

## 特 集

ホトトギスガイ：生態系への影響と研究の動向

# 善か悪か？：浅場域で増大する ホトトギスガイ個体群の生態系への影響と研究の動向

山田勝雅<sup>1\*</sup>・倉田健悟<sup>2</sup>

## Right or wrong? Effect of increasing populations in Asian mussel, *Arcuatula (Musculista) senhousia*, on an ecosystem at shallow coastal area and trends in biological research: a review

Katsumasa Yamada<sup>1\*</sup> and Kengo Kurata<sup>2</sup>

**Abstract:** Negative and/or positive effects of Asian mussel, *Arcuatula (Musculista) senhousia*, proliferating at shallow coastal areas on an ecosystem were reviewed through the previous researches. We also proposed an urgent issue, which is the impacts of the catastrophic increment of the abundance in Asian mussel to the marine ecosystems. Further, we discussed the direction of future researches and the countermeasures to the issue, based on research contents following this manuscript in the special issue.

**Key words:** Asian mussel, *Arcuatula (Musculista) senhousia*, Mytilidae, invasive species, mat-forming

### はじめに

本稿は、ホトトギスガイ [*Arcuatula (Musculista) senhousia* (Benson, 1842)] に焦点を当てた Laguna 特集号の冒頭として、本種に関する基礎生態と研究史を総説すると共に、本種の出現が生態系へ与える影響

について、本稿に続く各論を紹介しつつ論じるものである。

ホトトギスガイは沿岸浅場域でアサリ (*Ruditapes philippinarum*) やシオフキ (*Macra quadrangularis*) などと一緒に見つかる殻の薄い小型の二枚貝である。潮間帯および水深 20 m までの浅い潮下帯の岩礁およ

<sup>1</sup> 熊本大学 くまもと水循環・減災研究教育センター・Center for Water Cycle, Marine Environment and Disaster Management, Kumamoto University, Kurokami 2-39-1, Chuo-ku, Kumamoto 860-8555, Japan.

<sup>2</sup> 島根大学 生物資源科学部 環境共生科学科・Department of Environmental and Sustainability Sciences, Institute of Environmental Systems Science, Shimane University, Nishikawatsucho 1060, Matsue 690-8504, Japan

\* Corresponding Author

び砂泥底の干潟の底質表面に生息する (Sousa et al., 2009; 竹中, 2018). その分布範囲は西太平洋沿岸域の熱帯から寒帯までと広大であり, 現在は南半球や地中海, 北アメリカの西岸等まで生息地が拡大している (Sousa et al., 2009). 本種は, 沿岸浅場の二枚貝漁業で, 他の水産有用種 [例えば, アサリ, サルボウ [*Anadora (Scapharca) kagoshimensis*], マテガイ (*Solen strictus*), パカガイ (*Macra chinensis*) と共にしばしば混獲される. しかし, その殻は薄く, すぐに砕けるため, 混獲したことすら気づかない場合が多い. また, すぐに砕けるが故にアサリなどのように貝塚に残るということもなく, 化石としても注目されることはなかった (e.g., 田中・近藤, 1995; 田中, 2000).

東北・北海道の干潟でも, ホトトギスガイの単体や小規模な群生を見かけることがあるが, 本種が水環境や生態系に与える影響は微々たるものである. しかし, 松川浦や東京湾以南になるととたんに状況は一変する. 特に, 大川が流入する内湾や閉鎖性海域では, 本種は年によって桁違いの増殖を行い, 辺り一面に広大なマット状に群生した景観を作り出す. この桁違いの増殖による水産有用種 (例えばアサリ) やその他の生物 (例えばカモ類やカニ類といった本種の捕食者), 水環境, 生態系への影響の強さから, 本種の各地での個体群の動向は, 特にこの数十年, 長きに渡って注目的となってきた.

本種の大増殖の記録として, 我が国で最も古いものとしては戦間期にあたる 1930 年代の文献がある. その後, 西日本で大増殖の報告が相次ぐことから, おそらく, 非同調的に数年に一度の大増殖を各地で繰り返しながら, 10–20 年に一度程度の, 桁違いの増殖が各地で起きていたものと推定される. 実際に 1930 年代 (木下, 1935; 吉田, 1937), 1950 年代 (滝, 1952; 倉田・飯村, 1954; 菅原ほか, 1961), 1970 年代 (Morton, 1974; 千葉, 1977; 伊藤・梶原, 1981a; b), 1990 年代 (沢村ほか, 1991; Kimura and Sekiguchi, 1993; Yamamuro et al., 1998), そして, 2010 年代 (Kimura and Sekiguchi, 2009; 倉田ほか, 2012; Yamada et al., 2014a, 細澤ほか, 2015; 竹中ほか, 2016) のそれぞれで大増殖の記録を追跡することができる. さらに, 1980–90 年代に, 本種は本来の生息地である北半球西太平洋岸 (東南アジアから北海道) から, 貝類種苗の輸入やバラスト水を経由して東太平洋岸やオーストラリアまで外来種としての侵入・繁殖を果たした. その結果, 皮肉にも本種の生物学的研究が世界的に進展した. 侵入先の東太平洋岸における本種の個体群の振る舞いについては, Crooks (1996; 1998; 2001; 2002; 2006) による優れ

た生物学的研究シリーズや, Sousa et al. (2009) を参照されたい.

このように, 本種に関する研究は, 1930 年代のわが国に始まり, それから 50 年後, 非意図的な外来種として全球が巻き込まれて 50 年と, 結果的に 100 年近い研究の積み重ねを経てきた. 在来種にしる外来種にしる, 大増殖を繰り返す現在となつては, 「沿岸生態系の主要種」という重要な一面も新たに見直す必要があるだろう. 本稿では, 本種とどのように対峙し, 人間活動とどのような関係性を築くべきか, その生態系での存在意義を今一度問いたい.

本稿では, これまでのホトトギスガイに関する多くの研究を整理・記述することで, 本種の生態系への正・負の影響について整理する. また, 本種の出現によって生じている生態系の異変についての現在の喫緊の課題を再整理し, 本特集号がこれらの課題に対しどのような貢献をし得るのかを, 本稿に続く各論文の紹介を交えて議論する.

## ホトトギスガイとは?

ホトトギスガイは, 潮間帯～潮下帯の岩礁および砂泥底に生息する種で, 水深限界は約 20 m である (Sousa et al., 2009; 竹中, 2018). ただし, 図鑑等によっては約 10 m までと記載されており, 実際に Yamada et al. (2014a) は, 汽水域の例ではあるが, 中海本庄工区において水深毎に被度調査を行った結果, 水深 5 m でさえほとんど個体群が維持できていないことを確認している. したがって, 主たる分布の限界となる水深は 10 m 程度かもしれない. なお, 水深限界等に関する議論は, 細澤ほか (2015) や本特集の倉田ほか (2018) においても行われているので参照されたい.

前述した通り, 本種, 海外の多くの国では「外来種」, 我が国では「在来種」に該当する. 「原産地」の我が国では, 九州から北海道までの閉鎖性の高い湾, 礁湖において, ほぼ日本全国網羅的に出現する (Fig. 1). 元来の生息地は我が国を含むシンガポールからシベリアまでの西太平洋側の沿岸域であったが, 20 世紀頃から生息地が拡大し, 現在ではニュージーランドやオーストラリア, 地中海, 北アメリカの西岸等まで拡大している (Crooks, 2006; Sousa et al., 2009; 竹中, 2018). このため, 例えば地中海では, 「侵略的外来種ワースト 100」の 1 種にも指定されている (Streftaris and Zenetos, 2006).

多くの二枚貝種の例に違わず, ホトトギスガイも足糸を体外に分泌する. ただし, 例えばアサリ等の他の

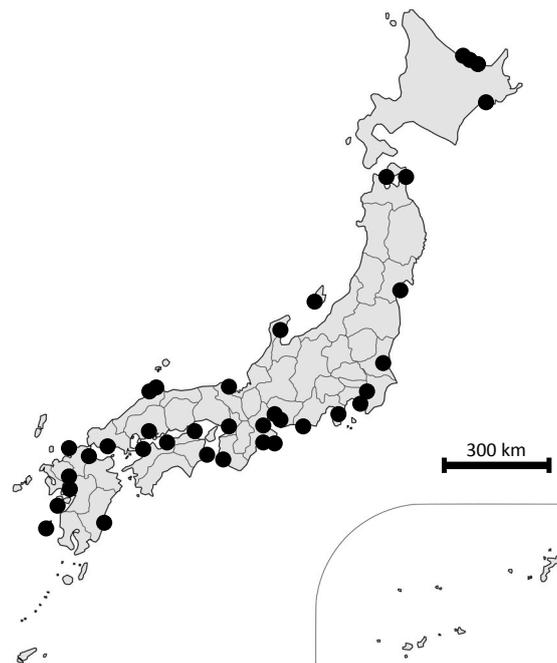


図1 ホトトギスガイ・マットの出現が学术论文や報告書等で記載された日本の地域。竹中ほか (2017), 竹中 (2018) がまとめたものを改変した。

**Fig. 1** Occurrence areas of Asian mussel mat, *Arcuatula (Musculista) senhousia*, in Japan., based on scientific articles and reports. This figure is based on the explanation and figures in Takenaka et al. (2017) and Takenaka (2018).

二枚貝よりも、その足糸数ははるかに多く、そして長い。本種が特徴的なのは、その長い足糸を自身の体の周りに巻き付け繭のような「袋」を形成することである(詳細は、竹中, 2018: Fig. 1-3 に詳しい)。さらに、足糸袋は他個体のもとの融合することができるため、各個体は次々と合体し、最終的に絨毯様の「マット」を形成する。そして、その個体間の足糸袋の隙間にホトトギスガイが出した排泄物や擬糞由来の浮泥 (Morton, 1974)、泥の粒子などが絡みつき、「完全な隙間のないマット」となる。この状態 (小型個体の高密度の集合) で初めて、我々が干潟を歩きながら簡単に目視で確認できるマットとなる (Crooks, 1998)。マットが形成されると、その立体的構造によって、マット上に他生物にとっての新たなマイクロ・ハビタットが創出される半面、マットの存在によって、アサリなどの浮遊幼生期を有す生物の加入 (着底) は妨げられる (Crooks, 1998; 2001)。さらに「完全なる隙間のないマット」のマット下は、海底に分厚いビニールシートを貼ったような状態で (Fig. 2)、外気は取り入れられず、底質は泥化・嫌気化し、好氣的生物の生息を妨げる無酸素環境が

作り上げられる (伊藤・梶原, 1981a; 川瀬, 2007; 堤ほか, 2013)。このようなマット形成に伴う嫌氣的環境の創出により、それまでマット下に生息していたアサリ、シオフキ等は斃死する。この現象が、本種が漁業者などから「絶対悪」と揶揄される所以の根源である。

特に、水産有用種であるアサリの生残に影響を与えることは、昨今の全国的なアサリ資源量の著しい減少に拍車をかける深刻な問題として、水産研究面や行政面で認識されており、東京湾、中海、有明海などでは、アサリ資源保護のためのホトトギスガイの駆除が推奨され、実際に各地で駆除事業が頻繁に行われている。また、マットの悪影響は、形成される過程に留まらず、マットが消失する過程にもある (二次被害)。例えば、何らかのきっかけでマットが剥がれた際、その下の還元泥や、ベントスの死骸から硫化水素などがしみ出し、さらに貧酸素化が助長される例も報告されている (熊谷ほか, 2006)。

このように、沿岸二枚貝資源に被害を及ぼし、さらに生息環境も悪化させるホトトギスガイは当然ながら、「絶対悪」であるとの認識が発展した。そして、上述

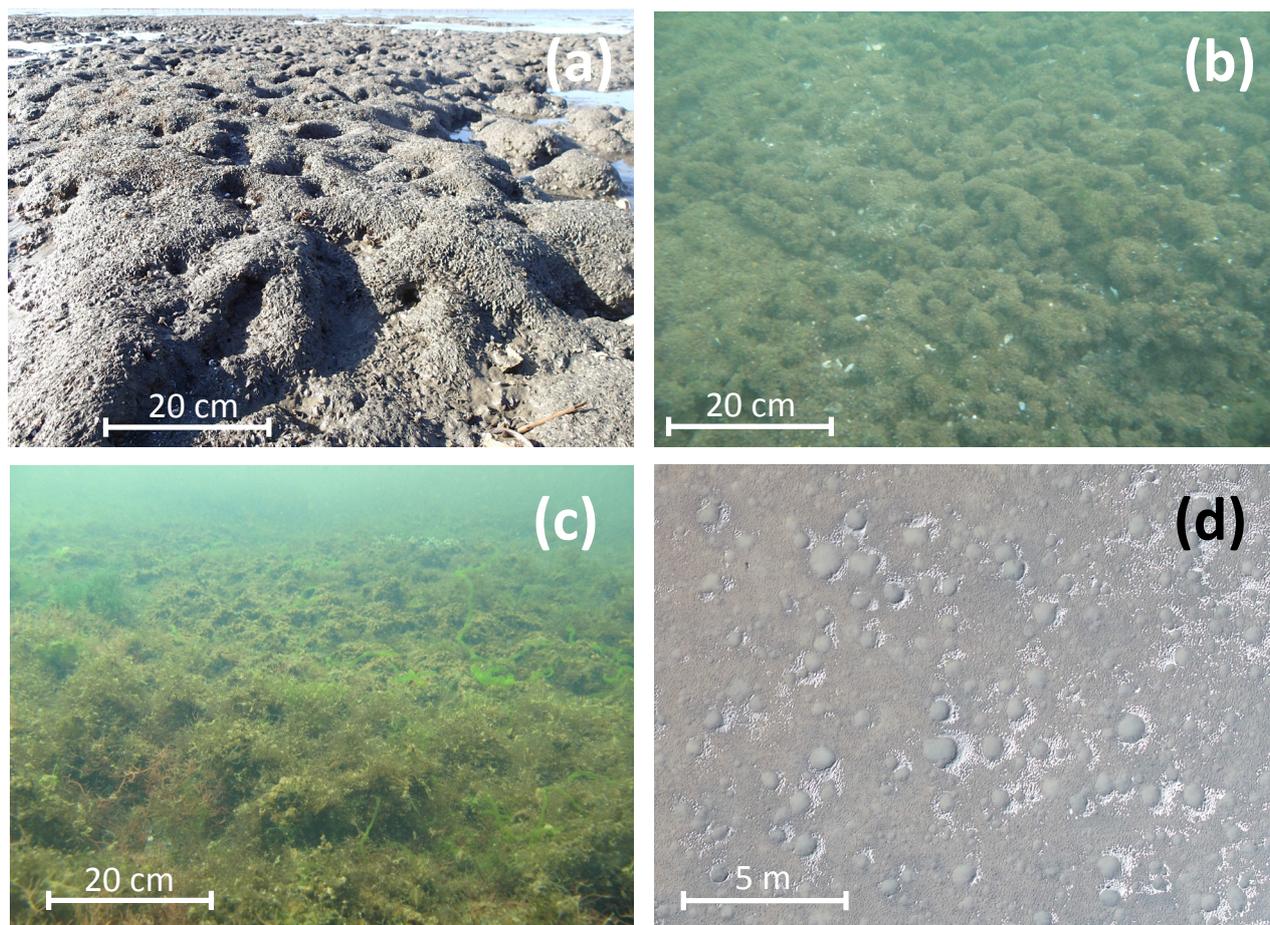


図2 マット形成したホトトギスガイの様子. (a) 緑川河口干潟 [竹中 (2018) の図 1-3 を改変], (b) 中海, (c) 中海のホトトギスガイ・マットと海藻マットの混在の様子 [(b), (c) 共に Yamada et al., (2014a) の Fig. 6 において用いられた写真を改変], (d) 球磨川河口干潟; 上空 25 m より撮影 (ドローン) されたパッチ状のホトトギスガイ・マット (山田勝雅 未発表). それぞれの写真は本特集号の, (a) 小森田ほか (2018), (b) 倉田ほか (2018), (c) 山田ほか (2018), (d) 北岡ほか (2018) の内容と対応している.

**Fig. 2** Pictures of mat-forming in Asian mussel, *Arcuatula (Musculista) senhousia*, at (a) Midorikawa-river tidal flat, Kyushu, Japan (revised from Fig. 1-3 in Takenaka, 2018), (b) Lake Nakaumi along Sea of Japan, (c) mix mat-forming by Asian mussel and macroalgae in Lake Nakaumi [(b) and (c) were revised from Fig. 6 in Yamada et al., 2014a), and (d) patches of this species taken by Drone (25 m height) in Kumagawa estuary tidal flat (K. Yamada unpublished data). Each picture corresponds to contents in each chapter of this special issue, (a) Komorita et al. (2018), (b) Kurata et al. (2018), (c) Yamada et al. (2018), (d) Kitaoka et al. (2018), respectively.

したように過去約 100 年間については、数年に一度の大増殖を受けて研究が積み重ねられ、その生態・繁殖・分布動態などの基礎生態的な知見が充実することとなった。例えば、繁殖・産卵・新規加入の時期は初夏から晩秋 (5-11 月) と長期に及ぶ (千葉, 1977; Yamamuro et al., 2000; 竹中, 2018)。この時期、卵と精子は水中放出によって受精され、受精卵は 24 時間以内に D 型幼生となり、約 15 ~ 18 日と短い浮遊幼生期間を過ごした後 (伊藤・梶原, 1981a; Sgro et al.,

2002)、着底して底生生活へと移行する。着底から約 2 ヶ月の間に素早く成長するが、この成長は他の二枚貝の成長と比べて桁違いに早い。例えば、わずか 2 ヶ月間の間に 1 cm に到達する個体も存在することも報告されている (竹中, 2018)。そして、その急激な成長を支える餌は、主に底生微細藻類であることが、炭素・窒素安定同位体比から解明されている (Kanaya et al., 2013; 竹中, 2018)。個体の寿命は長くても 2 年程度であるが (Crooks, 1996; 竹中, 2018)、大多数の個体は一

年以内に台風や冬季の波浪などの物理的攪乱、貧酸素・硫化水素や塩分低下などの非定常的な水環境の変化、鳥（例えば、キンクロハジロ）やカニ類の捕食によって死滅する（e.g., 鳥野・渡邊, 1995; Yamamuro et al., 1998）。そして晩冬から初春には、スナップショット調査では確認できないほどの（i.e., 調査労力を多大に費やして見つけれられる程度の）、ほんのわずかに残存した1歳個体群が、翌春からの増殖（再生産）を担うことになる（e.g., 竹中, 2018）。このように、わずか1年内で劇的な個体群の増大（増殖）と空間局所的な消滅（絶滅）を繰り返す生物種の、その繁殖動態と物理環境の影響、さらに、それらの相互作用を把握することは容易なことではない。例えば、時空間的にスナップショットのモニタリングデータを元にすれば、その個体群動態のプロセス（加入・成長・死亡）の「変化の速度」を捉えきれず、誤った解釈となりかねないだろう。とはいえ、本種のように「変化が速い生物」を捉えられるような頻度とボリュームの調査は容易に行えるものではない。

本特集の倉田ほか（2018）は、この問題に真っ向から向き合い挑んでいる。彼らは、ホトギスガイが大増殖する穴道湖と中海をつなぐ大橋川を対象地域として、時空間的な解像度を高く設定したモニタリングによって、ホトギスガイの個体群サイズの変遷を記述すると共に、物理環境動態の変化も把握し、これらの関係性について興味深い議論を展開している。倉田ほか（2018）は、(1) ホトギスガイという短期間で個体群サイズが目まぐるしく変化する生物をモニタリングする際の必要十分な調査条件とは？（時間解像度を考慮した適切な調査頻度）について示唆に富んだ結果を多く示し、また、(2) ホトギスガイ個体群の分布の拡大と縮小に、環境要因の変動性が強く関係していることを長期間のモニタリングデータから詳しく説明している。倉田ほか（2018）はその結論において、変動する環境要因の中でも、特に塩分が重要であることを提示し、特に、春～初夏に塩分 $>6$ の状況で加入・成長が促進され、分布拡大が起こることを示唆している。変動する環境要因に対しホトギスガイの個体群がどのように反応（適応）してきたか、結論に至るまでの議論の詳細を、倉田ほか（2018）で確認いただきたい。

### 「悪」たるホトギスガイの空間的拡大

ホトギスガイのマット形成が他ベントス種を窒息・斃死させることは、すなわち、マットの時空間的な広がりや縮小が干潟生態系や水産有用種に直接的に強

い影響を与えることを意味しており、結果として、マットの時空間変動パターンやマット形成プロセスが注目されることとなった。例えば、小規模のパッチ状のマットは、その後どのような拡大様式を経て大規模マットとなるのか、もしもそのような拡大変化のパターンを捉える事ができたなら、現在、主に沿岸資源保護の目的で行われているマットの駆除も効果的に行うことができるようになるだろう。しかし、本種がマット形成において、どういった微細生息場所（マイクロ・ハビタット）やどういった物理化学的環境（例えば、わずかに地盤が高い所など）を好むのかなど、未だに明確な回答を得ることはできておらず、暗中模索の状態にある。

本種のマット空間形成プロセスの解明が困難である一因として、ホトギスガイに対するセンサス・アプローチ（調査デザイン）が従来の一般的な二枚貝（アサリやサルボウ等）とは異なることが挙げられるだろう。例えば、これまでの二枚貝の多くの研究は空間動態を捉えるために、コドラート採集型の調査研究が主流であった（e.g., Yamada et al., 2014a; 細澤ほか, 2015）。しかし、マットを形成するようなホトギスガイの場合、スナップショットのコドラート手法で個体群サイズを追跡する手法は適切とはいえない。なぜなら本種は我々が使うコドラートのサイズ（例えば、0.25 m, 0.5 m, 1 m 四方のコドラート）を超えるマットを短期間（前述のように早ければわずか2ヶ月間）で形成する。このため、微細生息場所（マイクロ・ハビタット）の把握やマットの拡大様式を追跡するためには、従来のコドラート手法とは異なる、空間スケールの大小（解像度）を調整できるような新たなモニタリング手法が必要である（e.g., Noda, 2004; Nakaoka et al., 2006）。

本特集の山田ほか（2018）は従来の調査手法から切り替えて、新たなメッシュ・モニタリング手法によってこの問題に真っ向から対峙している。山田ほか（2018）は、(1) ホトギスガイというマット形成する種の空間動態（コドラート法の空間スケールを超えたメソスケール・レベル）での把握に対してより良い調査方法とは？について提案的に議論を展開しており、また、(2) ホトギスガイの空間分布の広がりパターン（パッチか？帯状分布か？）について議論を行っている。さらに山田ほか（2018）は、ホトギスガイのマット形成パターンと比較しつつ議論を行うために、同様にマット形成する「大型海藻マット」のマット形成パターンの結果も提示している（Miyamoto et al., 2017; 2019も参照）。山田ほか（2018）はその結論において、両者のマット形成プロセスの空間スケールが異なることを提示し、ホ

トトギスガイや大型海藻のようなパッチ形成を呈す生物のモニタリングには従来よりも大きなスケールで空間変化を捉える必要があることを提案している。その結論に至るまでの議論の詳細を、山田ほか (2018) で確認いただきたい。

## ホトトギスガイの「善」たる所以

ここまで「ホトトギスガイは絶対悪だ」という議論を重ねてきたので、「必ずしも悪ではない」と言えば違和感を感じるかもしれない。けれども、ホトトギスガイ・マットは視点を変えると確かに必ずしもマイナスとは言えず、そのことを示唆する議論は古くから行われてきた。その主たる議論としては、ホトトギスガイ・マットの形成による「棲み込み連鎖の促進」と「多様な環境の創出」が挙げられる。

**棲み込み連鎖の促進:** 晩夏に盛期を迎えるホトトギスガイのマットの前に立ち、マットの上や隙間に目を凝らして眺めると、ホトトギスガイ・マットという立体的な海の中の「構造物」に対して、小さなヨコエビ類、ワレカラ類、カサガイ類、着底した稚貝（アサリやシオフキ）などが蝟集しているのを見ることができる。これは、「ホトトギスガイ・マットという立体的構造物」が新たなマイクロ・ハビタットを提供しているためである。こういった現象は、ある生物種の定着が他の生物種の生息を可能とする結果（菊地・向井, 1994）、局所的に生物多様性の高い生態系を作り出す「棲み込み連鎖の促進」（西平 1996）、として知られ、例えば、浅場沿岸域の藻場や海草場などの構造物に小型無脊椎動物や魚類が蝟集する現象がこれに当たる（e.g., Yamada et al., 2014b）。ホトトギスガイのマット形成はそのような「局所的な生物多様性の促進」の効果も有しているのかもしれない。実際に、Crooks (1998; 2001) は、マットによってできた複雑な表面構造がヨコエビ類、甲殻類、巻貝類、多毛類などの個体数を増加させることを報告している。また、竹中ほか (2017)、竹中 (2018) も、これまで報告されたホトトギスガイ・マット形成による他生物（共存種）や生態系（群集）への影響に関する知見を整理し、必ずしもネガティブな影響のみを及ぼす生物とは言えないことを言及している。

**多様な環境の創出:** 前述の通り、マット下では堆積物が細粒化し、還元化された嫌気的な還元的環境が広がるため（e.g., 千葉, 1977; 伊藤・梶原, 1981a; 山田, 2015）、埋在するアサリやシオフキなどは斃死する。このため、ホトトギスガイ・マットの表面や隙間は「構造物」として生物多様性を促進できたとしても、その

下はむしろ生物多様性を低下させる可能性が強く、両者は相殺されるのかも知れない。ただし、マット下に埋在しても生残する種も多く存在する。さらに、比較的好気的な環境である干潟で、何とか生残してきた嫌気的環境を好む埋在性ベントス種が蝟集する場合も考えられる。この視点から、ホトトギスガイ・マットは生態系に対して、周辺（好気的環境）にない環境（嫌気的環境）をスポット的に創出する、「多様な環境の創出」に寄与しており、総合的に見れば生態系の生物多様性を促進している可能性もある。特に、ホトトギスガイのマット下という劣悪な底質環境の中でも種個体群を維持させることができる種の生残メカニズムは、干潟の生物多様性の維持機構にも強く寄与すると考えられる。マット下でどのような群集構造が形成されているかは大変興味深い。

本特集の北岡ほか (2018) は、八代海に流入する球磨川河口の干潟を対象地域として、この問題に対峙している。本稿は、(1) ホトトギスガイ・マット形成が生じる前と後でその下の群集構造がどのように変化するかを記述すると共に、(2) ホトトギスガイ・マット形成はその下の群集構造を改変するような強い要因なのか？について議論を展開している。北岡ほか (2018) はその結論において、小規模マットではその下の群集構造に影響は見られないが、大規模マットでは種の置き換わりが起これ、群集構造を著しく変化させることを提示した。さらに、マット形成はその下の生物多様性（群集構造）に対して負の影響をもたらす「悪」であり、マット下での「棲み込み連鎖の促進」の効果は期待できないことを議論している。一方で、「多様な環境の創出」による生物多様性への効果は、北岡ほか (2018) で扱った調査スケールよりも、より広い空間スケールでその寄与が認められる可能性があるだろう。北岡ほか (2018) を起点とした今後の研究展開にも期待したい。

## ホトトギスガイが生態系に果たす「善」たる役割

ホトトギスガイの個体群サイズが最大になる晩夏には、殻幅 1 cm 足らずのホトトギスガイが足糸袋で互いにつながり、きわめて高密度のマットを形成する。場合によっては、1 m<sup>2</sup> あたり数万から数十万個体の想像を超えた高密度となる（e.g., 千葉, 1977; 堤ほか, 2013; 竹中ほか, 2016; 竹中, 2018; 北岡ほか, 2018; 倉田ほか, 2018）。この高密度の個体群が一斉に摂餌をすることを考えれば、膨大な水中に漂う有機物が本種のマット形成によって徹底的に食物連鎖へと吸い上げられてい

ることが想像できるだろう。つまり、本種がマット形成をしていることはすなわち、顕著に高い二次生産者としての役割を果たしていることを意味する(竹中ほか, 2016; Takenaka et al., 2018; 小森田ほか, 2018)。

例えば、ホトトギスガイ・マットの一部(50 cm × 50 cm)を切り出し、底生珪藻を沢山含んだ濁った泥水に浸しておくと、短時間で濁りが解消される。比較のためにホトトギスガイと同重量のアサリを用いて同様の観察を行うと、やはりホトトギスガイはアサリよりも遥かに短時間(数十分)で、あっという間に濁りを解消する(宮本康・山田勝雅, 私信)。我々は本種が生態系にとって「善」とされる所以はここにあると考える。すなわち、主に人間活動によって生じた有機物負荷をホトトギスガイが解消しているのである。さらに、本種は夏～秋に水環境中の有機物を回収(摂餌)した後、その個体のほとんどは晩秋～冬に潜水カモ類(e.g., キンクロハジロ)やガザミ等のカニ類によって捕食され(鳥野・渡邊, 1995)、さらに春のカモ類の渡りにより結果的に系外に運び出される(Yamamuro et al., 1998; 2000)。生態系の視点で見れば、有機物の系外排出を含め、本種は完璧なる「水環境の掃除屋」である。間接的に人間活動に対し高い生態系サービスを提供しており、この「善」の効果は学術的にも注目すべきであろう。

このような本種の「浄化能力」(物質循環への寄与)を定量化することを目的にこれまで少数ではあるがいくつかの研究が行われてきた。その詳細については竹中ほか(2016), Takenaka et al. (2018), 竹中(2018)を参照頂きたい。ただし、前述したように、1年以内に個体群サイズを劇的に変化させる本種の、個体群動態を通した二次生産量を把握することは容易なことではない。

本特集の小森田ほか(2018)は、有明海に流入する緑川流域の干潟を対象地域として、この問題に対峙している。この論文では、調査対象地の基礎生産量がホトトギスガイの二次生産量を賄えるほどのものであるかどうか注目して、実際に各生産量を測定した上で、本種の二次生産量が沿岸生態系全体に果たしている役割を視野に入れた議論を行っている。小森田ほか(2018)はその結論において、ホトトギスガイの摂餌量は、生息域(緑川河口干潟)の基礎生産量の約23倍であることを提示し、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ことを言及している。その結論に至るまでの議論の詳細を、小森田ほか(2018)で確認いただきたい。

## おわりに

本特集では、ホトトギスガイの非同調的な大増殖、それによるアサリ等の水産有用種やその他の生物、そして、生態系への無視できないほどの影響の強さに関し、過去約100年に及ぶ研究を参照しつつ、今後、本種とどの様に対峙すべきかの議論の場を設けた。本特集を構成する各報は、この間に答えられる十分なデータの質・量と、今後の研究に活用できる多方面からの解析と提案的な仮説を含んでいる。地域によっては人畜無害の日和見種が、温暖化や人間活動等の影響により、生態系に対して強い影響を与える例は、陸域の農業における有害鳥獣問題などが代表的な例として、本特集のホトトギスガイ以外にも沿岸浅場で多くの種で報告されている(e.g., 富山ほか, 2011; 山田ほか, 2019)。

ホトトギスガイは最大でも3 cm程度の小さな二枚貝ではあるが、近年、その個体サイズからは想像もつかない影響を生態系に与え、産業・水産経済的にも無視できない存在になってきた。しかし、本特集での各論からも導き出されるように、本種は「絶対悪」ではないと我々は考えている。本特集を通して、本種が沿岸生態系で担っている役割が「負」とみなされるものから、「正」とみなされるものまで幅広い側面を持っていることを理解することができるだろう。彼らを直感のままに敵視するのではなく、適切に彼らをコントロールできれば、人間活動との共存関係が構築できるのではないだろうか。我々が今後ホトトギスガイとどのように付き合っていくべきか、本稿を含め全5稿から構成される本特集が、その一助となることを切に願うものである。

## 謝辞

本研究の実施にあたり、JSPS 科研費(15K18731, 18K11625, 18K05699)、国立環境研究所 所内プロジェクト研究費(1112AF001, 1113AF001)、および、文科省特別研究「有明海・八代海の自然環境の再生・創生を目的とする総合的・実践的研究」(熊本大学)の助成を受けた。また、本稿の取りまとめに際し、多くの知見と大変貴重な助言を頂いた、熊本県立大学の竹中理佐氏、熊本大学の竹下文雄氏、および、高野徳恵氏に御礼申し上げます。

## 引用文献

- 千葉健治 (1977) ホトトギスガイの生態について. 海洋科学, 9 (4): 13–17.
- Crooks, J. A. (1996) The population ecology of an exotic mussel, *Musculista senhousia*, in a Southern California Bay. *Estuaries*, 19: 42–50.
- Crooks, J. A. (1998) Habitat alteration and community-level effects of an exotic mussel, *Musculista senhousia*. *Marine Ecology Progress Series*, 162: 137–152.
- Crooks, J. A. (2001) Assessing invader roles within changing ecosystems: historical and experimental perspectives on an exotic mussel in an urbanized lagoon. *Biological Invasions*, 3: 23–36.
- Crooks, J. A. (2002) Predators of the invasive mussel *Musculista senhousia* (Mollusca: Mytilidae). *Pacific Science*, 56: 49–56.
- Crooks, J. A. (2006) The arrival, establishment and integration of an invasive alien marine mussel into foreign ecosystems. In Koike, F., Clont, M. N., Kawamichi, M., Poorter, M. D., and Iwatsuki, K. eds. "Assessment and control of biological invasion risks". pp. 113–115.
- 細澤豪志・國井秀伸・中村幹雄・尾島徹哉・杉山ゆかり・山口啓子 (2015) 島根県大橋川におけるホトトギスガイ (*Arcuatula senhousia* Benson) 個体群の空間分布とその時間的变化. 日本ベントス学会誌, 70: 1–12.
- 伊藤信夫・梶原 武 (1981a) 横須賀港におけるホトトギスガイの生態 –I 分布, 個体数変動および生息域底質の全硫化物. 付着生物研究, 3: 37–41.
- 伊藤信夫・梶原 武 (1981b) 横須賀港におけるホトトギスガイの生態 –II 足糸および足糸マットの構造. 付着生物研究, 3: 43–46.
- Kanaya, G., Nakamura, Y., Koizumi, T., Yamada, K., Koshikawa, H., Kohzu, A., Maki, H. (2013) Temporal changes in carbon and nitrogen stable isotope ratios of macrozoobenthos on an artificial tidal flats facing a hypertrophic canal, inner Tokyo Bay. *Marine Pollution Bulletin*, 71: 179–189.
- 川瀬基弘 (2007) 藤前干潟の軟体動物. 瀬木学園紀要, 1: 141–148.
- 菊地永祐・向井 宏 (1994) 生物攪拌: ベントスによる環境改変 (総説). 日本ベントス学会誌, 46: 59–79.
- Kimura, T., Sekiguchi, H. (1993) Some aspects of population dynamics of a mytilid *Musculista senhousia* (Benson) on tidal flats. *Benthos Research*, 44: 29–40.
- Kimura, T., Sekiguchi, H. (2009) Spatial and temporal patterns of abundance of the exotic mytilid *Xenostrobus securis* and the native mytilid *Musculista senhousia* in the Lake Hamana, Japan. *Marine Biodiversity Records*, 2: 1–8.
- 北岡 匠・山田勝雅・逸見泰久 (2018) 八代海球磨川河口干潟における底生動物相の時空間変化: ホトトギスガイのマット形成が群集構造に与える影響. *Laguna*, 25: 93–103.
- 木下虎一郎 (1935) 北海道猿澗湖の貝類. *Venus*, 5: 34–38.
- 小森田智大・猪島頌太・堤 裕昭 (2018) 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. *Laguna*, 25: 105–110.
- 熊谷博史・渡辺亮一・山崎惟義・藤田健一 (2006) 優占二枚貝ホトトギスガイが博多湾湾奥の水・底質に与える影響. 水環境学会誌, 29: 21–28.
- 倉田健悟・山口啓子・瀬戸浩二・園田 武 (2012) 2006年の穴道湖における底生動物の分布. *Laguna*, 19: 1–13.
- 倉田健悟・平塚純一・川上豪・桑原正樹・飯塚洋平・桑原弘道 (2018) ホトトギスガイ個体群に対する塩分の影響 — 穴道湖と大橋川における長期モニタリングから. *Laguna*, 25: 65–80.
- 倉田洋二・飯村利男 (1954) ホトトギスの蕃殖と養貝場の被害. 採集と飼育, 16 (9): 267–270.
- Miyamoto, Y., Nakano, T., Yamada, K., Hatakeyama K. and Hamaguchi, M. (2019) Combined effects of drift macroalgal bloom and warming on occurrence and intensity of diel-cycling hypoxia in a eutrophic coastal lagoon. *Estuaries and Coasts*, 42: 494–503.
- Miyamoto, Y., Yamada, K., Hatakeyama K., Hamaguchi, M. (2017) Temperature-dependent adverse effects of drifting macroalgae on the survival of Manila clams in a eutrophic coastal lagoon. *Plankton and Benthos Research*, 12: 238–247.
- Morton, B. (1974) Some aspects of the biology, population dynamics, and functional morphology of *Musculista senhousia* Benson (Bivalvia, Mytilidae). *Pacific Scientific*, 28: 19–33.
- Nakaoka, M., Ito, N., Yamamoto, T., Okuda, T., Noda, T. (2006) Similarity of rocky intertidal assemblages along the Pacific coast of Japan: effects of spatial

- scales and geographic distance. *Ecological Research*, 21(3): 425–435.
- 西平守孝 (1996) 足場の生態学: シリーズ共生の生態学 8. 平凡社, 東京, 267pp.
- Noda, T. (2004) Spatial hierarchical approach in community ecology: a way beyond high context-dependency and low predictability in local phenomena. *Population Ecology*, 46: 105–117.
- 沢村貴史・中村幹雄・中尾 繁・山根恭道 (1991) 中海・穴道湖等水産資源管理対策事業 中海の環境群と生物群集. 平成3年度島根県水産試験場事業報告, pp. 201–211.
- Sgro, L., Turolla, E., Rossi, R., Mistri, M. (2002) Sexual maturation and larval development of the immigrant Asian date mussel, *Musculista senhousia*, in a Po River deltaic lagoon. *Italian Journal of Zoology*, 69: 223–228.
- Sousa, R., Gutiérrez, J. L., Aldridge, D. C. (2009) Non-indigenous invasive bivalves as ecosystem engineers. *Biological Invasions*, 11: 2367–2385.
- Streftaris, N., Zenetos, A. (2006) Alien marine species in the Mediterranean—the 100 ‘Worst Invasives’ and their impact. *Mediterranean Marine Science*, 7: 87–118.
- 菅原兼男・海老原天生・石井邦昭・内田晃 (1961) 浦安貝類漁場のホトトギス異常発生について. 千葉県内湾水試調査報告書, 3: 83–92.
- 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およびその生物活性が干潟の物質循環に及ぼす影響. 博士論文(熊本県立大学) 55pp.
- 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.
- 竹中理佐・小森田智大・堤 裕昭 (2017) 干潟に局所的に優占する二枚貝: ホトトギスガイの生態について. *日本ベントス学会誌*, 71: 114–117.
- 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.
- 田中秀典 (2000) 津屋崎干潟で見られる貝類残骸群について. *Laguna*, 7: 29–35.
- 田中秀典・近藤康生 (1995) 干潟における貝類遺骸の分散: 表層堆積物に含まれる貝殻の保存状態区分とその頻度分布に基づく推定. 高知大学学術研究報告, 44: 1–11.
- 滝 庸 (1952) ホトトギス. *水産界*, 809: 21–24.
- 富山 毅・鈴木孝男・佐藤利幸・加藤 靖・亀岩翔太・杉林慶明・大越健嗣 (2011) 外来性巻貝サキグロタマツメタの松川浦における移入および分布. *日本水産学会誌*, 77: 1020–1026.
- 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: 47–55.
- 島野顕継・渡邊精一 (1995) 生物群集モデルによるガザミの種苗放流効果の評価. *日本水産学会誌*, 61: 13–20.
- 山田勝雅 (2015) 善か? 悪か? : 汽水域に広がる「海藻溜」. *汽水域研究会ニュースレター*, 11: 2–3.
- Yamada, K., Miyamoto, Y., Fujii, C., Yamaguchi, K., Hamaguchi, M. (2014a) Vertical zonation and aggregated distribution of the Manila clam on subtidal sand flats in a coastal brackish lagoon along the Sea of Japan. *Marine Ecology*, 35: 308–318.
- 山田勝雅・宮本 康・島山恵介 (2018) 中海におけるホトトギスガイのマットと大型海藻マットの空間形成. *Laguna*, 25: 81–92.
- 山田勝雅・張 成年・鳥羽光晴・良永知義・富山 毅・望月祐一・宮崎勝己 (2019) カイヤドリウミグモ研究のゆくえ. *生物科学*, 70 (2): 103–111.
- Yamada, K., Tanaka, Y., Era, T., Nakaoka, M. (2014b) Environmental and spatial controls of macroinvertebrate assemblages in seagrass ecosystems. *Global Ecology and Conservation*, 2: 47–62.
- Yamamuro, M., Hiratsuka, J., Ishitobi, Y. (2000) Seasonal change in a filter-feeding bivalve *Musculista senhousia* population of a eutrophic estuarine lagoon. *Journal of Marine Systems*, 26: 117–126.
- Yamamuro, M., Oka, N., Hiratsuka, J. (1998) Predation by diving ducks on biofouling mussel *Musculista senhousia* in a eutrophic estuarine lagoon. *Marine Ecology Progress Series*, 174: 101–106.
- 吉田 裕 (1937) ホトトギス *Brachidontes senhousia* (REEVE) の浮游仔貝並に稚貝に就て. *Venus*, 7(3): 121–138.