

論文審査の結果の要旨

申請者氏名 北川 昇

食用に供される二枚貝のアサリ (*Ruditapes philippinarum*) は、熊本県の有明海沿岸の砂質干潟で大型底生生物群集の優占種の 1 種である。1977 年には熊本県の干潟域で年間漁獲量が 65, 732 トンを記録したが、1980 年代以降は漁獲量が急減し、2013 年～2019 年の漁獲量は 207～730 トンを止まっている。なぜ、砂質干潟に豊富に生息していたアサリの漁獲量がこのように減少したのか、その生息を妨げている原因について様々な調査・研究が行われてきた。少なくとも、漁業者による乱獲の影響ではないことは明らかである。近年、採貝漁業への就業者数も大幅に減少しているが、その漁獲量の減少に対して、漁獲量は回復の兆しを見せていない。この原因を究明するこれまでの研究例では、大雨に伴う塩分低下や泥の堆積、河川における砂利の過剰採取による干潟への砂供給量の激減と底質の化学組成の変化による稚貝の死亡、繁殖期に生産される浮遊幼生数の激減、ツメタガイやナルトビエイなどの捕食圧、ホトトギスガイの増殖に伴う泥マット形成による底質の嫌気化などの原因が挙げられている。しかしながら、アサリの生息を困難にする主原因は個々の干潟で異なり、時代とともに変化していて、未だに未解明な事象が多く残されていて、漁獲量を回復させる有効な対策が講じられる状況には至っていない。

本研究は、砂質干潟として日本最大の面積（約 2, 100 ha）を誇る熊本市の緑川河口干潟ならびに隣接する白川河口干潟（約 1, 100 ha）を調査地とし、また、これらの干潟の調査を実施するための準備段階として予備的な調査を行い、問題点を見出すことをめざして八代海に面する小規模な干潟（佐敷干潟 約 400 ha）を調査地に加えた。これらの 3 ヶ所の砂質干潟において、アサリの棲息域でその採貝漁業に利用されてきた場所に調査地点を設置し、堆積物の環境調査および底生生物の定量調査を実施した。これらの調査結果より、優占種である二枚貝（ホトトギスガイ、アサリ）を含む底生生物群集の季節変動を追跡して、これらの二枚貝類の個体群の季節変動を制御する要因を解析し、アサリの高密度パッチの形成を困難としているメカニズムを解明し、その高密度パッチを再生するための方策について考察する。

1. 佐敷干潟における底生生物の季節変動に関する研究（2014 年 4 月～2018 年 10 月）

この干潟の調査地点では砂質の底質環境が周年に維持されていて、底質表層に含まれるクロロフィル a 含量も 30.2 mg m^{-2} の年間平均値を記録し、アサリの主要な餌資源の 1 つである底生微細藻類の現存量も高く維持されていた。底生生物群集にはアサリが優占種に含まれていて、密度は

2015年4月に約4,000個体 m^{-2} に達した。ところが、その直後に密度が激減し、それ以後はほとんど生息しない状態に陥った。アサリ個体群の殻長頻度分布の解析からは、同年5月以降、前年秋季の繁殖期に加入した稚貝集団の密度が急激に減少し、死殻が残されていないことから、強い捕食圧を受けたことが推測された。また、調査時の現場環境の観察より、周辺の底質表面にアカエイの摂食痕が多数残されていたことから、この魚類による捕食によって生じた事象であると判断された。そこで、同地点4 m^2 (2x2m)の場所に捕食防止柵を設置し、2016年11月、その中へ別の研究プロジェクトで製作したアサリ人工飼育稚貝(約2万個体、初期密度5,000個体 m^{-2})を放ち、現場飼育実験を実施した。翌年4月末まで約半数の個体が生残し、集団の湿重量は初期値317 $gww\ m^{-2}$ から1,607 $gww\ m^{-2}$ まで増加した。しかしながら、5月以降、底質の泥化が強い死亡要因として作用し、7月には集団がほぼ消滅した。これは捕食防止柵内の底質にホトトギスガイの稚貝が実験開始時に約9,000個体 m^{-2} の密度で生息していて、その成長に伴う泥マットの形成で底質が嫌気化し、アサリが窒息状態となって起きた現象であった。そこで、2018年4月~10月には、再度、追加の同様な稚貝飼育実験を行い、実験開始前に底質表層を掻き出してすでに生息していたホトトギスガイの稚貝を除去し、そこにアサリの人工飼育稚約2,500個体を撒いた。その結果、捕食防止柵内でホトトギスガイによる泥マットは形成されず、アサリの稚貝は順調に生残・成長を遂げて、10月には柵内から6,365個体(約21kg)のアサリを収穫することができた。この干潟における予備的な調査・実験は、アサリの主要な餌資源である底生微細藻類ならびに浮遊珪藻類などの第一次生産者による一次生産物が、第一次消費者であるホトトギスガイおよび貝類を捕食する第二次消費者であるアカエイの生物生産に転送されない条件を設定すれば、アサリの生物生産が正常に進行しうることを示している。したがって、砂質干潟における基礎生産システムは保たれているが、食物網の上位の生物への有機物資源の転送ルールに大きな変化が生じていることを示している。

2. 緑川河口干潟における底生生物の季節変動に関する研究(2017年4月~2019年4月)

緑川河口干潟の下部(潮位約30cm以下で干出する場所)のアサリの棲息域に調査地点を設置し、底生生物群集の季節変化を追跡する定量調査を実施した。その結果、底生生物群集の密度および湿重量ともに、約7割が二枚貝類のホトトギスガイおよびアサリで占められることがわかった。そこで、これらの2種の二枚貝類について、それぞれの個体群動態を追跡し、その変動を制御する要因を解析した。

ホトトギスガイについては、高密度(3,000個体 m^{-2})・高バイオマス(600 $gww\ m^{-2}$)のパッチが、2017年5月~11月ならびに2018年8月~10月を形成し、これらの期間には同種の活動によって泥マットが形成されて、底質の泥分表層が約10~40%に上昇した。ところが、2017年11月

～2018年6月および2018年10月～2019年4月の期間には密度、湿重量ともに急速に減少し、2018年および2019年春季には底質の表層は泥分をほとんど含まない元の砂質に戻っていた。また、個体群の湿重量の日変化率の解析から、2017年7月～8月に $-74.9 \text{ gww m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ の調査期間を通してもっとも急速な湿重量の減少が発生していたことが判明した。この原因については、底質の粒度組成の解析より、この時期に底質の泥分の急速な減少（41.3%から9.8%）ならびに極粗砂分の急速な増加（3.7%から34.0%）が見られたことから、底質表層は強い物理的な攪乱を受けたことが判明した。気象データの記録では7月～8月に台風が連続して当地に接近して最大 29.0 m s^{-1} に達する近年にない強風が吹いて海が時化したこと、7月の調査時には調査地点の底質表層が深さ約30 cmにわたって流出し、底質を覆っていたホトトギスガイの泥マットの多くが消失していたことが観察された。これらのことから、海が時化ることによって干潟の底質表層が強く攪乱されることは、ホトトギスガイの個体群を泥マットごと棲息地の外へ流出させることになり、個体群を衰退させる大きな要因として作用することが判明した。

アサリについては、上述の台風によって引き起こされた時化の影響を強く受けてホトトギスガイ個体群が大きく衰退した期間において、特に大きな個体群変動はみられず、2017年4月の $2,430 \text{ 個体 m}^{-2}$ 、 452 gww m^{-2} から8月には $3,710 \text{ 個体 m}^{-2}$ 、 $1,548 \text{ gww m}^{-2}$ に増加していた。アサリの場合には堆積物中を潜行して埋没して生活するので、底質表層が強く物理的に攪乱されても、その生息状況に悪影響が及ばないことを示している。したがって、底質が強く攪乱されるイベントが起きる環境の方が、同所的な競争種であるホトトギスガイに対して、むしろ有利に作用すると判断される。2018年1月～6月には個体群の密度は増加するが、それに対して湿重量の変化が対応しない期間を迎えた。2018年1月には密度 $1,610 \text{ 個体 m}^{-2}$ 、湿重量 $1,789 \text{ gww m}^{-2}$ を記録し、5月には密度が $39,340 \text{ 個体 m}^{-2}$ （約24倍）に増加したのに対して、湿重量は逆に 933 gww m^{-2} （約1/2倍）に減少した。個体群の殻長頻度分布の解析より、前年秋季の繁殖期に生産された稚貝の新規加入が密度を急速に増加させる一方で、殻長12～30 mmの個体が4月～5月に個体群からほぼ消滅した状態となり、このことが湿重量の大幅な減少をもたらしていた。このことは、大型個体が個体群から選択的に除去されたことを意味しており、死殻が残っていないことから強い捕食圧を受けたと判断される。5月の調査地点付近の底質には無数のエイ類による摂食痕が観察されており、前述の佐敷干潟同様に、エイ類による捕食により引き起こされた事象であると判断された。

3. 白川河口干潟における底生生物の季節変動に関する研究（2018年4月～2019年5月）

白川河口干潟の中部（潮位約70 cm以下で干出する場所）のアサリの棲息域に調査地点を設置し、底生生物群集の季節変化を追跡する定量調査を実施した。この干潟の底生生物群集においても、ホトトギスガイおよびアサリが優占種となり、それぞれ2018年11月には密度 $12,964 \text{ 個体}$

m²および929 個体 m²で生息していた。ところが、翌月にはそれぞれわずか2 個体 m²および 193 個体 m²に激減した。湿重量についても、11 月には 792 gww m²および 509 gww m²を記録していたが、ホトトギスガイは翌月に 0.1 gww m²、アサリは 2019 年 2 月に 28 gww m²に急減した。このような二枚貝類個体群の急速な衰退は、冷水期であるためにエイ類による捕食とは考えられない。また、緑川河口干潟の底生生物群集と同時並行的に起きている現象であり、2 つの干潟間に共通した原因であることが示唆された。

この原因を解明すべく、緑川河口干潟の調査地点で、佐敷干潟と同様な捕食防止柵を 2020 年 10 月にホトトギスガイの泥マットを覆うように設置したが、この場所は波当たりが強く、同柵は 1 カ月と持たず大きく破損し、実験の継続は困難となった。そこで、白川河口干潟および緑川河口干潟の調査地点周辺の状態を頻繁に観察することにした。その観察より、白川河口干潟の調査地点周辺では、10 月～翌年 4 月にかけて、干潮時に無数のマガモおよびオナガガモが飛来し、ホトトギスガイによって泥マットが形成された場所で盛んに摂餌活動を行っていることが判明した。緑川河口干潟では、調査地点が干潟の下部に位置し、冬季には夜間にしか干出しない場所であるため、夜間の観察で写真の撮影が制限されたが、調査地点付近にはカモ類の糞が多数見られ、鳴き声も聞こえることから、夜間であるにもかかわらず多数の個体が飛来して摂餌活動を行っていることが確認された。また、地元の川口漁業協同組合の協力によって、網に引っかかって死亡していたマガモの死体から胃を取りだして、その胃内要物を調べたところ、胃内要物はホトトギスガイとアサリの稚貝（殻長 10 mm 程度）で占められていたことより、これらの貝類の捕食が確認された。白川河口干潟のアサリ個体群の 2018 年 11 月～2019 年 4 月における殻長頻度分布の解析からは、殻長 10 mm 前後の稚貝集団が 2018 年 11 月～12 月に、殻長 2～7 mm の稚貝集団が 2019 年 2 月～4 月に密度が激減し、それぞれの集団がほぼ消滅した状態となっていたことが判明した。アサリもホトトギスガイ同様にカモ類による強い捕食圧を受けていると考えられる。

まとめ

1. ホトトギスガイの個体群変動を制御する要因

- ・台風が引き起こす時化による堆積物の物理的攪乱に弱い抵抗性

底質表面に泥マットを形成するホトトギスガイでは、時化が発生すると、泥マットごと棲息域の外へ流出する。一方、堆積物にこのような強い物理的攪乱がかからない期間が長期に亘ると、泥マットを発達させて、砂質の底質環境を改変して、その場所を独占的に利用することが可能となる。

- ・冷水期におけるカモ類からの強い捕食圧

冬季～春季に干潟へ飛来する無数のマガモおよびオナガガモによって捕食され、個体群が

崩壊する。この現象は緑川河口干潟および白川河口干潟で共通に見られる事象であるが、緑川河口干潟では2014年冬季からホトトギスガイの個体群の崩壊が記録されていることから、近年起きるようになったと考えられる。このことにより、ホトトギスガイによって形成された泥マットが消失し、干潟の底質はこの期間に元の砂質に戻る。ただし、このことがアサリの個体群の回復には繋がっていない。

2. アサリの個体群変動を制御する要因

- ・台風が引き起こす時化による底質の物理的攪乱に強い抵抗性

底質中に埋没して生活しているため、底質表層が攪乱されてもその中に住み続けることができる。この点では、ホトトギスガイの形成する泥マットの影響を回避する上で有利に作用する。

- ・暖水期におけるエイ類からの捕食圧

比較的に大型の個体が選択的に捕食される。

- ・冷水期におけるカモ類からの捕食圧

秋季の繁殖期に生産された稚貝に対して、冬季の間に密度の大幅な減少をもたらす。

3. アサリの高密度パッチ再生のための対策

- ・ホトトギスガイによる泥マットの形成を阻止すること

底質表層に対して、海が時化で物理的に強く攪乱される状態を頻繁に作る必要がある。そのためには、人為的にも、底質表層を耕耘するなどの対策が必要とされる。

- ・エイ類・カモ類による捕食からの保護

十分な強度を有する捕食防止柵などで底質表面を覆い、捕食者の摂餌活動を制限する必要がある。

- ・稚貝の密度の確保

成貝だけでなく、繁殖期に着底し、生残できる稚貝の密度も激減している。その不足を何らかの方法で補い、その稚貝を上記の方法で保護する必要がある。

最 終 試 験 の 結 果 の 要 旨

申請者氏名 北川 昇

成 績 ・ 合 格

審査委員一同は、令和3年8月19日、本論文申請者に対し論文の内容および関連事項について試験を行った結果、博士（環境共生学）の学位を受けるに必要な学識を有する者と認め、合格と判定した。

主査 熊本県立大学・教授

堤 裕昭



副査 熊本県立大学・教授

一宮睦雄



副査 熊本大学・特任教授

高橋 徹

