

特 集

ホトトギスガイ：生態系への影響と研究の動向

生産量より見積もったホトトギスガイによる
基礎生産者への摂餌圧の定量的評価

小森田智大*・猪島頌太・堤 裕昭

**Estimation of feeding pressure of *Arcuatula senhousia* on
primary producers based on their productivity****Tomohiro Komorita*, Shota Ijima, and Hiroaki Tsutsumi**

Abstract: Food resources of the dense patches of suspension feeding bivalves, including *Arcuatula senhousia*, have been considered as transportation of allochthonous organic matter derived from primary producers on the Midori River tidal flats. However, there are no direct evidence of primary production of microalgae in this area. In this study we estimated secondary production of *A. senhousia* in addition to primary production of phytoplankton and microphytobenthos on the Midori River tidal flats, and discussed quantitative evaluation of their feeding activity on the habitat. The secondary production of *A. senhousia* was $1.6 \pm 0.7 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, contrasting with the total primary production of phytoplankton ($0.05 \pm 0.04 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) and microphytobenthos ($0.31 \pm 0.33 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). If we assumed that growth efficiency of *A. senhousia* was 19%, their daily feeding rate reached $7.8 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, which was approximately 23 times higher than that of the primary productivity. Thus, the dense patches of *A. senhousia* should consume primary producers in 23 times wider area than that of their habitat area.

Key words: *Arcuatula senhousia*, secondary production, primary production, Ariake Bay, food resources

熊本県立大学 環境共生学部・Faculty of Environmental and Symbiotic Sciences, Prefectural University of Kumamoto, 3-1-100 Tsukide, Kumamoto 862-8502, Japan.

* Corresponding Author

受付日：2018年9月8日，受理日：2018年12月25日，WEB掲載日：2018年12月31日

はじめに

ホトトギスガイ (*Arcuatula senhousia*) は懸濁物食二枚貝であり、高密度な個体群を形成し、高い二次生産量を誇る(竹中ほか, 2016)。その個体群の成長過程で、ホトトギスガイはマット状の構造物を形成し、その内部には二次生産量に匹敵するほどの有機物を堆積することが近年の研究により明らかにされた(Takenaka et al., 2018)。二次生産量より見積もられたホトトギスガイの1日あたりの摂餌量は、現場に生息する植物プランクトンの潜在的な基礎生産量の半分程度と概算されていることから(竹中ほか, 2016)、生息域の物質循環に対して多大な影響を与えることが予想されているものの、定量的な試算には至っていない。

本研究の研究対象である緑川河口干潟は、熊本県の緑川河口に広がる面積約 2,200 ha の広大な干潟であり、多くの懸濁物食二枚貝が生息する。その二次生産量は、アサリ (*Ruditapes philippinarum*) で $93.6 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ (堤ほか, 2002)、ホトトギスガイでは $308.6 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ (竹中ほか, 2016) と非常に高い。一方で、温帯域の微細藻類による基礎生産量を取りまとめた文献によると、植物プランクトンの基礎生産量は $92 - 385 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ の範囲で報告されており(Cahoon, 1999)、底生微細藻類の平均基礎生産量は $121 \pm 100 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ (山口, 2011) と報告されている。既往の竹中ほか(2016) および堤ほか(2002) を元に、緑川河口干潟におけるアサリおよびホトトギスガイの二次生産量を単純に合算すると $402.2 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ となる。アサリおよびホトトギスガイの成長効率を加味すると、その二次生産量をまかなうためには、少なくとも $400 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ 以上の基礎生産量が必要となる。そのため、温帯域の潮間帯における平均的な基礎生産量では、同一面積における緑川河口干潟の二枚貝個体群を支えることができないと考えられる。これに対して Yamaguchi et al.(2004) は、緑川河口域では、沖合の植物プランクトンや、潮間帯上部の泥質干潟における底生微細藻類の生産する有機物が、潮流により二枚貝類が多く生息する潮間帯下部へ輸送されることで、高い二次生産量が維持されると推測した。しかし、この推定は現地の堆積物表層の Chl-a 現存量のみに基づく見積もりであり、より直接的な指標である緑川河口干潟の植物プランクトンおよび底生微細藻類の基礎生産量についての報告はないことから、実測による裏付けが必要である。

本研究では、緑川河口域のホトトギスガイの生息域において、満潮時に水質調査を行い、干潮時に底質

およびホトトギスガイの定量調査を行うとともに、ホトトギスガイの二次生産量を求めた。さらに、現場海水および堆積物試料を用いた培養実験を実施することで、植物プランクトンおよび底生微細藻類の基礎生産量を推定した。本稿では、緑川河口域のホトトギスガイの生息域における基礎生産量とホトトギスガイの二次生産量を比較することで、同一面積における基礎生産量がホトトギスガイの生産を支え得るのかを検証し、ホトトギスガイの摂餌の影響を定量的に考察することを目的とする。

材料と方法

調査地

調査地は熊本県を流れ、有明海に面する緑川の河口域のホトトギスガイが優占する場所に1定点を設定した(Fig. 1)。ホトトギスガイが優占する場所に定点を設定することで、少なくともホトトギスガイの生息域において、同一面積における基礎生産がホトトギスガイの二次生産を支え得るのか検証できると考えられる。野外観測は、ホトトギスガイの成長が活発となる春から夏にかけて(2017年3月, 4月, 6月, 8月)の大潮の日に計4回実施した。

調査方法

水質について、水温、塩分、Chl-a 蛍光を多項目水質計(EXO2, Xylem Japan)で0.1 mごとに測定し、光合成有効放射(PAR)を光量子計(LI-193SA, LI-COR)で0.25 - 0.5 mごとに測定した。

現場海水を用いた培養実験については、満潮時の観測点において、大型の動物プランクトンを除去するために表層水を目合い $330 \mu\text{m}$ のプランクトンネットですろ過し、光量を4段階(100%, 50%, 25%, 0%)に設定した培養瓶(2019-1000, Nalgene)に約1 L採水した。その後235 mMに調整した $\text{NaH}^{13}\text{CO}_3$ 溶液(^{13}C 溶液)を1 mL添加し、緑川河口の表層で約24時間培養した。

堆積物を用いた培養実験については、満潮時に観測点の表層水を採取し、ガラス繊維製ろ紙(GF/F, Whatman)ですろ過した濾過海水を、それぞれ3本ずつの明瓶(光量100%)と、暗瓶(光量0%)、および初期値測定用の培養瓶(2-4130-01, AS ONE)に約100 mL分注したのち、 ^{13}C 溶液を0.1 mLずつ添加した。干潮時に、表層から深さ5 mmまでの堆積物を内径17 mm 円形コアで培養瓶に約1 g採泥し、採泥した場所ですろ過し、約24時間培養した。

二次生産量定量用の底生生物サンプルは、表層か

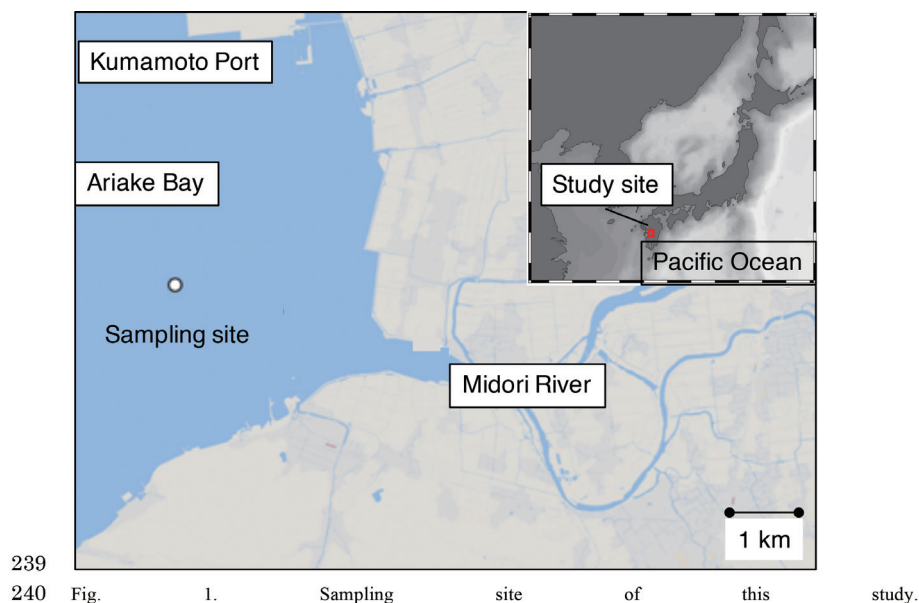


図1 本研究の調査域.

Fig. 1 Sampling site of this study.

ら深さ約 5 cm の堆積物を 10 × 10 cm の方形コアで 3 回採取し、それを目合い 1 mm のふるいでふるった後、その残渣をサンプルとした。

サンプル分析

現場海水の培養実験について、粒状有機態炭素 (POC) サンプルは直径 25 mm の GF/F で 100 mL をろ過捕集した。POC 用サンプルは、凍結乾燥後、12 N 塩酸とともに密閉容器に約 24 時間入れ、塩酸蒸気で無機炭酸塩を除いた。約 24 時間後、フィルターサンプルに対して蒸留水を用いて吸引濾過することで塩酸を洗い流し、真空乾燥機で乾燥させた。その後、サンプルを錫カプセルに詰め、濾紙上の有機態炭素量および有機態炭素の炭素安定同位体比を、元素分析計 (NC2500, Thermo Fisher Scientific) および同位体比質量分析計 (DELTA Plus, Thermo Fisher Scientific) を用いて測定した。

堆積物の培養実験について、培養ボトル内の粒子を GF/F で濾過捕集し、基礎生産量測定用 TOC サンプルとした。TOC サンプルは、凍結乾燥後、堆積物を目合い 1 mm のふるいでふるい、粒径が 1 mm 以下のものを瑪瑙製乳ばちで粉碎した。その後、サンプルに 2 N 塩酸を添加し、約 24 時間置いて無機炭酸塩を除いた。約 24 時間後、サンプルに蒸留水を添加して遠心分離し (3000 rpm, 5 min)、堆積物試料を流出させないように慎重に上澄みを除く操作を 4 回行った。

そして真空乾燥機で乾燥し、錫カプセルに堆積物を約 10 mg 詰め、POC サンプルと同様に有機態炭素量および有機態炭素の炭素安定同位体比を測定した。

底生生物用サンプルは、ローズベンガルを溶かしたホルマリン溶液を添加し、約 2 日間おいて固定し染色した後、ホトトギスガイの個体数、湿重量および殻長を測定した。

データ解析

基礎生産量の算出は Hama et al. (1983) に基づき、以下の式を用いた。

$$P = \frac{\Delta C}{t} f = \frac{C(a_{is} - a_{ns})}{t(a_{ic} - a_{ns})} f \quad \dots (1)$$

ここで、P: 基礎生産量 ($\mu\text{g C L}^{-1} \text{d}^{-1}$)、 a_{is} : 培養サンプル中の ^{13}C (%), a_{ns} : 培養前サンプル中の ^{13}C (%), a_{ic} : 全無機炭素中の ^{13}C (%) C: 培養サンプル中の POC 濃度 ($\mu\text{g C L}^{-1}$)、 ΔC : 培養サンプル間の POC 濃度増加量 ($\mu\text{g C L}^{-1}$)、t: 培養時間(d)、f: 濃縮係数 (=1.025) とする。

水柱の基礎生産量の鉛直積算値の算出は、まず、培養実験の結果から Chl-a 量当たりの基礎生産量 P と光量 I との関係について近似式 (2) を求めた。

$$\frac{P}{\text{Chl-a}} = aI_z^2 + bI_z + c \quad \dots (2)$$

表1 一次生産量と二次生産量. 調査期間を通した平均と標準偏差(n.d.), および標本数(n)を示す.
Table 1 Summary of primary and secondary production. Average and S.D. were calculated from throughout the sampling period. “n” indicates the number of samples.

	Primary producer				<i>Arcuatula senhousia</i>		
	Chl- <i>a</i> (mg m ⁻²)		Production (gC m ⁻² d ⁻¹)		Abundance	Production	
	Water	Sediment	Water	Sediment	ind. m ⁻²	gWW m ⁻²	gC m ⁻² d ⁻¹
Average	12.6	18.7	0.05	0.31	2833	906	1.6
S.D.	8.1	11.9	0.04	0.33	1445	485	0.7
n	4	4	4	4	4	4	3

ここで, P : 基礎生産量 ($\mu\text{g C L}^{-1} \text{d}^{-1}$), $\text{Chl-}a$ ($\mu\text{g L}^{-1}$), I_z : 相対光量 (%), a, b, c : 係数とする.

これより, 以下のように変形した.

$$P = (aI_z^2 + bI_z + c) \times \text{Chl-}a \quad \dots (3)$$

また, 水深 z と光量子計で測定した表層の光量に対する相対光量 I_z との関係についても同様に近似式 (4) を求めた.

$$I_z = e^{-K(z+d)} \quad \dots (4)$$

ここで, z : 水深, K : 減衰係数, d : 係数とする. 有明海は潮位差が大きいことから, 1日の中でも水深差が大きく, 現地の水柱における基礎生産量を正確に測定することは難しい. そこで本研究では, 水柱における基礎生産量のポテンシャルを見積もるために, 満潮時である観測時の水深(約 3–4 m) を仮定して基礎生産量を算出した.

式 (3) に, 式 (4) で求めた相対光量 I_z および, 多項目水質計で測定した $\text{Chl-}a$ 濃度を代入して, 水深 z における基礎生産量を算出した. 最後に, それを水深 0.1 m ごとに積分することで水柱の基礎生産量の鉛直積算値を算出した.

本研究では, 各調査日におけるホトトギスガイの殻長頻度分布図を作成したところ, 明瞭な 1 峰型 (3 月および 4 月) または 2 峰型 (6 月および 8 月) となることが確認された. また, 3 月から確認されていたコホートが 8 月においても密度の約 8 割を示すことから, 本研究域のホトトギスガイ個体群が単一のコホートで構成されていると見なし, その後の解析を進めた. 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た. これを, 竹中ほか (2016) が求めた, ホトトギスガイの殻長と軟体部乾燥重量のアロメトリー式に代入することで, コホートの平均的な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%, 竹中ほか, 2016) を乗じ, 個体あたりの炭素重量 (B : 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以下に示す成長量逐次計算法 (玉井, 1988a; b) を用いて算出した.

$$P_{t+1} = \frac{1}{2} \times (D_t + D_{t+1}) \times (B_{t+1} - B_t) / (\text{Date}_{t+1} - \text{Date}_t) \quad \dots (5)$$

ここで添え字 t は調査回数 (1–4 回) を示し, P は二次生産量 ($\text{g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$), D は密度 (ind m^{-2}), Date は調査日を示す. 各調査日間の差を計算するという方法の都合上, 二次生産量のデータは他のデータよりも 1 回分少ない, 3 回分となる.

結果と考察

本研究におけるホトトギスガイの二次生産量は $1.6 \pm 0.7 \text{ g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ であった (Table 1). 竹中ほか (2016) によると, 緑川河口域における春から夏にかけてのホトトギスガイの二次生産量は $0.7\text{--}1.5 \text{ g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ であり, 本研究と同程度であった. 竹中ほか (2016) では, ホトトギスガイの年間二次生産量を既往のイガイ科二枚貝類の二次生産量と比較しており, 8 例中 3 番目に高

いことを示している。本研究では年間を通して二次生産量を測定していないため直接比較は難しいが、竹中ほか(2016)で報告されている二次生産量と同程度であることから、本研究の二次生産量もまた、既往のイガイ科二枚貝の中で中程度になると考えられる。

Goto et al. (2000) による三河湾一色干潟で実施された同様の調査において、植物プランクトン(干潟上水深1 m)のChl-a現存量は $0.5\text{--}15.3\text{ mg m}^{-2}$ 、底生微細藻類(堆積物表層0–1 cm)では $84\text{--}149\text{ mg m}^{-2}$ と報告されている。本研究においてChl-a現存量は水柱で $12.6 \pm 8.1\text{ mg m}^{-2}$ 、堆積物で $18.7 \pm 11.9\text{ mg m}^{-2}$ であり、Goto et al. (2000) と比べると水柱ではやや高いものの堆積物では低いことが示された(Table 1)。一方、Goto et al. (2000) は、基礎生産量について、植物プランクトンで $3.3\text{--}17.8\text{ mg C m}^{-2}\text{ h}^{-1}$ 、底生微細藻類では $2.1\text{--}31.2\text{ mg C m}^{-2}\text{ h}^{-1}$ と報告している。これに対して、本研究では水柱で $2.26 \pm 1.51\text{ mg C m}^{-2}\text{ h}^{-1}$ 、堆積物では $12.8 \pm 13.6\text{ mg C m}^{-2}\text{ h}^{-1}$ と両者ともに一色干潟と同程度であった。Goto et al. (2000) は基礎生産量を室内実験により推定しているが、光量の設定を一色干潟上の平均水深と同程度にしておき、干出時の光環境が反映されていない。これに対して、本研究の調査日は大潮のみであり、小潮時のように比較的干出時間の短い日の生産量が反映されていない。本研究においては、大潮という干出時間が長く、光環境が良い状態で実験していることから、春から夏の平均的な基礎生産量としては過大評価している可能性がある。堆積物に対して、水柱における基礎生産量は、満潮時の水深を設定しても低くなる傾向が示された。その理由として、有明海に面する河口域では強い潮汐流による堆積物の再懸濁が卓越することに加えて、淡水流入に伴うフロキュレーションが活発であるため、極めて高濁度になることが要因として考えられる(横山ほか, 2008)。このことから、有光層が小さくなり、水柱における基礎生産量が低くなると考えられる。このような理由から、基礎生産量についてはどちらも過大評価している可能性があり、実験条件を変えるなど、より詳細な検討が必要であるが、潜在的な基礎生産量として二次生産量と比較するには十分検証に耐え得るデータであると言える。

本研究において、ホトトギスガイの二次生産量は $1.6 \pm 0.7\text{ g C m}^{-2}\text{ d}^{-1}$ であり、その生息域における基礎生産量は $0.36\text{ g C m}^{-2}\text{ d}^{-1}$ であった(Table 1)。ここで、二枚貝の成長効率(成長量/摂餌量)を0.19と仮定すると(Komorita et al., 2014)、緑川河口干潟の調査域におけるホトトギスガイの摂餌量は $8.4\text{ g C m}^{-2}\text{ d}^{-1}$ となり、

ホトトギスガイの摂餌量は、生息域における基礎生産量の約23倍に及ぶ。基礎生産量については過大評価している可能性が高いことを踏まえると、この数値はより大きくなると予想される。この数値の解釈として、本研究で観測されたホトトギスガイの個体群を支えるためには、生息域の23倍以上の面積が必要であることになる。逆に言うと、ホトトギスガイによる摂餌は生息面積の23倍以上の範囲に生息する基礎生産者を消費していることに相当する。このことから、ホトトギスガイは生息域の基礎生産者に対して多大な影響を与えていると言える。緑川河口域においては、二枚貝類の生息域のみならず外からの基礎生産者の輸送により、二枚貝類の高い二次生産が支えられていることが仮説として示されている(Yamaguchi et al., 2004)。本研究ではこの仮説のうち、その場の基礎生産量ではホトトギスガイの二次生産量をまかない難いことを定量的に証明できた。今後、より現場の環境を反映した基礎生産量を測定するとともに、ホトトギスガイの空間的な広がりを評価することで、ホトトギスガイが河口域全体の物質循環に与える影響を明らかにする必要がある。

謝 辞

本緑川河口域の調査をするにあたり、熊本市の川口漁業協同組合の藤森隆美氏、福島努氏、鶴田錠氏らの協力を頂いた。また、熊本県立大学海洋生態学研究室、海洋資源研究室の皆様には、御協力を頂いた。特に、桑原未貴氏、星本啓太氏には野外調査から試料処理にかけて、多大な協力を得た。本研究は、平成29年度熊本県立大学地域貢献事業、JSPS 科研費JP18K11625 およびJP18H03360の助成を受けて実施された。末筆ながら、深く御礼申し上げる。

引 用 文 献

- Cahoon, L. B. (1999) The role of benthic macroalgae in neritic ecosystems. *Oceanography and Marine Biology: an annual review*, 47–86.
- Goto, N., Mitamura, O., Terai, H. (2000) Seasonal variation in primary production of microphytobenthos at the Isshiki intertidal flat in Mikawa Bay. *Limnology*, 1: 133–138.
- Hama, T., Miyazaki, T., Ogawa, Y., Iwakuma, T., Takahashi, M., Otsuki, A., Ichimura, S. (1983) Measurement of photosynthetic production of a marine

- phytoplankton population using a stable ^{13}C isotope. *Marine Biology*, 73: 31–36.
- 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(1): e86732. doi:10.1371/journal.pone.0086732.
- 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.
- 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 created by the Asian date mussel, *Arcuatula senhousia*, on the Midori River tidal flats, Japan. *Plankton and Benthos Research*, 13: 1–9.
- 堤裕昭・石澤紅子・富重美穂・森山みどり・坂元香織・門谷 茂 (2002) 熊本有明地区の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.
- 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: 67–77.
- 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.
- 横山勝英・宮崎晃一・河野史郎 (2008) 筑後川の干潮河道と有明海奥部における高濁度水塊の広域移動に関する現地観測. *水工学論文集*, 52: 1339–1344.