を考慮すると、ホトトギスガイの繁殖開始時期は6月頃からと推測される。9月になると、コホート (1) は個体群の殻長頻度分布図からはその存在が確認されなくなり、個体群はコホート (2) で占められていた。コホート (1) は、潮流に流されたか深さ5 cm以下の堆積物中に押しやられた可能性がある。コホート (2) は、2015年1月に殻長 14.2 ± 3.4 mmにまで成長した。しかしながら、3月になると生貝がほとんど見られなくなり、採集された標本の大部分が死殻で占められた。

3-4-3 ホトトギスガイによる泥マットの形成と底質環境の変化

ホトトギスガイが高密度に生息して泥マットが形成された時の底質環境の変化について、2014年12月27日に調査した。Fig. 3-6には、St. FとSt. Rにおける堆積物中の泥分と窒素含量の鉛直分布を示す。この時、St. Fにおいて、ホトトギスガイ個体群が密度8,900 ind. m⁻²、湿重量2,860 gWW m⁻²を形成していた [Fig. 3-2 (a), 3-3 (a)]。この地点の底質表層 (深さ0～1 cm) の泥分と窒素含量は、それぞれ5.1%, 0.4 mg N g⁻¹を記録した。これらの値は深さ6～8 cm層でそれぞれ最高値 (15.7%, 0.7 mg N g⁻¹) に達した。深さ8 cmより深い層

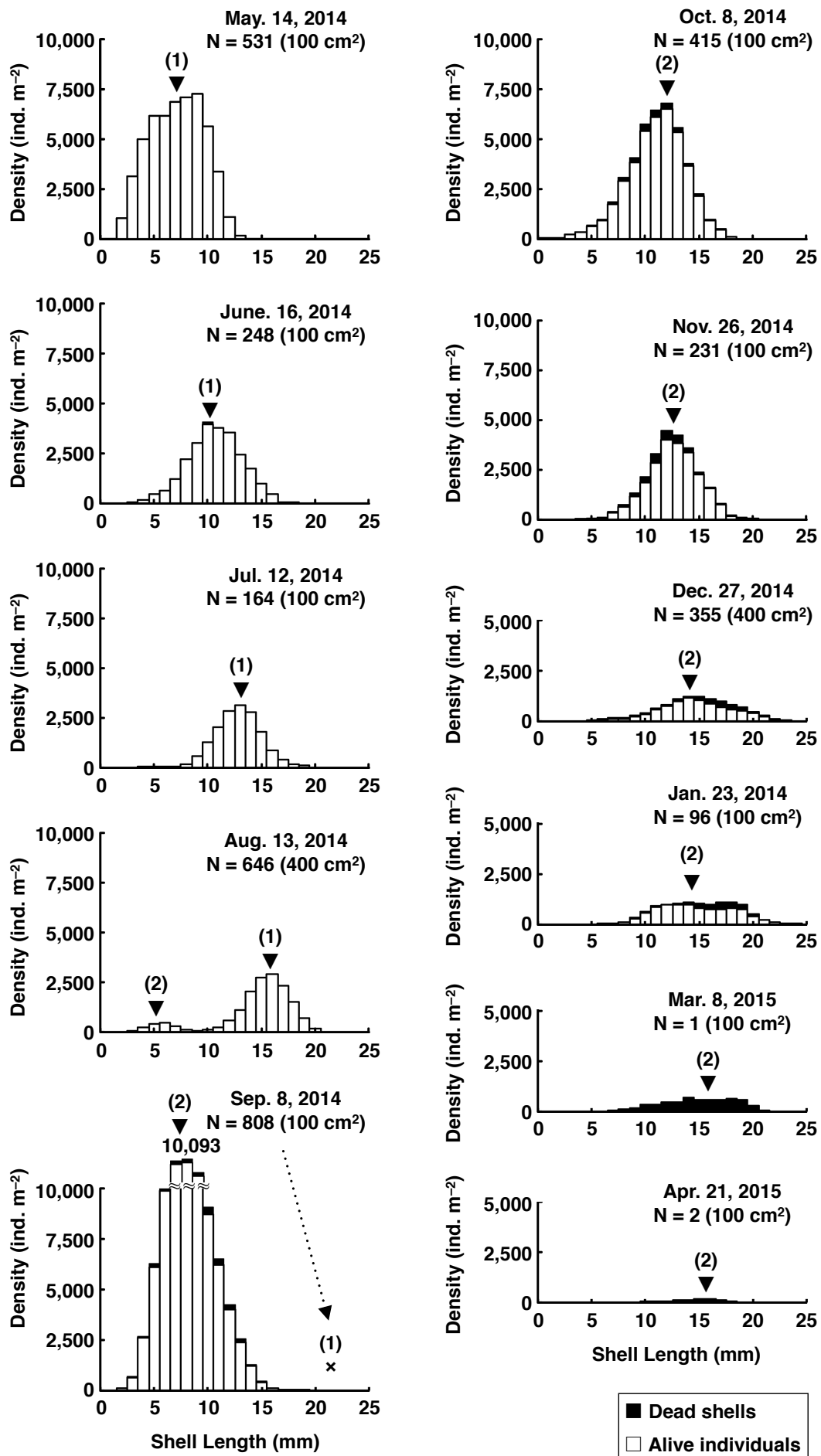


Fig. 3-4. ホトトギスガイ個体群のコホートの殻長頻度分布図。白色: 生貝; 黒色: 死殻を示す。

では泥分および窒素含量が減少した。一方、ホトトギスガイが生息しないSt. Rでは、St. Fで見られたような泥分および窒素含量の鉛直プロファイルの変化が見られなかった。いずれもほぼ均質な鉛直プロファイルを示し、底質表面から深さ12 cmの層まで泥分は $0.9\% \pm 0.4\%$ (平均値 \pm 標準偏差)、窒素含量は $0.2 \pm 0.0 \text{ mg N g}^{-1}$ の範囲にあった。これらの底質の泥分および窒素含量の鉛直プロファイルより、St. Fにおけるホトトギスガイの生物活性による水中の微細粒子の堆積促進効果は、底質表面から深さ12 cmの層にまで及んでいると考えられた。

Fig. 3-7には、内径7.6 cmの円柱コアサンプラーで採取した底質サンプルを用いて、2014年5月～2015年4月におけるSt. Fの深さ12 cmまでの深さ1 cm層あたりの(a) ホトトギスガイの密度、(b) ホトトギスガイの足糸の乾燥重量、(c) 泥分および

(d) 窒素含量の鉛直プロファイルの季節変化を示す。ホトトギスガイは深さ2 cmまでの表層に集中して生息し、この層から採集された個体が全採集個体の89.9%を占めていた [Fig. 3-7 (a)]。2015年3月および4月には、円柱コアサンプラーを用いたサンプリングでは、ホトトギスガイはまったく採集されなかった。この論文では、深さ1 cmの層あたりに乾燥重量10 mg以上のホトトギスガイの足糸を含む層を足糸層と定義した。この足糸層は、2014年5月には底質表面から深さ2 cmまでの層に限られていたが、6～8月には深さ4～6 cmまでの層に、ホトトギスガイの密度が最高値($80,800 \text{ ind. m}^{-2}$)に達した9月ならびに約 $4,000 \text{ g WW m}^{-2}$ の湿重量が維持されていた11月には [Fig. 3-2 (a), 3-3 (a)], 深さ12 cmまでの採取した底質の全層が足糸層となった。2014年12月以降は、足糸層と非足糸層との境界面が底質表面に向けて上昇し、2015年4月には深さ8 cmに位置し、底質表面から深さ2 cmまでの表層は非足糸層となった。

底質の泥分は、2014年5月に足糸層となっていた深さ0～1 cm層および1～2 cm層で、それぞれ23.5%および11.1%を記録した。ホトトギスガイの密度および湿重量がそれぞれ最高値に達した9月および8月には、足糸層の泥分はそれぞれ $17.4\% \pm 8.4\%$ 、 $25.6\% \pm 3.4\%$ に増加した。10月には、深さ3～4 cm層で泥分が56.6%に、深さ0～1 cmの表層でも29.3%に達した。12月以降のホトトギスガイ個体群の衰退期になると、表層から

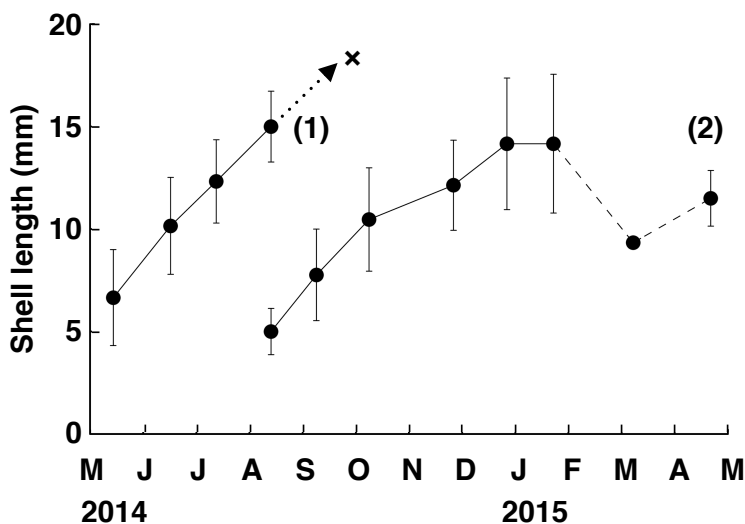


Fig. 3-5. ホトトギスガイ個体群のコホートの平均殻長。

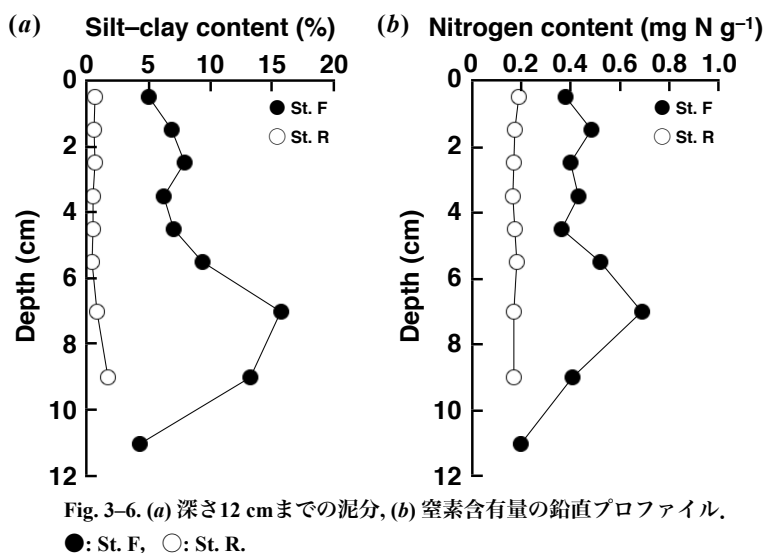


Fig. 3-6. (a) 深さ12 cmまでの泥分、(b) 窒素含有量の鉛直プロファイル。
●: St. F, ○: St. R.

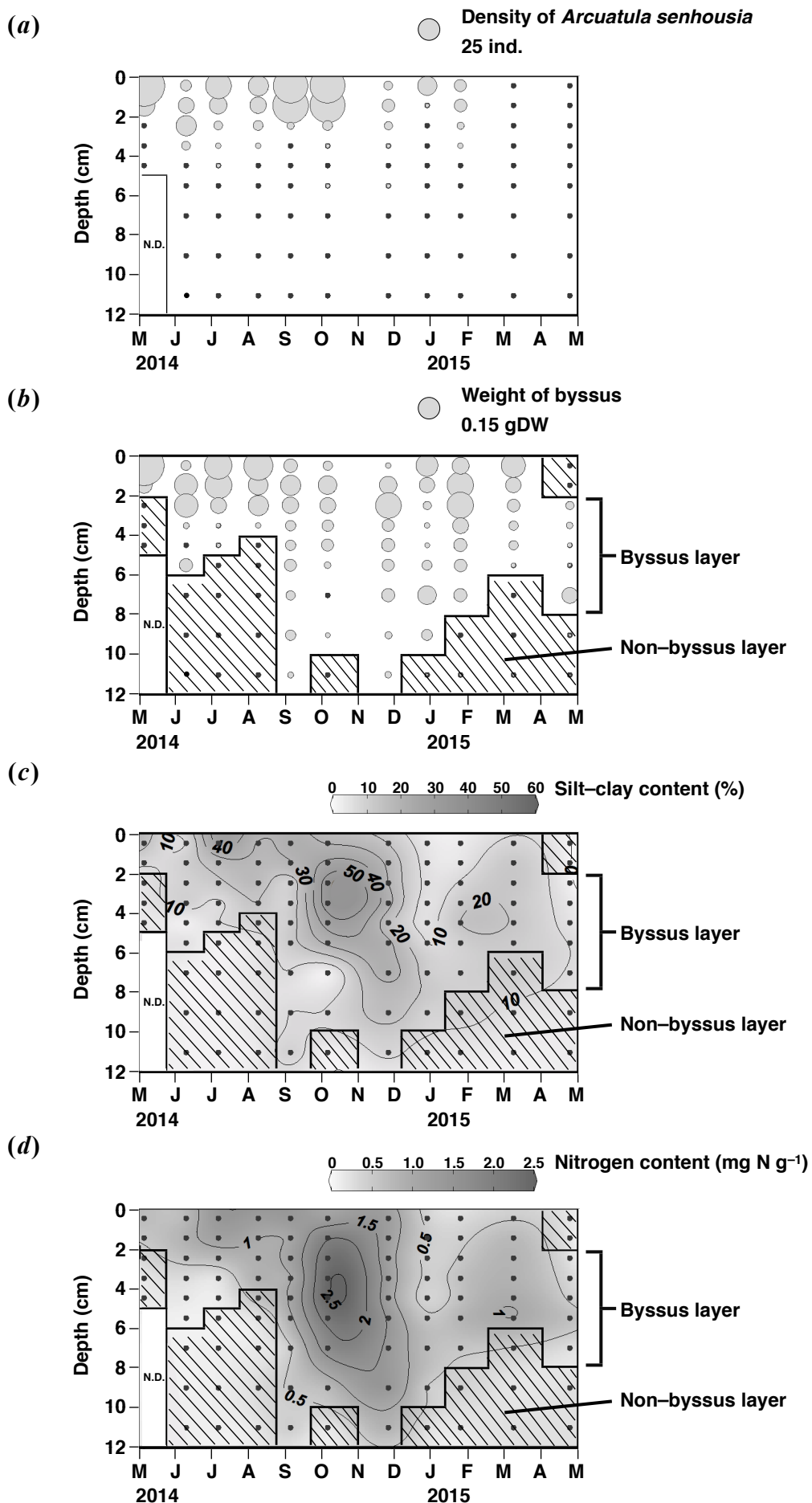


Fig. 3-7. St. Fにおける深さ12 cmまでの (a) ホトトギスガイの個体数, (b) 足糸の乾燥重量, (c) 泥分, (d) 窒素含有量の空間的・時間的変動。黒線の斜線部分は非足糸層を示す。

泥分が減少し始めた。2015年4月には非足糸層となった底質表面から深さ2 cmまでの層の泥分は、わずか0.4%に減少し、深さ2~8 cmの足糸層の泥分も $6.3\% \pm 3.3\%$ に減少していた。

底質の窒素含量は、2014年5月に深さ0~1 cm層および1~2 cm層の足糸層でそれぞれ0.7および0.5 mg N g⁻¹を記録した。窒素含量0.5 mg N g⁻¹の等値線の深度は11月まで漸次深くなり、深さ10~12 cm層に達した。12月以降は、ホトトギスガイ個体群の衰退とともに表層方向へ上昇し、2015年4月には深さ5~6 cm層に戻った。それと同時に、表層からも窒素含量が減少し、2015年4月には深さ0~5 cm層が窒素含量0.5 mg N g⁻¹以下の層となった。底質の泥分および窒素含量の変動に関して、2014年秋頃の深さ2~4 cm付近で値が高く、2015年1月以降値の減少が見られるように、両者には類似性が見られた [Fig. 3-7 (c), (d)]。

3-4-4 ホトトギスガイの生物活性によって制御される底質の有機窒素量

ホトトギスガイの軟体部の窒素含量およびホトトギスガイが分泌する足糸の窒素含量は、元素分析計を用いて測定した結果、それぞれ 135.9 ± 33.0 mg N g⁻¹ (n=27), 32.1 ± 19.8 mg N g⁻¹ (n=7)であった。これらの結果を用いて、St. Fにおける各調査時の単位面積あたりのホトトギスガイ個体群のバイオマスの窒素量を算出するとともに [参照: 式 (3-1), (3-2)], ホトトギスガイの分泌する足糸の現存量 [Fig. 3-7 (b)] より単位面積あたりの足糸に由来する窒素量を求めた。また、足糸層の堆積物に含まれる有機物の窒素量の鉛直プロファイル [Fig. 3-7 (d)] よりホトトギスガイのバイオマスおよび足糸に由来する分を差し引いて、単位面積あたりの足糸層に蓄積した有機物の窒素量を求めた。

Fig. 3-8には、St. Fにおける2014年5月~2015年4月の単位面積あたりのホトトギスガイ個体群のバイオマスの窒素量、ホトトギスガイの足糸の窒素量、足糸層に蓄積した有機物の窒素量ならびに、アサリ個体群のバイオマスの窒素量の季節変化を示す。各調査時におけるアサリ個体群のバイオマスの窒素量は、式 (3-3) に基づいて求めた。ホトトギスガイ個体群のバイオマスの窒素量は、2014年5月の7.7 g N m⁻²より、個体の成長に伴って増加し、6月~2015年1月は、20.5~45.8 g N m⁻²まで変動した。その後、個体群の衰退に伴って急速に減少し、3月にはわずか0.1 g N m⁻²を記録し、4月には個体群が消滅した。ホトトギスガイが分泌する足糸の窒素量は、調査期間を通して0.6~5.4 g N m⁻²を変動し、バイオマスの窒素量の1.0%~10.3%を占めるに過ぎなかった。

足糸層には有機物を豊富に含む泥が大量に蓄積していたので [Fig. 3-7 (d)], 足糸層の発達に伴って単位面積当たりの底質の窒素量が大きく増加した。2014年10月および11月には、単位面積当たりの底質の窒素量がそれぞれ 173.0 g N m⁻², 166.7 g N m⁻²を記録し、その量は同時期におけるホトトギスガイのバイオマスの約4倍および5倍に達した。ホトトギスガ

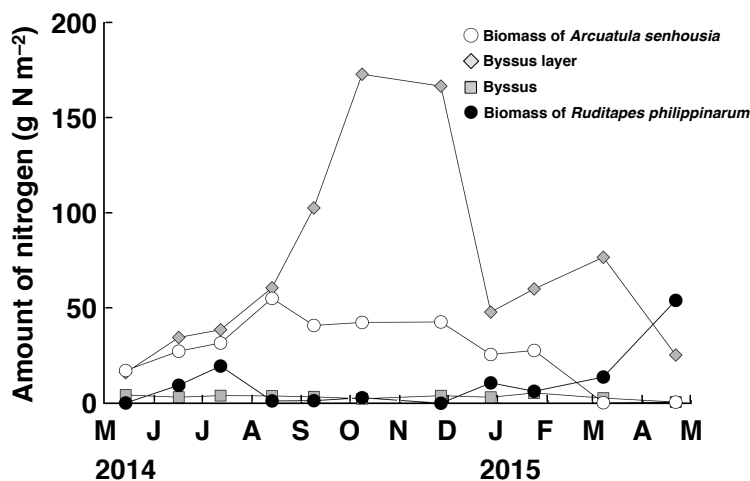


Fig. 3-8. 窒素量の季節変動。白丸、四角灰色、灰色台形、黒丸はホトトギスガイ個体群のバイオマス、足糸、足糸層、アサリ個体群のバイオマスを示す。

イ個体群のバイオマスの減少期に入ると足糸層に蓄積した有機物の窒素量は急速に減少し、12月にはすでに $[52.5 \pm 21.6 \text{ g N m}^{-2}$ (平均値 \pm 標準偏差)] まで減少した。しかしながら、その後の減少量は少なく、ホトトギスガイ個体群が消滅しても足糸層の一部は残った (2015年4月, 25.3 g N m^{-2})。一方、アサリ個体群のバイオマスの窒素量は、2014年5月～7月の期間に 0.1 g N m^{-2} より 19.6 g N m^{-2} に増加したが、ホトトギスガイの高密度個体群が形成された期間 (2014年8月～11月, 密度: $16,700 \sim 80,800 \text{ ind. m}^{-2}$, $3,843 \sim 4,988 \text{ g WW m}^{-2}$) には一旦 $1.2 \sim 2.9 \text{ g N m}^{-2}$ ($1.8 \pm 0.9 \text{ g N m}^{-2}$) に減少し、ホトトギスガイ個体群の衰退が始まると再び増加に転じて、2015年4月には 54.1 g N m^{-2} に達した。

3-5 考察

ホトトギスガイが形成する足糸層の発達と衰退によって、有機物を豊富に含む泥化した層の深さや厚さが変化した [Fig. 3-7 (c), (d)]。堤ら (2000) は深さ $0 \sim 5 \text{ cm}$ までの泥マット外部の泥分が1%未満であったのに対して、泥マット内部では11.5%に達していたことを報告している。そこで、本研究においても、足糸層の深さと泥分10%以上の層の深さとの関係、ならびに足糸層の深さと泥分と同様の変動を示した窒素含量 0.5 mg N g^{-1} 以上の層の深さとの関係を求めた (Fig. 3-9)。どちらの場合も有意な正の相関関係が認められた (Pearson correlation test, $p < 0.001$)。これらのことは、ホトトギスガイによって足糸層が形成されると、その層では泥分が10%以上、窒素含量が 0.5 mg N g^{-1} 以上の物理化学的な環境条件が発生することを示している。

Fig. 3-10に、St. Fにおける2014年5月～2015年4月のホトトギスガイ個体群のバイオマスの変化量およびに足糸層に蓄積した有機物量について、それぞれの日変化率を示す。ホトトギスガイ個体群の成長期の5月～11月には、ホトトギスガイのバイオマスの変化率および足糸層に蓄積した有機物量の日変化率は、それぞれ $0.1 \pm 0.4 \text{ g N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, $0.9 \pm 0.9 \text{ g N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (平均値 \pm 標準偏差) の範囲を変動し、増加し続けたことを示している。このことは、バイオマスの増加よりも約9倍の速度で多量の有機物が泥マット内に溜め込まれたことが示している。

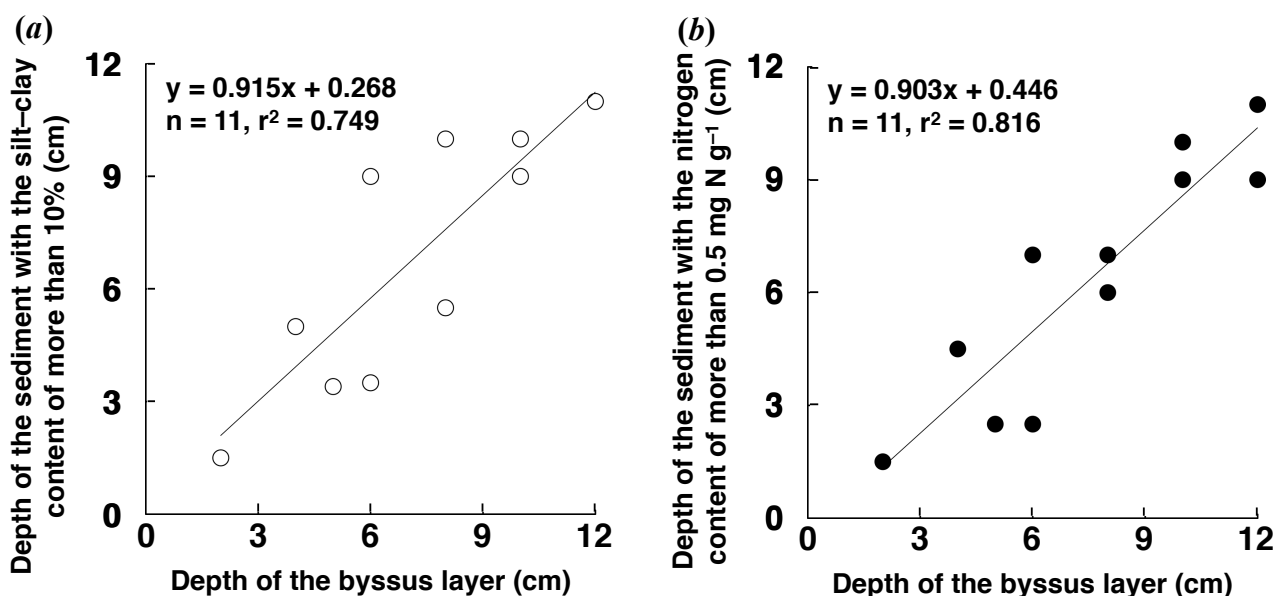


Fig. 3-9. 足糸層の深さと (a) 泥分10%以上の層の深さ, (b) 窒素含有量 0.5 mg N g^{-1} 以上の層の深さとの関係。

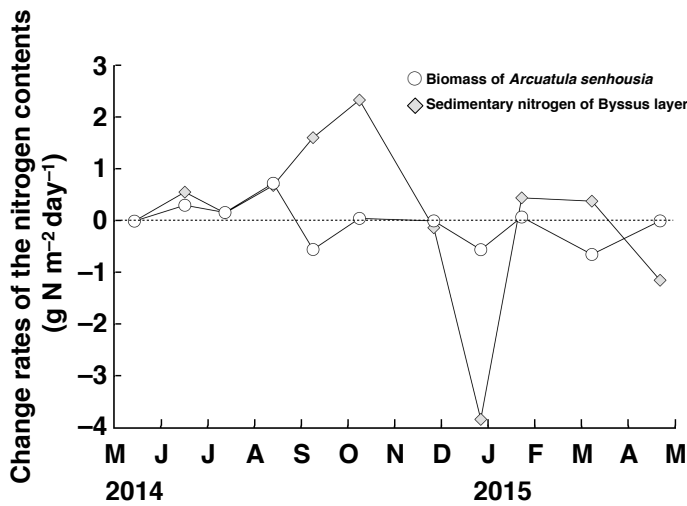


Fig. 3-10. 一日あたりの窒素量の季節変動。白丸、灰色丸はホトトギスガイ個体群のバイオマス，足糸層をそれぞれ示す。

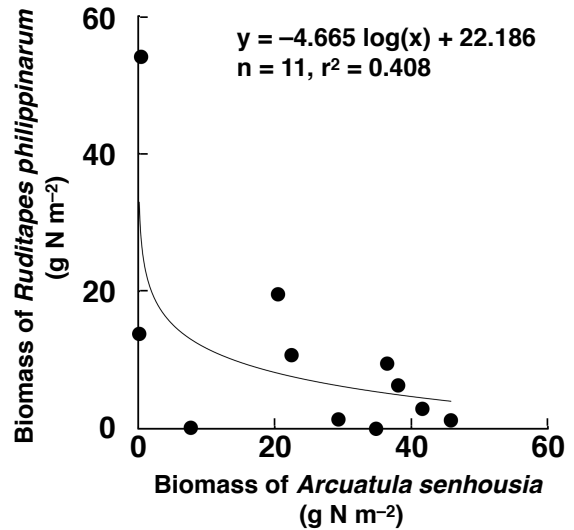


Fig. 3-11. ホトトギスガイ個体群とアサリ個体群のバイオマスとの関係。

2014年12月～2015年4月にかけてのホトトギスガイ個体群の衰退期には、同種のバイオマス由来の有機物量が2014年11月～12月と2015年1月下旬～3月上旬にかけて、それぞれ $-0.6 \text{ g N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ の変化率で減少した。これに対して、足糸層に蓄積した有機物量は、11月から12月にかけてはさらに約6倍速い $-3.8 \text{ g N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ の変化率で一気に減少した。また、2015年3月から4月にかけても再び $-1.1 \text{ g N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ の変化率の速い減少が見られた。以上のように、ホトトギスガイ個体群の衰退期になると、それまでに形成された泥マットが崩壊することに伴って、その内部に蓄積したホトトギスガイのバイオマスの約3倍に達するような大量の有機物が、外部に一気に流出することが分かった。

ホトトギスガイによって作られた泥マットは、堆積物の栄養状態の変化や、酸化還元電位の不連続層の減少、潜在的に同所的に棲息する他の底生生物の成長を抑制し、生存にも大きな影響を及ぼすことが知られている (Mistri et al. 2004)。ホトトギスガイが在来種として棲息してきた日本においても、アサリやバカガイ (*Mactra chinensis* Philippi)、ミルクイ (ミルガイ *Tresus keenae* Kuroda & Habe) およびシオフキガイなどの二枚貝類が、ホトトギスガイによって生息している底質の表面に泥マットが作成されることで、水管を出すことができなくなり、窒息死することが報告されている (e.g., 倉田・飯村 1954; 川瀬 2007; Crooks 2001)。柿野 (2000) も、二枚貝類の減耗または活力低下に関係する要因の1つとして、ホトトギスガイやムラサキガイ等による海底面被覆を挙げている。

Fig. 3-8のホトトギスガイとアサリの両個体群の窒素量の季節変化より、両者の窒素量に関しては相反する関係が見られ、ホトトギスガイおよびアサリとの個体群のバイオマスの窒素量に関する相関関係を示した (Fig. 3-11)。両者には有意な負の指数関数的な相関関係が認められ (Two sample t-test, $p < 0.05$)、これらの2種間に競争関係が存在することを示唆された。上述のような泥マットによる空間占領および、餌資源競争があったためにこのような関係がみられたと考えられる。Fig. 3-7 (a) から、ホトトギスガイは主に表層0～2 cmに約90%の個体が存在していた。また、泥マットが本研究では深さ12 cmまで確認でき、深くなるに連れて泥分の上昇が確認された。一方のアサリに対して、どの深さにどれだけ存在していたか調査を行っていないが、殻長の約2.5倍の深さまで潜水することができると報告されており (伊藤 2002)、大型のアサリになるほ

ど深く潜ることができる。しかし、アサリは過剰な泥分のある場所では棲息できないとされており（柿野 2000）、泥マット内での生存は非常に厳しいと判断できる。よって、ホトトギスガイは自身が海底表層に高密度で存在するだけでなく、泥マットによって棲息する場所を3次元的に占領していることが示された。

ホトトギスガイ個体群の餌資源の利用が同所的に棲息する他の底生生物に及ぼす影響に関しては、Menge (1995) がまとめた種間関係モデルの中で、食物の搾取による資源消費型競争 (Exploitative competition) にあたると考えられる。競争とは、生物Aが資源を利用しようとする時、生物Bが利用しようとしている資源を取り上げる現象である（土屋 2003）。特に資源消費型競争とは、捕食者の活動によって被食者の数の減少が認められる時、同じ種を捕食する別種の捕食者にとっては利用可能な餌資源量が減少し、個体群の減少につながる。両捕食者は互いに相手の食物を搾取することにより、負の関係にあることである（土屋 2003）。代表的な例として、Haven (1971; 1973) は、カリフォルニアの岩礁潮間帯において2種のカサガイ [*Lottia (Acmaea) digitalis* Rathke, *Forestiana (A.) scabra* Odhner] の種間関係を調査するために、*L. digitalis* を人為的に除去した。すると *F. scabra* の生長が増加することを発見し、種間競争の原因を岩面に付着する食物の奪い合いによるものであると結論した。また、Baker & Levinton (2003) は淡水域に元々生息する3種のイガイ科二枚貝 [*Pinctada (Margaritifera) margaritifera* Linnaeus, *Amblema plicata* Say, *Pyganodon cataracta* Say] と侵入種であるカワホトトギスガイとの餌資源競争の調査を行った。するとカワホトトギスガイが効率的に栄養の豊富な餌資源を摂食することができる一方、元々生息しているイガイはカワホトトギスガイよりもエサ資源を取ることができず、結果としてそれが死亡に寄与していることを示した。本研究は、ホトトギスガイがいなくなることからアサリの生物量が増加したこと、潮間帯干潟で二枚貝類同士の餌資源競争を捉えた1例であり、特にその泥マットに溜まる有機物量も定量した点が新しいと言える。

ホトトギスガイの寿命以外の主な死亡原因として、台風の激しい降水・出水による塩分の低下、夏期の貧酸素水塊の発生、カモ類による捕食、波浪などの物理的攪乱などであると細澤ら（2015）がまとめた。これらが単一または複合的に起こることで、ホトトギスガイ個体群の衰退が起こるとされている。本研究調査海域では、ホトトギスガイ個体群の高密度地域を人為的に攪乱させた場合、個体群の消失が確認されたことから、上記の死亡要因の中で特に、夏期の台風や冬場の寒波等の物理学的攪乱による影響が主な要因であると考えられてきた（堤ら 2013）。しかし、堤ら（2013）から数年後の同干潟での研究では、夏期にホトトギスガイ個体群の新規加入が見られた後、台風の上陸は無く、また冬季の個体群の衰退が見られなかったことから（竹中ら 2016）、生存を左右するような物理的攪乱は毎年繰り返されている訳ではないことが分かった。そして本研究では、冬季における寒波等の物理学的な制限要因が起こったことで、個体群の維持ができなくなり、付随的に足糸層の窒素含量の減少が顕著になったと考えられる。実際に、調査海域に最も近い観測地点で、冬場に 5.5 cm s^{-1} と速い日平均風速値が記録された（気象庁 2018）。泥マットの崩壊によって、アサリの棲息に快適な環境が一時的に形成されるまでとなった。

ホトトギスガイ個体群は通常の摂食や排泄行動と共に、泥マットを形成するせいで、ホトトギスガイの餌資源の利用速度がアサリや他の同所的に棲息する二枚貝よりも圧倒的に速いと考えられ、同所的に棲息する他の底生生物に及ぼす影響が大きいと考えられる。ホトトギスガイ個体群の成長期には、バイオマスの増加

に従い、約9倍の速さで多量の有機物が泥マット内に溜め込まれたことが分かった。また、バイオマスの増加の結果を得るには、少なくともその増加分の5倍の量のエサ資源を摂食したと推定される。ホトトギスガイ個体群の二次生産量から餌資源の摂食量を算出したところ、平均 $3.2 \text{ g N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ となった(同化割合18.8%: Komorita et al. 2014)。一次生産量の生産速度には季節的な変化があると考えられるが、ホトトギスガイの高密度個体群の消滅は、摂食活動による本来消費されるはずだった有機物が消費されなくなったことになり、二次生産量から求めた成長期および衰退期との摂食量の差から、約 $3.7 \text{ g N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ の餌資源が他の生物に利用可能な状態となったと考えられる。ホトトギスガイが衰退した後の2015年1月から4月の約90日間におけるアサリ個体群の二次生産量(約 $0.3 \text{ g N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$)の約5倍の値を、アサリが利用した餌資源量(約 $1.5 \text{ g N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$)と考慮しても、ホトトギスガイ個体群の消滅によって利用可能となった餌資源を使ったと考えられる。またアサリだけでなく、ホトトギスガイ個体群の生息が見られなかったにも関わらず、元々生物量が少なかった場所で、シオフキガイの増加という波及効果が見られた。今までは、ホトトギスガイが他の底生生物に与える影響として、同所的に生息する二枚貝類を抑制することばかり注目されてきたが、その個体群の消失によ

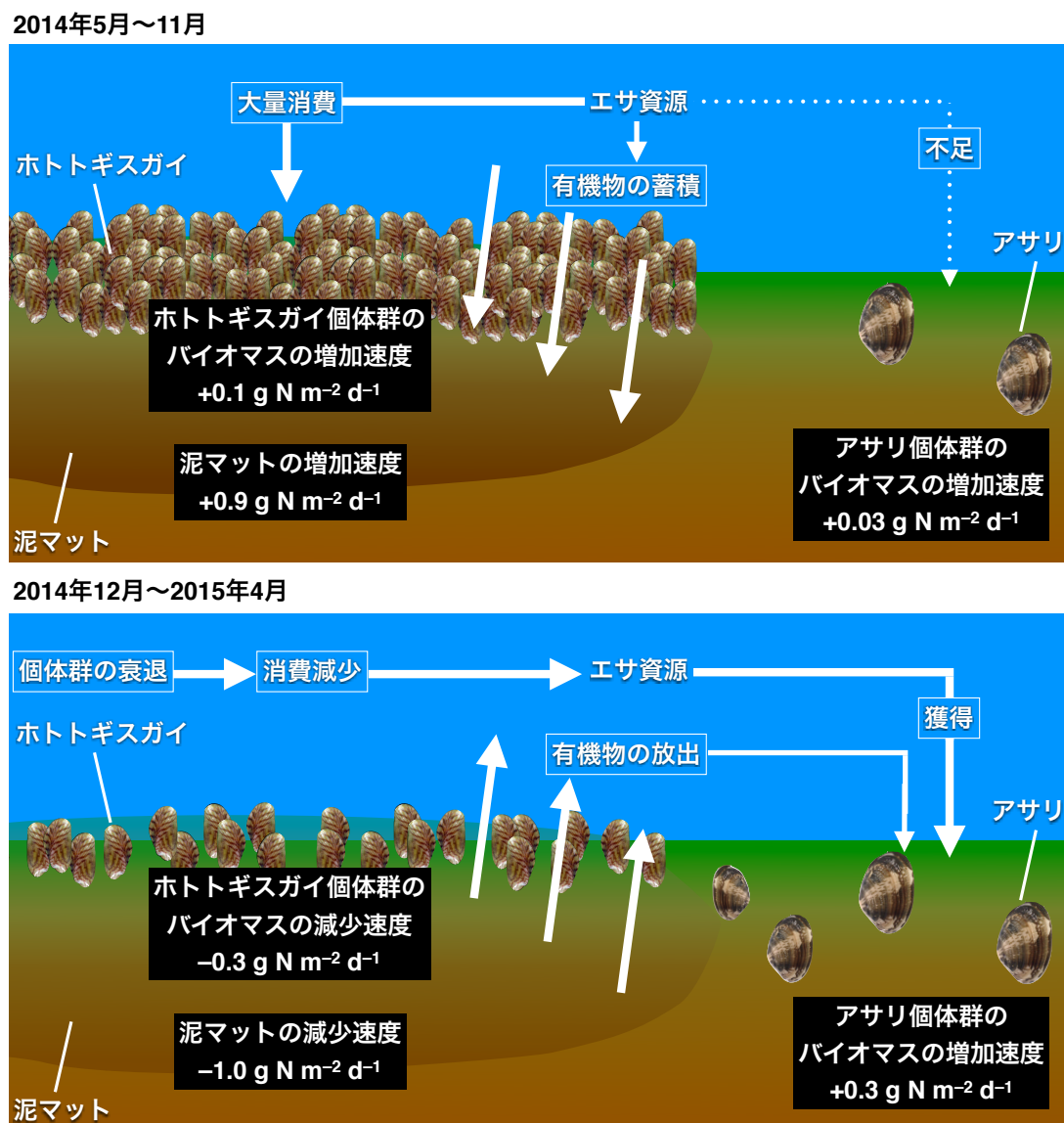


Fig. 3-12. 成長期および衰退期におけるホトトギスガイ、泥マット、およびアサリの概念図。

て、二枚貝類の成長を促進する効果があることが示された。

二枚貝類は、成長とともに排泄活動を通してアンモニア等の溶存態物質を周辺環境へ排出する。本研究では、ホトトギスガイ個体群が消費して排泄する有機物量を定量していない。Magni et al. (2000) は瀬戸内海の潮間帯河口域で $36.5 \pm 24.5 \text{ gDW m}^{-2}$ のバイオマスを持つホトトギスガイ個体群のアンモニア排泄速度が、平均 $10.0 \mu\text{mol NH}_4^+ \text{ gDW}^{-1} \text{ h}^{-1}$ であることを示した。この値を元に、本研究での排泄量を試算したところ、平均 $61.4 \text{ mmol NH}_4^+ \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ となった ($205.0 \pm 148.6 \text{ gDW m}^{-2}$, DW/WW=8.6%)。ホトトギスガイ個体群はその排泄活動によって、一次生産者が利用できる無機態有機物を回帰させることで、栄養塩再生の役割を持つとされてきた (Magni et al. 2000)。本研究は泥マットの有機物量を定量することができ、自身の排泄量および泥マットから流出する有機物によって、より高い栄養塩再生効果があると考えられる。ホトトギスガイ個体群の衰退期間における、11月から翌年4月までに泥マットから流出した有機物量は約 $1.0 \text{ g N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ であった (Fig. 3-12)。泥マットに蓄積された泥の堆積物は、潮の流れによって最終的に流れるとされており (Creese et al. 1997)、泥マットの崩壊に伴う有機物の放出過程を通して、水中に大量の有機物が放出されたこととなる。また、泥マットから流出した有機物量は約 $1.0 \text{ g N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ は、ホトトギスガイ個体群による餌消費量の約3割に相当することから、周囲の底生生物が泥マット由来の有機物を利用可能となったと考えられる。今後、泥マットから流出する有機物が水中へ回帰する過程は、さらに究明すべき研究課題の1つとして挙げられる。

第4章 二枚貝類を通じた河口域における物質循環の特徴

4-1 はじめに

二枚貝類は、ろ過摂食による海水中の懸濁態有機物の除去や、排泄を通して無機態物質・有機態物質の供給を行うことで、干潟の物質循環に影響を及ぼすとされている (e.g., Asmus & Asmus 1991; Dame et al. 1991; Nizzoli et al. 2006). 実際には、South San Francisco Bayにおいて二枚貝類の摂食行動が、水中の植物プランクトンの異常増殖を防ぐほどの影響力を持っているとされた (Officer et al. 1982). また、排泄行動によっても栄養塩類を大量に排出することにより、一次生産を維持する上で重要な役割を果たしているとされる (Kautsky & Wallentinus 1980; Prosch & McLachlan 1984). 二枚貝類による物質の循環を考える場合、摂食や排泄、並びに体組織として餌資源を同化する循環経路が主に考えられるが、特に摂食と排泄に関しては、直接植物プランクトンに関係することから、水域における物質循環を考える上で重要である。実際に、二枚貝類の動態を踏まえた生態系のマスバランスを評価した報告は多数ある。例えば、Jordan & Valiela (1982) がジョージア州の塩性湿地におけるイガイ科のスジヒバリガイによる窒素収支を調べたところ、イガイのろ過量は、湿地の淡水から海水へ潮汐交換によって排出される量の約1.8倍であり、堆積物表層への生物堆積量と表層よりも深い層へ埋没する物質量は、それぞれろ過量の半分に相当することを明らかにした。最終的に彼らは、イガイ個体群は、生息する湿地帯で懸濁物から粒状窒素をろ過することにより、湿地内の窒素の保持力を増加する役割を持つと結論づけた。佐々木 (1989) は夏季の一色干潟 (9.18 km²) における窒素循環を調査し、干潟内では3.2 t N d⁻¹の一次生産力があり、その一次生産の約3分の2が二枚貝類によって利用されていることを見出し、干潟および二枚貝類の重要性を示した。Hiwatari et al. (2002) は東京湾の三番瀬地域 [15.7 km² (水深5 m以下)] における、シオフキガイを通ずる窒素循環の見積もりを行ったところ、夏季のシオフキガイはその成長速度の速さにより、遠洋一次生産者を高次の栄養塩レベルへと効率的に転送させる効果を持つことを示した。

このように、二枚貝類が生態系へもたらす効果は、その密度が高いほど高くなる。本調査対象種であるホトトギスガイは堆積物表層に泥マットとよばれる構造物を形成し、高密度で生息する (Morton 1974). 繁殖および成長に成功したホトトギスガイ個体群は、その密度に応じて泥マットを広範囲に広げることが可能であり、実際に泥マットの面積やホトトギスガイの生息範囲を求めた結果をまとめたところ、ニュージーランドのHauraki Gulfで約224×10³ km²、オーストラリアのSwan Riverで35 km²、福岡湾で21 km² (密度100 ind. m⁻²以上) と広い範囲に渡ることが報告された (Table 4-1). よって、ホトトギスガイの密度が高く、ホトトギスガイの泥マットの面積が大きいほどホトトギスガイの密度、つまりその生物量が高くなることから、摂食や排泄による環境への影響も大きくなると予想される。また、成長期間を通して住処となる泥マットには大量の物質が溜まるため、この泥マットが消失すると溜まった有機物が放出され、海域の物質収支に多大な影響を及ぼすことが想像される。二枚貝類の生産量や排泄量に関する物質循環を評価した報告は多くある。しかし、本調査域のように広面積な干潟における物質循環を評価した報告は少ないため、現存する干潟に関するものとしては非常に貴重である。

Table 4-1. ホトトギスガイ個体群の最大密度, 最大生物量, 泥マットの面積もしくは距離.

	Location	Maximum density (ind. m ⁻²)	Maximum biomass (gWW m ⁻²)	Mat area or distance	Ref.
Japan	Tokyo Bay	–	–	2,690,000 m ²	1
	Yokosuka harbor	400,000*	8,000*	29,306 m ² *	2
	Kiso river	46,300	–	15 km*	3
	Ano/Shitomo river	>40,000	–	3 km*	4
	Amagasaki artificial tidal flat	2,200*	800*	186 m ²	5
	Nakaumi	105,000*	4,378±182 (SE)	160 m*	6
	Ibi/Nagara river	33,100	–	12 km*	3
	Fukuoka Bay	60,000*	–	21 km ² * (≥100 ind. m ⁻²)	7
	Midori river tidal flat	18,925	4,972	7,500 m ²	8
Australia	Swan river	2,600	–	35 km ² *	9, 10
New Zealand	Hauraki gulf	–	–	224,202 km ² *	10
	Tamaki estuary	16,000	–	170 m ²	11
	Waitemata harbour	–	–	5 km ² *	12
	Whangarei Harbour	3,300	–	2 km ² *	10

*: determined from figure of literature. Reference 1: Kurata & Iimura (1954); 2: Ito & Kajihawa (1981a); 3: Nanbu et al. (2006); 4: Kimura & Sekiguchi (1993); 5: Nakamura et al. (2006); 6: Hosozawa et al. (2015); 7: Honda (1993); 8: Tsutsumi et al. (2013); 9: Slack–Smith & Brearley (1987); 10: Willan (1987); 11: Creese et al. (1997); 12: Hayward et al. (1997).

本研究では、熊本県水産研究センターおよび熊本大学くまもと水循環・減災研究教育センター山田勝雅博士と共同で、緑川河口域に生息する二枚貝類および底質環境に関する調査を実施した。緑川河口干潟では二枚貝綱が底生生物の約6割以上を占めることが分かっており (e.g., Yamaguchi et al. 2004; 堤ら 2013), その中でも優占種となることが多いホトトギスガイ, アサリ, ハマグリ, およびシオフキガイを代表的な一次消費者とした。2015年6月～2017年6月までに各二枚貝類の個体群の二次生産量と堆積物中の基礎生産者の現存量を定量した。さらに各二枚貝類の軟体部の窒素量と現場の堆積物中の窒素量を定量した。本章では、河口域での物質循環を考える上で重要とされる植物プランクトンや底生微細藻類の一次生産者, 二枚貝類および河川水・海水中の無機態窒素量と, 第3章から求めたホトトギスガイ個体群の泥マットの有機物量を干潟全域に換算することで, ホトトギスガイ個体群が卓越しやすい緑川河口干潟域における窒素のマスバランスを評価する。これらの結果より, ホトトギスガイの生物活性が干潟河口域の物質循環に及ぼす影響を考察する。

4-2 材料および方法

4-2-1 調査海域

本調査は、熊本市の緑川河口の干潟域において行った (Fig. 4-1). 緑川は流域面積1,100 km², 流路延長76 kmの一級河川であり, 河口は有明海の東岸に面している. 緑川河口干潟では, 大潮干潮時には沖出し最大幅が約4.5 km, 面積が約2,200 haに及ぶ砂質干潟が現れる. この干潟上に調査地点を約50~100点設置した (Table 4-2).

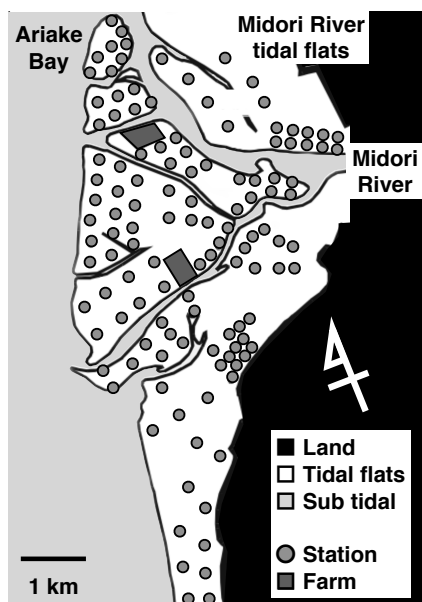


Fig. 4-1. 調査場所 (改変: 熊本県水産研究センター).

Table 4-2. 調査期間とサンプリング地点の数.

Sampling No.	Sampling period	Days	Number of sampling point
1	1 June ~ 16 June 2015	6	120
2	30 July ~ 5 August 2015	5	136
3	26 October ~ 2 November 2015	5	88
4	6 June ~ 5 July 2016	6	131
5	16 August ~ 22 August 2016	6	110
6	16 October ~ 20 October 2016	5	54
7	23 June ~ 29 June 2017	6	126

4-2-2 サンプリング

本研究では, 緑川河口干潟に設置した地点において, 2015年6月から2017年6月の間に合計7回の調査を行い (6月・8月・10月), 底質の物理化学特性の調査および底生生物の定量調査を行った. 底質の物理化学特性に関する調査は, 全地点において内径29 mmの円柱コアサンプラーを用いて表層から深さ1 cmまでの堆積物を5回, ビニール袋に採取した. これらの堆積物サンプルは保冷剤を入れたクーラーボックスに保管し, 研究室に持ち帰った. 底生生物の定量調査は, 方型コアサンプラー (25 × 25 × 5 cm) を用いて底質を2回採取し, 1 mm目の篩を用いて篩った後, 残渣物をそれぞれビニール袋に入れてサンプルとした. サンプルは熊本県水産研究センターが保管した. 底生生物の定量サンプルは, ローズベンガルを溶解したホルマリン溶液を底生生物の定量サンプルに加え, 最終濃度が10%になるように固定した. 後日, 再度1 mm目の篩を用いてふるい, 篩上の残渣物から生物を選り出し, 実体顕微鏡下で二枚貝綱および腹足綱の種のみを同定し, 種別に計数した.

4-2-3 試料の分析

底質の物理化学特性の調査では, 堆積物中のChlorophyll-a (Chl-a) 量を調べるために, 湿泥を90%アセトン溶液中に浸出させた (冷暗所で24時間). その後, 超音波処理を施し, 光合成色素の溶媒への抽出を行った. 抽出溶媒に含まれる光合成色素は, Turner Designs社製10-AU型蛍光計を用いて, 蛍光光度法で分析した

(Yentsch & Menzel 1963). 1地点につき、3回繰り返し行った。熊本県水産研究センターが保管した底生生物の定量サンプルの中で、ホトトギスガイの標本のみを受け取り、殻長1 mm以上の個体のみについてデジタルキャリパーを用いて殻長を計測し、個体数を計数した。アサリ、ハマグリおよびシオフキガイの密度と、アサリおよびハマグリの殻長については熊本県のデータを用いて算出した。シオフキガイの殻長については、緑川における平均殻長を引用した(高田ら 未発表)。

4-2-4 使用したデータおよびその計算方法

【河川・海水中の窒素量】この調査では、河川および海水中の窒素としての現存量は測定されていない。そこで、緑川河口干潟域から約10 km上流の地点において測定された河川水のアンモニア性窒素、硝酸性窒素および亜硝酸性窒素の年間平均値の合計値を溶存無機態窒素(DIN)濃度とした。その値 [$1.3 \pm 0.2 \text{ mg L}^{-1}$ (平均値 \pm 標準偏差), $n=7$: 熊本県 2016; 2017] に、干潟の平均水深を2 mとして乗じ、 1 m^2 あたりの現存量を算出した。また、緑川河口から約14 km上流の測定地点(城南)での2015年~2016年の流量平均値 [$59.7 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ (6月~10月), $26.3 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ (11月~翌5月): 国土交通省 2017] を乗じて、上流から河口域へ流れ込む1日あたりの窒素の流入量とした。同様に、河口干潟上および河口干潟から数km離れた沖合の地点で測定された海水のアンモニア性窒素、硝酸性窒素および亜硝酸性窒素の年間平均値の合計値 [$0.2 \pm 0.1 \text{ mg L}^{-1}$ (平均値 \pm 標準偏差), $n=8$] を海水中のDIN濃度とした(熊本県 2016; 2017)。海水中のDIN濃度に関しても、干潟の平均水深2 mを乗じることで 1 m^2 あたりの現存量を求め、さらに干潟面積から干潟に現存する窒素量とした。

植物プランクトンの現存量は測定していない。海水中の年間平均Chl-*a*量 [$5.1 \pm 1.5 \text{ } \mu\text{g L}^{-1}$ (平均値 \pm 標準偏差), $n=8$: 熊本県 2016; 2017] を用い、干潟の平均水深2 m, $N/\text{Chl-}a=5.0$ ($C/N=6.6$: Redfield et al. 1963; $C/\text{chl-}a=33$: Eppley 1968) を用いて、植物プランクトンの窒素としての現存量とした。また、植物プランクトンの干潟あたりの生産量は、有明海における光合成活性の平均値 $3.0 \text{ mg C mg Chl-}a^{-1} \text{ h}^{-1}$ (6月~10月), 11月~翌5月の期間はその半分 (Tripathy et al. 2010), $C/N=6.6$ (Redfield et al. 1963), 日照時間12 h (佐々木 1989) として求め、干潟面積を用いて算出した。

【堆積物中に現存する窒素量】堆積物中に含まれるChl-*a*量の平均値を求め、その後 $N/\text{Chl-}a=5.58$ (Montani et al. 2003) を用いて、堆積物中の底生微細藻類の窒素量として換算した。山口 (2011) が算出した潮間帯における底生微細藻類の平均生物量と生産量から、光合成活性を $0.4 \text{ mg C mg Chl-}a^{-1} \text{ h}^{-1}$ とし、 $C/N=7.05$ (Montani et al. 2003), 日照時間12 h (Cahoon 1999; 山口 2011) として、干潟面積をかけて、底生微細藻類の干潟あたりの生産量を求めた。

泥マットの窒素の現存量は、ホトトギスガイ個体群の密度と1個体あたりの泥マットの窒素量 $5.6 \text{ mg N ind.}^{-1}$ (第3章) から求めた。泥マットの蓄積量は調査日数で除して、ホトトギスガイの棲息面積を乗じて干潟あたりの蓄積量とした。

4-2-5 二枚貝類の個体群の窒素量、二次生産量、摂食量および排泄量の計算方法

各調査時のホトトギスガイ、アサリ、ハマグリおよびシオフキガイの個体群の窒素量を、次の手順で求

めた。なお、軟体部の窒素含量はそれぞれの参照値を用いた [ホトトギスガイ: 13.6% (Takenaka et al. 2018); アサリ: 12.3% (Komorita et al. 2014); ハマグリ: 9.7% (George & Mathew 1996); シオフキガイ: 9.7% (Hiwatari et al. 2002)].

1. 定量調査の標本の殻長の計測結果より、個体群の平均殻長を求める。(コホートが複数からなる場合は各コホート別の平均殻長を求める。)
2. それぞれの二枚貝類の殻長と軟体部の乾燥重量との関係式 (Table 4-3) から、個体群の平均個体軟体部重量を算出する。
3. 個体群の窒素量 (g N m⁻²) = 平均個体軟体部重量 × 軟体部窒素含量 × 密度 ----- (4-1)

各個体群の1日あたりの二次生産量を、成長量逐次計算法により、窒素量のデータを用いて次式から推定した (cf. 玉井 1988a; b).

$$P_{t+1} = \frac{D_t + D_{t+1}}{2} \times (B_{t+1} - B_t) / (Date_{t+1} - Date_t) \text{ ----- (4-2)}$$

ここで、 P : ホトトギスガイ個体群の1日における二次生産量 (g N m⁻² day⁻¹), D : 密度 (ind. m⁻²), B : 平均殻長の個体の軟体部窒素量 (g N ind.⁻¹), $Date$: 調査日, t : 調査回数を示す。二次生産量に二枚貝類の平均的な同化速度18.8% (Komorita et al. 2014) を乗じて、各二枚貝類の摂食量とした。各二枚貝類が環境中に排泄する窒素量をそれぞれの排泄速度の平均値 [ホトトギスガイ: 10.0 μmol NH₄⁺ gDW⁻¹ h⁻¹ (Magni et al. 2000); アサリ: 6.1 μmol NH₄⁺ gDW⁻¹ h⁻¹ (Magni et al. 2000); ハマグリ: 4.5 μg NH₄⁺ gDW⁻¹ h⁻¹ (Tang et al. 2005); シオフキガイ: 35.0 μg NH₄⁺ gDW⁻¹ h⁻¹ (Hiwatari et al. 2002)] を用いて、各二枚貝類の排泄量とした。ハマグリは窒素含有量および排泄速度に関しては、ハマグリ属種 (*Meretrix* sp.) およびチョウセンハマグリ (*M. meretrix* Linnaeus) の報告値を代用した。これに各二枚貝類の生息面積を乗じて、干潟あたりの摂食量および排泄量とした。

Table 4-3. 各二枚貝の殻長と乾燥重量との関係式.

Species		Reference
<i>Arcuatula senhousia</i>	$DW = 3.375 \times 10^{-6} SL^{3.269}$	Takenaka et al. (2016)
<i>Ruditapes philippinarum</i>	$DW = 10^{[2.17 \log(SL) - 4.09]}$	Tsutsumi et al. (2002)
<i>Meretrix lusoria</i>	$DW = 3.879 \times 10^{-6} SL^{3.169}$	Ikuta (1988)
<i>Macra quadrangularis</i>	$DW = 3.2 \times 10^{-5} SL^{2.62}$	Hiwatari et al. (2002)

4-3 結果

4-3-1 堆積物表層中のChl-*a*現存量

各調査地点における表層堆積物中 (0~1 cm) のChl-*a*現存量をFig. 4-2に示した。逆距離加重法 (未測定地点を測定地点から推定する方法の1つ、未測定地点と測定地点との距離が近ければ近いほど、値が近くなる) を用いて、干潟全体における傾向を示した (software package, R, Version 3.4.0)。各調査期間におけるChl-*a*現存量

(平均値 ± 標準偏差) は、それぞれ $72.4 \pm 75.5 \text{ mg m}^{-2}$ (2015年6月), $46.0 \pm 39.1 \text{ mg m}^{-2}$ (2015年8月), $51.0 \pm 40.6 \text{ mg m}^{-2}$ (2015年10月), $31.7 \pm 28.8 \text{ mg m}^{-2}$ (2016年6月), $43.8 \pm 30.9 \text{ mg m}^{-2}$ (2016年8月), $34.4 \pm 20.2 \text{ mg m}^{-2}$ (2016年10月), $37.3 \pm 34.6 \text{ mg m}^{-2}$ (2017年6月) であった。全期間における平均値は、 $44.9 \pm 13.9 \text{ mg m}^{-2}$ であった。河口に最も近い南東側地点が高く、河川よりも北側地点で低い傾向を示した。調査期間中の最大Chl-*a* 現存量は2015年6月に河口に最も近い南東側の地点で 609.7 mg m^{-2} を記録した。

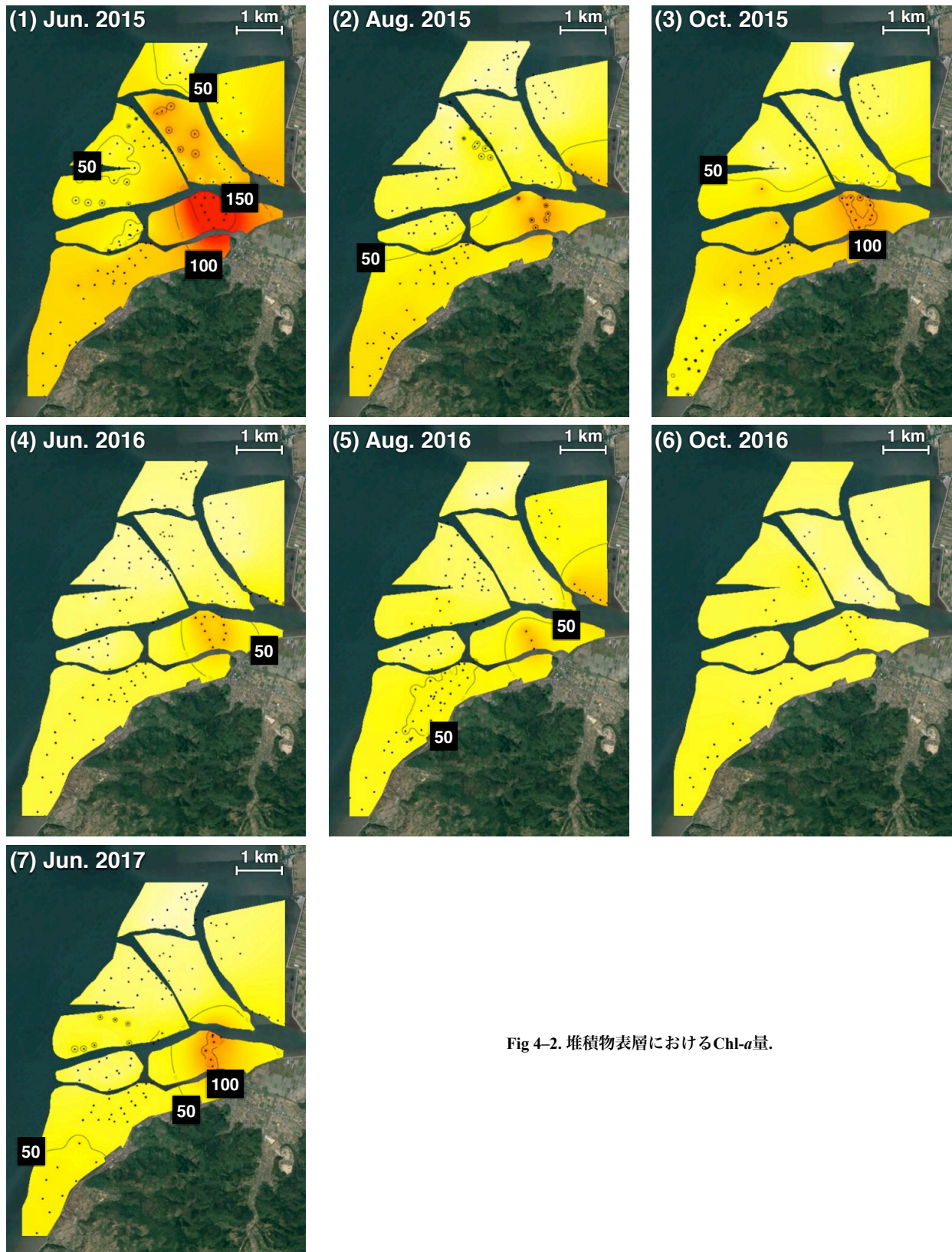


Fig 4-2. 堆積物表層におけるChl-*a*量.

4-3-2 二枚貝類の密度および平均殻長

各調査地点におけるホトトギスガイ、アサリ、ハマグリおよびシオフキガイ個体群の平均密度をFig. 4-3に示した。各個体群の平均密度はそれぞれ1,261, 300.1, 12.2, 332.1 ind. m⁻²であった。4種の中ではホトト

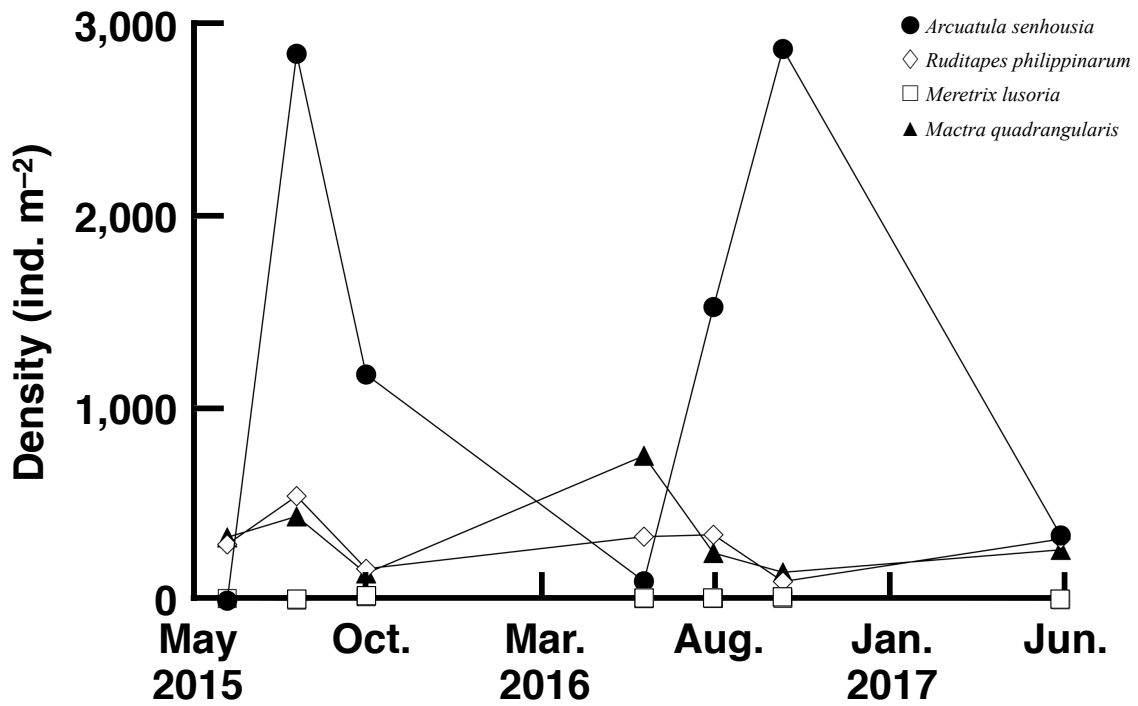


Fig. 4-3. 調査期間ごとの二枚貝の平均密度.

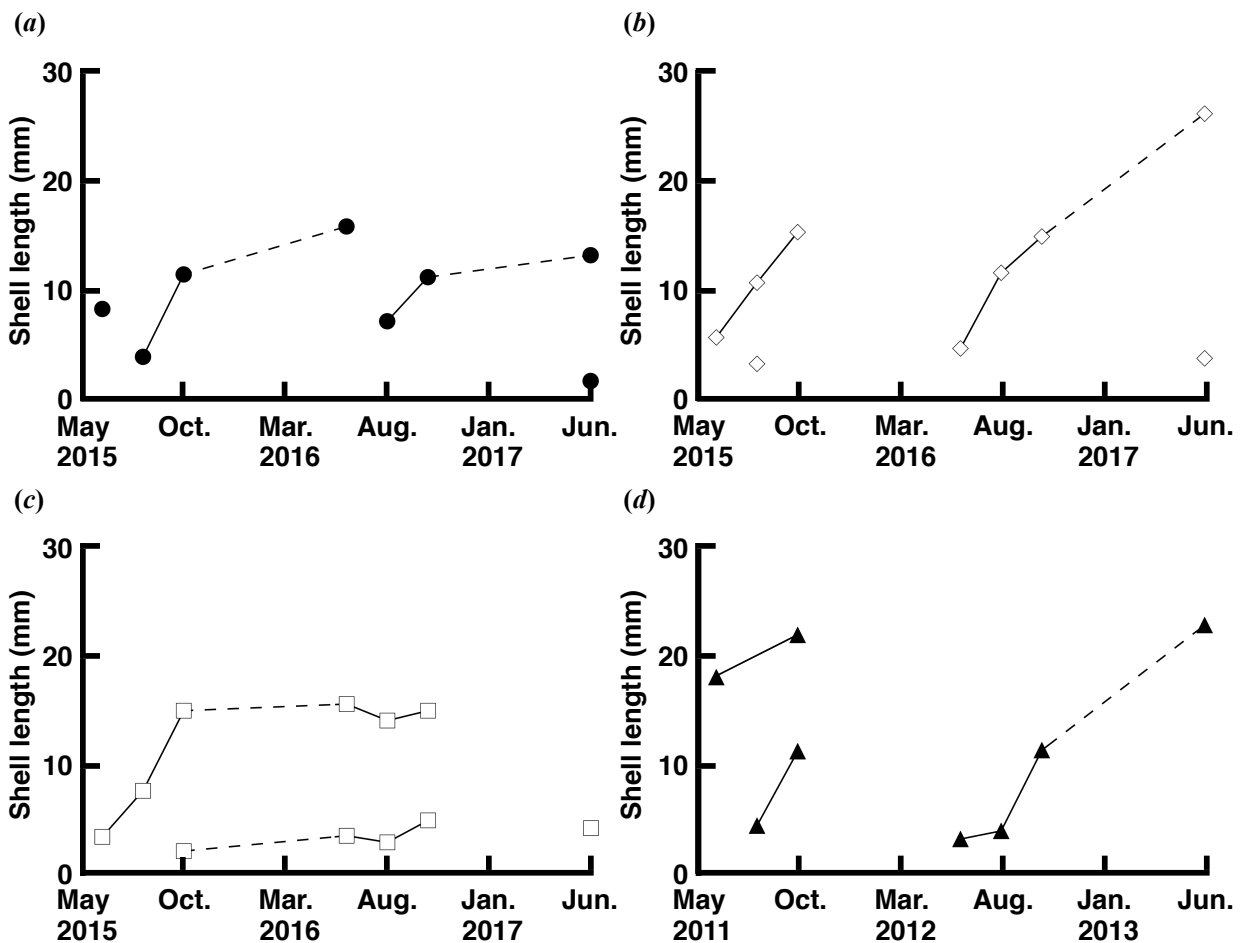


Fig. 4-4. 各二枚貝の個体群の平均殻長, (a) ホトトギスガイ, (b) アサリ, (c) ハマグリ, (d) シオフキガイ.

ギスガイが最も密度が高く、新規加入時期である2015年8月および2016年10月には約2,800 ind. m⁻²まで上昇した。次いでシオフキガイとアサリが同程度で存在し、ハマグリは密度は低かった。

各調査地点における各個体群の平均殻長をFig. 4-4に示した。ホトトギスガイは2015年8月～2016年6月および2016年8月～2017年6月にかけて、3.9～15.8 mmおよび7.2～13.2 mmまで成長した。アサリは2015年6月～10月および2016年6月～2017年6月にかけて、5.7～15.3 mmおよび4.7～26.1 mmまで成長した。ハマグリの平均殻長は、標本数が少ないため、明確な成長曲線は2015年6月～10月の間に3.3～14.8 mmでのみ認められた。2016年6月～10月までに3.7 ± 1.0 mm, 14.7 ± 0.8 mmの2コホート確認できた。本研究では、シオフキガイの平均殻長は測定していない。しかし、同じ緑川河口干潟での2011年6月～2013年6月の調査結果では、6月～10月, 8月～10月および6月から翌6月にかけて、17.9～21.7mm, 4.3～11.1 mmおよび3.1～22.6 mmの成長がみられた。このため、本研究では、本研究期間にも同様の成長があるものとみなした。

4-3-3 現存量

【河川・海水】河川および海水中のDIN濃度 (1.3 mg L⁻¹, 0.2 mg L⁻¹) から、干潟の平均水深を2 mと仮定すると、河川および海水中の現存量はそれぞれ2.6 × 10³ mg N m⁻², 317.8 mg N m⁻²となった。

【植物プランクトン・底生微細藻類】干潟海域の年間平均Chl-*a*量 (5.1 μg L⁻¹) から、干潟の平均水深2 m, N/Chl-*a*=5と仮定し、植物プランクトンの窒素現存量を50.8 mg N m⁻²と推定した。同様に、調査期間中における干潟の底質表層中の平均Chl-*a*量 (44.9 mg m⁻²) を窒素量に換算し、平均値を求めたところ、底生微細藻類の窒素としての現存量は250.5 mg N m⁻²となった。

【二枚貝類】ホトトギスガイ、アサリ、ハマグリおよびシオフキガイの個体群それぞれの窒素量を算出するために、それぞれの平均密度および各コホートの平均殻長の値を式4-1に代入した。ホトトギスガイ個体群の窒素量は10月に高い傾向にあり、アサリは8月と20 mm以上まで成長した6月に高い値を示し、シオフ

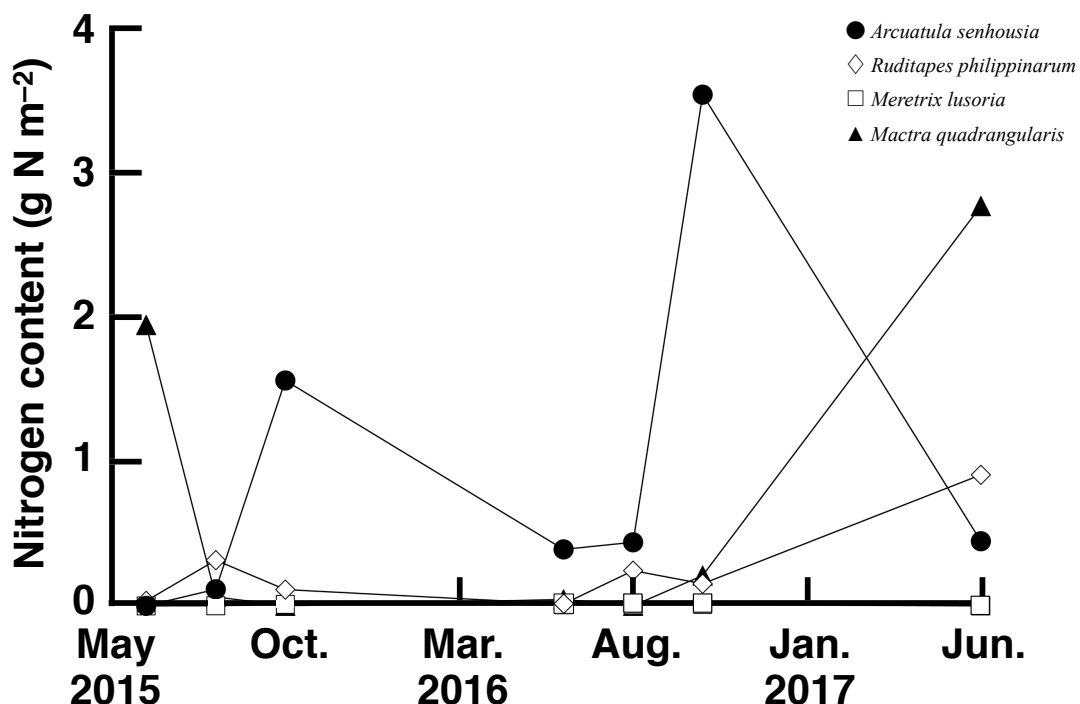


Fig. 4-5. 調査期間ごとの二枚貝の平均窒素量.

キガイは2016年6月を除いて6月に高い値を示す傾向にあった (Fig. 4-5)。ハマグリは窒素量はほぼ横ばいであった。4種の合計窒素量は $1.9 \times 10^3 \text{ mg N m}^{-2}$ となり、割合で見るとホトトギスガイが約半分を占め(48.6%)、シオフキガイ(37.7%)、アサリ(13.4%)、ハマグリ(0.3%)と続いた。

【ホトトギスガイの泥マット】1個体あたりの泥マットの窒素量に基づき、各調査期間におけるホトトギスガイ個体群の密度を乗じて、泥マットの窒素としての現存量を算出したところ、 $7.1 \times 10^3 \text{ mg N m}^{-2}$ と推定された。

4-3-4 生産量の特徴

ホトトギスガイ個体群の動態は大きく分けて春期から秋期までの気温が高い間は成長し、冬季になると成長の停滞あるいは個体群の衰退が起こる動態である。そこで本研究では、6月と10月を基点として、6～10月を成長期、10月～翌年6月までを衰退期として、それぞれの期間における生産量を求めた。

【河川】河川の無機態窒素量に、ホトトギスガイ個体群の成長期および衰退期の河川の平均流量59.7、26.3 $\text{m}^3 \text{ s}^{-1}$ を乗じたところ、河川から干潟に流入する生産量は成長期で $6.6 \times 10^3 \text{ kg N d}^{-1}$ 、衰退期で $2.9 \times 10^3 \text{ kg N d}^{-1}$ となった。

【植物プランクトン・底生微細藻類】海水中の植物プランクトンの年間平均現存量に対して、光合成活性3.0(成長期)、1.5 $\text{mg C mg Chl-}a^{-1} \text{ h}^{-1}$ (衰退期)、光合成時間12 h、C/N=6.6と仮定すると、それぞれ55.4 $\text{mg N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ 、27.7 $\text{mg N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ となった。干潟面積あたりの生産量はホトトギスガイ個体群の成長期で $1.2 \times 10^3 \text{ kg N d}^{-1}$ 、衰退期で609.4 kg N d^{-1} となった。

底質中の底生微細藻類の現存量に対しても同様に、光合成活性0.4 $\text{mg C mg Chl-}a^{-1} \text{ h}^{-1}$ 、光合成時間12 h、C/N=7.05としたところ、ホトトギスガイ個体群の成長期および衰退期における生産量は30.6 $\text{mg N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ 、15.3 $\text{mg N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ となった。干潟あたりの生産量に換算すると、ホトトギスガイ個体群の成長期で672.5 kg N d^{-1} 、衰退期で336.3 kg N d^{-1} となった。

【二枚貝類】二枚貝類の生産量について、ホトトギスガイ個体群の成長期の生産量は衰退期の約5倍高くなった。ホトトギスガイ個体群の成長期におけるアサリの生産量は、ホトトギスガイ個体群の衰退期における生産量よりも約1.5倍高い値を示した。ハマグリについては、両時期において他の二枚貝よりも生産量が小さかった。シオフキガイの生産量は、ホトトギスガイ個体群の衰退期に高い傾向を示し、成長期の約23倍となった。4種の生産量の合計値は成長期で38.7 $\text{mg N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ 、衰退期で14.5 $\text{mg N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ となった。干潟あたりの生産量は、ホトトギスガイ個体群の成長期で424.9 kg N d^{-1} 、衰退期で176.4 kg N d^{-1} となった。

【ホトトギスガイの泥マット】泥マットの窒素の現存量を調査期間日数で割り、1日あたりの泥マットの蓄積量を求めたところ、成長期で178.7 $\text{mg N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ 、衰退期で5.1 $\text{mg N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ となった。ホトトギスガイの平均生息面積を乗じて、干潟あたりの生産量に換算すると、成長期で $1.9 \times 10^3 \text{ kg N d}^{-1}$ 、衰退期で34.4 kg N d^{-1} となり、衰退期には成長期に溜まった量の殆どが放出された結果となった。

4-3-5 二枚貝類の摂食量および排泄量

各二枚貝類の個体群による摂食量を、それぞれの二次生産量に二枚貝類の平均的な同化速度を乗じて求めた。排泄量を個体群それぞれの排泄速度から試算した。これに各種個体群の生息面積を乗じて、干潟あたりの摂食量および排泄量とした。ホトトギスガイ個体群の成長期では、ホトトギスガイが4種合計の摂食量の約7割、排泄量の約9割を占めた。衰退期になると摂食量の約5割がシオフキガイによるものとなり、排泄量はアサリとシオフキガイがそれぞれ約3割を占めた。これらの結果をまとめてTable 4-4に示した。

Table 4-4. 現存量およびフラックス量。

	Standing stock (mg N m ⁻²)	Flux (growth time) (mg N m ⁻² d ⁻¹)	Flux (decay time) (mg N m ⁻² d ⁻¹)
DIN of Seawater	317.8	—	—
DIN of liver	2,554.3	6,558 (kg N d ⁻¹)	2,902 (kg N d ⁻¹)
Phytoplankton	50.8	55.4 (Production)	27.7 (Production)
Microphytobenthos	250.5	30.6 (Production)	15.3 (Production)
4 clams	1,902.7	206.0 (Ingestion), 38.7 (Production), 59.5 (Excretion)	77.3 (Ingestion), 15.4 (Production), 39.4 (Excretion)
Muddy mat	7,063.4	178.7	5.1

4-3-6 成長期および衰退期の物質収支の特徴

ホトトギスガイ個体群の成長時期および衰退時期における水中・堆積物中に現存する窒素量と、二枚貝類を介する生産量の比較をFig. 4-6に示した。以下の説明では、懸濁態窒素量をPで、無機態窒素量をDで示した。河川からの流入量はD: 6,588 kg N d⁻¹、干潟上の海水中に現存する窒素量はD: 6,991 kg Nとなった。ホトトギスガイ個体群の成長期における二枚貝類の餌となる植物プランクトンはP: 1,218 kg N d⁻¹、干潟堆積物表層の底生微細藻類はP: 673 kg N d⁻¹となった。これらを摂食するホトトギスガイ、アサリ、ハマグリおよびシオフキガイの各個体群による摂食量の合計値はP: 2,261 kg N d⁻¹、二次生産量の合計値はP: 425 kg N d⁻¹、排泄量の合計値はD: 631 kg N d⁻¹となった。泥マットへの蓄積量はP+D: 1,911 kg N d⁻¹となった。ホトトギスガイ個体群が作成した泥マットへの有機物の蓄積量は、上流から流れ込む窒素流入量の約3割に相当した。

ホトトギスガイ個体群の衰退期における干潟上の海水中の窒素量はFig. 4-6 (a)と同様に年間平均値で示した(D: 6,991 kg N)。緑川上流から河口へ流れ込む窒素量はD: 2,902 kg N d⁻¹となった。二枚貝類の餌となる植物プランクトンはP: 609 kg N d⁻¹、干潟堆積物表層の底生微細藻類はP: 336 kg N d⁻¹となった。これらを摂食する4種全体の摂食量はP: 938 kg N d⁻¹、二次生産量はP: 176 kg N day⁻¹、排泄量はD: 491 kg N d⁻¹となった。ホトトギスガイ個体群の衰退による軟体部窒素量の減少量はP+D: 269 kg N d⁻¹、泥マットから流出された窒素量はP+D: 1,876 kg N d⁻¹となった。ホトトギスガイ個体群および泥マットの崩壊に伴って流出した窒素量が仮に全て無機化したとすると、その量は河川からの流入量の約7割に匹敵した。

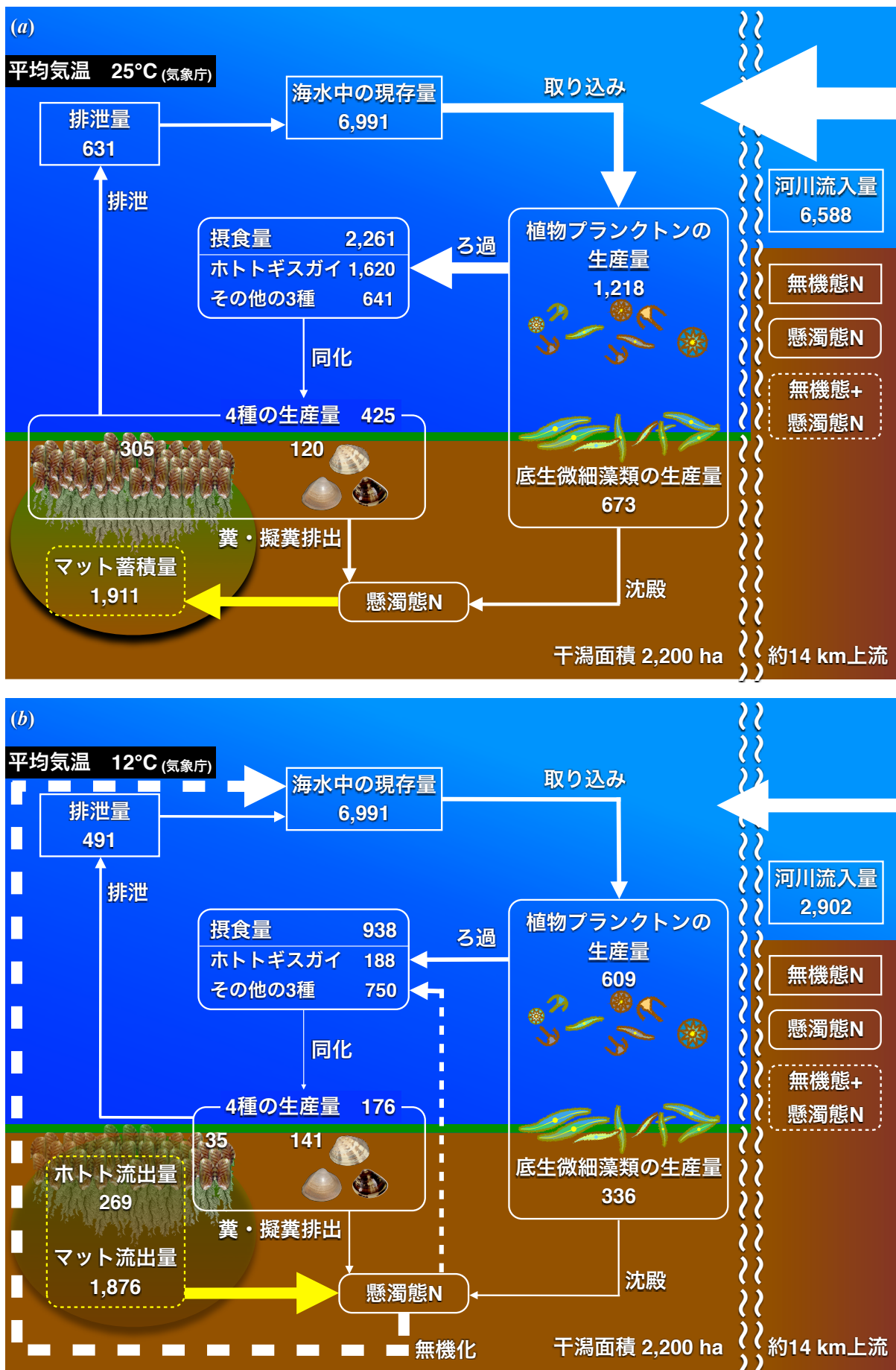


Fig. 4-6. 緑川河口域における物質収支. (a) ホトトギスガイ個体群の成長期, (b) 衰退期. 現存量とフラックスの単位はそれぞれkg N, kg N d⁻¹を示す.

4-4 考察

各二枚貝類の成長曲線について、それぞれの文献と比較したところ (ホトトギスガイ: 竹中ら 2016; アサリ: 堤ら 2002; ハマグリ: 熊本県 2013; シオフキガイ: Nakano et al. 2012), それぞれほぼ同等な成長曲線であったことから、本研究での二枚貝類の二次生産量および摂食量の推定は妥当なものと判断した。干潟域における二枚貝類は、海水中の有機態物質をろ過し、成長するとともに糞や擬糞の形で有機態物質を排出する。Cloern (1982) は South San Francisco Bay において、生息する二枚貝類による1日あたりのろ過量が、湾内の全水量に匹敵することを指摘し、二枚貝類による摂食、消化、排泄活動によって植物プランクトンの生産量が制御されることを主張した。また、Cohen et al. (1984) は、夏季に植物プランクトンの濃度が減少する原因を、夏季に侵入したタイワンシジミ (*Corbicula fluminea* O.F. Müller) のろ過摂食によるものとした。このように、二枚貝類のろ過による懸濁物の摂取が水域の物質循環に影響を与えているとされている。本研究では、4種 (ホトトギスガイ, アサリ, ハマグリ, シオフキガイ) の個体群の動態を調査し、4種の生物を介する物質と生息地である緑川河口域に存在する物質の試算を行った。6月~10月におけるホトトギスガイ個体群の成長期では、1日あたりの4種の摂食量は、植物プランクトンと底生微細藻類の合計値の約3割に相当し、既存研究のような植物プランクトンを抑制するほどの影響度は見られなかった。堤ら (2002) が緑川河口干潟の覆砂した場所におけるアサリの二次生産量から、必要と考えられる一次生産量を試算したところ、約470 g C m⁻² yr⁻¹の一次生産量が必要であるとした。植物プランクトンと底生微細藻類のC/N比を6.8とすると、この値は約189 mg N m⁻² d⁻¹に換算される。本研究で求めた生産量は平均64.6 mg N m⁻² d⁻¹ (植物プランクトン 41.6 mg N m⁻² d⁻¹, 底生微細藻類 23.0 mg N m⁻² d⁻¹) であり、堤ら (2002) が試算した必要とされる一次生産量よりも低い値となった。Yamaguchi et al. (2004) が、緑川河口干潟を河口から沖合にかけてトランセクト状に底質表層のChl-*a*量を調査した結果、沖合からの植物プランクトンの輸送に加えて、干潟における底生微細藻類の再懸濁と輸送が、二枚貝類の成長を支えているとしており、本研究からも、十分な餌資源によって二枚貝類の生産量が支えられていることが示された。

また、本研究で試算した一次生産者の窒素ベースの生産量を既存研究と比較を行った。Cloern et al. (2014) は、様々な河口沿岸域における植物プランクトンの生産量をまとめたところ (n=131), 平均252 (-105~1,890) g C m⁻² yr⁻¹ (105 mg N m⁻² d⁻¹; C/N=6.6: Redfield et al. 1963) であることを報告した。また、山口 (2011) は、様々な潮間帯における底生微細藻類の現存量および生産量をまとめたところ (n=43), 現存量は84 ± 61 mg Chl-*a* m⁻², 生産量は121 ± 100 g C m⁻² yr⁻¹ [64 ± 52 mg N m⁻² d⁻¹ (平均値 ± 標準偏差); C/N=7.05: Montani et al. 2003, 光合成時間270日: Cahoon 1999; 山口 2011] であることを報告した。本研究で試算した植物プランクトンおよび底生微細藻類の生産量は、上記で記した既往研究の範囲内であった。

沿岸域に生息する二枚貝類の窒素ベースの摂食量として、中海のヤマトシジミ (*Corbicula japonica*: 現存量1,663 mg N m⁻²) で22×10³ kg N d⁻¹ (275.0 mg N m⁻² d⁻¹: Nakamura et al. 1988), 愛知県一色干潟のベントス (現存量4,800 mg N m⁻²) で1,470 kg N d⁻¹ (160.1 mg N m⁻² d⁻¹: 佐々木 1989), 北海道厚岸湖のアサリ (現存量約59×10³ mg N m⁻²) で2,250 kg N d⁻¹ (70.3 mg N m⁻² d⁻¹: 大島ら 2006) などが算出されている (Table 4-5)。緑川河

Table 4-5. 一次生産者の現存量・生産量および二枚貝類の摂食量、生産量、および排泄量。

Area	Primary biomass (P: $\mu\text{g Chl-}a\text{ L}^{-1}$) (M: $\text{mg Chl-}a\text{ m}^{-2}$)	Primary production ($\text{mg N m}^{-2}\text{ d}^{-1}$)	Species	Biomass (mg N m^{-2})	Excretion ($\text{mg N m}^{-2}\text{ d}^{-1}$)	production ($\text{mg N m}^{-2}\text{ d}^{-1}$)	Ingestion ($\text{mg N m}^{-2}\text{ d}^{-1}$)	Ref.
Lake Shinji, Japan (80 km^2)	-	P: 218.8 (P: $17.5 \times 10^3\text{ kg N d}^{-1}$)	<i>Corbicula japonica</i>	1,663 ($133 \times 10^3\text{ kg N}$) (4,694 gFDW m^{-2})	48.8 (3,900 kg N d^{-1}) (200 $\mu\text{g N gFDW}^{-1}\text{ h}^{-1}$)	-	275.0 ($22 \times 10^3\text{ kg N d}^{-1}$) (5.0 $\text{L gFDW}^{-1}\text{ h}^{-1}$)	1
Isshiki tidal flat, Japan (9.18 km^2)	P: 15.0 ($\text{mg Chl-}a\text{ m}^{-2}$), M: 45.0 (P: 689, M: 2,066 kg N)	P: 107.8, M: 162.3 (P: 990, M: 1,490 kg N d^{-1})	Macrobenthos	4,800 ($44 \times 10^3\text{ kg N}$) (47.9 gDW m^{-2})	66.4 (610 kg N d^{-1})	21.8 (200 kg N d^{-1})	160.1 (1,470 kg N d^{-1})	2
Midori river tidal flat, Japan (22 km^2)	P: 5.1, M: 44.9 (P: 1,117, M: 5,512 kg N)	P: 41.5, M: 22.9 (P: 914, M: 504 kg N d^{-1})	4 clams	1,903 ($1.9 \times 10^3\text{ kg N}$) (16.3 gDW m^{-2})	12.4 (140 kg N d^{-1})	18.5 (211 kg N d^{-1})	98.6 (1,121 kg N d^{-1})	3
Wakayama tidal flat, Japan (0.75 km^2)	M: 13.1~116.0 (M: 210 kg N)	M: 160.0 (M: 120 kg N d^{-1})	Macrobenthos (44 species)	5,600 (4,200 kg N)	-	16.0 (12 kg N d^{-1})	-	4
Akkeshi estuary, Japan (32 km^2)	P: 0.6~5.7, M: 20.0 (P: 173~1,642 kg N)*3 (2 m)	P: 17.4 (P: 556 kg N d^{-1})	<i>Ruditapes philippinarum</i>	59,000*1 ($1,888 \times 10^3\text{ kg N}$)*1 (480 gDW m^{-2})	7.9 (252 kg N d^{-1})	-	70.3 (2,250 kg N d^{-1})	5
Hiroshima Bay, Japan (160 km^2)	P: 1~10*2 (P: 90,000 kg N)	P: 153.5*3 (P: $26 \times 10^3\text{ kg N d}^{-1}$) (P: 1,013 $\text{mg C m}^{-2}\text{ d}^{-1}$)	Oyster	2,188 ($350 \times 10^3\text{ kg N}$) (2,950 gDW m^{-2})	13.1 (2,100 kg N d^{-1}) (496 $\text{g m}^{-2}\text{ yr}^{-1}$)	8.1 (1,300 kg N d^{-1})	42.5 (6,800 kg N d^{-1}) (1,605 $\text{g m}^{-2}\text{ yr}^{-1}$)	6
Tracadie Bay, Canada (16.4 km^2)	P: 1~12*2 (P: 1,310 kg N)	P: 20.4 (122 ton N yr^{-1})	Benthos	514 (8,430 kg N)	16.5 (99 ton N yr^{-1})	-	32.6 (195 ton N yr^{-1})	7
Tracadie Bay, Canada (16.4 km^2)	P: 1~12*2 (P: 1,310 kg N)	P: 20.4 (122 ton N yr^{-1})	Mussels	-	3.3 (55 kg N d^{-1}) (20 ton N yr^{-1})	-	30.9 (507 kg N d^{-1}) (185 ton N yr^{-1})	7
Sanbanse area, Tokyo Bay, Japan (15.7 km^2)	P: 22.6 (P: 3,193 kg N)*3 (2 m)	P: 61.5 (P: 965 kg N d^{-1})	<i>Macra quadrangularis</i>	203 (3,190 kg N) (2.4 gFDW m^{-2})	1.6 (25 kg N d^{-1}) (35.0 $\mu\text{g N gFDW}^{-1}\text{ h}^{-1}$)	12.5 (197 kg N d^{-1})	18.2 (286 kg N d^{-1}) (408 $\mu\text{g N gFDW}^{-1}\text{ h}^{-1}$)	8
Salt marsh, New England (0.48 km^2)	-	-	Mussels	2,794 (1,341 kg N) (8,900 kg)	3.9 (691 kg N yr^{-1})	1.5 (260 kg N yr^{-1})	14.4 (2,528 kg N yr^{-1})	9
Lake Shinji, Japan (80 km^2)	-	-	<i>Corbicula japonica</i>	2,394*1 ($192 \times 10^3\text{ kg N}$)*1 (34.2 gDW m^{-2})	4.5 (360 kg N d^{-1})	1.3 (104 kg N d^{-1})	10.4 (832 kg N d^{-1})	10
Akkeshi estuary, Japan (32 km^2)	P: 0.6~5.7, M: 20.0 (P: 173~1,642 kg N)*3 (2 m)	P: 17.4 (P: 556 kg N d^{-1})	Oyster	-	1.1 (36 kg N d^{-1})	-	8.6 (274 kg N d^{-1})	5

*1: Nitrogen content of *Ruditapes philippinarum*=12.3% (Komoria et al. 2014); *Corbicula japonica*=7.0% (Nakamura et al. 1988), *2: determined from figure, *3: C/N=6.6, N/Chl- a =4.5 (Redfield et al. 1963; Eppley 1968).
Reference 1: Nakamura et al. (1988); 2: Sasaki (1989); 3: This study; 4: Yamochi et al. (2004); Yamochi et al. (2007); 5: Oshima et al. (2006); 6: Songsangjinda et al. (2000); 7: Cranford et al. (2007); 8: Hiwatari et al. (2002); 9: Jordan & Valiela (1982); 10: Yamamuro & Koike (1993)

口干潟における4種の二枚貝類(平均現存量 $1,903 \text{ mg N m}^{-2}$)での摂食量($1,121 \text{ kg N d}^{-1}$; $98.6 \text{ mg N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$)は、これらと同程度となった。緑川河口干潟では、この4種が優占種になりやすく、底生生物の密度の約6割、湿重量の約9割を占める(e.g., Yamaguchi et al. 2004; 堤ら 2013)。実際に、底生生物に利用される一次生産者の量は試算した摂食量以上になると考えられるが、仮に2倍だとしても今回算出した一次生産量だと十分に賄えることができるほどだった。また、デトリタスやバクテリアなど他の懸濁態物質も餌資源に成り得る。これら豊富な餌資源によって、緑川河口干潟でアサリやハマグリ漁獲を可能としていると考えられる。

成長期における泥マットへの蓄積量は、ホトトギスガイ個体群の摂食量の約2倍に相当した。仮に糞・擬糞の排泄量が無機態窒素の排泄量と同量であり、泥マットに蓄積したとすると、泥マットに蓄積した有機物の起源は約3割が排泄物、残り約7割がその他の起源と考えられる。ホトトギスガイが高密度で棲息している生態系では、有機物を取り込むSinkが1つ増えることになり、物質の循環経路をホトトギスガイが新たに増やした結果となる。二枚貝類が排出した排泄物は、細菌や微細藻が付着することによって、一部は無機化されたり、堆積物食者に食べられたりすることで分解・無機化される(菊池 2003)。泥マットは凹凸がある構造上、他のベントスにとって新たな住処を提供する形となり、特に堆積物食者である多毛類の増加が報告されてきた(e.g., Hutchings & Wells 1992; Crooks 1998)。堆積物食者によって泥マットの中で有機物の無機化が促進されると、泥マットは有機物の蓄積場としてだけでなく、有機物の無機化を促進させる場所として重要な意味を持つことになる。しかし、成長期には密度が高く、泥マットが表層をしっかりと被覆しているため、攪乱や泥マットの縁でもない限り無機化した有機物が海水中へ回帰する機会は海底表面および泥マットの縁のみと限られていると考えられる。

ホトトギスガイ個体群の衰退過程では、ホトトギスガイ軟体部の窒素量および泥マットから流出する窒素量は合計 $2,023 \text{ kg N d}^{-1}$ となった。これが懸濁態窒素の形で再懸濁した場合、同時期の二枚貝類の摂食量を賄える量であった。しかし、二枚貝類の周辺には豊富な一次生産者が存在するので、二枚貝類の餌として再利用される割合は低いと考えられる。次に、この量が全てが無機化し溶存無期待の形になったとすると、緑川上流から流入する窒素量の約7割に匹敵し、ホトトギスガイの泥マットの衰退によって流出する有機物は、基礎生産者にとって冬場の重要な栄養塩源の1つになると考えられる。冬場は植物プランクトンや底生微細藻類だけでなく、海苔の生産が本格的に始まる時期でもある。緑川河口干潟で生産された海苔の生産量を算出するために、熊本県、熊本市および宇土市における半年毎(1~6月)の板海苔の生産枚数を用いた(政府統計の総合窓口 2016; 2017; 熊本市 2016; 2017; 農林水産省九州農政局 2018)。熊本市のデータには白川河口干潟も含まれるため、熊本市の6割を緑川河口干潟が占めると仮定し、海苔1枚あたりの乾燥重量を 3 g とし、窒素含有量(中嶋ら 2006)を乗じて、緑川河口干潟域で生産された海苔の窒素ベースの生産量とした。これらの数値から、1~6月の期間での生産量は 506 kg N d^{-1} であった。植物プランクトンや底生微細藻類の生産量と同程度であった。海苔は水温が低いほど生産量が増えるが、ホトトギスガイは水温が低くなるにつれて成長に支障が生じる[(適応温度 0.8°C (Lee et al. 1983) ~ 31.1°C (Miyawaki & Sekiguchi 1999))。このことから、冬季はホトトギスガイ個体群の消滅が進行し、泥マットの崩壊と有機物の放出が起り、懸濁有機態および無機態の有機物量が多くなり、結果的に一次生産を高めている可能性が示唆される。

成長期におけるホトトギスガイ個体群による摂食量および泥マットへの蓄積量との合計値と、他の二枚貝3種の摂食量はそれぞれ3,531 kg N d⁻¹、641 kg N d⁻¹であり、ホトトギスガイによる有機物の利用速度が、他の二枚貝より約5倍速いことが明らかになった。一方で、衰退期になるとそれぞれの値が223 kg N d⁻¹と750 kg N d⁻¹に変動し、二枚貝3種による有機物の利用速度が成長期の約1.2倍にまで上がった。単純にホトトギスガイの摂食量分まで、二枚貝3種の摂食量が上がらなかったのは、生産力が低下する水温の寒い時期だったためと考えられる。

ホトトギスガイと他の底生生物との関係性は、ホトトギスガイおよび泥マットの定性的な調査や、底生生物同士の種数や密度の差を泥マットの内外で測定した結果から考察されてきた。しかし、本研究は定量調査の結果より、ホトトギスガイおよび他の二枚貝類との間に、有機物の利用速度の違いがあることを見つけ、摂食行動および泥マットへの有機物蓄積という過程を通して、ホトトギスガイによる有機物の取奪が起こることで、他の二枚貝類の棲息を大幅に制限することが示された。また、個体群が衰退することで摂食量が低下するとともに、泥マットへの蓄積過程が流出へと変わることで、有機物の取奪が解消され、他の二枚貝類の棲息の抑制要因が解除されることが示唆された。

本研究で二枚貝類4種の生産量をそれぞれ殻長に対する軟体部分の乾燥重量と窒素含有量を用いて求めたところ、平均18.5 mg N m⁻² d⁻¹ (約6,700 mg N m⁻² yr⁻¹) と推定された。軟体部乾燥重量の10%を窒素量とし、殻を含めた湿重量が軟体部の乾燥重量の10倍だとすると、殻を含めた湿重量の生産量は約670 gWW m⁻² yr⁻¹になる。干潟全体だと約1万トンの生産量となる。この値は2015年度の熊本県における貝類の漁獲量の約45倍に相当することから、潜在的な二枚貝類の生産力が残っていることを示している。

本研究から、ホトトギスガイ個体群が自身の動態および泥マットの動態を通して、生息地である緑川河口域の物質循環および他の二枚貝類に対して影響を及ぼすことが示された。しかし、本章の物質量の算出では換算値を多用しているため、今後は緑川河口干潟から求めた値を用いる必要がある。また、海水中から底質への沈殿や、堆積物中からの無機態栄養塩の溶出や脱窒など、実際にはさまざまな現象が起こっており、実際の物質循環は非常に複雑である。よって、ホトトギスガイ個体群およびそれらが作成した泥マットが、沿岸生態系のどの方面にどれだけ影響を及ぼすのか、より詳しく知ることが望まれる。

第5章 まとめ

第2章では、ホトトギスガイ個体群の二次生産量と水質環境に関して調査を行った。8月にホトトギスガイ個体群の新規加入が起り、着底から約1ヶ月における二次生産量が最高値を記録し、その値は有明海の潜在的な一次生産量の約5割に相当した。また、年間二次生産量は他のイガイ科二枚貝類と比較して中程度となり、水温に応じて二次生産量の上昇および下降する傾向が見られた。着底初期のホトトギスガイは、軟体部の生産に加えて足糸の形成も行うことから、二次生産量のみで見積もる場合よりも、基礎生産者に対して高い摂食圧を示すと考えられる。よって、高密度で生息するホトトギスガイ個体群が生息域の基礎生産者に対して、無視できないほどの影響を及ぼす可能性が示された。二次生産量を賄うためには、餌資源である植物プランクトンや再懸濁した底生微細藻類の移流および底生微細藻類の増殖が必要であることが示された。

第3章では、底生生物群集の季節変動ならびにホトトギスガイの個体群動態を調査し、ホトトギスガイによる泥マットの形成とその消失によって生じる干潟の底質環境の変化を追跡した。ホトトギスガイのバイオマスの増加に従い、約9倍の速さで多量の有機物が泥マット内に溜め込まれた。通常の摂食と共に、泥マットを形成することで、ホトトギスガイの餌資源の利用速度が他の二枚貝よりも圧倒的に速く、ホトトギスガイとアサリの間では資源消費型競争が起こったと考えられた。冬期にホトトギスガイ個体群が衰退したことで、本来消費されるはずだった有機物が消費されなくなり、また泥マットの崩壊に伴う有機物の放出によって、周囲の底生生物が泥マット由来の有機物を利用可能となった。

第4章では、緑川河口干潟域におけるホトトギスガイを通した物質循環の評価を行った。成長過程におけるホトトギスガイ個体群の摂食量は、他の二枚貝類3種の摂食量よりも約2.5倍高かった。同時期の泥マットへの蓄積量は、ホトトギスガイ個体群の摂食量に相当した。衰退過程における二枚貝類4種の摂食量は、シオフキガイの増加に伴い、成長期の4種合計の摂食量の約4割となった。泥マットからの流出した有機物量が全て無機化した場合、緑川上流から干潟へ流入する窒素量の約7割の量に相当した。ホトトギスガイは自身の摂食および泥マットへの蓄積を通して、成長期に有機物の収奪を起こし、その結果他の二枚貝類の棲息を大幅に制限することが示された。また、衰退時期になると餌資源消費の低下および泥マットへの有機物の蓄積がなくなることで、有機物の収奪が解消され、他の二枚貝類の棲息抑制要因の解除につながったことが示された。

ホトトギスガイはこれまで、侵略種としての報告や、その大量繁殖や目視で確認できる底質の変化、および他の底生生物との関係性が主に研究されてきた。しかし、その高密度な場合における二次生産量や、泥マットの動態など、不明瞭な点があった。本研究から、ホトトギスガイ個体群の動態および二次生産量の特徴を解明し、泥マットの物理学的特徴および有機物の動態を初めて捉えたことで、新たな基礎的知見となった。河口域全体で見た場合のホトトギスガイを含めた二枚貝類および泥マットを含めた物質収支を示し、ホトトギスガイ個体群の摂食や排泄と共に、泥マットを形成し、発達させることで緑川河口域の物質循環および他の二枚貝類の棲息に与える影響が大きいことが分かった。

謝辞

本研究を進めるにあたり、熱心なご指導を賜りました、熊本県立大学海洋生態学研究室の堤 裕昭教授、小森田智大講師に心から御礼申し上げます。また、北海道大学大学院環境科学院の門谷 茂特任教授、熊本県立大学環境共生学部の一宮睦雄准教授には、多くの適切な助言を頂きました。また、調査に際してご尽力頂きました川口漁業協同組合: 藤森隆美氏、福島 努氏、鶴田 錠氏、内村公一氏、藤森隆志氏他、熊本大学くまもと水循環・減災研究教育センター: 山田勝雅博士、熊本県県南広域本部水産課: 川崎信司氏、熊本県水産振興課: 内川純一氏、松本聖治氏、熊本県水産研究センター: 岡田 丘氏、山下博和氏、黒木義之氏、諸熊孝典氏、栃原正久氏、阿部慎一郎氏、国立研究開発法人水産研究・教育機構西海区水産研究所: グループ長岡村和磨氏、主任研究員橋本和正氏、主任研究員栗原健夫氏、研究員中野 善氏、熊本県立大学の職員・学生(宇木美穂氏、宗宮 麗博士、山田和正博士、Wachirah Jaingam氏、東 理沙氏、立石 朋氏、松岡佳子氏、桑原未貴氏、猪島頌太氏、星本啓太氏、北川 昇氏) および熊本県立大学OB・OG (原口浩一博士、梅原 亮博士、高田みはる氏、折田 亮博士、野村龍之介氏、松本麻里氏、田崎 克氏、中野由郁氏、橋口由依氏、村中志帆氏、河内明日香氏、辻 美里氏、石松将武氏、島田小愛氏、高島北斗氏、西岡祐玖氏、橋本知奈氏、桑原茉美氏、上妻里香氏、澤田大樹氏、中田千晶氏、永田拓也氏、吉住 悠氏) に心から感謝申し上げます。第4章の調査は、熊本県水産研究センターが主催する緑川調査に同行させてもらい、その調査では熊本県水産研究センター、熊本県水産振興課、熊本市職員、宇土市職員、熊本県漁業協同組合連合会、川口漁業協同組合、住吉漁業協同組合、網田漁業協同組合、畠口漁業協同組合、海路口漁業協同組合、国立研究開発法人水産研究・教育機構西海区水産研究所の関係者の皆様にご協力頂きましたことに心から御礼申し上げます。最後に、私を全面的に支援してくれた両祖父母、両親、姉、愛猫たち、姪たちならびに親戚一同に感謝致します。文末ながら、本研究に携わった全ての方々に厚く御礼申し上げます。

引用文献

- Asmus H (1987) Secondary production of an intertidal mussel bed community related to its storage and turnover compartments. *Mar Ecol Prog Ser* 39: 251–266.
- Asmus RM, Asmus H (1991) Mussel beds: limiting or promoting phytoplankton?. *J Exp Mar Biol Ecol* 148: 215–232.
- Baker SM, Levinton JS (2003) Selective feeding by three native North American freshwater mussels implies food competition with zebra mussels. *Hydrobiologia* 505: 97–105.
- Bonnici L, Evans J, Borg JA, Schembri PJ (2012) Biological aspects and ecological effects of a bed of the invasive non-indigenous mussel *Brachidontes pharaonis* (Fischer P., 1870) in Malta. *Medit Mar Sci* 13: 153–161.
- Brey T, Müller–Wiegmann C, Zittier ZMC, Hagen W (2010) Body composition in aquatic organisms—A global data bank of relationships between mass, elemental composition and energy content. *J Sea Res* 64: 334–340.
- Cahoon LB (1999) The role of benthic microalgae in neritic ecosystems. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev* 37: 47–686.
- Caraco NF, Cole JJ, Raymond PA, Strayer DL, Pace ML, Findlay SEG, Fischer DT (1997) Zebra mussel invasion in a large, turbid river: phytoplankton response to increased grazing. *Ecol* 78: 588–602.
- Ceccherelli VU, Rossi R (1984) Settlement, growth and production of the mussel *Mytilus galloprovincialis*. *Mar Ecol Prog Ser* 16: 173–184.
- Cloern JE (1982) Does the benthos control phytoplankton biomass in South San Francisco Bay?. *Mar Ecol Prog Ser* 9: 191–202.
- Cloern JE, Foster SQ, Kleckner AE (2014) Phytoplankton primary production in the world's estuarine–coastal ecosystems. *Biogeosciences* 11: 2477–2501.
- Cohen RRH, Dresler PV, Phillips EJP, Cory RL (1984) The effect of the Asiatic clam, *Corbicula fluminea*, on phytoplankton of the Potomac River, Maryland. *Limnol Oceanogr* 29: 170–180.
- Craeymeersch JA, Herman PMJ, Meire PM (1986) Secondary production of an intertidal mussel (*Mytilus edulis* L.) population in the Eastern Scheldt (S.W. Netherlands). *Hydrobiologia* 133: 107–115.
- Cranford PJ, Strain PM, Dowd M, Hargrave BT, Grant J, Archambault MC (2007) Influence of mussel aquaculture on nitrogen dynamics in a nutrient enriched coastal embayment. *Mar Ecol Prog Ser* 347: 61–78.
- Creese R, Hooker S, SD Luca, Wharton Y (1997) Ecology and environmental impact of *Musculista senhousia* (Mollusca: Bivalvia: Mytilidae) in Tamaki Estuary, Auckland, New Zealand. *NZ J Mar Freshw Res* 31: 225–236.
- Crooks JA (1996) The population ecology of an exotic mussel, *Musculista senhousia*, in a Southern California Bay. *Estuaries* 19: 42–50.
- Crooks JA (1998) Habitat alteration and community–level effects of an exotic mussel, *Musculista senhousia*. *Mar Ecol Prog Ser* 162: 137–152.
- Crooks JA (2001) Assessing invader roles within changing ecosystems: historical and experimental perspectives on an exotic mussel in an urbanized lagoon. *Biol Invasions* 3: 23–36.
- Cusson M, Bourget E (2005) Small–scale variations in mussel (*Mytilus* spp.) dynamics and local production. *J Sea Res* 53: 255–268.

- Dame R, Dankers N, Prins T, Jongasma H, Smaal A (1991) The influence of mussel beds on nutrients in the Western Wadden Sea and Eastern Scheldt estuaries. *Estuaries* 14: 130–138.
- Dame RF (2011) *Ecology of marine bivalves: an ecosystem approach*, second edition. CRC Press, NY, 283 pp.
- Doering PH, Oviatt CA, Kelly JR (1986) The effects of the filter-feeding clam *Mercenaria mercenaria* on carbon cycling in experimental marine mesocosms. *J Mar Res* 44: 839–861.
- Eppley RW (1968) An incubation method for estimating the carbon content of phytoplankton in natural samples. *Limnol Oceanogr* 13: 574–582.
- George C, Mathew PT (1996) Biochemical and nutritional evaluation of yellow clams. *Fishery Technol* 33: 41–45.
- Haven SB (1971) Niche differences in the intertidal limpets *Acmaea scabra* and *Acmaea digitalis* (Gastropoda) in central California. *Veliger* 13: 231–248.
- Haven SB (1973) Competition for food between the intertidal gastropods *Acmaea scabra* and *Acmaea digitalis*. *Ecol* 54: 143–151.
- Hayward BW, Stephenson AB, Morley M, Riley JL, Grenfell HR (1997) Faunal changes in Waitemata Harbour sediments, 1930s–1990s. *J R Soc NZ* 27: 1–20.
- Hicks DW, Tunnell Jr JW, McMahon RF (2001) Population dynamics of the nonindigenous brown mussel *Perna perna* in the Gulf of Mexico compared to other world-wide populations. *Mar Ecol Prog Ser* 211: 181–192.
- Hiwatari T, Kohata K, Iijima A (2002) Nitrogen budget of the bivalve *Macraa veneriformis*, and its significance in benthic–pelagic systems in the Sanbanse area of Tokyo Bay. *Estuar Coastal Shelf Sci* 55: 299–308.
- 本田清一郎 (1993) 福岡湾の底生動物群集の季節変化. 福岡水技研報 1: 189–198.
- 堀 伸子・浪越 淳・秋葉道宏・相崎守弘 (2000) 底生動物から見た中海・本庄工区の潮通しの効果. *LAGUNA* 7: 45–52.
- 細澤豪志・國井秀伸・中村幹雄・尾島徹哉・杉山ゆかり・山口啓子 (2015) 島根県大橋川におけるホトトギスガイ (*Arcuatula senhousia* Benson) 個体群の空間分布とその時間的变化. *日本ベントス学会誌* 70: 1–12.
- Hutchings PA, Wells FE (1992) An analysis of the marine invertebrate community at Hoi Ha Wan, Hong Kong. In: *The marine flora and fauna of Hong Kong and Southern China III* (ed. Morton B), Hong Kong University Press Hong Kong pp. 851–864.
- Ikuta K (1988) Heavy metal concentrations and year-class structure of a venus clam *Meretrix lusoria*. *Nippon Suisan Gakkaishi* 54: 709–715.
- Ishii R, Kawakami S, Sekiguchi H, Nakahara Y, Jinnai Y (2001) Larval recruitment of the mytilid *Musculista senhousia* in Ariake Sound, Southern Japan. *Venus* 60: 37–55.
- 伊藤 博 (2002) アサリとはどんな生き物か: アサリの生態, および漁業生産の推移. *日本ベントス学会誌* 57: 134–138.
- 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. *付着生物研究* 3: 37–41.
- 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 足糸および足糸マットの構造. *付着生物研究* 3: 43–46.

- Jordan TE, Valiela I (1982) A nitrogen budget of the ribbed mussel, *Geukensia demissa*, and its significance in nitrogen flow in a New England salt marsh. *Limnol Oceanogr* 27: 75–90.
- 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.
- Kautsky N, Wallentinus I (1980) Nutrient release from a Baltic Mytilus-red algal community and its role in benthic and pelagic productivity. *Ophelia Suppl* 1: 17–30.
- 川瀬基弘 (2007) 藤前干潟の軟体動物. *瀬木学園紀要* 1: 141–148.
- 菊池泰二 (1993) 干潟生態系の特性とその環境保全の意義. *日本生態学会誌* 43: 223–235.
- 菊池泰二 (2003) 第1章 ベントスとはどういうものか. *海洋ベントスの生態学* (日本ベントス学会編), 東海大学出版会, 神奈川, pp. 1–31.
- Kimura T, Sekiguchi H (1993) Some aspects of population dynamics of a mytilid *Musculista senhousia* (Benson) on tidal flats. *Benthos Res* 44: 29–40.
- Kimura T, Sekiguchi H (2009) Spatial and temporal patterns of abundance of the exotic mytilid *Xenostrobus securis* and the native mytilid *Musculista senhousia* in the Lake Hamana, Japan. *Mar Biodivers Rec* 2: 1–8.
- 気象庁 (2018) 各種データ・資料・海洋の健康診断表・潮汐・海面水位に関する診断表, データ・潮位表 熊本 (KUMAMOTO). Available at: <http://www.data.jma.go.jp/kaiyou/db/tide/suisan/suisan.php?St.=KU> (accessed on 10 January 2018)
- 国土交通省 (2017) 水文水質観測所情報. Available at: <http://163.49.30.82/cgi-bin/SiteInfo.exe?ID=30910128990803> 0 (accessed on 1 May 2017)
- 小松利光・矢野真一郎 (2006) 干潟の物理過程と干潟-流域-沿岸域間の物理的な相互作用. *地球環境* 11: 173–181.
- Komorita T, Kajihara R, Tsutsumi H, Shibamura S, Yamada T, Montani S (2014) Food sources for *Ruditapes philippinarum* in a coastal lagoon determined by mass balance and stable isotope approaches. *Plos one* 9: e86732.
- 倉田洋二・飯村利男 (1954) ホトトギス貝の蕃殖と養貝場の被害. *採取と飼育* 16: 267–270.
- Kuenzler EJ (1961) Structure and energy flow of a mussel population in a Georgia salt marsh. *Limnol Oceanogr* 6: 191–204.
- 熊本県 (2006) 熊本県アサリ資源管理マニュアルII-アサリを安定的に漁獲するために-. Available at: https://www.pref.kumamoto.jp/common/UploadFileOutput.ashx?c_id=9666&sub_id=1&fild=13700 (accessed on 10 January 2018)
- 熊本県 (2013) 熊本県ハマグリ資源管理マニュアル. Available at: http://www.suiken.pref.kumamoto.jp/left/hamaguri_manual.pdf (accessed on 10 January 2018)
- 熊本県 (2016) 平成27年度水質調査報告書 (公共用水域及び地下水). Available at: http://www.pref.kumamoto.jp/kiji_17217.html (accessed on 10 January 2018)
- 熊本県 (2017) 平成28年度水質調査報告書 (公共用水域及び地下水). Available at: http://www.pref.kumamoto.jp/kiji_20975.html (accessed on 10 January 2018)
- 熊本市 (2016) 統計で見る熊本市の農水産業 (平成27年度版). Available at: <https://www.city.kumamoto.jp/common/>

- uploadfiledsp.aspx?c_id=5&id=2031&sub_id=5&flid=79699 (accessed on 10 January 2018)
- 熊本市 (2017) 統計で見る熊本市の農水産業 (平成28年度版). Available at: https://www.city.kumamoto.jp/common/UploadFileDsp.aspx?c_id=5&id=2031&sub_id=9&flid=114142 (accessed on 10 January 2018)
- Kushner RB (2005) The effects of the introduced Asian mussel *Musculista senhousia* on native bivalve growth and survival in Southern California. Master of Science in Biology San Diego State University 32pp.
- 桑江朝比呂・三好英一・小沼 晋・井上徹教・中村由行 (2004) 干潟再生の可能性と干潟生態系の環境変化に対する応答-干潟実験施設を用いた長期実験-. 港湾空港技術研究所報告 43: 1-28.
- Lee JH, Hong J, Yi SK (1983) Studies on the benthic fauna in Garolim Bay, Korea. J Oceanol Soc Korea 18: 111-116.
- MacIntyre HL, Geider RJ, Miller DC (1996) Microphytobenthos: the ecological role of the “secret garden” of unvegetated, shallow-water marine habitats. I. Distribution, abundance and primary production. Estuaries 19: 186-201.
- Magni P, Montani S, Takada C, Tsutsumi H (2000) Temporal scaling and relevance of bivalve nutrient excretion on a tidal flat of the Seto Inland Sea, Japan. Mar Ecol Prog Ser 198: 139-155.
- Menge BA (1995) Indirect effects in marine rocky intertidal interaction webs: patterns and importance. Ecol monographs 65: 21-74.
- Mistri M (2004) Effect of *Musculista senhousia* mats on clam mortality and growth: much ado about nothing?. Aquaculture 241: 207-218.
- Mistri M, Rossi R, Fano EA (2004) The spread of an alien bivalve (*Musculista senhousia*) in the Sacca di Goro Lagoon (Adriatic Sea, Italy). J Moll Stud 70: 257-261.
- Mistri M, Munari C (2013) The invasive bag mussel *Arcuatula senhousia* is a CO₂ generator in near-shore coastal ecosystems. J Exp Mar Biol Ecol 440: 164-168.
- 三浦常廣・開内 洋・南浦範子・中村幹雄 (2002) 宍道湖・中海水産振興対策検討調査事業-ホトトギスガイ駆除対策調査-. 平成14年度 島根県内水面水産試験場事業報告 78-91.
- Miyawaki D, Sekiguchi H (1999) Interannual variation of bivalve populations on temperate tidal flats. Fish Sci 65: 817-829.
- Miyawaki D, Sekiguchi H (2000) Long-term observations on larval recruitment processes of bivalve assemblages on temperate tidal flats. Benthos Res 55: 1-16.
- Montani S, Magni P, Abe N (2003) Seasonal and interannual patterns of intertidal microphytobenthos in combination with laboratory and areal production estimates. Mar Ecol Prog Ser 249: 79-91.
- 門谷 茂 (2004) 干潟域の生物生産-低次から高次へ-. 日本水産学会誌 70: 796-797.
- Morton B (1974) Some aspects of the biology, population dynamics, and functional morphology of *Musculista senhousia* Benson (Bivalvia, Mytilidae). Pac Sci 28: 19-33.
- Munari C (2008) Effects of the exotic invader *Musculista senhousia* on benthic communities of two Mediterranean lagoons. Hydrobiologia 611: 29-43.
- Munari C, Mistri M (2007) Structure and secondary production of the macrobenthic community in an aquatic transition environment of the Gulf of Olbia, Mediterranean Sea. Indian J Mar Sci 36: 216-226.

- Nakamura M, Yamamuro M, Ishikawa M, Nishimura H (1988) Role of the bivalve *Corbicula japonica* in the nitrogen cycle in a mesohaline lagoon. *Mar Biol* 99: 369–374.
- 中村由行・村上晴通・細川真也 (2006) 尼崎港に造成された人工干潟における順応的管理手法の適用性に関する研究. *港湾空港技術研究所資料* 1127: 1–32.
- Nakano T, Nasuda J, Agata Y, Yurimoto T, Maeno Y, Nakamura Y, Yamada F, Tamaki A (2012) Life history and population dynamics of the surf clam, *Mactra veneriformis* (Bivalvia: Mactridae), on an estuarine intertidal sandflat in western Kyushu, Japan. *Mollw Res* 32: 159–176.
- 中嶋雅孝・横山佳裕・内田唯史・中野拓治・山田耕士・中西 弘 (2006) ボックスモデルによる有明海の窒素収支の構造解析. *水環境学会誌* 29: 605–611.
- 南部亮元・水野知巳・川上貴史・久保田 薫・関口秀夫 (2006) 木曾三川感潮域における二枚貝浮遊幼生の着底場所および着底時期. *日本水産学会誌* 72: 681–694.
- Nizzoli D, Welsh DT, Fano EA, Viaroli P (2006) Impact of clam and mussel farming on benthic metabolism and nitrogen cycling, with emphasis on nitrate reduction pathways. *Mar Ecol Prog Ser* 315: 151–165.
- 農林水産省 (2014) 有明海・八代海等の再生関連事業について. Available at: <https://www.env.go.jp/council/20ari-yatsu/y200-34/資料3.pdf> (accessed on 13 March 2017)
- 農林水産省九州農政局 (2018) 第63次九州農林水産統計年報 (平成27年～28年) 11. 水産の部 熊本県 漁業生産. Available at: https://www.pref.kumamoto.jp/common/UploadFileOutput.ashx?c_id=9666&sub_id=1&fild=13700 (accessed on 10 January 2018) (accessed on 10 January 2018)
- Officer CB, Smayda TJ, Mann R (1982) Benthic filter feeding: a natural eutrophication control. *Mar Ecol Prog Ser* 9: 203–210.
- 大島ゆう子・岸 道郎・向井 宏 (2006) 厚岸湖における有用二枚貝を取り巻く物質循環モデル. *日本ベントス学会誌* 61: 66–76.
- Prosch RM, McLachlan A (1984) The regeneration of surf-zone nutrients by the sand mussel, *Donax serra* Röding. *J Exp Mar Biol Ecol* 80: 221–233.
- Redfield AC, Ketchum BH, Richards FA (1963) The influence of organisms on the composition of seawater. In: Hill MN (ed) *The Sea* 2. Wiley, NY, pp. 26–77.
- Reusch TBH, Williams SL (1998) Variable responses of native eelgrass *Zostera marina* to a non-indigenous bivalve *Musculista senhousia*. *Oecologia* 113: 428–441.
- 佐々木克之 (1989) 干潟域の物質循環. *沿岸海洋研究ノート* 26: 172–190.
- 政府統計の総合窓口 (e-Stat) (2016) 海面漁業生産統計調査 -確報 平成27年漁業・養殖業生産統計. Available at: https://www.e-stat.go.jp/stat-search/database?page=1&layout=datalist&toukei=00500216&tstat=000001015174&cycle=7&tclass1=000001015175&tclass2=000001093555&statdisp_id=0003176280&survey=海面漁業生産統計調査&second2=1 (accessed on 13 March 2017)
- 政府統計の総合窓口 (e-Stat) (2017) 海面漁業生産統計調査 -確報 平成28年漁業・養殖業生産統計. Available at: https://www.e-stat.go.jp/stat-search/files?page=1&layout=datalist&stat_infid=000031655469&lid=000001199224 (accessed on 13 March 2017)

- Shafee MS (1992) Production estimate of a mussel population *Perna picta* (Born) on the Atlantic coast of Morocco. J Exp Mar Biol Ecol 163: 183–197.
- 資源回復・漁場生産力強化事業評価委員会 (2011) 第3章 現地詳細調査 9. 熊本県・川口地区漁業者グループ. 漁業者等地域活動普及啓発部会 (輪番休漁事業) 194–207.
- Slack-Smith SM, Brearley A (1987) *Musculista senhousia* (Benson, 1842); a mussel recently introduced into the Swan River estuary, Western Australia. (Mollusca: Mytilidae). Rec West Aust Mus 13: 225–230.
- Songsangjinda P, Matsuda O, Yamamoto T, Rajendran N, Maeda H (2000) The role of suspended oyster culture on nitrogen cycle in Hiroshima Bay. J Oceanogr 56: 223–231.
- Sousa R, Gutiérrez JL, Aldridge DC (2009) Non-indigenous invasive bivalves as ecosystem engineers. Biol Invasions 11: 2367–2385.
- Streftaris N, Zenetos A (2006) Alien marine species in the Mediterranean—the 100 ‘Worst Invasives’ and their impact. Medit Mar Sci 7: 87–118.
- 鈴木輝明 (2006) 干潟域の物質循環と水質浄化機能. 地球環境 11: 161–171.
- 玉井恭一 (1988a) ベントスの生産量とその推定法 ①—生産量の推定法(その1). 海洋と生物 58: 366–369.
- 玉井恭一 (1988b) ベントスの生産量とその推定法 ②—生産量の推定法(その2). 海洋と生物 59: 452–455.
- 玉井恭一 (1989) ベントスの生産量とその推定法 ⑤—便宜法による種個体群の生産量推定(その1). 海洋と生物 62: 217–221.
- Tanaka M, Kikuchi T (1978) Ecological studies on benthic macrofauna in Tomoe Cove, Amakusa. II. Production of *Musculista senhousia* (Bivalvia, Mytilidae). Publ Amakusa Mar Biol Lab 4: 215–233.
- Tang B, Liu B, Yang H, Xiang J (2005) Oxygen consumption and ammonia-N excretion of *Meretrix meretrix* in different temperature and salinity. Chin J Oceanol Limnol 23: 469–474.
- Tripathy SC, Ishizaka J, Fujiki T, Shibata T, Okamura K, Hosaka T, Saino T (2010) Assessment of carbon-and fluorescence-based primary productivity in Ariake Bay, southwestern Japan. Estuar Coast Shelf Sci 87: 163–173.
- 竹中理佐・小森田智大・堤 裕昭 (2016) 緑川河口干潟におけるホトトギスガイの二次生産量の特徴. 日本ベントス学会誌 71: 17–24.
- Takenaka R, Komorita T, Tsutsumi H (2018) Accumulation of organic matter within a muddy carpet made by the Asian date mussel, *Arcuatula senhousia*, on the Midori River tidal flats, Japan. Plankton Benthos Res (in press).
- 土屋 誠 (2003) 第4章 種間関係. 海洋ベントスの生態学 (日本ベントス学会編), 東海大学出版会, 神奈川, pp. 147–194.
- 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.
- 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盛砂後のアサリ (*Ruditapes philippinarum*) の個体群動態. 日本ベントス学会誌 57: 177–187.
- 堤 裕昭・野村龍之介・田上貴文・小森田智大・岩崎敏治・藤森隆美 (2013) 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. 日本ベ

ントス学会誌 67: 47–55.

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.

Turner A, Millward GE (2002) Suspended particles: their role in estuarine biogeochemical cycles. *Estuar Coast Shelf Sci* 55: 857–883.

Valiela I (1995) Production rates by marine primary producers. In: *Marine Ecological Processes*. Springer, New York, pp. 29.

Williams SL, Ebert TA, Allen BJ (2005) Does the recruitment of a non-native mussel in native eelgrass habitat explain their disjunct adult distributions?. *Diversity distrib* 11: 409–416.

Willan RC (1987) The mussel *Musculista senhousia* in Australasia; another aggressive alien highlights the need for quarantine at ports. *Bull Mar Sci* 41: 475–489.

山口一岩 (2011) 温帯沿岸域における底生微細藻類の生物量と生産量. 日本ベントス学会誌 66: 1–21.

Yamaguchi H, Tsutsumi H, Tsukuda M, Nagata S, Kimura C, Yoshioka M, Shibamura S, Montani S (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 Res* 59: 67–77.

山室真澄 (1992) 懸濁物食性二枚貝と植物プランクトンを通じた窒素循環に関する従来の研究の問題点. 日本ベントス学会誌 42: 29–38.

Yamamuro M, Hiratsuka J, Ishitobi Y (2000) Seasonal change in a filter-feeding bivalve *Musculista senhousia* population of a eutrophic estuarine lagoon. *J Mar Syst* 26: 117–126.

Yamamuro M, Koike I (1993) Nitrogen metabolism of the filter-feeding bivalve *Corbicula japonica* and its significance in primary production of a brackish lake in Japan. *Limnol Oceanogr* 38: 997–1007.

山崎惟義・渡辺亮一・北野義則・熊谷博史 (2007) 博多湾におけるホトトギスガイコホートの加入過程に及ぼす影響因子の解析. 環境工学研究論文集 44: 547–553.

矢持 進 (2007) 大阪湾およびその周辺海域の干潟における窒素収支と動植物現存量. 海岸工学論文集 54: 1111–1115.

矢持 進・藤原俊介・和田安彦・平井 研・濱田のどか・金子健司・杉野伸義・重松孝昌・小池敏也 (2004) 都市に近接する自然干潟(和歌川河口干潟)の生物生産と窒素収支. 海岸工学論文集 51: 1021–1025.

Yentsch CS, Menzel DW (1963) A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep Sea Res* 10: 221–231.