

有明海に面する熊本市の砂質干潟に棲息する大型底生生物  
群集の優占種である二枚貝類の個体群変動を  
制御する要因

北川 昇

熊本県立大学大学院環境共生学研究科・海洋生態学研究室



## 目 次

要 旨 -----	3
序章 はじめに -----	11
第1章 佐敷干潟における大型底生生物の季節変動に関する研究	
はじめに -----	17
1-1 大型底生生物群集の季節変化を追跡する定量調査	
材料と方法 -----	18
結 果 -----	20
考 察 -----	27
1-2 捕食防止柵を用いたアサリ人工飼育稚貝散布実験	
材料と方法 -----	30
結 果 -----	31
考 察 -----	39
第2章 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	
はじめに -----	43
材料と方法 -----	44
結 果 -----	46
個体群の頻度分布解析	
1. ホトトギスガイ ( <i>Arcuatula senhousia</i> ) -----	54
2. アサリ ( <i>Ruditapes philippinarum</i> ) -----	58
考 察 -----	62
第3章 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	
はじめに -----	71
材料と方法 -----	72
結 果 -----	73
考 察 -----	77
第4章 まとめ -----	81
謝 辞 -----	84
引用文献 -----	85



## 要 旨

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 200 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）を含むが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  $30.2 \text{ mg m}^{-2}$  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  $4,000 \text{ 個体 m}^{-2}$  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、このエイ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  $4 \text{ m}^2$  ( $2 \times 2 \text{ m}$ ) 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  $5,000 \text{ 個体 m}^{-2}$ ）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  $317 \text{ gww m}^{-2}$  から  $1,607 \text{ gww m}^{-2}$  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  $9,000 \text{ 個体 m}^{-2}$  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  $2,500 \text{ 個体}$  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21 kg)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てい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ト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30 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。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  $29.0 \text{ m s}^{-1}$  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 40 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  $2,430 \text{ 個体 m}^{-2}$ 、 $452 \text{ gww m}^{-2}$  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  $933 \text{ gww m}^{-2}$ （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いて、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下方（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 個体  $m^{-2}$  および 929 個体  $m^{-2}$  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  $m^{-2}$  および 193 個体  $m^{-2}$  に激減した。湿重量についても、11月には792 gww  $m^{-2}$  および 509 gww  $m^{-2}$  を記録していたが、ホトトギスガイは翌月に0.1 gww  $m^{-2}$ 、アサリは2019年2月に28 gww  $m^{-2}$  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、干潮時に無数の陸カモ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陸カモ類による強い捕食圧を受けていると考えられる。

#### 4. 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陸ガモ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

比較的の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。

**キーワード:** アサリ, アカエイ, カモ, 個体群変動, 砂質干潟, 台風, 泥マット, 捕食,

ホトトギスガイ

#### 主指導教員

堤 裕昭, 環境共生学研究科 海洋生態学 教授, 熊本県立大学

#### 副指導教員

一宮 陸雄, 環境共生学研究科 生物海洋学 教授, 熊本県立大学

#### 副指導教員

高橋 徹, 保健学部 衛星技術科 特任教授, 熊本保健科学大学

#### 【博士論文審査の対象となる発表論文】

1. 堤 裕昭・西岡祐玖・北川 昇・藤芳義裕・小崎盛行・山元光晴・一宮陸雄・小森田智大 (2017) 人工飼育種苗稚貝を用いた佐敷干潟におけるアサリの個体群再生実験. 不知火海・球磨川流域圏学会誌 11: 3-17.
2. 堤 裕昭・西岡祐玖・北川 昇・藤芳義裕・小崎盛行・山元光晴・一宮陸雄・小森田智大 2018. 佐敷干潟におけるアサリ (*Ruditapes philippinarum*) 個体群の季節変動と その変動を制御する要因. 日本ベントス学会誌 73: 1-10.
3. 松岡佳子・北川 昇・西岡祐玖・立石 朋・藤芳義裕・堤 裕昭 2020. 八代海に面した砂質干潟(佐敷干潟)における魚類捕食防止柵を用いたアサリの高密度集団再生実験. 不知火海・球磨川流域圏学会誌 13/14(1): 3-15.
4. Kitagawa N, Shimada Y, Tsutsumi H (2021) Controlling factors of the population dynamics of two dominant bivalves of the macro-benthic community on the sandy tidal flats. Oceanography and Fisheries Open access Journal 14: 1-13.

## 序章：はじめに

九州西岸に位置する有明海の沿岸域には未だに約20,000 ha に及ぶ干潟が残っている(有明海再生機構 2018)。そこでは、無数のムツゴロウ (*Boleophthalmus pectinirostris*) , シオマネキ (*Uca arcuata*) , ヤマトオサガニ (*Macrophthalmus japonica*) などが、泥の表面を厚く覆った底生微細藻類を摂食し(菅野 1981) , アサリ (*Ruditapes philippinarum*) , ハマガリ (*Meretrix lusoria*) やシオフキ (*Mactra quadrangularis*) などの様々な懸濁食の二枚貝類が砂質の底質で高密度に棲息している(池末 1957, 菊池 2000, 2005)。有明海に面した熊本県沿岸のほとんどの干潟は砂質で、採貝漁業の漁場として古くから利用されてきた。これらの干潟では、1970年代までは、年間40,000から65,000トンのアサリが漁獲されていて、それらは当時の全国におけるアサリの年間漁獲量の約半分を占めていた(菊池 2000, 那須ら 2008)。しかしながら、干潟の総面積には大きな変化が見られず、採貝漁業の活動は乱獲を避けるために地元の漁業協同組合によって厳格に漁獲量が管理されてきたにもかかわらず、アサリの漁獲量は1980年代には劇的に減少し、1995年には500トンを下回った(堤 2005, Tsutsumi 2006)。その後も2010年代に至るまで、アサリの漁獲量には目立った回復は見られていない(関口・石井 2003, 鳥羽 2017)(図1)。

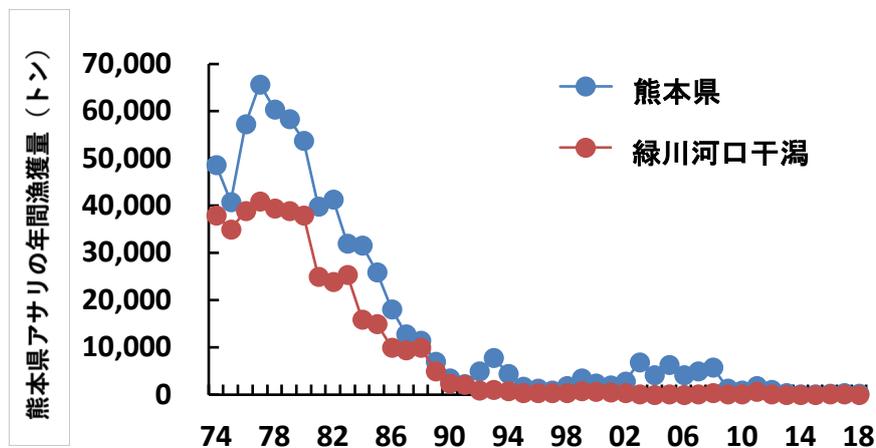


図1 熊本県のアサリ年間収穫量変化。環境省(2017)、熊本県農林水産部(2019)および熊本県川口漁業協同組合提供の漁獲量データをもとに作成。

このアサリの漁獲量の劇的な減少は、干潟の底質上には二枚貝類の主要な餌として利用される干潟上の微少な光合成底生生物が、その直上の水中にも植物プランクトンが繁茂し、豊かな第一次生産があるにもかかわらず (Yamaguchi et al. 2004 2005, 山口ら 2006), それらが第一次消費者である二枚貝類の生物生産に 1980 年代以降は反映されてこなかったことを示している。

熊本県の干潟におけるアサリの棲息状況に関する過去の研究においては、この採貝漁業の崩壊を引き起こしたと考えられる様々な原因が見いだされてきた。それらの原因には、梅雨期における川から大量の淡水の流入による極端な低塩分の発生や川の上流から運ばれた土が堆積することによる生息環境の攪乱 (中原・那須 2002), 着底直後の幼稚体には耐えられないレベルに底質のマンガン含量が上昇したこと (Tsukuda et al. 2008, Tsutsumi 2008), 繁殖期に生産されるプランクトン幼生の減少 (石井ら 2001), ならびにツメタガイ (*Glossaulax didyma*), ナルトビエイ (*Aetobatus flagellum*) やアカエイ (*Hemiryon akajei*) などによる捕食 (熊本県水産センター 2006, 2017, 那須ら 2008) が挙げられている。近年では、さらに、日本各地の砂質干潟では底質の表面がホトトギスガイ (*Arcuatula (Musculista) senhousia*) によって作られた泥マットに覆われて、アサリなどの砂質を好む懸濁物二枚貝類の棲息を困難にする事態が発生していて (山田・倉田 2018), 熊本県の砂質干潟もその例外ではない (熊本県水産センター 2006, 堤ら 2013, 竹中ら 2016, Takenaka et al. 2018)。この泥マットの形成は、その中に様々な埋在性の生物が棲息できる新しい棲み場所を提供する一方で、アサリ, シオフキガイ (*Mactra quadrangularis*), マテガイ (*Solen strictus*) などを含む元来の砂質の干潟に大型底生生物群集の優占種として棲息してきた懸濁食二枚貝類には、生理的に順応できないような極端に嫌気化した環境がしばしば形成される (伊藤・梶原 1981, Nakane et al. 2011, 堤ら 2013, 山田・倉田 2018)。

ホトトギスガイは分布域をさらにニュージーランド (Creese et al. 1997), オーストラリア (Slack-Smith and Brearley 1987, The State of Queensland 2021), ヨーロッパ (Mistri 2002, 2003, Munari C 2008, Streftaris and Zenetos 2006, Faasse 2018), 北アメリカ (Thorsten et al. 1998, Crooks 1998 2001) などの広範囲にわたる地域の沿岸に移入し、泥マットを伴う高密度パッチを形成しながら、移入先の底生生態系に重大な悪影響を与えてきた (Smithsonian Environmental Research Center 2021). 砂質干潟におけるホトトギスガイの泥マット形成の影響に関する最新の研究では、それが単に底質中に棲息する懸濁物食二枚貝に耐えられない環境条件を作り出すだけでなく、水中に懸濁する有機物粒子の泥マットへの堆積を促進することにより、これらの生物にとって食料不足の状態を作り出すことが明らかにされている (竹中 2018, Takenaka et al. 2018). このホトトギスガイの行動は、競争関係にある他種が餌資源を利用する前にそれを独占的に利用してしまうという、同所的に生息する他種に対する1種の“indirect exploitative type of interference” (間接的な搾取による干渉タイプ) (Haven 1973) の種間競争関係の例に類型される。

このように、泥マットを形成するホトトギスガイは、同じイガイ科の二枚貝類であるムラサキイガイが岩礁帯において岩の表面を独占するかのよう (Bayne 1964, 1975), 軟泥底の底質の表面の空間を占有するための強い能力を有している。干潟にホトトギスガイが侵入する過程は、夏の繁殖期直後におけるプランクトン幼生の大量定着によって始まる。堤ら (2013) は、一旦大量の新規加入が起きると、数ヶ月以内には泥マットの形成を伴い、密度  $5,000 \text{ ind. m}^{-2}$ , 湿重量  $2,000 \text{ gww m}^{-2}$  前後の稠密な集団を形成し、最終的には大型底生生物群集の最優占種の座をアサリに取って替わることを報告した。この研究では、パワーショベルを用いて底質を人為的に転置する実験によりホトトギスガイの高密度パッチを機械的に破壊することを除いて、同種の個体群変動に大きな影響を与えうる要因が見出されなかった。過去の研究例では、日本におけるホトトギスガイを捕食する動物として、越冬に日本

海に面する中海に飛来した数種の潜水ガモ (*Aythya* 属のカモ類) がホトトギスガイを好んで摂食し、冬期中にはその生息数に大きな影響を与えることが報告されている (Yamamuro et al. 1998). 伊藤 (2011). また、干潟に設置された海苔養殖場のそばで捕獲した陸ガモ類のオナガガモ (*Anas acuta*) でも、胃の内容物よりホトトギスガイの殻が見つけられている。報告例は限られているが、このようにカモ類がホトトギスガイの捕食者として作用している場所が知られている。

熊本県の有明海に面する主要な砂質干潟では、漁獲量は大幅に減少しつつも、未だにアサリ採貝漁業が年間を通じて続けられている。アサリは、元来、これらの砂質干潟における大型底生生物群集でもっとも卓越する種の位置にあったが、前述のように、近年では夏季になるとホトトギスガイの浮遊幼生が大量に着底して、泥マットを形成するようになり、同種の独占域が形成されるようになった (堤ら 2013, 山田・倉田 2018)。しかしながら、ホトトギスガイは外来種ではない。長期的に、砂質干潟においても他の二枚貝類などと空間を巡る競争関係にはあったと考えられるが、同所的に生息してきた種である。そのことを考慮すると、ホトトギスガイの側にも、その増殖を制御する何らかの要因が存在してしかるべきであるが、これまでの研究ではそれを見出すことができていない。唯一、Takenaka et al. (2018) が冬季に同種の高密度パッチが崩壊したことを報じているが、その原因については言及されていない。

そこで、本研究で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 200 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、佐敷干潟では2014年4月～2018年10月、緑川河口干潟では2017年4月～2019年

4月，白川河口干潟では2018年4月～2020年11月に，それぞれ堆積物の環境調査および大型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）を含むが大型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．



## 第1章 佐敷干潟における大型底生生物の季節変動に関する研究

### はじめに

佐敷干潟は熊本県八代海，葦北郡芦北町の佐敷川河口に面する面積約 200 ha の小規模な干潟である（図 1-1）。地元芦北町漁業協同組合における聞き取り調査では，他の熊本県内の多くの砂質干潟と同様に，過去にはアサリの漁場として盛んに利用されてきたが，近年ではほとんど漁獲されていない状態が続いている。一見して，底質表面にはホトギスガイの泥マットは形成されていないが，アサリを見つけることも困難な状況になっている。そこで，この干潟においては，佐敷干潟の砂質干潟としての現在の環境の特徴ならびにアサリを含む大型底生生物群集の生息状況を把握し，アサリの高密度パッチが消失して漁場として利用できなくなっている原因を明らかにするために，次の調査および現場実験を実施した。

#### 1. 底生生物群集の季節変化を追跡する調査

2014 年 4 月～2016 年 3 月に，水質および底質環境の調査，底生生物の定量調査を実施した。

#### 2. 捕食防止柵を用いたアサリ人工飼育稚貝散布実験

2016 年 4 月～2017 年 9 月に，1. の調査地点付近に捕食防止柵を設置し，その中にアサリの人工飼育稚貝を散布して，捕食者からそれらの稚貝を保護して現場飼育実験を実施した。

本研究では，これらの佐敷干潟における調査および実験結果をもとに，現在，同干潟においてアサリが高密度なパッチを形成できないようになっている原因（藤原 2016）の可能性について整理をするとともに，今後の研究遂行上の問題点を洗い出す。なお，この研究の成果については，本博士論文の審査対象となる発表論文 1, 同 2, および同 3 に記載している。

## 調査地

熊本県葦北郡芦北町に位置する佐敷干潟は、佐敷川および湯浦川の合流した場所に形成された、面積約 200 ha の砂質干潟である。この研究では調査地点をこの干潟の中央部 (32°17'51.9"N, 130°28'58.3"E) に設置した (図 1-1)。

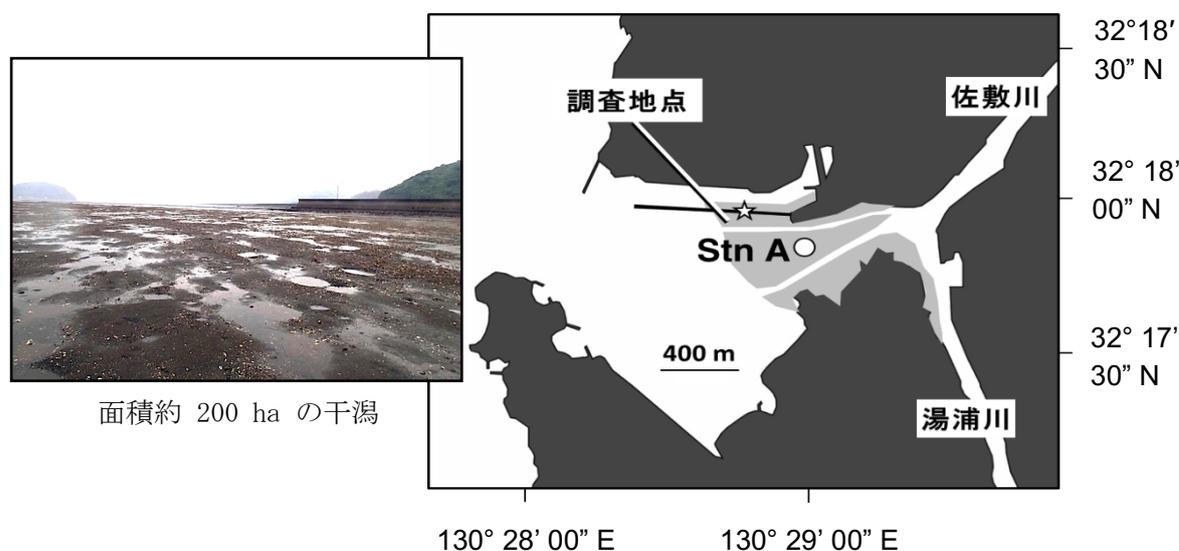


図 1-1 熊本県葦北郡芦北町の佐敷干潟の全景と本研究で設置した調査地点.

### 1.1 大型底生生物群集の季節変化を追跡する定量調査

#### 材料と方法

##### 調査方法

調査地点において杭を打ち込み、センサー部分が底質直上 (底質表面より2~3 cm上方) に水質計 (Model 600LS, YSI/nanotech Inc.) を設置し、水温、塩分および水深を、2014年7月~2016年3月の期間に10分間隔で連続観測した。底質の物理化学的環境条件の調査ならびに大型底生生物の定量調査を、2014年4月~2016年2月に、原則として毎月1回、大潮干潮時に実施した。底質の物理化学的環境条件の調査では、方形コア (5 × 5 × 5 cm (H))

を用いて底質を1回採取し、粒度分析用サンプルとした。また、先端を切り落としたプラスチック製のシリンジ（直径 29 mm）を用いて、底質表層約 1 cmを10回採取し、1 つのビニール袋にまとめて、底質の化学分析用サンプルとした。大型底生生物の定量用サンプルは、10 × 10 × 5 cm (H) のコアサンプラーを用いて底質サンプルを5回採取した。各サンプルを1 mm目の篩でふるい、篩上の残渣物をそれぞれサンプルとした。

### サンプルの処理・分析方法

底質の粒度組成用サンプルは、ウェットシービング法によって粒度組成を分析した。底質の化学分析用サンプルでは、Chl. *a* 含量を測定した。ビニール袋に入れた各底質サンプルをスパテルで良く攪拌した後約 0.3 g 分取し、90 % アセトン10 mL を入れたねじ付き試験管に入れ、12~24時間冷暗所に保管して底質に含まれる Chl. *a* を抽出した。その後、蛍光光度計（Turner Designs 10-AU）を用いて抽出液の Chl. *a* 蛍光値を測定した。また、化学分析用サンプル約 3 g を分取してアルミ製のカップに入れ、湿重量を測定した後、55 °C に設定した乾燥器に数日間放置し、乾燥重量を測定して、底質の含水率を求めた。各サンプルの蛍光値と含水率より Chl. *a* 現存量を求めた。

大型底生生物群集の定量調査用サンプルは、ローズベンガルを溶かしたホルマリン溶液 10 % を用いて、研究室で固定し、後日、再度 1 mm 目の篩を用いてふるいながら水洗した。その後、篩上の残渣物よりすべての底生生物およびアサリの殻（二枚の殻が蝶番でつながったもののみ）を選び出した。これらの標本について、種を同定し、種別に計数および湿重量の計量を行った。アサリの標本については、殻長をデジタルキャリパーで計測した。また、殻が小さく、デジタルキャリパーでは計測が困難と判断された個体は、実体顕微鏡に搭載したHD ビデオカメラ（PMW-10MDC, SONY）を通して貝殻の画像をパーソナルコンピュータ（Mac Pro, Apple）の画面に表示し、画像解析ソフトウェア（ImageJ Ver.10.2, Rasband

2014) を用いて殻長を計測した。得られた殻長データより、各調査日における殻長頻度分布図を作成した。

## 結 果

### 水質の季節変化

図1-2には、2014年7月～2016年3月における調査地点の底質直上水の日平均水温および日平均塩分の変化を示す。なお、日平均水温および日平均塩分は、干出時の測定値を除いて求めた。日平均水温は、観測を開始した2014年7月～9月には 25.2～32.4 °C を変動し、その後は徐々に低下したが、11月下旬でも 18.2～19.1 °C の範囲にあり、冬季でも多くの期間は11～14 °C を変動した。2015年4月以降、日平均水温は徐々に上昇し始め、2015年8月11日にこの年の日平均水温 (30.1 °C) を記録し、10月上旬まで 25 °C を上回る日が続いた。その後は前年同様に冬に向けて水温が低下したが、日平均水温の最低値は2016年2月16日および3月1日にそれぞれ 10.4 °C および 10.6 °C を記録するに止まり、冬季でも10 °C を下回る日がまったく観測されない温暖な水温条件となっていた。

日平均塩分は、大雨の影響によって河川からの淡水の流入量の増加により、春季に塩分が 20 を下回る一時的な低下が記録された (例えば2015年の4月12日～13日の 17.3 および 17.7) , 梅雨期の6月～7月中旬や秋季の台風の接近による大雨で季節的に塩分が 20～25 に低下することが認められた。これらの期間を除くと、日平均塩分は 25～33 の範囲を変動し、海産の底生生物の生息を制限するような塩分が極端に低下するイベントは、調査期間中には観測されなかった。

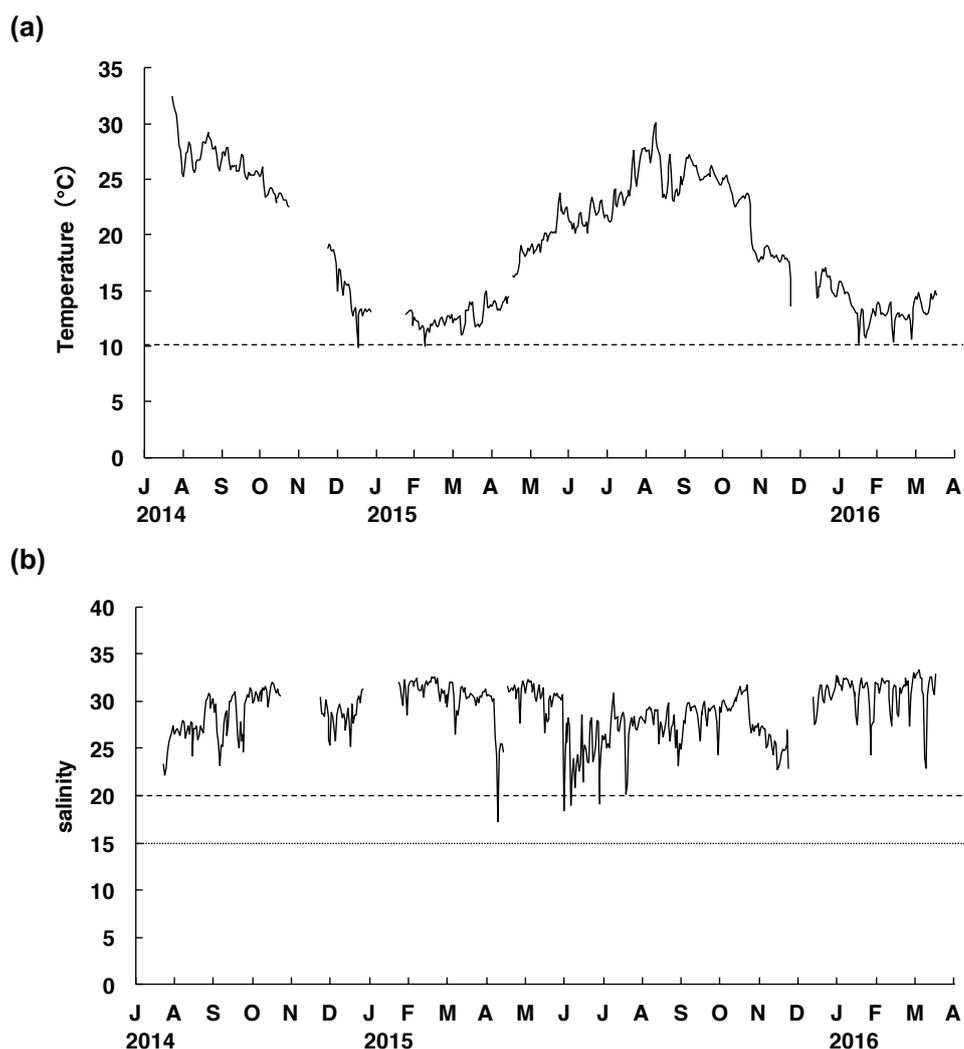


図 1-2 佐敷干潟の調査地点における (a) 底質直上水の日平均水温, (b) 日平均塩分の変化.

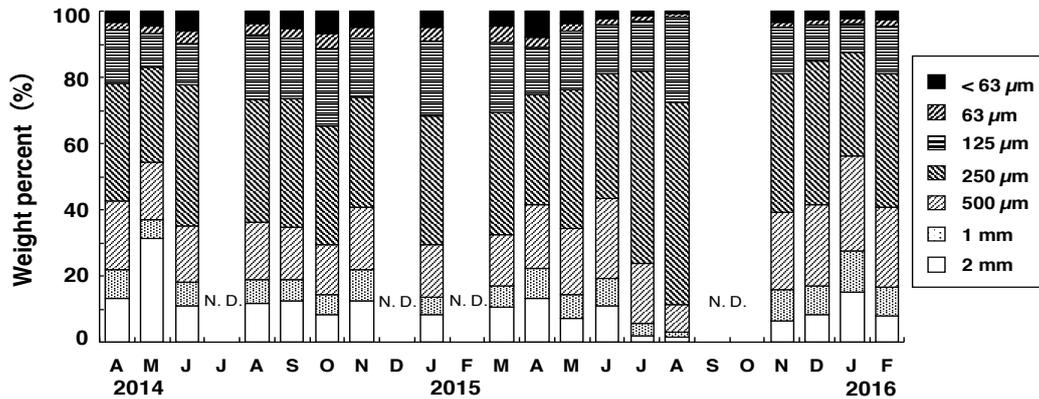
### 底質環境の季節変化

2014年4月～2016年2月の調査地点における底質の粒度組成ならびに表層の Chl. *a* 含量の季節変化を示す (図1-3). 調査地点の底質の粒度組成は, この調査期間を通して, 極粗砂 (粒径1,000～2,000  $\mu\text{m}$ ), 粗砂 (粒径500～1,000  $\mu\text{m}$ ) および中砂 (粒径250～500  $\mu\text{m}$ ) の割合が合計で 51.6～80.4 % を占め, ついで礫分 (2,000  $\mu\text{m}$  以上) が 1.7～31.4 % を占めていた. 泥分 (63  $\mu\text{m}$  以下) は 0.5～7.9 % にとどまり, 比較的粗い砂を主体としていた. 約2年間におよぶ調査期間を通して, この干潟の底質は比較的粗い砂質の状態が続き,

明瞭な季節変化は見出されなかった。

底質表層の Chl. *a* 現存量については、2014年5月～7月には  $75.6 \sim 82.6 \text{ mg m}^{-2}$  の範囲にあったが、9月～10月に減少し、2014年10月～2015年12月の期間は  $12.5 \sim 39.8 \text{ mg m}^{-2}$  の範囲を変動した。その後、急速に増加し、2016年2月には  $114 \text{ mg m}^{-2}$  を記録した。このように、底質表層の Chl. *a* 現存量には大きな変動が見られたが、その変動パターンに一定の季節性は認められない。この値は、アサリをはじめとする懸濁物食の二枚貝類の主要な餌資源の1つである底質表面に繁茂する底生微細藻類の現存量を反映している。

(a)



(b)

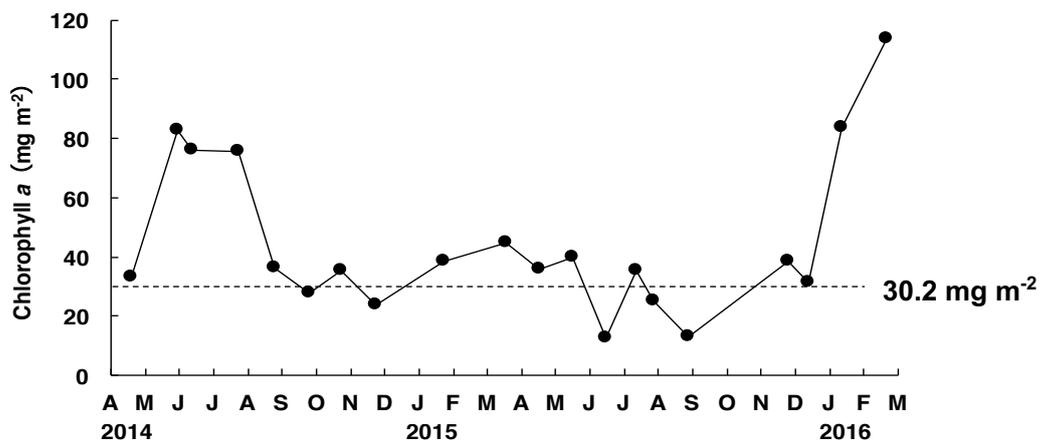


図 1-3 佐敷干潟の調査地点における (a)底質の粒度組成および(b)底質表層の Chl. *a* 現存量の季節変化。

## 大型底生生物群集の密度の季節変化

2014年4月～2016年2月における大型底生生物群集の密度の変化を図1-4に示す。2014年および2015年のいずれも4月に各年の最高密度 5,356 ind. m<sup>-2</sup> および 10,290 ind. m<sup>-2</sup> を記録した。密度はその後6月～7月に急速に減少し、2014年8月および2015年7月にそれぞれ 1,306 ind. m<sup>-2</sup> および 664 ind. m<sup>-2</sup> を記録した。秋季～冬季には密度が徐々に回復した。このような大型底生生物群集の密度の季節変化の中で、2014年4月および2015年4月に群集の密度が年間最高値に達した時には、二枚貝類のアサリ (*R. Philippinarum*) がもっとも高い組成比率を占めた (2014年4月: 38.5 %, 2,059 ind. m<sup>-2</sup>, 2015年4月: 43.0 %, 3,880 ind. m<sup>-2</sup>)。しかしながら、両年ともに、5月以降に密度が急速に減少し、8月にはほとんど生息しない状態 (2014年: 3 ind. m<sup>-2</sup>, 2015年: 78 ind. m<sup>-2</sup>) となった。

二枚貝類のホトトギスガイ (*A. senhousia*) も周年にわたって群集の優占種として棲息し、2014年11月には群集における組成比率が 53.3 % (2,883 ind. m<sup>-2</sup>) に、2015年7月には 62.8 % (1,004 ind. m<sup>-2</sup>) に達した。しかしながら、調査期間を通して同種が底質表面に泥マットを形成することは観察されなかった (図1-3(a)の底質の粒度組成の季節変化においても、泥分が急速に増加する現象は見られていない)、本種の棲息によってアサリの生息環境に悪影響が及んだとは考えられない。そのほか、単独種ではないが多毛類が調査期間を通して大型底生生物群集では卓越していて、上述の2種の二枚貝類と合計した密度は 416～9,320 ind. m<sup>-2</sup> を変動し、底生生物群集の 62.3～90.6 % を占めた。その他、アサリの生息に影響を及ぼしうる捕食性貝類として、ツメタガイならびにキセワタガイ (*Philine argentata*) の2種が含まれていた。しかしながら、いずれも密度は低く、これらの種による捕食によって穴を開けられたアサリの貝殻もほとんど見られなかったため、これらの種による捕食がアサリの密度変化に及ぼす影響は限定的であると考えられる。

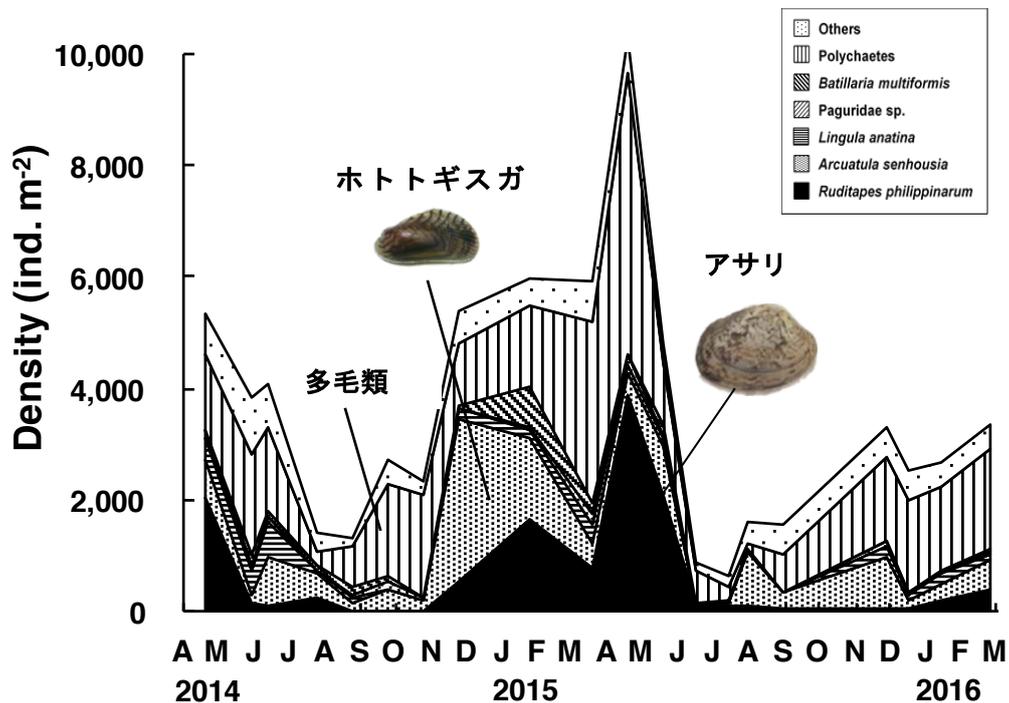


図 1-4 佐敷干潟の調査地点における大型底生生物群集の密度の季節変化.

#### アサリ個体群の季節変化

2014年4月～2016年2月における大型底生生物群集の優占種であるアサリの生貝と死殻の密度の変化を図1-5に示す. 前述の大型底生生物群集における優占種の密度変化 (図1-4) で示すように, 生貝の密度は2014年および2015年にそれぞれ  $2,059 \text{ ind. m}^{-2}$  および  $4,760 \text{ ind. m}^{-2}$  のピークに達した. しかしながら, その直後より急速に減少して, 2014年5月に  $182 \text{ ind. m}^{-2}$ , 2015年6月に  $142 \text{ ind. m}^{-2}$  まで減少した. また, 同時に, 二枚の殻が蝶番でつながったアサリの死殻の密度が一時的に増加し, 2014年5月には  $1,051 \text{ ind. m}^{-2}$ , 2015年は4月に  $1,000 \text{ ind. m}^{-2}$  および5月に  $562 \text{ ind. m}^{-2}$  を記録した. いずれの年も, 成貝の密度が急速に減少した後は, 秋季の繁殖期に生産された個体が稚貝として底着するまで, 生貝の密度の増加は見られなかった.

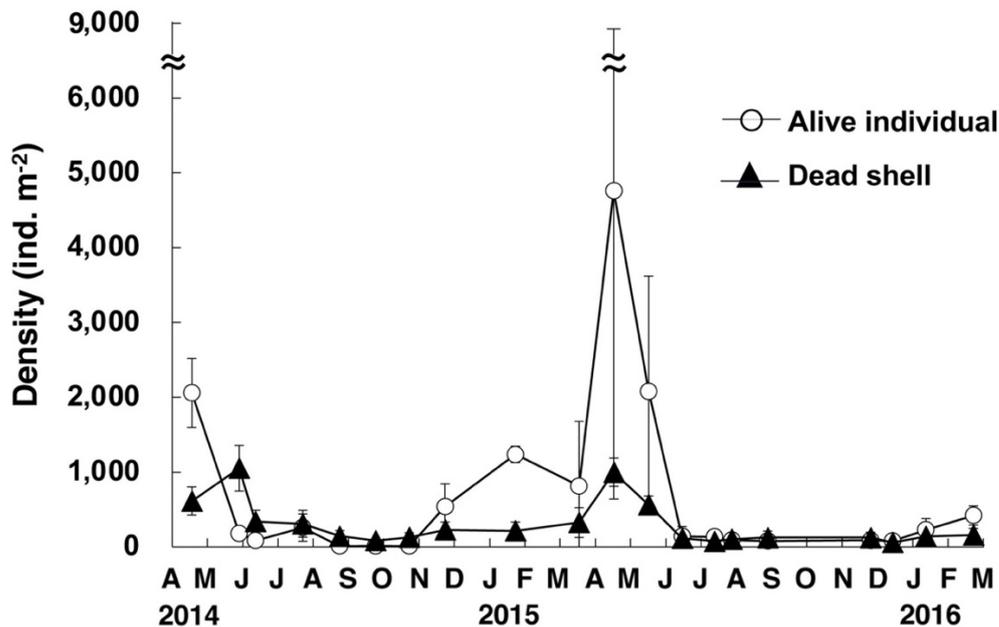


図 1-5 佐敷干潟の調査地点における底生生物群集の優占種であるアサリの密度の季節変化. ○：生貝，▲：死殻

2014年4月～2016年7月におけるアサリ個体群の殻長頻度分布の変化を図1-6に示す。この殻長頻度分布図は、底生生物の定量調査用の底質サンプルを目合い 1 mm の篩でふるい、篩上に残ったアサリの全個体の殻長を測定して作成したものである。アサリが干潟の底質に着底し、目合い 1 mm の篩に残るまでに成長するためには、少なくとも1～数カ月間の時間を要する。そのため、2014年秋季の繁殖期では、殻長頻度分布図上で殻長 1～2 mmの個体の密度は2014年11月より増加し始め、個体群の密度としては2015年4月に 4,760 ind. m<sup>-2</sup>の最高値に達した。この時、個体群のほとんどの個体は、殻長 5 mm 未満の幼稚体で占められていた。2013年秋季の繁殖期に生産されて新規に着底した個体も、2014年4月の個体群の殻長頻度分布が前年と同様な形状を示している、同様な新規加入過程を経た結果として形成されたと考えられる。ところが、これらの新規加入群は、いずれの年も5月～6月の間に生貝の密度が急速に減少して、わずか1カ月間にほぼ消滅した状態に陥った。新規加入群全体に対して、強烈な死亡要因が作用したことを示している。

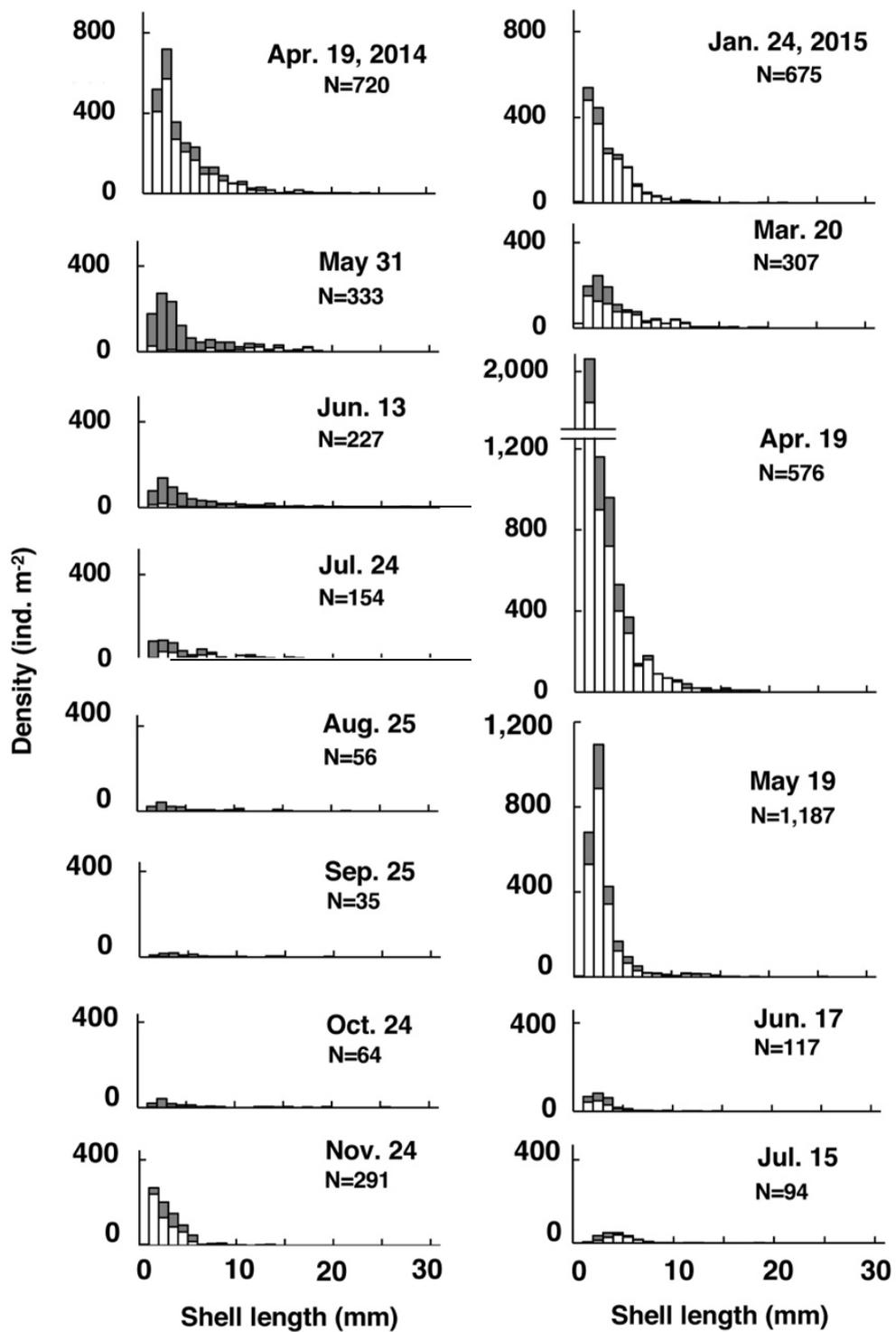


図 1-6 佐敷干潟の調査地点におけるアサリ個体群の殻長頻度分布の変化.

ヒストグラムに影を付ける部分は死殻の頻度を示す.

## 考 察

佐敷干潟のアサリの個体群には、秋季の繁殖期（2014年10月～11月）に繁殖可能な体サイズを有する成貝（殻長 20 mm を超えた個体がほとんど生残していなかった（図1-6））。それにもかかわらず、2014年11月～4月に浮遊幼生が着底して新規加入集団が形成されたことは、この干潟の外から浮遊幼生が供給されて着底することにより、個体群への新規加入が起きていたことを示している。

干潟の底質にアサリの幼生が着底した後の環境条件としては、河口域の底生生物の分布に大きな影響を及ぼすと考えられる物理化学的な環境条件である塩分と粒度組成に関して（cf. Kaiser et al. 2011），前者の塩分についてはアサリの生息限界となる塩分15（相島 1993, 柿野 2000）を下回る日平均塩分は調査期間を通して周年記録されなかった（図1-2(b)）。後者の底質の粒度組成についても、泥分が調査期間を通して 0.5～7.9% の範囲にあり、砂質を好むアサリの生息に適した環境が保たれていた（図1-3(a)）。

アサリの主要な餌資源の1つである底質表面に繁茂する底生微細藻類の現存量の指標としての底質表層の Chl. *a* 現存量も、熊本市の緑川河口干潟で高密度なアサリの個体群（560～46,480 ind. m<sup>-2</sup>, 1.2～15.3 kgww m<sup>-2</sup>）形成されていた時の年間平均値30.2 mg m<sup>-2</sup>（山口ら 2006）に匹敵するまたはそれを上回る値が、本研究の調査地点で記録された（図1-3(b)）。したがって、利用可能な餌資源量が不足していたとは考えにくい。それにもかかわらず、佐敷干潟のアサリの個体群密度は、2014 年には4月～5月に 2,059 ind. m<sup>-2</sup> から 183 ind. m<sup>-2</sup> へ減少し、同年8月には個体群が消滅した。また、秋季の繁殖期に新規加入した個体で形成された個体群も、同様に2015年には4月の 4,760 ind. m<sup>-2</sup>から急激に減少し、6月には 142 ind. m<sup>-2</sup> にまで密度が低下した（図1-4, 1-5）。

このように、佐敷干潟では、前年の秋季の繁殖期に生産されて定着した稚貝群が、翌年の

夏季までにほとんど死亡し、成貝に成長するまで生残できる個体がほとんどいない。この現象は、前述のように物理化学的な環境条件や餌条件にアサリの生息を制限するようなイベントの発生が認められないこと、2014年および2015年の4月～6月のアサリの密度の急速な減少期には死殻も見られたが、本調査地でも棲息が確認されたツメタガイおよびキセワタガイの肉食性の貝類によって捕食されたことを示す穴が空いた死殻がほとんどみられなかったこと、この死殻の増加は、アサリの生貝の密度の減少分の一部でしかなく、特に2015年4月～6月には、この期間中の死殻密度の増加分の約5倍に相当する生貝の密度の減少が起きていたことから（図1-5, 1-6）、この期間にはさらに別の大きな死亡要因が作用した可能性が考えられる。

本研究の調査地である佐敷干潟の漁業権を管轄する芦北町漁業協同組合における聞き取り調査では、同干潟および佐敷川および湯浦川の河口では多数のアカエイの遊泳が目撃されており、調査時における干潟の底質表面の観察でも、ほぼ全域でアカエイの摂食痕（鉢状の凹み）が数多く見出された（図1-7(a), (b)）。近年、同じエイ類のナルトビエイが、有明海沿岸（中原・那須 2002, 山口 2002, Yamaguchi et al. 2005）のみならず、瀬戸内海南西部の周防灘、広島県および岡山県沿岸（亀井・萱野2009）の海域において、二枚貝類の採貝漁場に深刻な食害をもたらしていることが報告されている。

アカエイについては、過去の研究例では、ナルトビエイのようにアサリの食害種として水産学的に問題視されることはなく（重田・薄2012）、胃内容物の多くは甲殻類（カニ類、アミ類）や魚類で占められることが報告されていて（金澤 2003）、アサリの捕食は確認されていなかった。しかしながら、2015年9月19日に、佐敷干潟に面する防波堤からアカエイを1個体（全長約80 cm）捕獲できたので、解剖して胃内容物を調べると、破碎されたアサリの殻が約4個体分発見された（図1-7(c)）。熊本県水産研究センター（2017）では、ナルトビエイが貝類を捕食する際に底質表面に楕円形の摂食痕を残すが、その他にもアカエイに

よる円形の摂食痕が存在することが指摘されている。また、D Duagdee T, et al. (2021) は、有明海の内湾である諫早湾で捕獲したアカエイの成体（体幅 55 cm 以上）の胃内容物の多くがアサリによって占められていることを報告している。佐敷干潟の底質表面で残されたエイ類の摂食痕は、ほぼすべてが円形であることから、八代海に面する砂質干潟ではアカエイがアサリを捕食しており、本研究の調査結果はその捕食活動が春季の5月～6月に集中的に発生し、アサリ個体群を食い尽くすほどの影響を及ぼしていることを示している（図1-4～図1-6）。



図1-7 佐敷干潟の底質の表面に形成された無数のアカエイによる円形の摂食痕と胃内容物。(a) 2014年4月19日撮影、(b) 2015年6月17日撮影、干潟上にスケールとして、30 cm の方形枠を置いた。(c) 2015年9月19日、佐敷干潟に面する堤防で釣り上げられたアカエイの胃内要物。

## 1.2 捕食防止柵を用いたアサリ人工飼育稚貝散布実験

### 材料と方法

#### 実験方法

2016年10月～2017年9月に、佐敷干潟の調査地点付近で（図1-1）、人工飼育したアサリの稚貝散布実験を行った。この実験では塩化ビニル製の枠に目合い1.6 cmの網を張り、アサリの稚貝を捕食から守るための防護柵を作成し、その防護柵で実験区の四方を囲んだ。さらに、防護柵に囲まれた天井部分も同じ網で覆った（図1-8）。本論文では、以後、捕食防止柵と称する。その捕食防止柵内へ、2016年10月19日に、FUバイオカルチャー製のアサリ人工飼育稚貝（平均殻長14.1 mm）を約2万個体散布した。この捕食防止柵は2セット作成し、この場所を実験区と呼ぶ。なお、実験結果は、この2セットの捕食防止柵から得られたデータの平均値として示す。この実験区の外に隣接して、コントロール区を設定した。

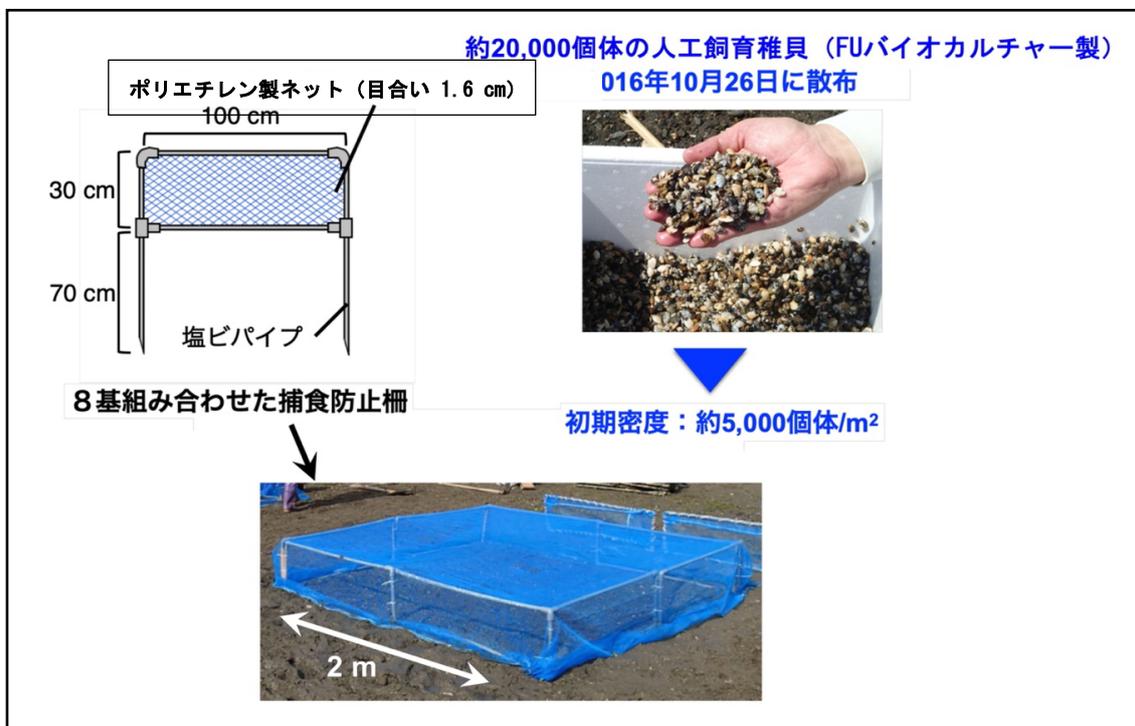


図 1-8 捕食防止柵とその中へのアサリ人工飼育稚貝の散布。

## 調査方法

この実験では、2016年11月～2017年9月に、捕食防止柵に隣接した場所に杭を打ち、そこに水質計を取り付けて、30分おきに底質直上の水質および塩分を連続観測した。また、この期間には、2016年12月～2017年2月を除き、底質環境の調査および散布したアサリ稚貝集団の成長・生残過程を追跡するための底生生物の定量調査を実施した。底質環境の調査では、実験区およびコントロール区において、方形コア（5×5 cm）を用いて底質の表層から約5 cmまで採取し、粒度分析用サンプルとした。また、先端を切り落としたプラスチック製のシリンジ（直径29 mm）を用い、表層から約1 cmまでを10回採取し、底質の化学分析用サンプルとした。大型底生生物の定量調査では、実験区では10×10×5 cmのコアサンプラーを、コントロール区では30×30 cmの方形枠を用いて深さ5 cm、それぞれ底質を5回採取し、1 mm目の篩を用いてふるい、篩上の残渣物をサンプルとした。

底質の粒度組成分析用サンプルおよび化学分析用サンプル、ならびに大型底生生物の定量調査用サンプルの処理および分析方法は、「1-1 大型底生生物群集の季節変化を追跡する定量調査」に記載した方法に準じた。

## 結 果

### 水質の季節変化

2016年11月～2017年9月における調査地点の底質直上水の日平均水温および日平均塩分の変化を図1-9に示す。この実験期間にも、佐敷干潟の調査地点では、冬季の日平均水温が10℃を下回る日は観測されず、最低値は2017年2月10日に10.5℃を記録するに止まった。アサリの生息地としての水温の暖かさが特徴として挙げられる。2017年5月以降、水温は徐々に上昇し、2017年7月1日～9月16日の78日間は日平均水温が25℃を上回り、7月30日に最高

値 32.0°C を記録した。日平均塩分は調査期間を通して 19.9～32.5 を変動し、アサリの棲息に不適な塩分が15を下回る条件はまったく発生しなかった。

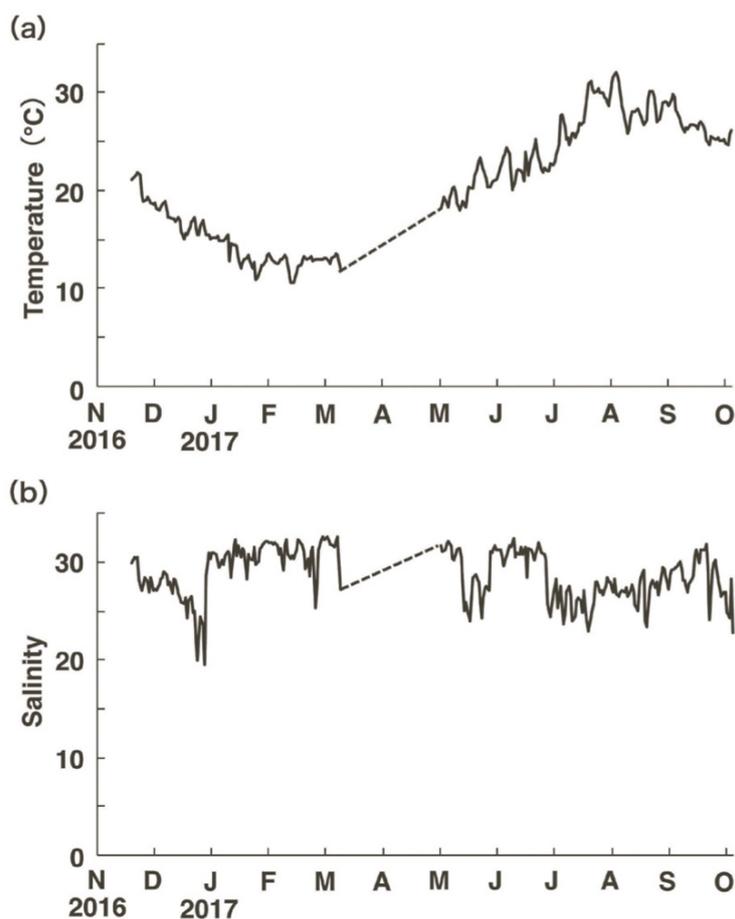


図 1-9 佐敷干潟のアサリ人工飼育稚貝散布実験地における  
(a) 水温, (b) 塩分の季節変化.

## 底質環境の季節変化

### 粒度組成

2016年11月～2017年9月の実験区およびコントロール区における底質の粒度組成の季節変化を図1-10に示す。実験区では、実験開始時の2016年11月の底質は、極粗砂（粒径1,000～2,000 μm）、粗砂（粒径 500～1,000 μm）、および中砂（粒径 250～500 μm）の3つの画分の割合が合計で 78.4 % を占め、泥分（63 μm 未満）は 8.1 % にとどまり、粗い砂を主体

としていた。これが2017年3月～5月になると、前述の粗い砂の割合が  $58.6 \pm 4.5\%$  (平均値  $\pm$  標準偏差) に減少し、替わって泥分が  $19.5 \pm 4.8\%$  に増加した。この泥分の増加した状態はその後も継続し、6月～9月にも  $11.9 \sim 18.3\%$  の範囲を推移した。一方、コントロール区では、2017年4月の  $21.4\%$  を除けば、対照的に3月～6月の期間は泥分が  $3.0 \sim 5.1\%$  の低い状態が続いた。

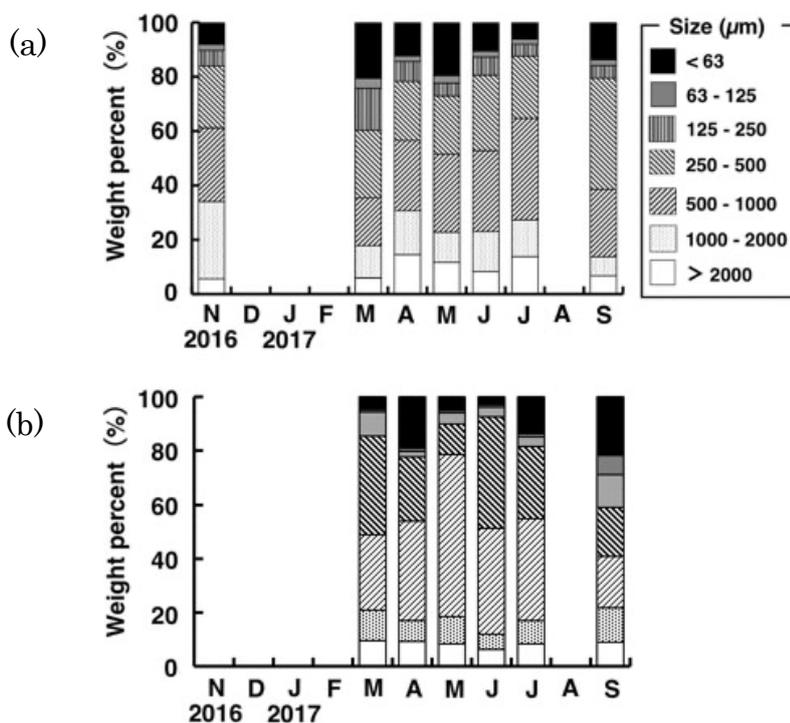


図 1-10 佐敷干潟のアサリ人工飼育稚貝散布実験地における底質の粒度組成の季節変化。

(a) 実験区, (b) コントロール区

### Chl. *a* 含量

2016年11月～2017年9月の実験区およびコントロール区における底質表層の Chl. *a* 現存量の季節変化を図1-11に示す。実験区では、2016年11月に  $61.6 \text{ mg m}^{-2}$  を記録した後、調査期間を通して  $27.2 \sim 44.8 \text{ mg m}^{-2}$  (平均値  $38.9 \text{ mg m}^{-2}$ ) を変動し、Chl. *a* が枯渇を示すような極端に低い値は記録されなかった。コントロール区でも、同様に調査期間を通して

27.2~61.6 mg m<sup>-2</sup> (平均値 46.9 mg m<sup>-2</sup>) を変動し、ほぼ同様な季節変化を示した。

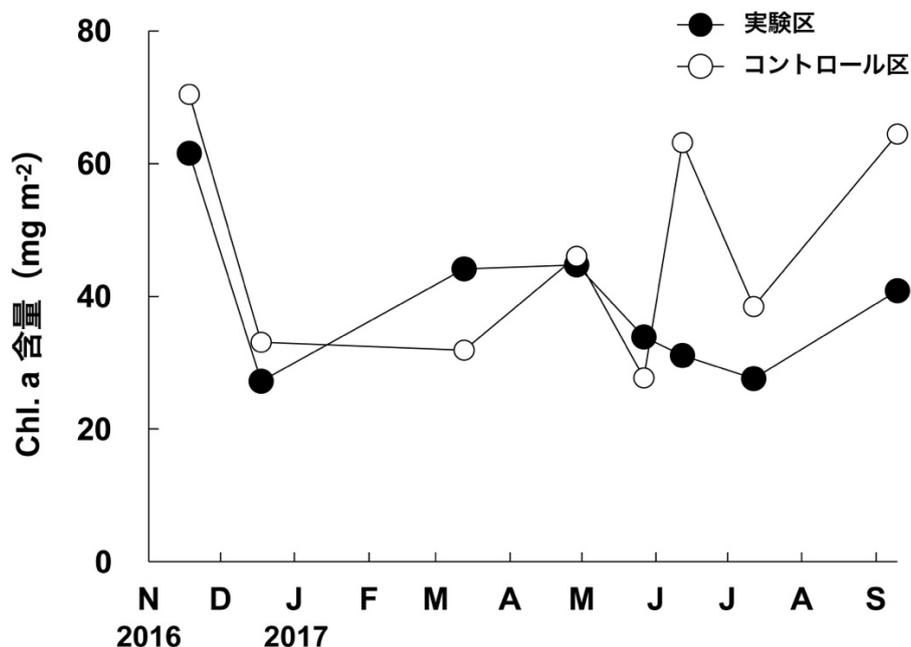


図 1-11 佐敷干潟のアサリ人工飼育稚貝散布実験地における底質の Chl. a 含量の季節変化.

## 大型底生生物群集の密度および生物量の季節変化

### 実験区

2016年11月～2017年9月の実験区の大型底生生物群集の密度および湿重量の季節変化を図 1-12(a)に示す。11月の大型底生生物群集は密度の 86.9 % (9,999 ind. m<sup>-2</sup>) がホトトギスガイで占められていた。同種は密度が漸次減少していったが、その後も大型底生生物群集の最優占種としての地位を占め、2017年9月でも組成比率 60.0 % (5,300 ind. m<sup>-2</sup>) を保持していた。アサリは2016年10月19日に人工飼育稚貝を初期密度 5,000 ind. m<sup>-2</sup> となるように散布したが、11月および12月の密度はそれぞれ 351 および 428 ind. m<sup>-2</sup> にとどまった。2017年1月～4月の期間は 1,429～2,320 ind. m<sup>-2</sup> に順次増加した。このことより、前年11月および12月の低密度は、稚貝の散布の際に生じた実験区内における分布の偏りと各調査

時の定量調査用のサンプルの面積の少なさ（合計の採集面積 125 cm<sup>2</sup>）によって生じた密度の過小評価のために生じたと考えられる。ところが、2017年5月～6月に密度が急激に低下し、7月～9月には実験区にほとんど棲息しない状態となった。アサリには、この時期に捕食防止柵内において強い使用要因が作用したとみなされる。

その他の生物としては、10月に実験を開始して以来、多毛類の密度が増加し続けて、2017年3月には 11,340 ind. m<sup>-2</sup> に達し、密度組成比率の 48.6 % を占めた。これらの多毛類は、ゴカイ科 *Ceratonereis* sp., ミズヒキゴカイ科 *Cirriformia* sp., イトゴカイ科 *Heteromastus filiformis*, ケヤリムシ科 *Chone* sp, チロリ科 *Glycera* sp. などの多数の種類から構成されていた。2017年5月以降は密度が減少して、9月には 3,100 ind. m<sup>-2</sup> を記録した。

大型底生生物群集の湿重量でも、密度と同様に、2016年11月にはホトトギスガイがもっとも多く、678 gww m<sup>-2</sup> を記録し、群集全体の 60.5 % を占めた。その後、さらに漸次増加し続け、2017年9月には 3,229 gww m<sup>-2</sup> を記録し、群集全体の96.1 % を占めた。これに対して、散布したアサリ稚貝の湿重量は生残した個体が順次成長し、2017年4月には 1,607 gww m<sup>-2</sup> に達し、群集全体の 44.9 % を占めた。しかしながら、その後は密度の減少に伴って急速に減少し、9月には 0 gww m<sup>-2</sup> となった。その他の生物としては、多毛類が密度では2017年3月に 11,340 ind. m<sup>-2</sup> の最高密度に達したものの、湿重量はわずか 37 gww m<sup>-2</sup>（群集組成比率 1.2 %）にとどまった。

## コントロール区

2017年3月～9月のコントロール区の大型底生生物群集の密度および湿重量の季節変化を図1-12(b)に示す。密度では多毛類がもっとも多く、7月までは 467～3,364 ind m<sup>-2</sup> の範囲を変動した。アサリは実験区のように人工飼育稚貝を散布していないので、前年秋季の繁殖

期に定着した稚貝のみが棲息し、成長に伴って調査に使用した目合い 1 mm の篩に残るようになって密度が徐々に増加し、2017年6月には 1,149 ind. m<sup>-2</sup> を記録した。しかしながら、翌月には 1/5 以下の 211 ind. m<sup>-2</sup> に急減した。ホトトギスガイも同様に密度が徐々に増加し、2017年6月には 1,184 ind. m<sup>-2</sup> を記録したが、その後は急速に密度が減少し、10月には 1/10 以下の 93 ind. m<sup>-2</sup> の低密度となった。湿重量については、密度の変化に対応して、アサリは2017年5月に 150 gww m<sup>-2</sup> を記録した後、翌月にはわずか 18 gww m<sup>-2</sup> に減少し、その後も低い値が続いた。ホトトギスガイについても、2017年5月に 605 gww m<sup>-2</sup> に増加した後、急速に減少して、9月には 43 gww m<sup>-2</sup> を記録した。

(a) 実験区

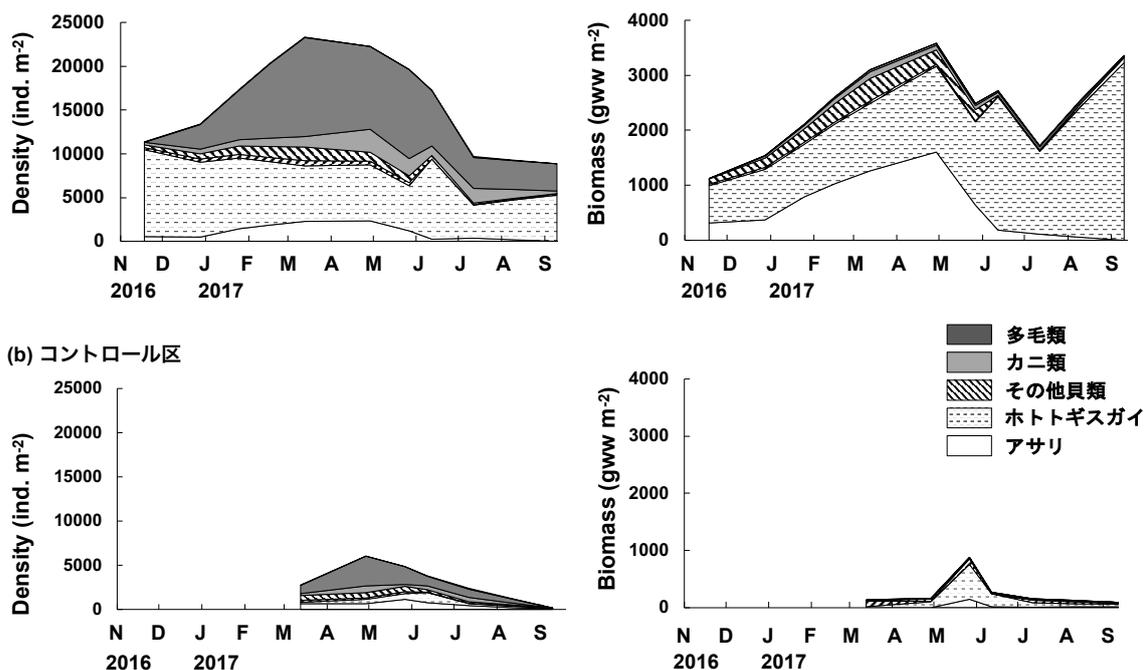


図1-12 佐敷干潟のアサリ人工飼育稚貝散布実験地における(a)実験区および(b)コントロール区の大型底生生物群集の密度および湿重量の季節変化

## アサリおよびホトトギスガイ集団の殻長頻度分布の季節変化

2017年3月～9月の実験区におけるアサリおよびホトトギスガイ個体群の殻長頻度分布の季節変化を、それぞれ図1-13(a)および図1-13(b)に示す。アサリでは2017年3月に捕食防止柵内で  $2,290 \text{ ind. m}^{-2}$  の密度の生息が確認されたが、これらの個体は殻長 1～7 mm および 10～25 mm の2つのグループに分けられた。大型の殻サイズグループは前年10月に撒布した人工飼育稚貝が成長したものである。小型のグループは前年秋季の繁殖期に生産されて自然に定着した稚貝で、成長して底質を目合い 1 mm の篩をふるう大型底生生物の定量調査用のサンプルにその存在が確認されるようになった。ところが、4月以降、大型の殻サイズグループの殻長頻度分布で死殻の頻度が目立つようになり、死殻の比率が5月は 41.2 %、6月は 91.2 %、7月には 94.7 % に増加して、ほとんどの個体が死亡していた。一方、ホトトギスガイにはそのような死殻が見られず、順調に成長および生残し、9月には平均殻長約 19 mm、密度  $5,300 \text{ ind. m}^{-2}$ 、湿重量  $3,228 \text{ gww m}^{-2}$  の集団へと発展した。

2017年3月～9月のコントロール区におけるアサリおよびホトトギスガイ個体群の殻長頻度分布の季節変化を、それぞれ図1-13(c)および図1-13(d)に示す。2017年5月には自然の繁殖、それに続く新規加入によって形成されたアサリの稚貝集団が密度  $1,149 \text{ ind. m}^{-2}$ 、殻長 1～13 mm で存在していた。しかしながら、その後は実験区と同様に急速に密度が減少し、9月にはこの集団の存在が殻長頻度分布図からは消滅した状態となった。ただし、実験区と状況が異なるのが、密度の減少過程において死殻がほとんど見出されなかったことである。一方、ホトトギスガイでは、実験区と同様に自然の繁殖によって新規加入して形成された集団である。しかしながら、2017年6月の個体群の殻長頻度分布は、大型の殻サイズのグループ（殻長 10～20 mm）の成長は実験区に匹敵するものがあったが、密度は  $1,184 \text{ ind. m}^{-2}$  にとどまった。その後は密度が急速に減少して、9月には個体群の殻長頻度分布図からもその存在がほぼ消滅した。

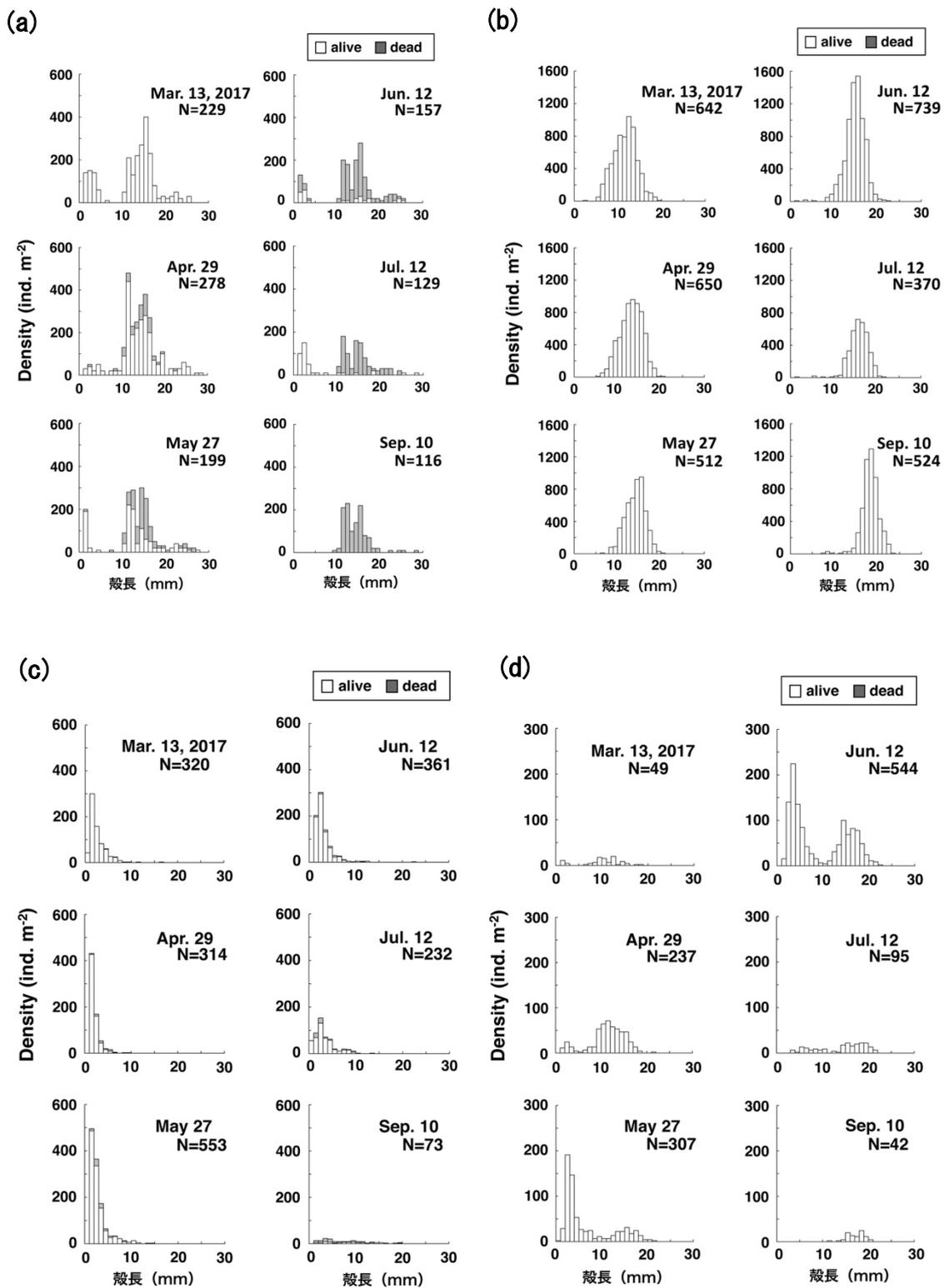


図1-13 2017年3月～9月の佐敷干潟のアサリ人工飼育稚貝散布実験地における実験区の(a)アサリおよび(b)ホトトギスガイ，コントロール区の(c)アサリおよび(d)ホトトギスガイの殻長頻度分布の変化. Alive : 生貝， dead : 死殻

## 考 察

本研究の実験では、捕食防止柵の設置が散布したアサリの人工飼育稚貝や自然に棲息する底生生物群集の動態に及ぼす効果を検証した(松岡ら 2020)。その結果、2016年10月に密度約 5,000 ind. m<sup>-2</sup> で散布したアサリの人工飼育稚貝は、約6ヶ月後の2017年4月末に生残率 45.2 % を記録した。しかしながら、同年5月～6月に密度は急激に減少し、9月に消滅した(図1-12, 図1-13(a))。既存の研究例で示されたような、被覆網や浮き網の強度不足によって、捕食から十分に防ぐことができなかった事態は発生していなかった(小林ら 2012)。ところが、その捕食防止柵の内部には、実験を開始した2016年11月の時点でホトトギスガイの稚貝がすでに 9,900 ind. m<sup>-2</sup> の高密度に定着して生息しており、その高密度集団がそのまま順調に生残、成長を遂げて、翌年の6月には密度 7,110 ind. m<sup>-2</sup>、湿重量 2,416 gww m<sup>-2</sup> の集団に発達した(図1-12)。このようなホトトギスガイの高密度集団は、同時に水中に懸濁する泥の粒子を集めて、底質表面に泥マットを形成することが知られている(堤ら 2013, Takenaka et al. 2018, 山田・倉田 2018)。実際、実験区の底質の泥分は2017年3月～7月の期間には 11.9～22.8 % に増加していた。元々の砂質干潟の底質を有するコントロール区の同期間の泥分(3.0～14.5 %, 4月を除く)とは、対照的な底質の粒度組成を有した(図1-10)。この泥マットの内部は、特に水温上昇に伴って嫌気的な環境条件が発生することから、本来砂質の酸化的な底質中に埋没して生活するアサリには、2017年5月以降に生息困難な環境が形成され、集団の消滅に至ったと考えられる。調査時に観察された実験区の捕食防止柵内の状態は、この事を実証的に示している。2017年4月には底質の表面は砂質で酸化的な状態が保たれていたが、6月には底質表面が泥に覆われていて、窒息して死亡したアサリの死殻が多数見出された(図1-14)。



図1-14 実験区の捕食防止柵内における底質表面の状態の変化.

左) 2017年4月29日, 右) 2017年6月12日

本研究における実験では、実験区およびコントロール区ともに、2017年5月以降に前者では散布した人工飼育稚貝が、後者では前年秋季の繁殖期に生産されて自然に新規加入した稚貝群が、それぞれ急速に密度を減少させて、9月までにはほぼ消滅した状態となった（図1-12, 図1-13(a), (c)）。しかしながら、その集団が消滅する過程には大きな違いが見られた。実験区では、生貝が死亡した場合に死殻となって残り、9月には底質中には死殻のみが残されていた（図1-13(a)）。一方、コントロール区ではそのような死殻がほとんどみられず、体長区間ごとの頻度が減少していくだけであった（図1-13(b)）。この密度の急速な減少にもかかわらず、それに相当する死殻が見出されないことは、死亡した個体の殻が調査場所の外へ持ち出されていることを示している。

このアサリの密度の急速な減少が起きた2019年6月～9月には、実験区の外側の捕食防止柵で保護されていない場所では、アカエイによる摂食痕が底質に数多く残されていた（図1-7）。したがって、本研究の結果より、実験区の捕食防止柵内では実験開始時にすでに高密度で生息していたホトトギスガイの稚貝の成長とそれに伴う泥マットの形成による底質環境の改変によって、コントロール区ではアカエイによる捕食によって、それぞれ同時期に密度が急速に減少していたという結論を得た。また、密度の急速な減少期における死殻の発生の状況

は、その減少に捕食者による捕食が関与しているかを示す証拠の1つとして利用することが可能であることを示している。

この佐敷干潟における「1-1 大型底生生物群集の季節変化を追跡する定量調査」および「1-2 捕食防止柵を用いたアサリ人工飼育稚貝散布実験」では、熊本市の大規模な砂質干潟（緑川河口干潟および白川河口干潟）において漁業資源として利用されてアサリ个体群の極端な衰退のメカニズムを解明することを目的として研究において、注目すべき問題点を整理し、絞り込むことを狙った予備的な調査および実験と位置づけている。この研究を通して、佐敷干潟にはアサリの主要な餌資源の1つである底生微細藻類などの第一次生産者による生産物が底質表面には十分に存在するにもかかわらず、それが第一次消費者であるアサリに転送されず、ホトトギスガイおよびアカエイなどの貝類を捕食する第二次消費者の生物生産に転換されている現実を明確に見出すことができた(鈴木ら 2018)。つまり、現在の砂質干潟では、基礎生産システムは保たれているが、食物網（食物連鎖）の上位の生物への一次生産物（有機物）の転送ルートに大きな変化が生じていることを示している。



## 第2章 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

### はじめに

第1章に示した八代海に面する佐敷干潟における大型底生生物群集の定量調査およびアサリの人工飼育稚貝散布実験では、自然条件でアサリの個体群がアカエイから強い捕食圧を受け、春季の間に前年秋期の繁殖期に新規加入した個体のほとんどが捕食されて死滅している(図1-6)。また、その捕食防止柵を設置して、その中で稚貝を飼育しても、保護された環境条件下ではホトトギスガイの泥マット形成による底質環境の改変の影響を受けて死滅することが判明するとともに、佐敷干潟の自然条件ではホトトギスガイの個体群も高密度集団の形成を抑制する何らかの影響を受けていることが判明した(図1-12, 1-13)。

一方、緑川河口干潟における過去の研究例では、同様にアサリがナルトビエイならびにアカエイによる捕食を受けていること(熊本県水産研究センター 2017)、ならびにホトトギスガイの泥マット形成による底質表層の泥化に伴って大型底生生物群集の最優占種の入れ替わりが起きていることは指摘されている(堤ら 2013)。しかしながら、エイ類による捕食圧がアサリ個体群の動態にいつ、どのような影響を及ぼしているのか、定量的なデータをもちいては把握されていない。また、ホトトギスガイの個体群動態が長期的にどのような要因で制御されているのかが不明のまま、個体群の増殖を抑制する要因が機能していなければ、干潟でホトトギスガイの生息可能な場所はすべてこの種が形成する泥マットで覆われることになるが、実際にはそのようになっておらず、冬季に個体群が衰退される現象も報告されている(Takenaka et al. 2018)。

そこで、本研究では、緑川河口干潟のアサリおよびホトトギスガイの棲息地で、以前はアサリの採貝漁業が盛んに行われていた同干潟の下部に調査地点を設置し、底質環境の調査

および大型底生生物の定量調査を実施し、アサリおよびホトトギスガイについては精密な個体群解析を行った。これらの調査・分析結果をもとに、現在の緑川河口干潟において、アサリおよびホトトギスガイの個体群動態を制御している要因を明らかにする。

なお、この研究成果は、本博士論文の審査対象となる発表論文 4 に記載している。

## 材料および方法

### 調査地

緑川河口干潟は、九州西岸の有明海に面する熊本市の緑川の河口に位置している。この干潟は潮汐に伴う潮位変動が大潮時には約 5 m に達し、干潮時には沖合に向かって約 5 km、総面積約 2,200 ha の干潟が干出する。日本に現存する干潟としては最大の面積を誇る (Tsutsumi 2006)。本研究では、この干潟の下部に調査地点 (N 32°43' 35.3", E 133°41' 11.5", 図 2-1) を設けた、この調査地点は潮位が 30 cm 以下に低下すると干出し、アサリの採貝漁業が 1980 年代までは活発に行われていた場所に位置している。

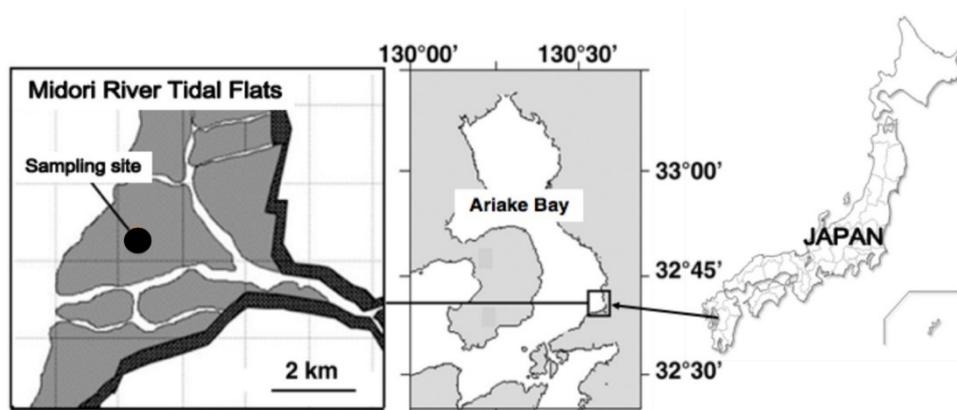


図 2-1 調査地の有明海に面する熊本市の緑川河口干潟ならびに調査地点

## 調査方法

2017年4月～2019年4月の大潮干潮時に、調査定点で1～2ヶ月ごとに計15回調査した。各調査時に、方形コアサンプラー（5 × 5 × 5 cm）で底質の粒度組成を分析するための底質サンプルを採取し、プラスチックバッグに入れた。大型底生生物の定量調査のためには、方形コアサンプラー（10 × 10 × 5 cm）を用いて底質を10回採取した。各サンプルは目合い1 mmの篩でふるい、残渣物をプラスチックバッグに入れてサンプルとした。

## サンプルの処理・分析方法

研究室において、粒度分析用底質サンプルはウェットシービング法で粒度組成を分析した。大型底生生物の定量調査用サンプルは、それぞれローズベンガル染料を入れた10%ホルマリンで固定した。後日、目合い1 mmの篩いの上で再度水洗いしてホルマリンを除去し、その残渣物からすべての大型底生生物を選り出して、種ごとに同定し、個体数の計数および湿重量の測定を行った。ホトトギスガイおよびアサリの標本については、それぞれの殻長をデジタルキャリパーで測定した。

## 二枚貝類の密度と生物量の日変化率の分析

大型底生生物群集の最優占種であるホトトギスガイおよびアサリについて、個体群の変動要因を解析するために、それぞれ密度および生物量の日変化率（DCRD: Daily Change Rate of Density および DCRB: Daily change Rate of Biomass）を、次式で求めた。

$$DCRD = (\text{Density}_{(i)} - \text{Density}_{(i-1)}) / (D_{(i)} - D_{(i-1)})$$

$$DCRB = (\text{Biomass}_{(i)} - \text{Biomass}_{(i-1)}) / (D_{(i)} - D_{(i-1)})$$

Density<sub>(i)</sub>: i回目のサンプリング時における密度, Biomass<sub>(i)</sub>: i回目のサンプリング時における生物量, D<sub>(i)</sub>: 2017年4月27日からi回目のサンプリング時までの経過した日数

## 殻長頻度分布のコホート解析

ホトトギスガイおよびアサリについては、各サンプリング時に採集した標本の殻長データを用いて個体群の殻長頻度分布図を作成した。ただし、滑らかな殻長頻度分布を得るために、各殻長区間ごとに、1段階小さい殻長区間および1段階大きい殻長区間との頻度の平均値を求める移動平均法を用いて、頻度を再計算した。一般に、個体群の殻長頻度分布は複数の単峯形のコホートを含み、多峯形となる場合が多い。このような多峯形の頻度分布に対しては、コホート解析用の Harding (1949) を改良したグラフ法を用いて、コホートごとに単峯形の頻度分布に分離することができる。本研究では、この方法をパーソナルコンピュータ—NEC PC9801 シリーズ用に作成したソフトウェア PROGEAN Ver. 4.0 (堤・田中 1994) を用いて、ホトトギスガイおよびアサリの個体群の殻長頻度分布を解析した。

## 結 果

### 底質の粒度組成の季節変化

2017年4月～2019年4月の緑川河口干潟の調査地点における底質の粒度組成の季節変化を図2-2に示す。底質の泥分(粒径63 $\mu\text{m}$ 未満の重量組成比率)は、2017年4月～11月に9.8%を越えていて、5月に最高値41.3%を記録した。この高い泥分はホトトギスガイによる水中懸濁微粒子の堆積促進作用によって生じたものであり、底質表面は泥マットに覆われた(図2-3(a))。泥分は11月以降急速に減少、2018年1月には1.0%を記録し、その後2018年8月まで0.9～3.5%の低い値の範囲を変動した。この低泥分期間中は、底質の77.4～90.1%が3つの砂の画分(粗砂:500～1,000 $\mu\text{m}$ , 中砂:250～500 $\mu\text{m}$ , 細砂:125～250 $\mu\text{m}$ )で構成され(図2-2)、砂質干潟本来の状態(堤2006)に戻っていた(図2-3(b))。2018年10月には底質表面が一時的に再度泥マットに覆われ、泥分が11.5%まで増加した

(図 2-3(c)). しかしながら, 前年と同様に秋季~冬季には泥分が急速に減少し, 2019 年 3 月には泥分 1.0 % 未満の砂質の底質に戻った (図 2-3(d)).

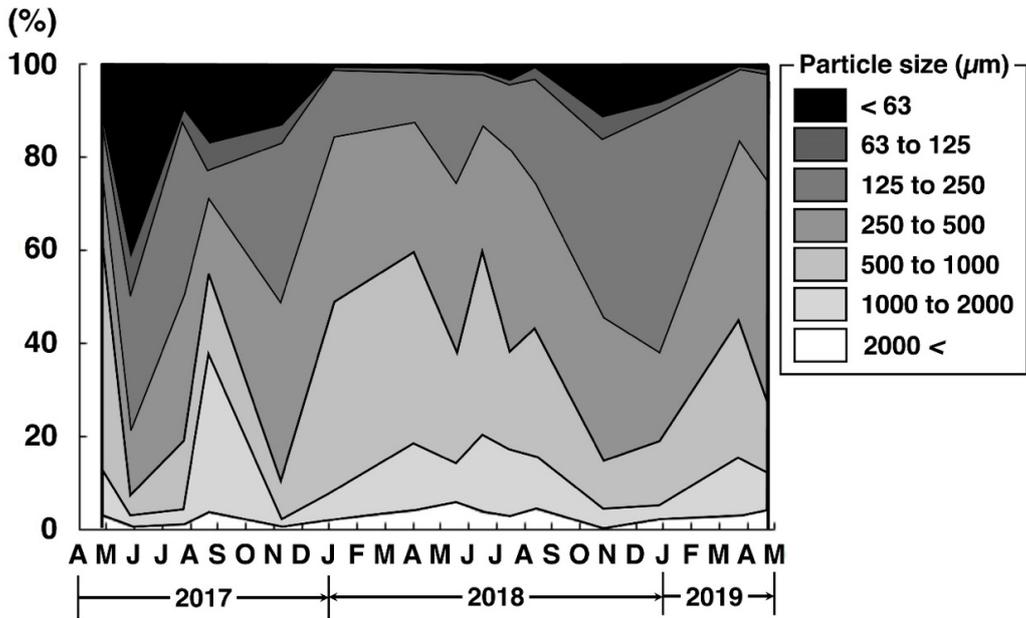


図 2-2 緑川河口干潟の調査地点における堆積物の粒度組成の季節変動.

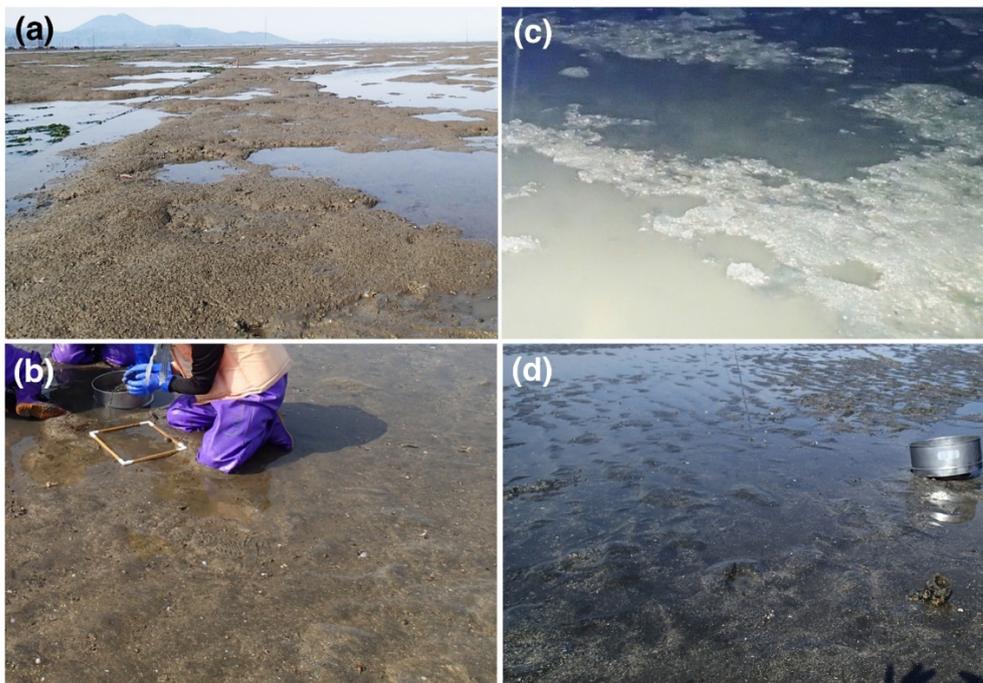


図 2-3 調査地点周辺の底質表面の構造の変化. (a) 2017 年 5 月 18 日, (b) 2018 年 4 月 1 日, (c) 2018 年 10 月 27 日, (d) 2019 年 4 月 21 日.

## 大型底生生物群集の密度の季節変動

図 2-4(a) は、2017 年 4 月～2019 年 4 月の調査地点における大型底生生物群集の密度の季節変化を示す。この群集は 2 種の二枚貝ホトトギスガイ (*A. senhousia*) およびアサリ (*R. philippinarum*) が、この調査で採集した標本の総個体数のそれぞれ 48.1 % および 34.7 % を占め、最優占種となっていた。残りの個体数の 17.2 % は、アラムシロ (*Nassarius festiva*, 巻貝), ヨコエビ類, 多毛類などで構成されていた。

ホトトギスガイは、調査開始時の 2017 年 4 月に 7,340 ind. m<sup>-2</sup> ならびに 5 月に 11,290 ind. m<sup>-2</sup> の高密度パッチを形成したが、7 月には密度が突然約半分の 5,670 ind. m<sup>-2</sup> に減少した。それでも、8 月に 3,670 ind. m<sup>-2</sup>, 11 月にも 5,190 ind. m<sup>-2</sup> を記録し、高密度パッチが形成された状態は保たれていた。ところが、それ以降は密度が急速に減少し、2018 年 1 月にはわずか 180 ind. m<sup>-2</sup> を記録し、個体群が崩壊した状態となった。2018 年 6 月まではそのまま 30～1,200 ind. m<sup>-2</sup> の低密度状態が続いた。2018 年 6 月～8 月の期間に密度が爆発的に増加し、わずか 2 ヶ月間で 92,140 ind. m<sup>-2</sup> の超高密度パッチを形成し、10 月まで 25,610 ind. m<sup>-2</sup> の高密度パッチが維持された。ところが、晩秋季から冬季にかけては、前年と同様にこの高密度パッチが再び崩壊し、2019 年 3 月にはわずか 40 ind. m<sup>-2</sup>, 4 月にも 60 ind. m<sup>-2</sup> の極端な低密度な状態へと一気に変化した。このイベントの発生により、2017 年春季に高密度パッチが形成されていた状態と比較すると、2 年後には個体群の密度は 1/100 にも満たないような密度が極端に減少した状態となっていた。以上の調査結果は、秋季から冬季に、ホトトギスガイの生息を大きく制限する急激な環境条件の変化が調査地で起きていたことを示している。

もう 1 つの大型底生生物群集の最優占種であるアサリについては、2017 年 4 月～2018 年 1 月には密度が 1,320～4,310 ind. m<sup>-2</sup> の範囲を安定的に変動し、ホトトギスガイのような秋季～冬季における急速な密度の減少は起きなかった。その後、密度は急速に増加して、5 月

には最高値  $39,340 \text{ ind. m}^{-2}$  に達した (Ishii R, et al. 2001) . ところが, 6 月以降は減少の一途を辿り, 10 月にはわずか  $300 \text{ ind. m}^{-2}$  を記録し,  $200\sim 400 \text{ ind. m}^{-2}$  の低密度状態が 2019 年の 4 月まで続いた. 調査期間中の個体群の密度の変動過程はホトトギスガイの場合とは異なるが, 2019 年の 4 月に密度が 2017 年 4 月の  $1/6$  に満たない状態に陥っていたことについては, ホトトギスガイと類似した密度変化の特徴として挙げられる. これらの調査結果は, アサリの棲息にも, 近年, さらに秋季～冬季にかけて生息を困難とするような環境条件が発生していることを示している. これに対して, アラムシロ, ヨコエビ類, 多毛類などで構成されるその他の大型底生生物の合計密度は安定した変化を示し, 2018 年 4 月および 2019 年 4 月には, それぞれ  $17,960 \text{ ind. m}^{-2}$  および  $2,860 \text{ ind. m}^{-2}$  の密度が記録された.

図 2-4(b) は 2017 年 5 月～2019 年 4 月における大型底生生物群集の最優占種であるホトトギスガイおよびアサリの密度日変化率(DCRD)の季節変化を示す. 密度日変化率の変化は, これらの 2 種の密度の季節変化の特徴をより明瞭に示している. ホトトギスガイでは, 密度の爆発的な増加が 2018 年 7 月～8 月に発生した (7 月:  $+70.4 \text{ ind. m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , 8 月:  $+3,108 \text{ ind. m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ). 一方, 2017 年 5 月～8 月 (7 月:  $-96.9 \text{ ind. m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , 8 月:  $-74.1 \text{ ind. m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) および 2017 年 11 月～2018 年 1 月 (1 月:  $-84.9 \text{ ind. m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) の小規模な減少, ならびに 2018 年 10 月～12 月には高密度パッチの崩壊による急激な密度減少 (10 月:  $-887 \text{ ind. m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , 12 月:  $-374 \text{ ind. m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) が発生したことがわかる. アサリでは, 2017 年 4 月～2018 年 1 月の安定的な密度の変動 ( $-30.3\sim +27.1 \text{ ind. m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ), 2018 年 1 月～5 月の急速な密度の増加 (4 月:  $+383 \text{ ind. m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , 5 月:  $+112 \text{ ind. m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ), ならびに 2018 年 5 月～8 月における高密度パッチの崩壊 (6 月:  $-798 \text{ ind. m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , 7 月:  $-379 \text{ ind. m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , 8 月:  $-100 \text{ ind. m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) が挙げられる.

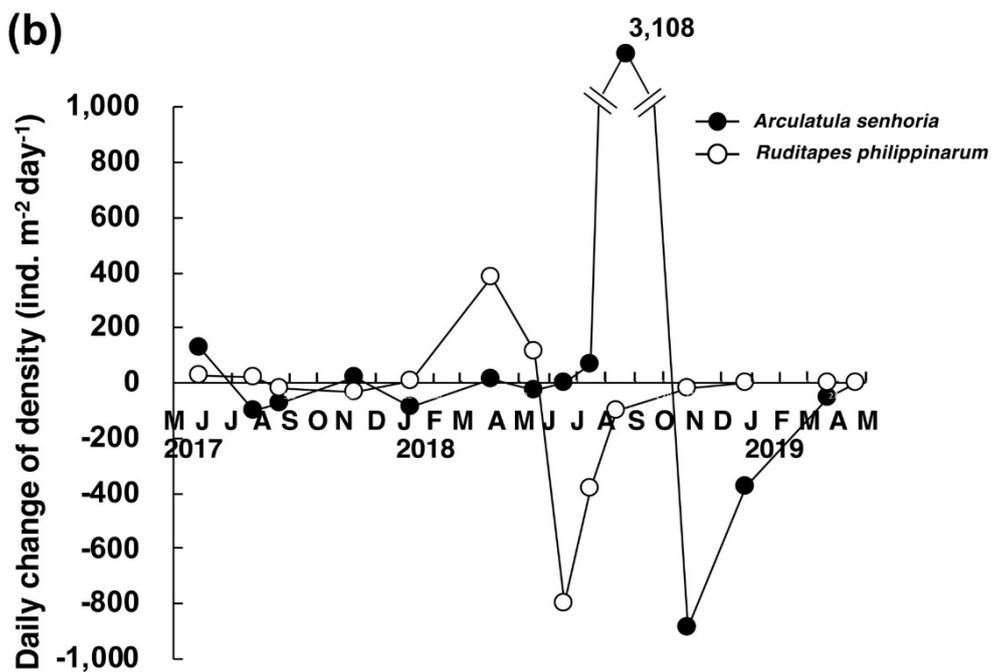
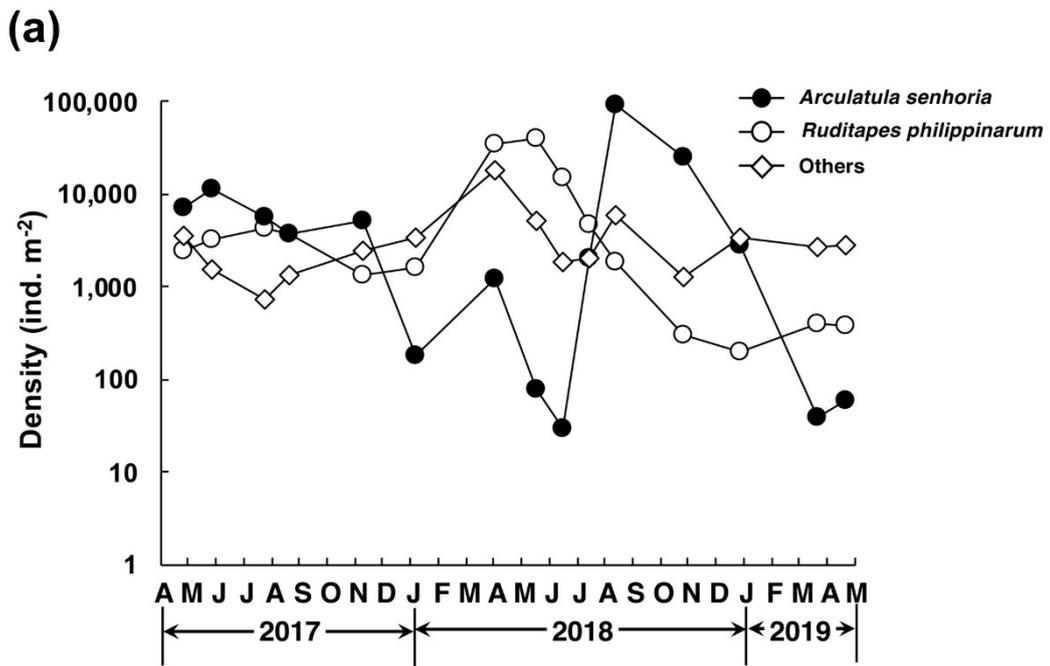


図 2-4 2017 年 4 月～2019 年 4 月の調査地点における(a)大型底生生物群集の密度の季節変化, (b)最優占種 (ホトギスガイ (*Arcuatula senhousia*)および アサリ (*Ruditapes philippinarum*)) の密度日変化率 DCRD の季節変化.

## 大型底生生物群集の生物量の季節変化

2017年4月～2019年4月の調査地点における湿重量で表した大型底生生物群集の生物量の季節変化を図2-5(a)に示す。生物量でも、ホトトギスガイおよびアサリは大型底生生物群集の最優占種となった。この調査で採集した生物標本の総重量のそれぞれ47.1%および42.3%を占めていた。残りの10.6%は、密度と同様にアラムシロ、ヨコエビ類、多毛類等で構成されていた。これらの2種の優占種（ホトトギスガイおよびアサリ）の生物量の変動の特徴は、それぞれの密度変化の特徴とおおよそ一致していた。

ホトトギスガイは、2017年4月～11月に $5,186 \text{ gww m}^{-2}$ の高バイオマスで稠密なパッチを形成したが、その後は減少の一途を辿り、2018年7月にはわずか $0.8 \text{ gww m}^{-2}$ を記録することとなった。8月以降は密度の爆発的増加に伴って、バイオマスも一旦10月に $1,406 \text{ gww m}^{-2}$ まで急速に増加した。しかしながら、11月以降は前年度と同じように急速に減少して、2019年3月にはわずか $3.9 \text{ gww m}^{-2}$ 記録した。対照的にアサリの生物量は、密度が2017年4月～2018年1月の期間にはゆるやかに減少していったのに対して、2017年4月～2018年4月の期間には $452 \text{ gww m}^{-2}$ より $3,572 \text{ gww m}^{-2}$ へとゆるやかに増加を続けた。また、密度では5月に最高値 $39,340 \text{ ind. m}^{-2}$ に達した後、6月には $15,390 \text{ ind. m}^{-2}$ に減少したのに対して、湿重量は5月には前月の約 $1/3.6$ の $993 \text{ gww m}^{-2}$ に減少し、6月にはその約2.3倍の $2,274 \text{ gww m}^{-2}$ に回復するという逆向きの変化を示した。このように、2017年4月～2018年6月の期間には、密度および湿重量が相反する方向へ変化することとなった。2018年6月以降は、湿重量も密度と同様に急速に減少していき、2019年3月にはわずか $5.8 \text{ gww m}^{-2}$ を記録することとなった。

図2-5(b)は、2017年5月～2019年4月の調査地点における上述の大型底生生物群集における2種の最優占種に関する生物量の日変化率(DCRB)の季節変動を示す。DCRB値の変化は、両種の生物量の季節変動をより一層明確に表していた。ホトトギスガイでは、もっとも

急速な生物量の減少が 2017 年 5 月～8 月に発生したことが明らかとなった (7 月:  $-32.2 \text{ gww m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , 8 月:  $-74.9 \text{ gww m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ). その他, 前述の密度および湿重量の変化において示したように, DCRB の値も秋季から冬季にかけて負の値となり, 2017 年度および 2018 年度ともに, この期間は生物量の減少期にあたることが示された (2017 年 11 月:  $-8.2 \text{ gww m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  および 2018 年 1 月:  $-10.5 \text{ gww m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , ならびに 2018 年 12 月:  $-18.2 \text{ gww m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  および 2019 年 3 月:  $-5.4 \text{ gww m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ). 一方, 2018 年 7 月～10 月の期間には, 密度の爆発的な増加に対応して (図 2-5(a)), 生物量も急速な増加が見られた (8 月:  $+27.0 \text{ gww m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , 2018 年 10 月:  $+8.3 \text{ gww m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ).

アサリでは, DCRB 値は 2017 年 11 月の  $-10.1 \text{ gww m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  を除いて 2018 年 4 月までは  $+3.0 \sim +21.0 \text{ gww m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  を変化し, 生物量が緩やかに増加したことを示していた. 2018 年 5 月～7 月の期間は, 前述のように湿重量は密度とは逆の変動を示したが, DCRB 値で表現すると, その変化さらに大きく強調された (5 月:  $-56.1 \text{ gww m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , 6 月:  $+42.7 \text{ gww m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , 7 月:  $-48.4 \text{ gww m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ). 8 月以降は, 8 月の  $-23.1 \text{ gww m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  をはじめとして, 2019 年 3 月まで負の値が続き, 生物量は密度とともに減少の一途をたどったことを示していた.

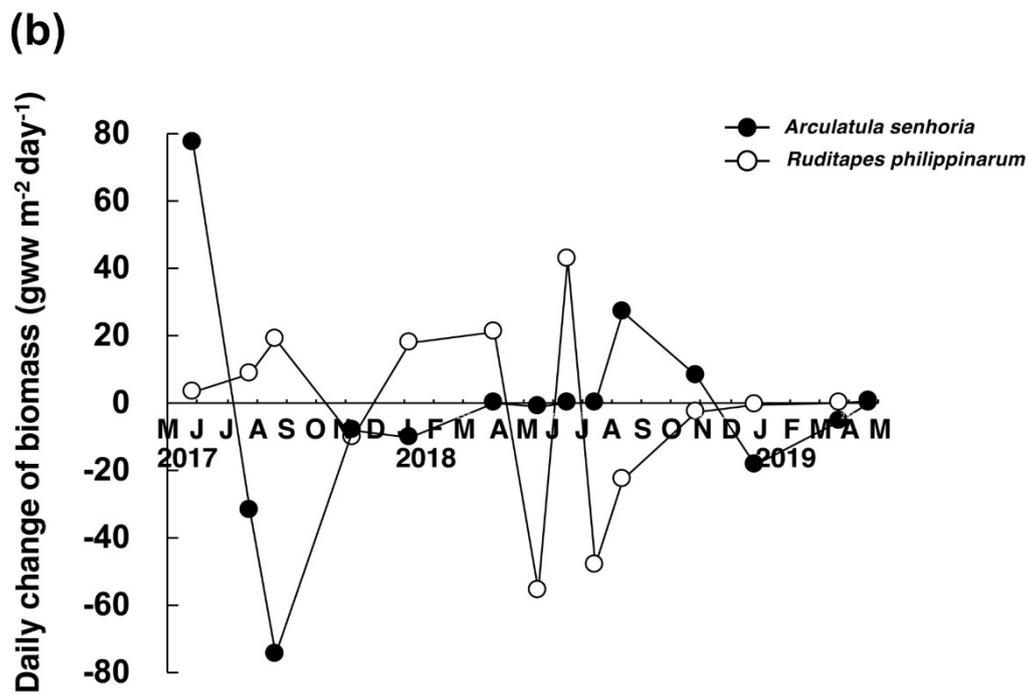
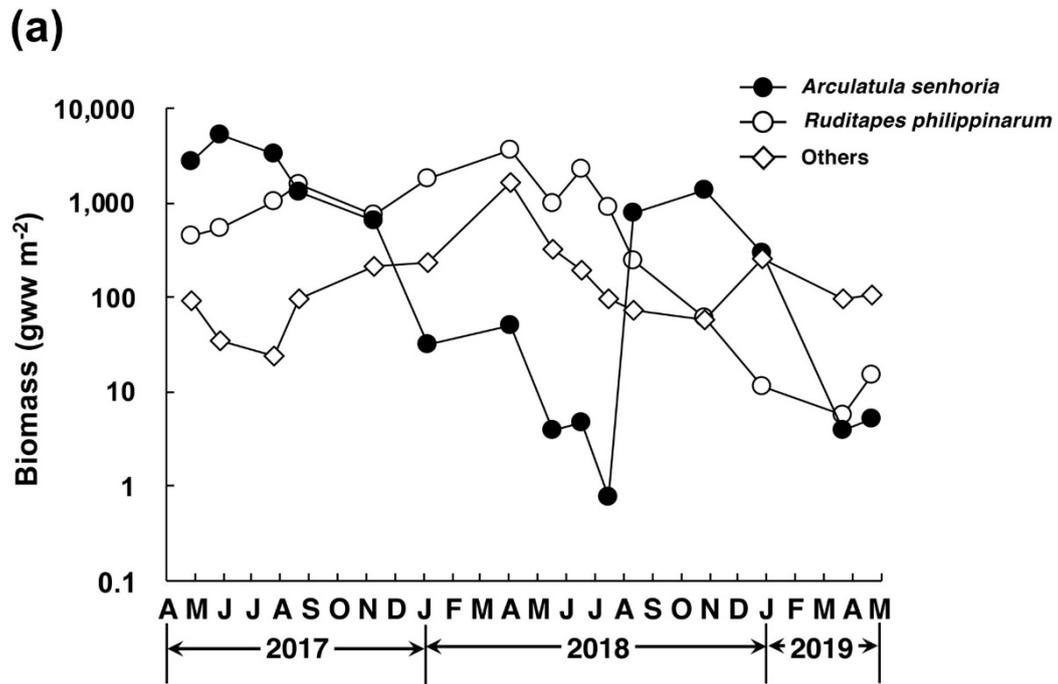


図 2-5 2017 年 4 月～2019 年 4 月の調査地点における (a) 大型底生生物群集の生物量ならびに (b) 最優占種 (ホトトギスガイ (*Arcuatula senhousia*) およびアサリ (*Ruditapes philippinarum*)) の生物量日変化率 (DCRB) の季節変化。

## 個体群の殻長頻度分布図の分析

2017年4月～2019年4月の緑川河口干潟の調査地点における大型底生生物群集の優占種（ホトトギスガイおよびアサリ）の個体群には、密度および生物量の季節変化の分析より、それぞれ特徴的なイベントが起きたことが分かった。以下に、これらの2種について、各イベントが起きた時の個体群の殻長頻度分布図（図2-6、ホトトギスガイ；図2-7、アサリ）の変化の解析を通して、その発生メカニズムを明らかにする。

### 1. ホトトギスガイ (*Arcuatula senhousia*)

#### 1.1 2017年5月28日～8月21日における生物量の急速な減少

2017年8月21日の個体群の殻長頻度分布は、個体群が殻長  $18.6 \pm 2.1$  mm (mean  $\pm$  S.D.) (コホート1),  $13.4 \pm 1.9$  mm (コホート2),  $5.7 \pm 1.7$  (コホート3)の3つのコホートで形成されていた。5月28日～8月21日の間に、個体群の生物量が  $5,186$  gww  $m^{-2}$  から  $1,297$  gww  $m^{-2}$  に減少したイベントに関しては、この期間における個体群を構成する3つのコホートの殻長頻度分布の変化と照合すると、個体群でもっとも大型の体サイズを有するコホート1の密度が5月の  $10,819$  ind.  $m^{-2}$  から8月には約1/6の  $1,808$  ind.  $m^{-2}$  へ減少したことが見出される。この大型個体の密度の減少が、個体群としての生物量の急速な減少をもたらしたと考えられる。

ホトトギスガイは6月～7月に繁殖期を迎えて、7月～8月には干潟に大量の稚貝が定着することが知られている（堤ら 2013, 竹中ら 2016）。この時期における個体群の殻長頻度分布の変化について、2017年および2018年を比較すると、2018年にはコホート5による個体群への大量の稚貝の新規加入が7月から起きて、密度が8月に  $92,140$  ind.  $m^{-2}$  に達する超高密度パッチが形成されたのに対して、2017年にはそれに相当するコホート3による稚貝の新規加入はきわめて限定されていて、8月の密度は  $1,808$  ind.  $m^{-2}$  にとどまっていた。

この違いは、2017年5月～8月に大型個体の密度の急速な減少として確認されたイベントが、実際には稚貝の新規加入にも大きく影響を及ぼしていたことを示している。

個体群の殻長頻度分布の変化より、コホート1、コホート3、コホート5は、それぞれ本研究の調査地における過去の研究結果（堤ら 2000, 2013, 竹中ら 2016）より判断して、2016年～2018年の6月～7月の繁殖期に生産された個体の新規加入によって形成されたコホートである。このことを前提とすると、その夏季の繁殖期の間にもう1つの小規模な新規加入が起きて、コホート2およびコホート4が形成されたことになる。これらの結果は、ホトギスガイが秋季にもう1回繁殖期を有していることを示している。

## 1.2 2017年11月8日～2018年1月6日における密度および生物量の急速な減少

2017年8月に個体群へ新規加入したコホート3は、11月には、密度  $5,054 \text{ ind. m}^{-2}$  で、殻長  $9.9 \pm 1.9 \text{ mm}$  に成長していた。しかしながら、2018年1月には、このコホートはほとんど消滅し、わずかに殻長  $2 \sim 10 \text{ mm}$  の殻長区間に新たに新規加入したコホート4の存在が認められるに過ぎない状態となっていた。この出来事は、コホート3が、この時期に強い死亡要因を被っていたことを示している。

## 1.3 2018年7月14日～10月27日における繁殖による密度の爆発的増加

個体群の殻長頻度分布は、2018年6月～7月の繁殖期において生産された浮遊幼生による干潟の底質への着底が、コホート5による個体群への大量の新規加入として2018年7月14日に始まったことを示している。8月12日には、密度が  $92,140 \text{ ind. m}^{-2}$  に達したが、個体群の殻長頻度分布の最頻値を記録した殻長区間  $3 \sim 4 \text{ mm}$  の稚貝の密度が、その約半分

(42,950 ind. m<sup>-2</sup>) を占めていた。10月27日には個体群がこのコホート5の個体のみで構成されていたが、その密度は25,610 ind. m<sup>-2</sup> の高密度を保っていた。

#### 1.4 2018年10月27日～2019年3月22日におけるコホート5の崩壊

前述のように、2018年10月27日には25,610 ind. m<sup>-2</sup> の高密度を保っていた個体群が、12月27日にはその約1/9の密度(2,820 ind. m<sup>-2</sup>)に、2019年3月22日にはさらにその約1/70の密度(40 ind. m<sup>-2</sup>)まで減少し、個体群はほとんど消滅した状態に陥った。この時の個体群の殻長頻度分布の変化は、10月には殻長6～7 mmに最頻値を有するコホート5のみで構成された個体群全体の密度が急速に減少したことを示している。したがって、7月～8月に個体群へ新規加入したコホートのほとんどの個体が10月末以降に強い死亡要因を受けて、冬季の間に個体群が崩壊したことを意味している。また、この現象は前年度の同期にも見られている。一方、2017年4月の個体群の殻長頻度分布では、殻長14.8±2.4 mmのコホート1を含む密度2,430 ind. m<sup>-2</sup>を有する個体群が形成されていた。このことに注目すると、2017年4月の直前の冬季には、この種への個体群への強い死亡要因が作用していなかったことがわかる。

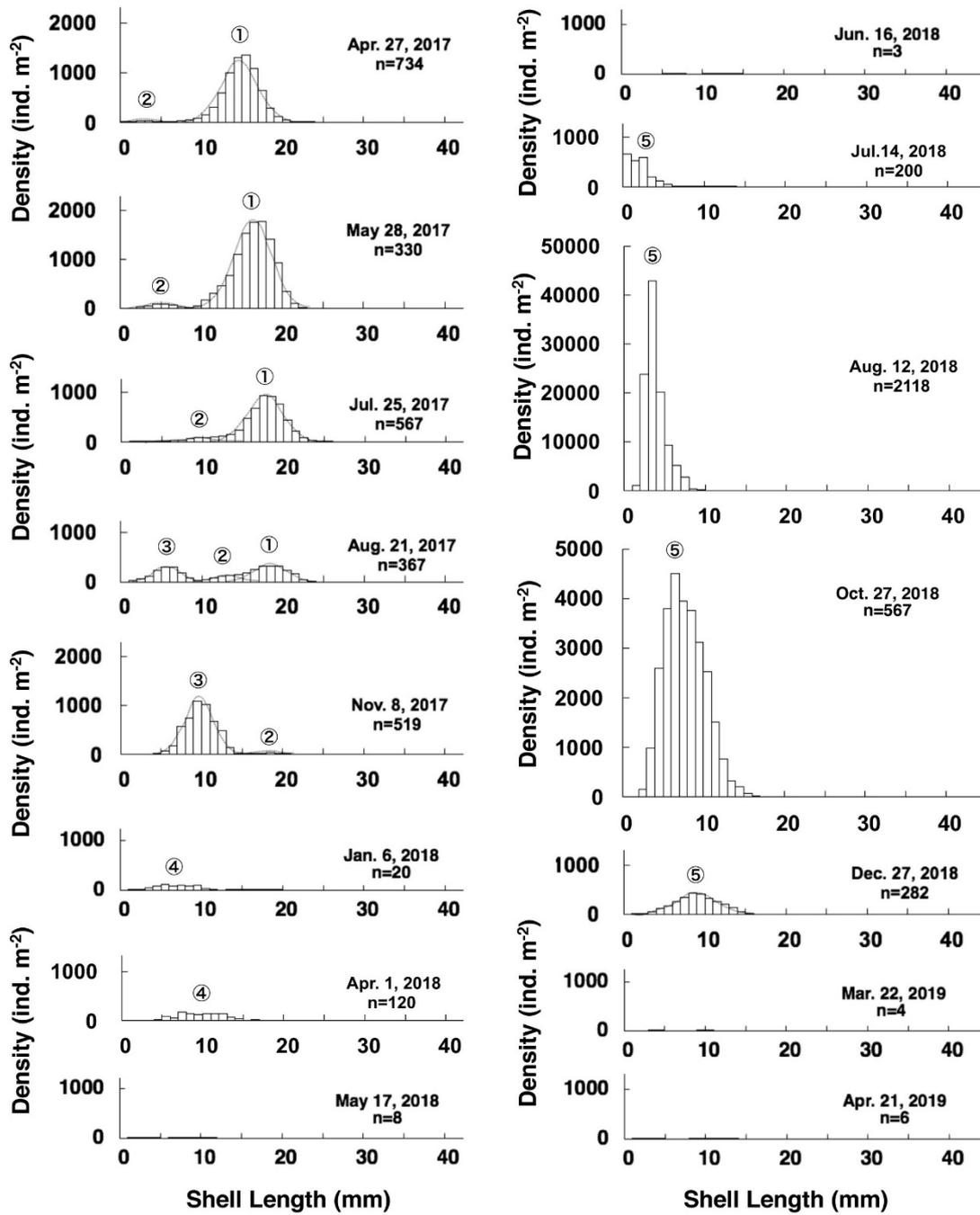


図 2-6 2017 年 4 月～2019 年 4 月の緑川河口干潟の調査地点におけるホトトギスガイ (*Arcuatula senhousia*) 個体群の殻長頻度分布の変化.

## 2. アサリ (*Ruditapes philippinarum*)

### 2.1 2017年4月27日～2018年1月6日における密度の安定した変動と生物量の漸増

2017年5月28日の個体群の頻度分布は、個体群がそれぞれ、殻長  $29.2 \pm 0.9$  mm (mean  $\pm$  S.D.) (コホート1),  $21.4 \pm 2.6$  mm (コホート2),  $11.8 \pm 2.0$  mm (コホート3) ならびに  $3.5 \pm 1.9$  mm (コホート4) の4つのコホートから構成されていたことを示している。アサリは、熊本において春および晩秋の年間2回の繁殖期を持つ(熊本県水産研究センター2006, 堤ら2002)。個体群への新しいコホートの加入は、2017年の2つの繁殖期それぞれにおいて個体群の殻長頻度分布上で確認された。その結果、2018年1月6日に、個体群は殻長  $31.4 \pm 2.3$  mm (コホート3),  $20.6 \pm 2.2$  mm (コホート4),  $13.6 \pm 2.9$  mm (コホート5) および  $3.1 \pm 1.5$  mm (コホート6) の4個のコホートから構成されていた。これらのコホートの成長と生残プロセスは、この時期を通して個体群の殻長頻度分布の変化に沿って追跡することができた。これらのことは、個体群の各コホートが強い死亡要因を被ることなく成長し、個体群として生物量が漸増していったことを示している。

### 2.2 2018年1月6日～5月17日における密度の急速な増加

コホート6は、2018年1月6日の個体群の殻長頻度分布に初めて現れ、2018年5月17日には殻長4 mm未満の殻長区間で  $9,100$  ind.  $m^{-2}$  前後の最大密度を持つ大量の稚貝の加入へと発展した。実際には、このコホートの個体は、2017年の秋の繁殖期にすでに底質に大量に着底していたが、これらの稚貝は大型底生生物の定量調査用に使用された目合い1 mmの篩の上に残るには小さすぎたことと、冬季に成長速度の鈍化したことのために、調査結果としての密度に反映されるまでには時間がかかったと考えられる。それらの個体が春季の水

温の上昇とともに成長が促進されて、篩にかかる殻サイズに成長するにつれて、密度は急速に増加したと推断する.

### 2.3 2018年4月1日および5月17日における生物量の急速な減少

個体群の密度は、2018年4月1日～5月17日の約1カ月半の間に34,179から39,340 ind. m<sup>-2</sup>へわずかに増加したが(図2-4(a)), 生物量は3,752 gww m<sup>-2</sup>から約1/4の993 gww m<sup>-2</sup>へ大幅に減少し(図2-5(a)), DCRBの最低値の-56.1 gww m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>が5月17日に記録された(図2-5(b)). これら個体群の密度と生物量間の相反する変化に関して、この期間中の個体群の殻長頻度分布と照合すると、個体群の生物量への寄与が大きい殻長12 mm以上のコホート4およびコホート5に属する個体の大部分が、5月17日には殻長頻度分布から消失していたことがわかった(図2-7の枠内を参照). この大型個体の選択的な排除に起因して生物量の急速な減少が起きた一方で、密度の増加については生物量への寄与が小さいコホート6の個体の個体群への新規加入が続いていたことで説明することができる.

### 2.4 2018年5月17日～6月16日における個体群の劇的衰退の兆し

個体群の密度は、5月17日の39,340 ind. m<sup>-2</sup>から約1カ月後の6月16日には約1/2.5の15,390 ind. m<sup>-2</sup>に減少した(図2-4(a)). しかしながら、生物量は逆に993 gww m<sup>-2</sup>から2倍に相当する2,274 gww m<sup>-2</sup>に増加した(図2-5(a)). この生物量の増加には、水温上昇期において個体群のほとんどの個体を占めるコホート6の成長が促進されたこと(5月: 殻長4.2±2.3 mm, 6月: 8.5±2.9 mm)が寄与していると判断される.

## 2.5 2018年6月16日および10月27日における個体群の崩壊

この期間に個体群が崩壊し、10月には密度および生物量はそれぞれわずかに  $300 \text{ ind. m}^{-2}$  および  $61.1 \text{ gww. m}^{-2}$  (図 2-4(a), 図 2-5(a)) に減少した。この期間中の個体群の殻長頻度分布の変化から判断すると、この個体群の崩壊は、個体群の大部分を占めていたコホート 6 の個体が 8 月までにはほぼ個体群の殻長頻度分布から消失したことによって生じていた。暖水期を通して、コホート 6 の全体に対して、何らかの強い死亡要因が掛かったことを示している。

## 2.6 2019年春の個体群への乏しい新規加入

2017 年および 2018 年の個体群への繁殖に伴う新しいコホートの加入スケジュールを考慮すると、2018 年 7 月～8 月には春季の繁殖に伴うコホート 7 が、2019 年 1 月～3 月には 2018 年秋季の繁殖に伴うコホート 8 の加入が起きることが予想できる。しかしながら、いずれのコホートの新規加入も、2018 年 10 月以降に個体群の殻長頻度分布において確認することが困難であった。

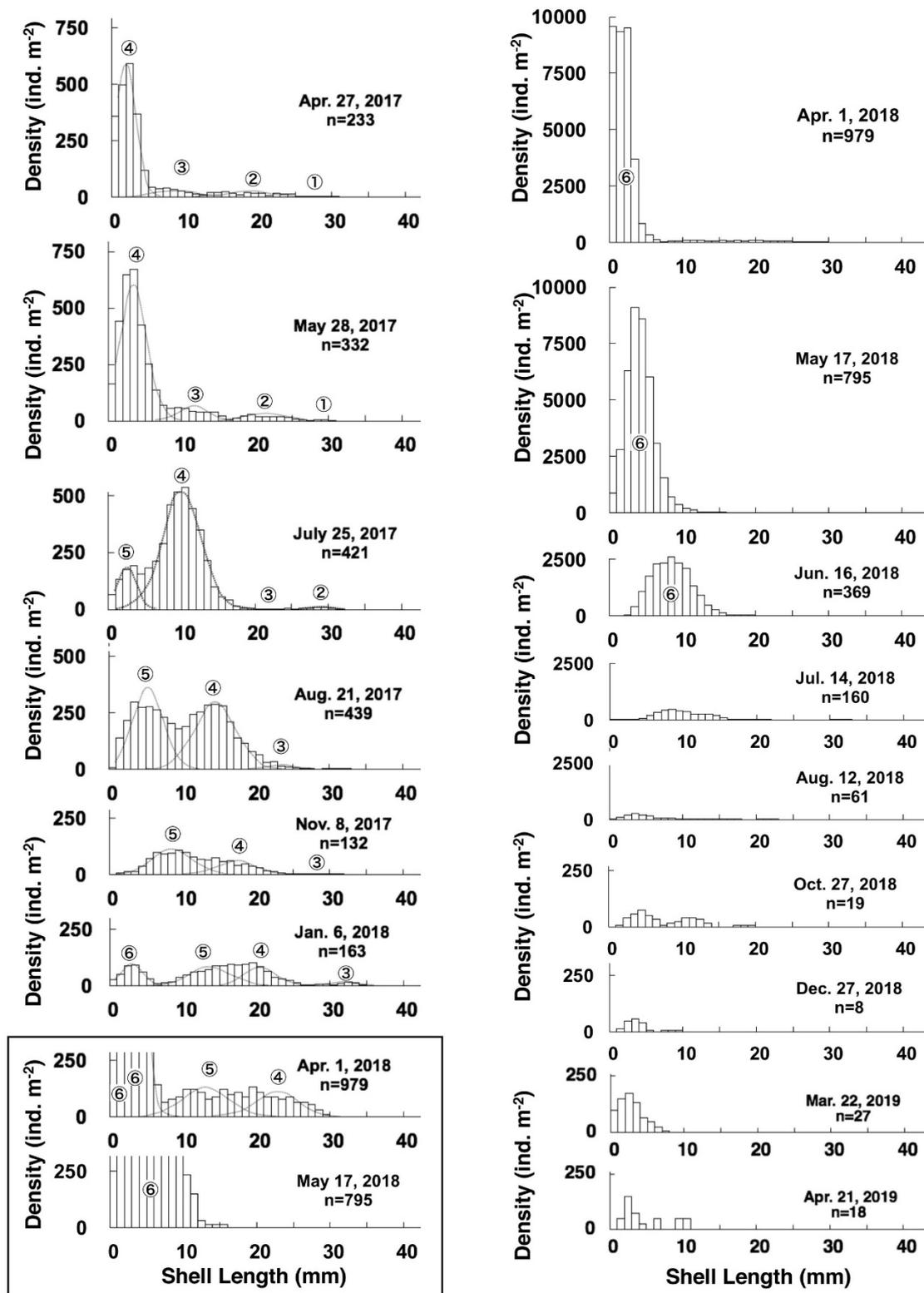


図 2-7 2017 年 4 月～2019 年 4 月の緑川河口干潟の調査地点におけるアサリ (*Ruditapes philippinarum*) 個体群の殻長頻度分布の変化.

## 考 察

### 1. ホトトギスガイの個体群動態を制御する要因

この研究において、ホトトギスガイは、2つの異なる季節（2017年夏季、ならびに2017年秋季～2018年冬季および2018年秋季～2019年冬季）で、個体群は急速に衰退した。前者の場合、2017年5月28日には密度  $11,290 \text{ ind. m}^{-2}$  ならびに生物量  $5,186 \text{ gww m}^{-2}$  を有する稠密なパッチを形成していたが、8月21日までに密度が約  $1/3$  ( $3,670 \text{ ind. m}^{-2}$ ) (図 2-4(a)) に、生物量も約  $1/4$  ( $1,297 \text{ gww m}^{-2}$ ) に減少した (図 2-5(a))。また、前述のように、この種は7月に繁殖期を持ち (堤ら 2013, 竹中ら 2016)、大量の幼稚体の新規加入が2018年7月から8月に起きたように、2017年の同時期にも同様なイベントが起きることが予想されたが、実際に形成されたコホート3に密度は、2018年10月27日のコホート5の  $25,610 \text{ ind. m}^{-2}$  と比較すると、2017年11月8日のコホート3の密度はその約  $1/5$  ( $5,054 \text{ ind. m}^{-2}$ ) に限られていた (図 2-6)。

#### 1.1 夏季の個体群の衰退

夏季のホトトギスガイ個体群の急速な衰退の原因を特定する上で、同期間における底質の粒度組成の変化が大きなヒントを与える。底質の泥分は、ホトトギスガイの高密度パッチによる泥マットの形成によって (図 2-3(a))、2017年5月28日には  $41.3\%$  の高い値に達していたが、7月25日には一転してわずか  $9.8\%$  に減少していた (図 2-2)。この時、干潟上の泥マットはほとんど消滅し、むき出しの砂質表面が干潟上に現れた (図 2-8)。この出来事は、底質の表層が強い物理的な攪乱を受けて、そこに形成されていたホトトギスガイの泥マットのほとんどが破壊されて、調査地点の外へ洗い流されていたことを示している。



図 2-8 緑川河口干潟の調査地点付近に設置されたポール。底質表面から高さ約 40 cm までの範囲には付着生物が見られない。2017 年 7 月 25 日撮影。

調査地点から約 9 km 離れた熊本地方気象台の気象記録によれば、調査地域に接近した台風のおかげで、最大瞬間風速  $29.0 \text{ m s}^{-1}$  の強風が 2017 年 7 月 4 日に吹いた(気象庁 2017a)。また、7 月 25 日には、底質の粒度組成は細砂(粒径  $125\sim 250 \mu\text{m}$ ) および中砂(粒径  $250\sim 500 \mu\text{m}$ ) の画分の合計値が 67.9 % を占め、極粗砂分(粒径  $1,000\sim 2,000 \mu\text{m}$ ) は 3.7 % に限られていたが、8 月 21 日には細砂および中砂の画分の合計値が 22.9 % へ大幅に減少し、代わりに極粗砂分が 34.0 % に増加した(図 2-2)。この底質の粒度組成の変化も、干潟の底質表層に強い物理的な攪乱が生じたことを示している。8 月 3 日～8 日の 6 日間にも同様な台風の接近により、瞬間最大風速  $11.2\sim 17.5 \text{ m s}^{-1}$  の強風が吹き続けていた(気象庁 2017b)。中砂および細砂は水中でもっとも流動性の高い底質の画分であることが知られており(Gray and Elliott 2009)、海が時化て干潟の底質表層が強く攪乱されると、これらの底質の画分はもっとも洗い出されやすいという性質を持っている。したがって、2017 年 7

月～8月にかけては、相次ぐ台風の接近によって発生した時化により、干潟の底質表面に泥マットを形成したホトトギスガイの高密度パッチが強い攪乱を受けて破壊されて洗い出され、繁殖に伴う大量の稚貝が定着する時期であったにもかかわらず、密度および湿重量が大幅に減少することとなったと考えられる。

## 1-2. 秋季～冬季の個体群の衰退

秋季から冬季にかけてホトトギスガイの高密度パッチが急速に衰退する現象については、緑川河口干潟において、2014年11月26日に密度約24,000 ind.m<sup>-2</sup> および生物量約4,010 gww m<sup>-2</sup>を有していた集団が、2015年3月8日までに100 ind.m<sup>-2</sup>および10 gww m<sup>-2</sup>未満の集団へと劇的に衰退したことが報じられている (Takenaka et al. 2018)。この論文ではその原因についての言及はなく、竹中ら (2016) は、その前年にはこのようなホトトギスガイの高密度パッチの急速な衰退が同時期に起きなかったことも報じている。同様に、堤ら (2013) も、2008年に緑川河口干潟でホトトギスガイが形成した泥マットは、秋季から冬季を通して安定して存在したことを記録している。したがって、このイベントは、緑川河口干潟において確実に観察された例としては2014年 (Takenaka et al. 2018)、2017年および2018年 (本研究) の3例に限られており、近年発生する様になったイベントであると考えられる。

他の日本の沿岸域でホトトギスガイ個体群が秋季～冬季に衰退したことを報告した例としては、唯一、日本海に面した島根県の中海において、3種の潜水ガモ類 (キングロハジロ (*Aythya fuligula*), ホシハジロ (*Aythya ferina*), スズガモ (*Aythya marila* L.)) が、ホトトギスガイを含む二枚貝類を盛んに摂餌し、ホトトギスガイの個体群の密度が冬季の間に大幅に減少することが報告されている (Yamamuro et al. 1998)。日本海に面する沿岸域では潮汐に伴う1日の潮位変動が50 cm程度しかないので、有明海沿岸域のような干潟は発達していないが、秋季～冬季に飛来する潜水ガモ類 (*Aythya* 属) が水中に潜ってホト

トギスガイを捕食している。しかしながら、緑川河口干潟にはこれらのカモ類が飛来している記録はない。

本研究においては、ホトトギスガイの個体群が衰退する原因として、冬季の厳しい気候が死亡要因として作用する可能性について検討した。しかしながら、ホトトギスガイの個体群の衰退が始まる11月～12月では、熊本市の気温は通常まだ暖かく、冬季の日平均気温の最低値でも、過去20年間に、2011年1月1日に記録した $-0.4\text{ }^{\circ}\text{C}$ を除き（気象庁 2011）， $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ を下回ったことがなかった。干潟の底質の表面に生息するホトトギスガイが低温により凍結して、そのことが個体群を大きく衰退させる原因として作用する可能性は低いと考えられる。したがって、近年発生するようになったと推測される秋季～冬季の死亡要因について、未解明の課題として残る。

## 2. アサリの個体群変動を制御する要因

### 2.1 底質の物理的攪乱に対する抵抗性

本研究の調査結果より、アサリの個体群の密度および生物量を増加させる要因としては、春季および秋季の繁殖期に生産された稚貝が個体群に新規加入し、それらの個体に一定の成長率および生残率が保たれることである。このような状態は、2017年4月～2018年1月の期間において、前年の秋季の繁殖期に新規加入したコホート4および2018年春季の繁殖期に新規加入したコホート5において具現されていた（図 2-5(a)，図 2-7）。この期間中に、ホトトギスガイの個体群は2017年7月～8月に相次いで接近した台風によって生じた時化によって干潟の底質表層が物理的に強く攪乱されたことにより、それが形成していた泥マットごと破壊されて流出した（図 2-8）。一方、アサリの密度および生物量には大きな変化は見られず、湿重量はこの1カ月間の中に $1,033\text{ gww m}^{-2}$ から約1.5倍の $1,548\text{ gww m}^{-2}$ に増加し（図 2-5(a)），DCRB値は8月に $+19.2\text{ gww m}^{-2}\text{ d}^{-1}$ を記録した（図 2-5(b)）。

これらの事実は、アサリは底質表層が物理的に強く攪乱されても、その底質の攪乱に対する抵抗性が強く、その生息状況に影響が及ぶことが少なく、むしろこのように底質の攪乱が生じる環境条件の方が、競争種であるホトトギスガイの泥マットによる底質環境改変の影響を回避できるという利点を得ることが判明した。これは、アサリが状況に応じて砂質の底質中を深層にむけて潜行することが可能で砂中に埋没して生活する (Nakamura et al. 2009) という底質表在性のホトトギスガイとの生活様式の違いによると考えられる。

本研究では、干潟の底質表層が強く物理的に攪乱された要因として、2017年7月4日に発生した最大風速  $14.5 \text{ m s}^{-1}$ 、最大瞬間風速  $29.0 \text{ m s}^{-1}$  の台風による強風がもたらす時化が挙げられる (気象庁 2017a)。この時に匹敵するまたは上回るような強風が6月～9月に熊本市で吹いた過去の記録では、2000年代では、2002年～2007年の6年間に5回発生敷いたのに、それ以後では2015年8月および本調査期間の2017年7月の2回に限られていた (表 2-1)。

表 2-1 熊本市で台風によって最大瞬間風速  $25 \text{ m s}^{-1}$  を超える強風が吹いた記録。  
(気象庁 過去の気象データ検索 熊本市 に基づく)

日 付	最大風速 ( $\text{m s}^{-1}$ )	最大瞬間風速 ( $\text{m s}^{-1}$ )
2017年7月4日	14.5	29.0
2015年8月25日	22.0	41.9
***	***	***
2007年8月2日	14.1	26.2
2006年9月17日	16.9	33.5
2004年9月7日	23.2	47.4
2003年6月19日	12.8	28.5
2002年7月17日	10.3	25.6

したがって、台風によってもたらされる時化が 2007 年以降はほとんど発生していない期間が続く、緑川河口干潟の底質には強い物理的な攪乱が作用しない期間が続いて、近年はホトトギスガイが泥マットを厚く形成し、長期的に維持することに有利な状態となっていたことが指摘される。

## 2.2 捕食による死亡

ホトトギスガイの泥マットが暖水期に長期間継続すると、その中は極度に嫌気化するので、砂質の酸化的な環境条件を好むアサリには生息困難となる（伊藤・梶原 1981, 堤ら 2013, 松岡ら 2020）。本研究において、アサリの個体群は、2017 年 7 月～8 月に台風がもたらした時化によって、ホトトギスガイの形成した泥マットの中が極度に嫌気化して生息に影響が出る直前のタイミングで、その泥マットが一掃されたと推測される。

ホトトギスガイによる泥マットの形成は、単に同所的に生息する生物の生息に悪影響を及ぼすだけなのか、どうかという議論がある。Crooks (1998) は、ホトトギスガイが形成した泥マットの中には多様な生物が生息し、むしろ生物の生息密度や生息する種数が泥マットの外より多い場合があることを指摘している。Mistri (2004) も、底質に埋在するアサリや近縁の *Tapes decussatus* が泥マットの中やその下の層で、悪影響を受けることなく生息していることを報じている。しかしながら、これらの研究例では水温や底質の嫌気度合いに関する記載がなく、夏季でも底質の嫌気化が生じない環境条件下の研究例と考えられる。Munari (2008) はホトトギスガイの泥マットが提供する複雑な棲み場所の構造とそこに生息する生物の多様性の関係を肯定する一方で、その関係が成立するのは、泥マットの中の溶存酸素条件が呼吸に問題が生じないことが条件であることを指摘している。

本研究の調査結果は、このホトトギスガイの泥マットが同所的に生息するアサリにもたらす効果として、さらに spatial refuge の提供という側面の可能性を指摘する。2017 年 5

月～7月および2018年5月～7月の2つの期間におけるアサリの密度変化を比較すると、前者では $3,270 \text{ ind. m}^{-2}$ から $4,310 \text{ ind. m}^{-2}$ に増加した(図2-4(a))。これはコホート4に続いて、コホート5の個体群への新規加入が起きたことによるが、底質表面にはホトトギスガイの泥マットが形成されていた(密度： $5,670\sim 11,290 \text{ ind. m}^{-2}$ 、湿重量： $3,319\sim 5,186 \text{ gww m}^{-2}$ (図2-4(a)、図2-7)。一方、後者では5月には $39,340 \text{ ind. m}^{-2}$ の高密度パッチが形成されていたが、7月には約1/8の $4,770 \text{ ind. m}^{-2}$ に激減した(図2-4(a))。新規加入したコホート6がこの間にほぼ消滅した状態となった(図2-7)。この時、ホトトギスガイは定着直後の稚貝しか棲息しておらず(図2-6)、密度は7月には $2,000 \text{ ind. m}^{-2}$ を記録したが(図2-4(a))、この期間の湿重量はわずか $0.8\sim 4.7 \text{ gww ind. m}^{-2}$ に止まり、ホトトギスガイによる泥マットは形成されていなかった。この時、調査地点周辺の底質表面には、無数のエイ類による摂食痕が残されていた(図2-9)。底質を覆うホトトギスガイの泥マットはこのエイ類の摂食活動を妨げることにより、結果として泥マットの中に生息していたアサリをエイ類による捕食から保護する効果をもたらしていたことを示唆している。

本研究の調査地である緑川河口干潟の調査地点付近では、個体群の殻長頻度分布図の変化に、このエイ類による集中的な捕食の形跡を見出すことができる(図2-7)。2018年4月の殻長頻度分布では、個体群が3つのコホート(コホート4～コホート6)で構成されていて、それぞれ殻長が $23.0\pm 3.1 \text{ mm}$ (平均値±標準偏差)、 $13.2\pm 3.2 \text{ mm}$ 、 $1.6\pm 1.7 \text{ mm}$ で、 $822 \text{ ind. m}^{-2}$ 、 $1,030 \text{ ind. m}^{-2}$ 、 $27,848 \text{ ind. m}^{-2}$ の密度を有していた。ところが、5月には、このうちの大型の個体から構成されるコホート4およびコホート5のほとんどの個体が消失した。選択的に大型の個体から捕食されたと推測される。続いて、コホート6の成長とともに捕食の対象となり、最終的に8月までにはほぼすべての個体が食い尽くされたと判断される。

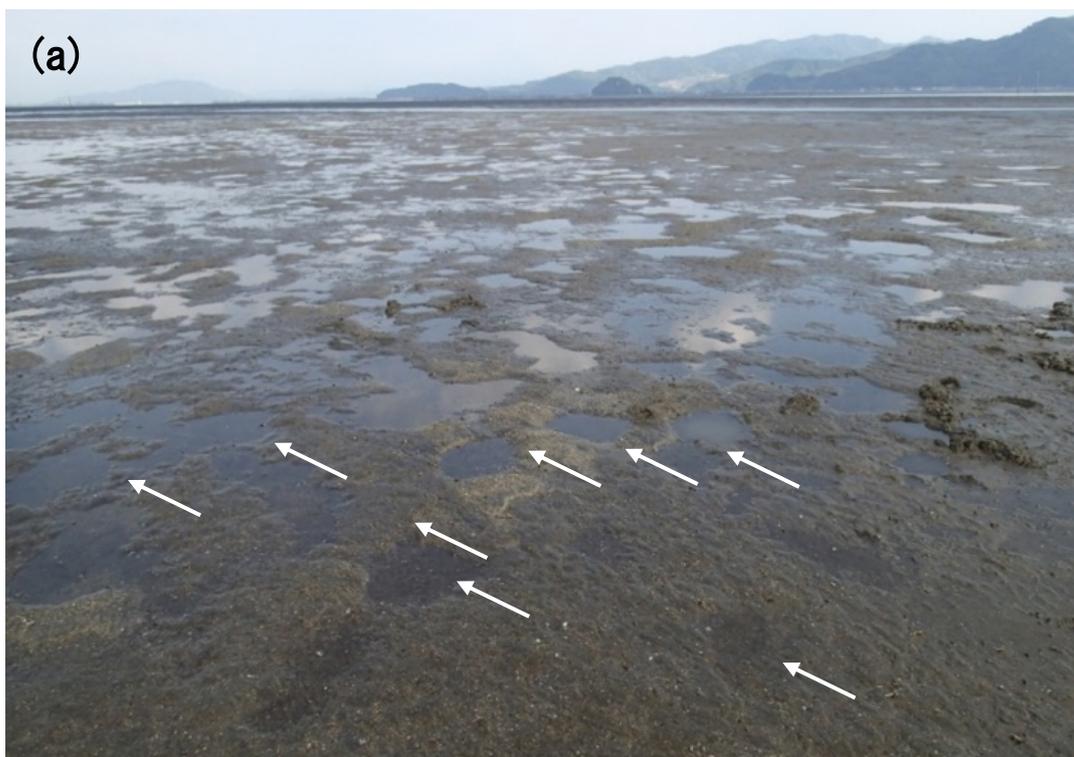


図 2-9 緑川河口干潟の調査地点付近の底質表面で観察されたエイ類の摂食痕（矢印）.

(a) 2018 年 5 月 18 日撮影, (b)2018 年 7 月 14 日撮影

調査終了時の 2019 年 4 月におけるアサリ個体群は密度  $390 \text{ ind. m}^{-2}$  および湿重量  $15.1 \text{ gww m}^{-2}$  で構成されていた。調査開始時の 2017 年 4 月の密度  $2,430 \text{ ind. m}^{-2}$  および湿重量  $452 \text{ gww m}^{-2}$ 、それから 1 年後の 2018 年 4 月の密度  $34,170 \text{ ind. m}^{-2}$  および湿重量  $993 \text{ gww m}^{-2}$  と比較して、いずれも 2019 年 4 月には極端に個体群が衰退した状態に陥っていることがわかる (図 2-4(a), 図 2-5(a))。個体群の殻長頻度分布を解析すると、この状態に陥ったもっとも大きな原因は、2018 年の場合は前年の秋季に繁殖期を迎えた後、個体群への稚貝の新規加入がほとんど起きていないことである (図 2-6)。アサリの場合、約 1 カ月間に及ぶ浮遊幼生期を有しているため、その場所に繁殖可能な成貝が生息していなくても、生息可能な砂質の底質があれば、近隣の他の生息地で生産された浮遊幼生が定着して、新規加入個体が補われることが多い (松村ら 2001, 堤ら 2002, 2018, 粕谷 2005, 黒田 2005, 日向・戸簾 2005, 藤家ら 2018)。このように、春季に前年の秋季の繁殖期に生産された個体がほとんど生息しない状態になっていることには、さらに別の要因が関与していることが考えられる。ただし、この期間は冷水期にあたり、エイ類が干潟にアサリを捕食するために襲来することはない。この死亡要因については、さらに緑川河口干潟に隣接する白川河口干潟で 2018 年 4 月～2020 年 11 月に実施した調査・研究においても、今後解明すべき課題の 1 つとする。

### 第3章 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

#### はじめに

白川河口干潟は、熊本県熊本市の有明海に面する砂質干潟であり坪井川および白川の河口に広がる面積約 1,100 ha の干潟である。第2章の研究において調査地とした熊本市の緑川河口干潟の北側に隣接している。この干潟においても、熊本県内のアサリ漁場として利用されてきた他の砂質干潟と同様に、1980年代以降に漁獲量が激減し（那須ら 2008）、近年ではこの干潟を漁場として管轄する小島漁業協同組合ではほとんどアサリが漁獲できていない状態となっている。

この干潟においては、過去に底質環境や大型底生生物群集に関する定量調査などの学術的な調査が行われていない。そのため、アサリをはじめとする大型底生生物群集における優占種の個体群がどのような要因によって変動しているのかはまったく未知のこととなっている。しかしながら、これまでに隣接する緑川河口干潟において実施されてきた様々な調査研究例（cf. 中原康智・那須博史 2002, 熊本県水産研究センター 2006, 2017, 堤ら 2013, Takenaka et al. 2018）における研究の成果に対して、砂質干潟としての環境特性の類似性が高いことから、大きな違いはないと考えられる。

そこで、本研究では白川河口干潟において第2章に示した緑川河口干潟の場合と同様に、底質環境の調査および大型底生生物群集の定量調査を2018年4月～2019年5月に実施して、それぞれの季節変化を明らかにする。これらの調査結果より、アサリおよびホトトギスガイなどの大型底生生物群集の優占種について、それらの個体群の季節変動を制御している要因を明らかにする。特に、緑川河口干潟で見られたアサリおよびホトトギスガイ個体群

の秋季～冬季における個体群の急激な衰退のメカニズムについて注目し、その解明を目指す。

## 材料と方法

### 調査地

熊本市の白川河口干潟は面積約 1,100 ha の砂質干潟である。この干潟において、岸から沖側へ約 800 m の地点に、調査地点 (32°47'21.696"N, 130°35'49.128"E) を設置した (図 3-1)。この地点は、潮位が約 70 cm 以下になると干出する場所である。

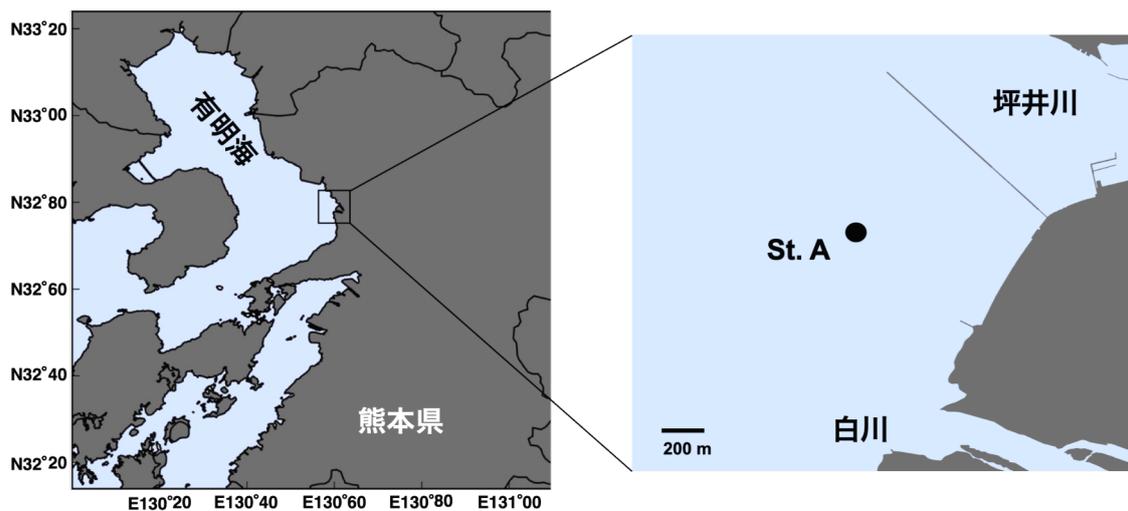


図 3-1 熊本市の白川河口干潟の調査地点.

## 調査方法

白川河口干潟に設置した調査地点において、底質の環境条件の調査ならび大型底生生物の定量調査を、2018年4月18日～2019年5月9日に、毎月1回実施した。底質の物理化学特性の調査ならびに底生生物の定量調査は、毎月または隔月に1回、大潮干潮時に実施した。底質の物理化学特性の調査では、方形コア（5 cm × 5 cm × 5 cm (H)）を用いて深さ5 cmまでの底質を1回採取し、粒度組成分析用サンプルとした。底生生物の定量調査では、コドラート（30 cm × 30 cm）を底質上に置いて、深さ5 cmまでの底質サンプルを5回採取した。各サンプルを1 mm目の篩でふるい、篩上の残渣物をそれぞれサンプルとした。

## サンプルの処理・分析方法

底質の粒度分析用サンプルは、ウェットシービング法によって粒度組成を分析した。底生生物の定量調査用サンプルは、ローズベンガルを溶かしたホルマリン溶液10%を用いて、研究室で固定し、後日、再度1 mm目の篩を用いてふるいながら水洗した。その後、篩上の残渣物よりすべての底生生物を選り出した。

## 結 果

### 底質の粒度組成

2018年4月～2019年5月の調査地点における底質の粒度組成の季節変化を図3-2に示す。調査期間を通して、底質は細砂（粒径125～250 μm）および中砂（粒径250～500 μm）の比率が全体の82.3～89.0%を占め、これらの画分を主体とした砂質干潟が分布していた。底質の細かい粒子の画分、泥分（粒径63 μm未満）および極細砂（63～125 μm）については、2018年4月にその合計の比率が7.4%に止まっていたが、増加傾向が見られ、8月

には 14.7 % に達し、11 月までは 10.8 % が維持されていた。その後は減少に転じ、2019 年 5 月には 2.3 % まで減少した。

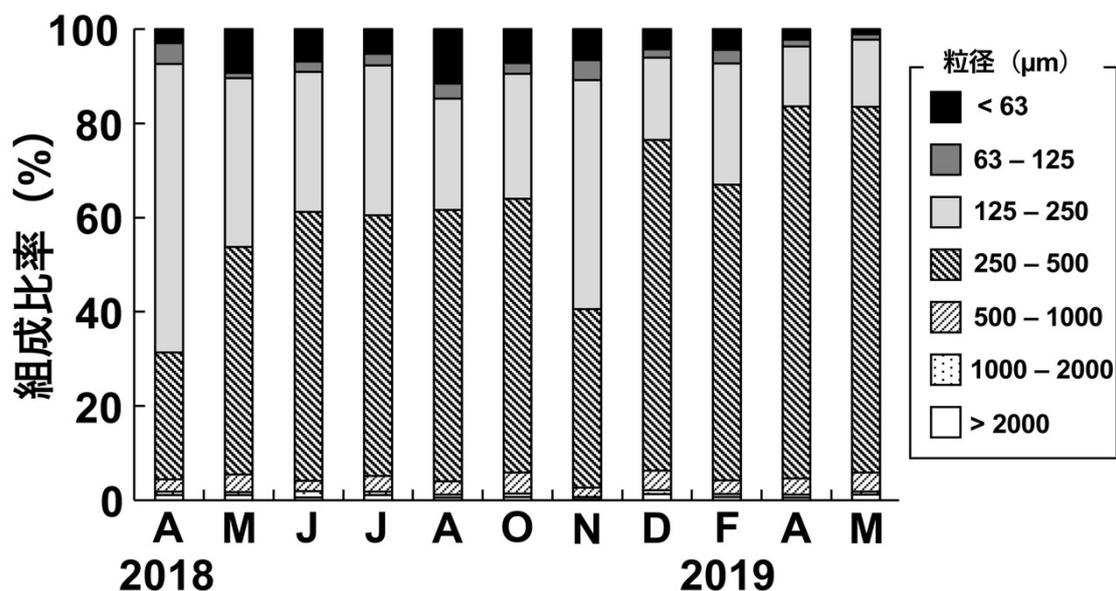


図 3-2 白川河口干潟の調査地点における底質の粒度組成の季節変化。

#### 底生生物群集の群集組成の密度および湿重量の季節変化

2018 年 4 月～2019 年 5 月の調査地点における底生生物群集の密度および湿重量の季節変化を図 3-3(a)および(b)に示す。密度ではホトトギスガイ (*Arculatula senhousia*)、アサリ (*Ruditapes philippinarum*)、シオフキガイ (*Mactra quadrangularis*) の 3 種の二枚貝類が卓越し、全採集個体数が最大となった 2018 年 11 月では全体の 96.9 % を占めていた。

ホトトギスガイは 7 月の  $668.9 \text{ ind. m}^{-2}$  より急速に増加し、8 月には  $13,055.6 \text{ ind. m}^{-2}$  の高密度パッチを形成した。繁殖期が 6 月頃であることから (堤ら 2000, 三浦ら 2002), 稚貝の新規加入に伴う急速な密度増加と考えられる。また、同種の高密度集団の形成は常に泥マットを底質表面に形成することを伴っている。このことは 8 月の底質の泥分が 18.9 % に増加していることから裏付けられる。この高密度パッチは 11 月 ( $12,964.4 \text{ ind. m}^{-2}$ ) まで続いたが、12 月には一気に  $2.2 \text{ ind. m}^{-2}$  まで減少し、その後も 2019 年 5 月まで高密度

パッチの形成は見られなかった。このイベントは、第2章の緑川河口干潟におけるホトトギスガイ个体群の季節変動でも同時期に並行して起きたことが記録されている（図2-4, 図2-5, 図2-6）。

アサリは、2018年7月に $1,566.7 \text{ ind. m}^{-2}$ に密度のピークを迎え、8月に $575.6 \text{ ind. m}^{-2}$ に大きく減少した。その後は増減を繰り返しながら徐々に減少していき、ホトトギスガイと同様に、2019年4月には $68.9 \text{ ind. m}^{-2}$ が記録された。シオフキガイもアサリと同様に、2018年6月に $557.8 \text{ ind. m}^{-2}$ に密度のピークを迎え、その後は増減を繰り返しながら減少していき、2019年4月には $15.6 \text{ ind. m}^{-2}$ が記録された。

湿重量についても、密度と同様に、ホトトギスガイ、アサリ、シオフキガイの3種の二枚貝類が大型底生生物群集で卓越し、2018年11月には、これらの3種で全採集个体数の98.0%を占めた。湿重量の季節変化は密度の変化と連動しており、ホトトギスガイは7月から急激に湿重量が増加して、2018年10月および11月には $792.0 \text{ gww m}^{-2}$ および $796.3 \text{ gww m}^{-2}$ に達した。しかしながら、12月には急速に減少してわずか $0.06 \text{ gww m}^{-2}$ を記録し、その後も2019年5月まで $0.02 \text{ gww m}^{-2}$ 以下の値が続いた。アサリも同様に、2018年4～11月まで増加し続け、11月には $509.2 \text{ gww m}^{-2}$ の最高値に達した。しかしながら、12月には約1/3の $157.7 \text{ gww m}^{-2}$ 減少し、2019年2月および5月はさらに減少の一途を辿り、5月にはわずか $8.2 \text{ gww m}^{-2}$ が記録されることとなった。一方、シオフキガイは上述の2種とは異なり、安定した季節変動を示した。2018年4月以降に増加を続けて10月に $421.8 \text{ gww m}^{-2}$ の最高値を記録し、その後は緩やかに減少して2019年2および4月にはそれぞれ $133.0$ および $212.9 \text{ gww m}^{-2}$ を記録したが、5月には再び $569.6 \text{ gww m}^{-2}$ に増加した。

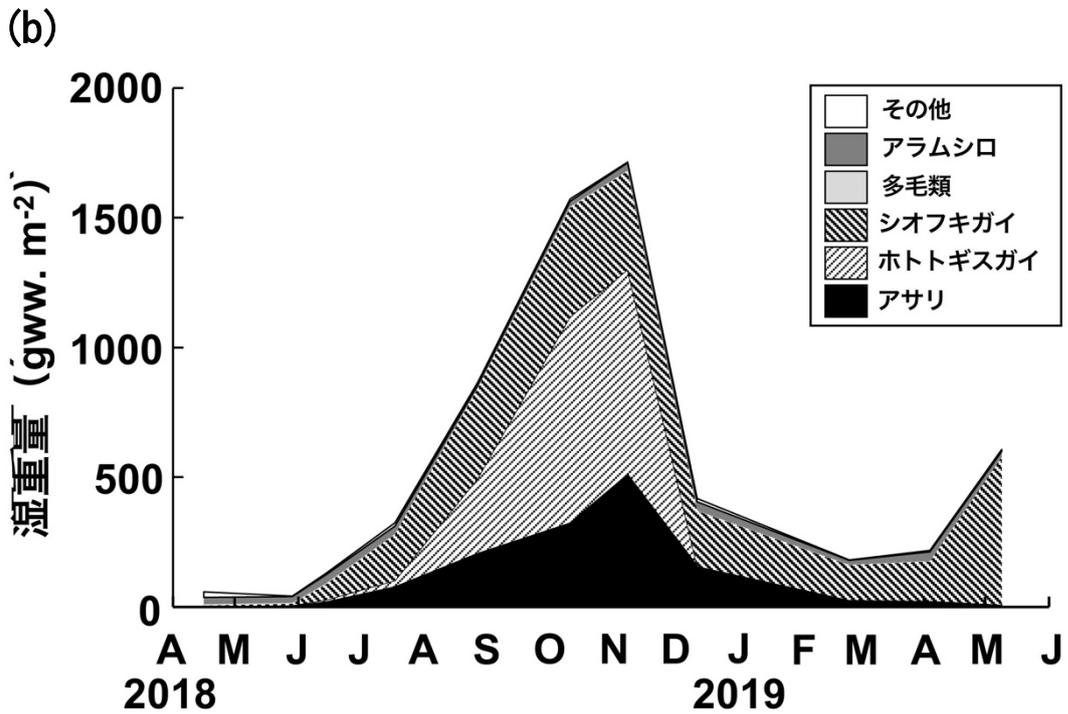
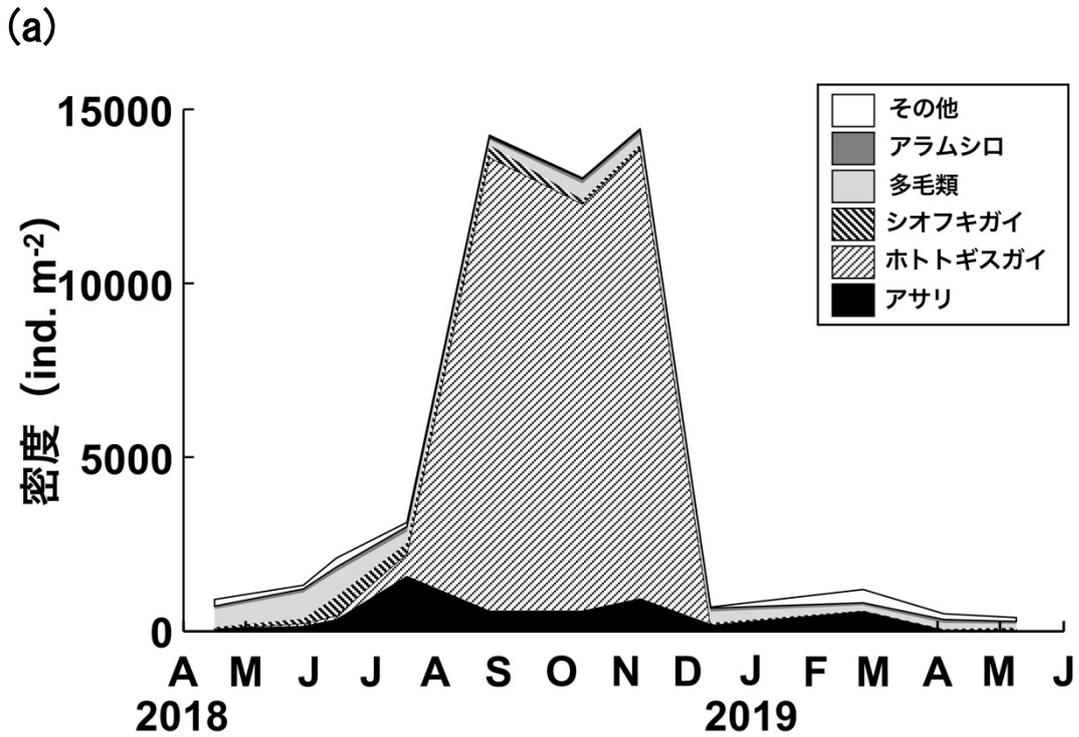


図 3-3 白川河口干潟の調査地点における大型底生生物群集の (a) 密度および (b) 湿重量の季節変化.

## 考 察

白川河口干潟においても，大型底生生物群集の優占種は二枚貝類のホトトギスガイおよびアサリで占められていて，この干潟ではさらにシオフキガイが加わり，これらの3種で最大で密度の96.9%，湿重量の98.0%を占めていた（図3-3）．これらの優占種の季節変化の特徴に注目すると，第2章の緑川河口干潟の大型底生生物群集の優占種の1種であるホトトギスの高密度集団が，2017年および2018年の秋季から翌年の冬季にかけて急激に密度が減少して個体群が崩壊し（図2-4，図2-5，図2-6），あわせてもう1種の優占種であるアサリも2018年秋季の繁殖期に生産されて干潟に定着した稚貝集団が2019年の冬季にほぼ消滅したイベントが，白川河口干潟においても同時期に確認されることが目立つ事項として挙げられる．

その原因については，本研究における大型底生生物群集の定量調査の結果からはそれ以上のことを見出すことはできなかったが，その後の追跡調査によって，白川河口干潟および緑川河口干潟における調査現場の観察からこれらの二枚貝類に厳しい捕食圧をかける従来の研究では未知の捕食者の存在が明らかとなった．これらの干潟において，10月後半～翌年3月の期間には，シベリア方面から飛来したマガモ（*Anas platyrhynchos*）およびオナガガモ（*Anas acuta*）類の陸ガモがこれらの干潟に干潮時に多数飛来して（環境省 2021），二枚貝類を摂餌していることが判明した（図3-4）．現場における観察では，これらのカモ類はホトトギスガイによる泥マットが形成された場所で盛んにその泥マットを摂食している．その泥マットの中には，ホトトギスガイの高密度集団の他にアサリの稚貝も含まれている．これらの貝類が毎日これらのカモ類の餌として利用されている．



図 3-4 白川河口干潟に飛来して摂餌活動を行っているマガモおよびオナガガモの集団と  
 緑川河口干潟で捕獲されたマガモ（雌）の胃内要物。

(a)～(c) 2020 年 10 月 18 日 撮影, (d) 2021 年 1 月 4 日撮影 (福島勉氏提供)

日本沿岸域におけるカモ類の摂餌活動に関する過去の研究例では、日本海に面した中海において、3 種の潜水ガモ類（キングロハジロ (*Aythya fuligula*), ホシハジロ (*Aythya ferina*), スズガモ (*Aythya marila* L.)) が、冬季にホトトギスガイを含む二枚貝類を盛んに摂餌することで、ホトトギスガイの個体群を大きく衰退させることが報告されている (Yamamuro et al. 1998). 日本海に面する海域の沿岸では潮汐に伴う潮位変動が 50 cm 程度しかないので干潟が発達しないが、岸付近で潜水ガモ類 (*Aythya* 属) が水中に潜ってホトトギスガイを捕食していた。これに対して、潮位変動の大きい西日本の沿岸域では、大分県中津市の瀬戸内海に面する干潟域において、潜水行動をしない陸ガモ類の 1 種であるオ

ナガガモの胃内要物の解析から、ホトトギスガイを捕食することが知られている（伊藤 2011）。

上述のように本研究の調査地である緑川河口干潟ならびに隣接する白川河口干潟でホトトギスガイが泥マットを形成した場所に無数の陸ガモ類が飛来して、干潟上で歩きながら摂餌していることは未知のことであるが、その数の多さから判断して、ホトトギスガイ個体群に対して相当な捕食圧を掛けることになっていると考えられ、秋季～冬季におけるホトトギスガイ個体群の急速な衰退の主たる原因として挙げられる。しかも、この摂餌活動は近年始まった可能性が高い。神山（2020）は、2020年1月の有明海および八代海沿岸に飛来するカモ類の調査記録から、本研究で発見した干潟に飛来するマガモおよびオナガガモの分布が有明海に面した熊本市および八代海北部に偏在していることを報じている。近年、これらの2種の陸ガモ類がホトトギスガイという利用しやすい餌が干潟上に大量に存在することを発見し、学習した可能性が指摘される。



## 第5章 まとめ

### アサリの稠密なパッチを再生するための有効な手段に関する提言

干潟上にアサリの稠密なパッチを再生することは、日本の沿岸漁業の持続的な発展を図っていくために、もっとも重要な課題の1つである(鳥羽 2017)。この種は、もともと日本の沿岸全体の砂質干潟における大型底生生物群集を優占しているため、この個体群の再生は、干潟の生態系における懸濁物食二枚貝と同様に、物質循環への様々な機能を回復することを示している(菊池 2005)。しかしながら、本研究の調査域である緑川河口干潟において、アサリ個体群は、本研究結果が示すように、底質表面に泥マットを形成して底質環境条件を著しく改変するホトトギスガイからの種間干渉の作用を受けるだけでなく、暖水期にはエイ類、冷水期にはカモ類による捕食圧を強く受けて、稠密な個体群の形成ならびにその維持が困難な状況に置かれている。

この状態から脱却していくための有効な対策としては、次の3つの対策が求められる。

#### 1. ホトトギスガイによる底質表層の泥化を防止すること。

ホトトギスガイの泥マットが底質表面で発達することを防ぐためには、本研究の調査期間中の2017年7月～8月に起きたような台風の接近に伴う時化の発生によって底質が物理的に強く攪乱されることが効果的であることがわかった(図2-8)。そこで、同様な効果を人為的にでも定期的に底質の表層へ及ぼすことが求められる。この点に関しては、ホトトギスガイが形成した泥マットを、底質の表層が極度に嫌気化する前に農業用の耕耘機を用いて底質を耕耘することがすでに行われている(図4-1(a))。

## 2. 捕食生物からの保護

暖水期のエイ類ならびに冷水期のカモ類による捕食からアサリを保護するためには、アサリの生息する底質表層を網などで覆う必要がある。本研究においては、緑川河口干潟の調査地点付近に、散布したアサリを保護して現場飼育する実験を実施するために塩化ビニル製の枠組みにプラスチック製の網を被せた捕食保護ネットを設置した(図 4-2(b))。しかしながら、速い潮流に対する強度が不足して、長期間にわたって現場に設置することはできなかった。同じ捕食保護ネットを用いて、八代海に面する佐敷干潟において同様なアサリの現場飼育実験を行い、この例では発生する潮流の速度が遅く、捕食保護ネットは問題なく現場に維持されて、その中に散布したアサリの稚貝は順調に成長、生残し、約半年後には成貝に成長した個体を 4 m<sup>2</sup>の面積あたり約 21 kg 収穫することに成功した(堤ら 2021)。ただし、塩化ビニル製の枠は紫外線を浴びて劣化するので、繰り返し使用することはできなかった。実用的には、材質をさらに強度の高い物に変更して、大面積の底質を覆う設備を作る必要がある。

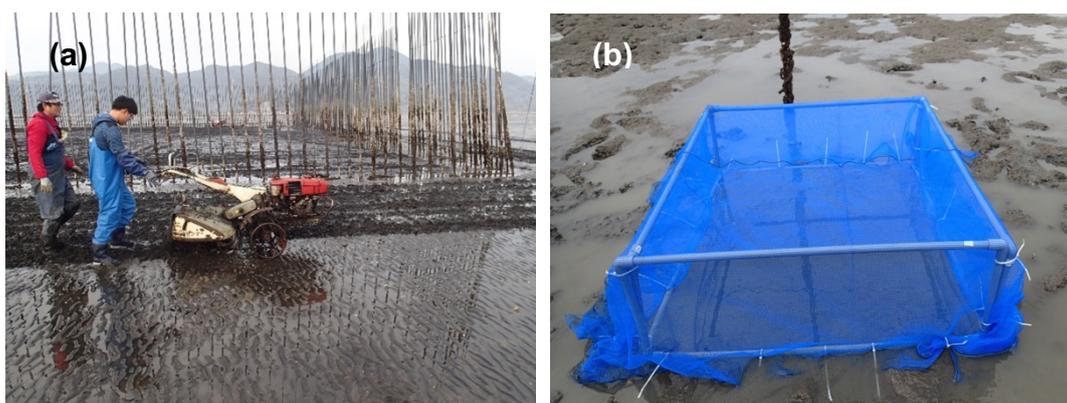


図 4-1 アサリ資源の保護対策。

(a) 干潟の底質の耕耘 (2020年2月11日, 白川河口干潟にて撮影)

(b) 緑川河口干潟において実験用に設置したエイ類からの捕食防止柵。

(2020年10月16日撮影)

その他、熊本県の漁業者の間では、プラスチック製の袋の中に砂利や貝殻などの基質を入れて干潟に設置し、その中にアサリの自然繁殖で生産されたプランクトン幼生の定着を誘導し、その中で現場飼育をする試みが広く行われている(図 4-2(a)). 実際に、そのプラスチック製の袋の中で成貝まで成長したアサリが得られている(図 4-2(b)). ただし、この方法にはいくつかの問題が残されている。1つは手間の多さである。このプラスチック製の袋は、袋の中の状態を均一にするために、それ自体を定期的に転置する必要がある。もう1つは、この袋の中で成長したアサリの多くの個体には、小型カニ類のオオシロピンノ (*Pinnotheres sinensis*) がかなりの高率で寄生していることである(藤原 2016)。そのため、収穫した個体を商品として出荷するのは難しい。

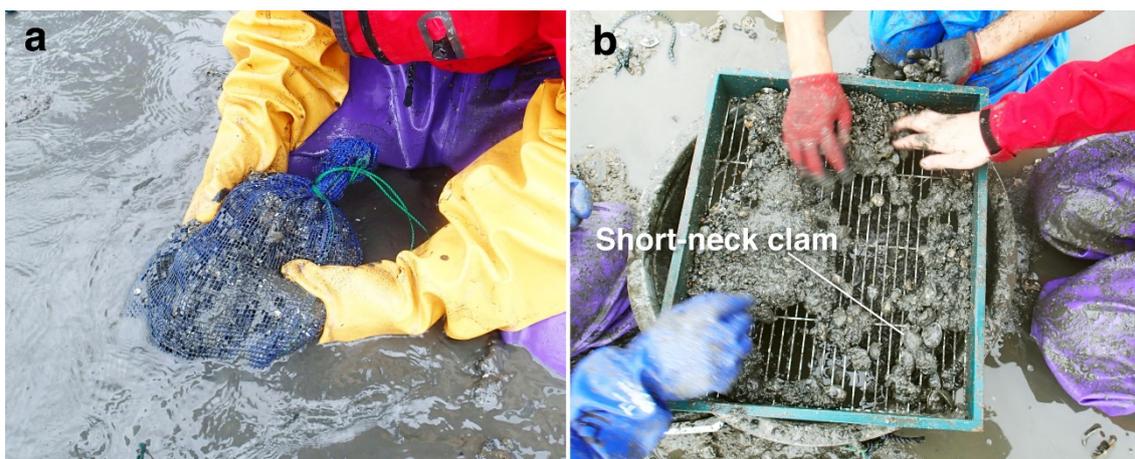


図 4-2 緑川河口干潟で行われているネットバックを用いたアサリの現場飼育実験。

- (a) 本研究の調査地点付近に設置されたネットバッグ,
- (b) ネットバッグの中で成長したアサリ。(2021年2月8日撮影)。

### 3. 稚貝の人工飼育と干潟への種苗稚貝の散布

本研究ではこの課題に着手までには至らなかったが、研究結果から判断して、アサリの自然集団がほとんどの棲息地で極度に衰退した状態に陥っている。この現状では、繁殖期に生産されて定着する浮遊幼生の数も相当に減少しているのは明らかで、石井ら(2001)の研究

でも指摘されている。この自然の繁殖によって干潟に定着する稚貝の不足を補う必要がある。アメリカやヨーロッパ諸国ではすでにこのような体制が整備されて、稚貝を沿岸に散布して養殖して出荷する漁業が始まっているところもあり（FAO 2021）、日本でもコストに見合った稚貝を人工授精および飼育を通して生産する技術を確立し、沿岸漁業で利用できるアサリ稚貝の生産・供給を構築する必要性が指摘される。

## 謝 辞

この研究は三島海雲記念財団の助成を受けて実施いたしました（2018 自然科学部門 個人研究 7）。緑川河口干潟においてアサリのサンプル採取時に川口漁業協同組合の福島努様はじめ白川河口干潟の小島漁業協同組合、佐敷干潟の芦北漁業協同組合の皆様へ便宜を図っていただき心から御礼申し上げますとともに、熊本の鴨の渡り鳥の情報を頂いた日本野鳥の会熊本県支部の原口健二様にも感謝申し上げます。また、本研究を実施するにあたり熊本県立大学の海洋生態学研究室の学生および院生の皆様にもご助力いただいたことを感謝いたします。

## 引用文献

- 相島 昇, 1993, アサリ稚貝の潜砂行動に及ぼす水温と塩分の影響, 福岡水技研報, 1 : 145-150.
- 有明海再生機構, みんなの有明海, -有明海のこと-, 有明海ってどんな海. (URL <http://www.npo-ariake.jp/ariakekai/about/>, accessed on 17 July 2020)
- Bayne BL 1964. Primary and secondary settlement in *Mytilus edulis* (mollusca). *Journal of Animal Ecology* 33(3): 513-523.
- Bayne BL (ed.) 1975. Marine mussels: their ecology and physiology. Cambridge University Press, Cambridge, U.K., 1065 pp.
- Creese RS, Hooker S, de Luca, Wharton Y 1997. Ecology and environmental impact of *Musculista senhousia* (Mollusca:Bivalvia:Mytilidae) in Tamaki Estuary, Auckland, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 31(2): 225-236.
- Crooks JA 1998. Habitat alteration and community-level effects of an exotic mussel, *Musculista senhousia*. *Marine Ecology Progress Series* 162: 137-152.
- Crooks JA 2001. Assessing invader roles within changing ecosystems: historical and experimental perspectives on an exotic mussel in a urbanized lagoon. *Biological Invasion* 3: 23-36.
- Duagdee T, Wachirah J, Kobayashi J, Tsutsumi H, 2021. Effect of ontogenetic Changes of feeding habits on total mercury level in red stingray, *Hemitrygon akajei*. (*Jpn. J. Environ. Toxicol*), 24, 12-25

- Faasse M 2018. A record of the Asian mussel *Arcuatula senhousia* (Benson in Cantor, 1842) from NW Europe (the Netherlands). *Spirula* N. 416: 14-15.
- FAO 2021. Cultured Aquatic Species Information Programme. *Ruditapes philippinarum* (Adams & Reeve, 1850). Food and Agriculture Organization of the United Nations. (URL [http://www.fao.org/fishery/culturedspecies/Ruditapes\\_philippinarum/en](http://www.fao.org/fishery/culturedspecies/Ruditapes_philippinarum/en), accessed on 26 June 2021).
- 藤家 亘・井下恭次・武元将忠・江口秀治・西利明・松山幸彦 2018. 数値シミュレーションを用いた博多湾と有明海におけるアサリ浮遊幼生の挙動の解析. 土木学会論文集 B2 (海岸工学) 74(2): I\_1261-I\_1266.
- 藤原成治 2016. 八代漁協におけるアサリ増殖の取り組み. 不知火海・球磨川流域圏学会誌 10(1): 25-30.
- Gray J S, Elliott M 2009. Chapter 2 The sediment and related environmental factors. In: *Ecology of Marine Sediments*. Oxford University Press, Oxford, U.K., pp. 22-33.
- Harding JP 1949. The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 28: 141-153.
- Haven SB 1973. Competition for food between the intertidal gastropods *Acmaea scabra* and *Acmaea digitalis*. *Ecology* 52(1): 143-151.
- 日向博文・戸簾幸嗣 2005. 東京湾におけるアサリ幼生の移流過程の数値計算. 水産総合研究センター研究報告 3号別冊 59-66.

- 池末 弥 1957. アサリの生態学的研究－Ⅱ：沈着期と初期成長. 日本水産学会誌 22(12): 736-741.
- 石井 亮・川上真司・関口秀夫・中原康智・陣内康成 2001. 有明海におけるホトトギスガイ（イガイ科）の幼生加入過程. Venus 60(1-2): 37-55.
- Ishii R, Sekiguchi H, Nakahara Y, Jinnai Y 2001. Larval recruitment of the manila clam *Ruditapes philippinarum* in Ariake Sound, southern Japan. Fisheries Science 67(4): 579-591.
- 伊藤信夫・梶原信夫 1981. 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(1): 37-41.
- 伊藤龍星 2011. ノリ養殖場に飛来したカモ類の消化管内容物. 大分県農林水産研究指導センター研究報告 1: 17-22.
- Kaiser, M., K. Walter, R.H. Ellerbrock, and M. Sommer 2011 Effects of land use and mineral characteristics on the organic carbon content, and the amount and composition of Na-pyrophosphate soluble organic matter in sub-surface soils, *Eur. J. Soil Sci.*, 62, 226-236.
- 柿野 純 2002, アサリの生息と物理環境. 日本ベントス学会誌 57: 158-167.
- 神山和夫 2020. 南北で異なる有明海・八代海のカモ分布有明海・八代海のカモ類合同調査報告. バードリサーチニュース. 2020年06月15日 (<https://db3.bird-research.jp/news/202006-no2/>, accessed on 23 June 2021)
- 亀井良則・萱野泰久 2009, 岡山県沿岸域におけるナルトビエイの出現状況, 岡山水研報. 24: 28-31.

- 金澤孝弘 2003, 水温下降期の有明海におけるアカエイの漁獲分布と食性, 福岡水研報, 13 : 149-152.
- 粕谷智之 2005 東京湾におけるアサリ浮遊幼生の動態. 水産総合研究センター研究報告 3 号別冊 51-58.
- 環境省 2017. 第2回有明海・八代海等総合調査評価委員会 水産資源再生方策検討作業小委員会議事録 資料 3-環境省  
<http://www.env.go.jp/council/20an-07b/mat03.pdf>, accessed on 17 2020
- 環境省 2021. 令和元(2019)年秋～令和2(2020)年春 渡り鳥の飛来状況. (URL [http://www.env.go.jp/nature/dobutsu/bird\\_flu/migratory/ap\\_wr\\_transit20/index.html](http://www.env.go.jp/nature/dobutsu/bird_flu/migratory/ap_wr_transit20/index.html), accessed on 17 July 2020
- 菊池泰二 2000. 干潟浅海系の保全の意義. In: 佐藤正典編 有明海の生き物たち: 干潟・河口域の生物多様性, pp. 306-319, 海游舎, 東京.
- 菊池泰二 2005. アサリ研究に望むものと沿岸生態系の現状. 水産研究教育機構速報. 別冊 3: 87-92.
- 気象庁 2011. 2011年1月の熊本の過去気象データ. (URL [https://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/view/daily\\_sl.php?prec\\_no=86&block\\_no=47819&year=2011&month=1&day=&view=pl](https://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/view/daily_sl.php?prec_no=86&block_no=47819&year=2011&month=1&day=&view=pl), accessed on 17 July 2020
- 気象庁 2017a. 2017年7月の熊本の過去気象データ. (URL [https://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/view/daily\\_sl.php?prec\\_no=86&block\\_no=47819&year=2017&month=07&day=&view=pl](https://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/view/daily_sl.php?prec_no=86&block_no=47819&year=2017&month=07&day=&view=pl), accessed on 17 July 2020
- 気象庁 2017b. 2017年8月の熊本の過去気象データ. (URL [https://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/view/daily\\_sl.php?prec\\_no=86&block\\_no=47819&year=2017&month=08&day=&view=pl](https://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/view/daily_sl.php?prec_no=86&block_no=47819&year=2017&month=08&day=&view=pl), accessed on 17 July 2020

Kitagawa N, Shimada Y, Tsutsumi H (2021) Controlling factors of the population dynamics of two dominant bivalves of the macro-benthic community on the sandy tidal flats. *Oceanography and Fisheries Open access Journal* 14: 1-13.

熊本県農林水産部 2019. 熊本県の水産, 115pp .  
<https://www.pref.kumamoto.jp/uploaded/attachment/100718.pdf>, Cited on 8 Mar 2021

熊本県水産研究センター 2006. 熊本県アサリ資源管理マニュアルⅡ. アサリを安定的  
[https://www.pref.kumamoto.jp/uploaded/life/80846\\_99164\\_misc.pdf](https://www.pref.kumamoto.jp/uploaded/life/80846_99164_misc.pdf), accessed on 18 July 2020

熊本県水産研究センター 2017. 熊本県アサリ・ハマグリ資源管理リファレンス～ナルトビ  
エイ対策編～. 熊本水産研究センター, 46pp.

小林節夫・長谷川夏樹・日向野純也・井上誠章・藤岡義三・今井芳多賀・山口 恵 2012,  
アサリ増殖基質としてのカキ殻加工個体物「ケアシェル」の利用. *水産技研*  
5(1):97-105.3

黒田伸郎 2005. アサリ幼生の干潟への侵入機構. *水産総合研究センター研究報告* 3  
(suppl.) 67-77.

松岡佳子・北川 昇・西岡祐玖・立石 朋・藤芳義裕・堤 裕昭 2020. 八代海に面した砂質干  
潟(佐敷干潟)における魚類捕食防止柵を用いたアサリの高密度集団再生実験. *不知火  
海・球磨川流域圏学会誌* 13/14(1): 3-15.

Mistri M 2002. Ecological Characteristics of the Invasive Asian Date Mussel,  
*Musculista senhousia*, in the Sacca di Goro (Adriatic Sea, Italy). *Estuaries*  
25(3): 431-440.

- Mistri M 2002. Foraging behavior and mutual interference in the Mediterranean shore crab, *Carinus aestuarii*, preying upon the immigrant mussel *Musculista senhousia*, Estuarine, Coastal and Shelf Science 56(1): 155-159.
- Mistri M 2003. Effect of *Musculista senhousia* mats on clam mortality and growth: much ado about nothing? Aquaculture 241: 207-218.
- 三浦常廣・開内 洋・南浦範子・中村幹雄 2002. 中海におけるホトトギスガイの生態について. 平成 14 年度島根県内水面水産試験場事業報告, 82-91.
- Munari C 2008. Effects of the exotic invader *Musculista senhousia* on benthic communities of two Mediterranean lagoons. Hydrobiologia 611: 29-43.
- 松村貴晴・岡本俊治・黒田伸郎・浜口昌巳 2001. 三河湾におけるアサリ浮遊幼生の時空間分布—間接蛍光抗体法を用いた解析の試み. 日本ベントス学会誌 56: 1-8.
- 中原康智・那須博史 2002. 主要アサリ産地からの報告, 有明海熊本県沿岸, 日本ベントス学会誌 57(1): 139-144.
- Nakamura Y, Hashizume K, Koyama K, Tamaki A 2009. Effects of salinity on sand burrowing activity, feeding and growth of the clams *Macra veneriformis*, *Ruditapes philippinarum* and *Meretrix lusoria*. Journal of Shellfish Research 24(4): 1053-1059.
- Nakane Y, Suda Y, Sano M 2011. Food habits of fishes on an exposed sandy beach at Fukiagehama, South-West Kyushu Island, Japan. Helgoland Marine Research 65: 123-131.
- 那須博史・矢嶋登・鳥羽瀬憲久・中原康智 2008. 熊本県のアサリ漁業の現状と課題. 熊本県水産研究センター 8: 89-99.

- 関口秀夫・石井 亮 2003. 有明海の環境異変—有明海のアサリ漁獲量激減の原因について. 海の研究 12(1): 21-36.
- 重田利拓・薄 浩則 2012, 魚類によるアサリ食害 —野外標本に基づく食害魚類リスト— 水産技術、5(1):1-19.
- Slack-Smith SM, Brearley A 1987. *Musculista senhousia* (Benson, 1842); a mussel recently introduced into the Swan River estuary, Western Australia (Mollusca: Mytilidae). Records of the Western Australia Museum 13(2): 225-230.
- Smithsonian Environmental Research Center 2021. *Arcuatula senhousia*. NEMESIS Database, National Exotic Marine and Estuarine Species Information System. URL [https://invasions.si.edu/nemesis/species\\_summary/79577](https://invasions.si.edu/nemesis/species_summary/79577), accessed on 13 February 2021
- Streftaris N, Zenetos A 2006. Alien marine species in the Mediterranean - the 100 'Worst Invasives' and their impact. Mediterranean Marine Science 7(1): 87-118.
- 菅野徹 1981. 有明海—自然・生物・観察ガイド—. 東海大学出版会, 194pp.
- 鈴木渚斗・山口啓子・門脇稔享・門脇 祥・松本洋典・中村幹雄 2018. 斐伊川水系における水産有用二枚貝に対するアカエイの捕食特性. Laguna 25: 31-38.
- 竹中理佐 2018. 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及びその生物活性が干潟の物質循環に及ぼす影響. 熊本県立大学大学院博士論文, 55pp. (URL <http://rp-kumakendai.pu-kumamoto.ac.jp/dspace/handle/123456789/1008/>, accessed on 21 July 2020)
- 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(1): 17-24.

- Takenaka R, Komorita T, Tsutsumi H 2018. Accumulation of organic matter within a muddy carpet created by the Asian date mussel, *Arcuatula senhousia*, on the Midori River tidal flats, Japan. *Plankton Benthos Research* 13(1): 1-9.
- The State of Queensland. 2021. Asian bag mussel. (URL <https://www.business.qld.gov.au/industries/farms-fishing-forestry/agriculture/land-management/health-pests-weeds-diseases/pests/invasive-animals/prohibited/asian-bag-mussel>, accessed on 13 February 2021)
- Thorsten B, Reusch H, Williams SL 1998. Variable responses of native eelgrass *Zostera marina* to a non-indigenous bivalve *Musculista senhousia*. *Oecologia* 113(3): 428-441.
- 鳥羽光晴 2017. アサリ資源の減少に関する議論への再訪. *日本水産学会誌* 83(6): 914-941.
- Tsukuda M, Yamaguchi H, Takahashi T, Tsutsumi H 2008. Impact of high concentrations of manganese on the-survival of short neck clam *Ruditapes philippinarum* juveniles in sandy tidal flat sediment in Ariake Bay, Kyushu, Japan. *Plankton and Benthos Research* 3(1): 1-9.
- 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(1): 82-102.
- Tsutsumi H 2006. Critical events in the Ariake Bay ecosystem: Clam population collapse, red tides, and hypoxic bottom water. *Plankton and Benthos Research* 1(1):3-25.

- Tsutsumi H 2008. Reduction of manganese dioxide in the sediment and its negative impact on the physiology of clams on two sandy tidal flats, Midori River Tidal Flat And Arao Tidal Flat, in Ariake Bay. *Plankton and Benthos Research* 13(2): 64-71.
- 堤 裕昭・田中雅生 1994. グラフ化法およびシンプレックス法をもとにしたコンピュータ・プログラムによる体長頻度分布のコホート解析. *日本ベントス学会誌* 46: 1-10.
- 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.
- 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乱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(1): 47-55.
- 堤 裕昭・西岡祐玖・北川 昇・藤芳義裕・小崎盛行・山元光晴・一宮睦雄・小森田智大 2017. 人工飼育種苗稚貝を用いた佐敷干潟におけるアサリ個体群再生実験. *不知火海・球磨川流域圏学会誌* 11: 3-17.
- 堤 裕昭・西岡祐玖・北川 昇・藤芳義裕・小崎盛行・山元光晴・一宮睦雄・小森田智大 2018. 佐敷干潟におけるアサリ (*Ruditapes philippinarum*) 個体群の季節変動と その変動を制御する要因. *日本ベントス学会誌* 73: 1-10.

- 堤 裕昭・松岡佳子・Teerapong Duangdee・北川 昇 2021. 八代海に面する佐敷川河口干潟におけるアサリの棲息を制限する要因とアサリ成員の高密度集団再生実験. 不知火海・球磨川流域圏学会誌 15: 67-82.
- 山田勝雅・倉田健吾 2018. ホトトギスガイ：生態系への影響と研究の動向 善か悪か？：浅場で増大するホトトギスガイ個体群の生態系への影響と研究の動向. Laguna 25:55-63.
- 山口敦子 2002. 有明海のエイ類について—二枚貝類の食害に関連して. 月刊海洋 35: 241-245.
- Yamaguchi, A., I. Kawahara and S. Ito 2005. Occurrence, growth and food of longheaded eagle ray, *Aetobatus flagellum*, in Ariake Sound, Kyushu, Japan. Environmental Biology of Fishes 74: 229-238.
- 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 Research 59(2): 67-77.
- 山口一岩・堤 裕昭・佃 政則・柴沼成一郎・山田俊郎・門谷 茂 2006. 沿岸浅海底に生息する懸濁物食性二枚貝類の食物資源の利用性. 日本ベントス学会誌 1: 59-65.
- Yamamuro M, Oka N, Hiratuka J 1998. Predation by diving ducks on the biofouling mussel *Musculista senhousia* in a eutrophic estuarine lagoon. Marine Ecology Progress Series 174: 101-106.