

特 集

ホトトギスガイ：生態系への影響と研究の動向

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山田勝雅^{1*}・宮本 康²・畠山恵介³**Spatial forming of mats by Asian mussel (*Arcuatula senhousia*)
and macroalgae at meso-scale in Lake Nakaumi, Japan****Katsumasa Yamada^{1*}, Yasushi Miyamoto², Keisuke Hatakeyamai³,**

Abstract: In order to investigate the process of spatial distribution at meso-scale (from several tens of centimeters to several meters) with variable spatial resolution, Asian mussel (*Arcuatula senhousia*) and macroalgae mats were examined in a 10 m × 10 m quadrat divided into 0.25 m × 0.25 m (1,600 mesh) at four sites in every month (between 2012–2013) in Lake Nakaumi, Japan. The observed pattern of spatial distribution was different between the four sites. The depth and current velocity were significantly associated with the pattern differences, while other water environmental factors (namely, salinity, pH, ORP, and DO) were not significantly correlated. Asian mussel mats tended to show random pattern formation with a small source, while the macroalgal mats displayed a gradient formation with a larger source. However, the variable spatial distribution of mats and the results of spatial correlograms (Moran's *I*) imply that spatial distribution of both types of mats may be regulated by a larger scale compared with our established quadrat scale of 10 m × 10 m.

Key words: spatial autocorrelation, Moran's *I*, correlogram, macroalage, mussel bed

¹ 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.

² 福井県里山里海湖研究所・Fukui Prefectural Satoyama-Satoumi Research Institute, 122-31-1 Torihama, Wakasa, Mikatakaminaka, Fukui 919-1331, Japan.

³ 鳥取県衛生環境研究所・Environmental Sanitation Research Center of Tottori Prefecture, 526-1 Minamidani, Yurihama-cho, Tottori 682-0704, Japan.

* Corresponding Author

はじめに

汽水湖は河川流域の最下流の人口が集中する平野部に位置する、人間活動が非常に活発でその影響を強く受ける水域生態系である (Day et al., 1989). 多くの汽水湖は人口密集地の近場の自然の水環境として、漁業、観光・レクリエーションなどの場として利用するために、港湾開発や農業開発に伴う地形変化が頻繁に行われるため、流動環境は目まぐるしく変化することになる。このため、そこに生息する生物種や群集は変化する底質や水環境への適応を常に求められることになる。さらに、汽水湖は閉鎖性が強く水の滞留時間が長いことが多い。すなわち、人間活動によって発生する水質の劣化が非常に早く進行するなど環境変動の変化に対して敏感に応答する生態系であることを意味する。不運にも、人間活動の活発化と汽水湖の水域特性の双方がマイナス効果として相乗的に影響を及ぼすような状況になると、しばしば侵入種等のこれまで知り得なかった種群の個体群の増大などの「予期せぬ症状」が発生する場合があります、その事例は世界的にも様々な例が数多く報告されている (e.g., McLusky and Elliott, 2004).

汽水湖での、ホトトギスガイ (*Arcuatula senhousia*) や大型海藻 (macroalgae) による季節的なマット状の分布域形成はそのような「予期せぬ症状」の代表的な例のひとつとして挙げられ、韓国・中国を初め世界的に、また、我が国においても (有明海、中海、東京湾など) 多くの地域で観察されている (Grall and Chauvaud, 2002; Dugan et al., 2003; 竹中ほか, 2017; 山田・倉田, 2018). ホトトギスガイは底床上に、足糸で個体間が繋がった絨毯のような「剥がれにくいマット」を形成する (Morton, 1974; Crooks, 1998; Raffaelli et al., 1998; 細澤ほか, 2015; Takenaka et al., 2018). 一方、汽水湖の大型海藻も単に湖底に覆う (被さる) という単純な現象ではない。多くの汽水湖は閉鎖性であり弱い流動環境にあるため、流れ出し (フラッシュアウト) 等が生じにくい。そのため、季節的に繁茂する短命海藻 (アオサ属・オゴノリ属・ジュズモ属など) が湖外に流出することなく、湖底に滞留し続ける。滞留の初期段階では (加入時)、その生物量 (Biomass) も少なく、漂流しているような状態だが、成長することで、その下の大型海藻が押し潰される状態となり、結果的に湖底に絨毯のような「剥がれにくい、へばり付きマット」を形成する (Raffaelli et al., 1998; McLachlan and Brown, 2006; Smetacek and Zingone, 2013; Arroyo and Bonsdorff, 2016). これらのマットは共に「へばり

付くマット」となることで、その下には、他の生物を寄せ付けない無酸素の還元的な底質環境が作り出され (Crooks, 2001; Smetacek and Zingone, 2013), その下の動物群の群集構造や各種個体群の生残に強く影響を与える (e.g., 堤ほか, 2013; Miyamoto et al., 2017; 北岡ほか, 2018). 特に、この現象が社会的に顕在化した背景には、アサリ、ハマグリ、ホンビノスガイ等の水産有用生物の資源量に影響を与える強い要因として認識されるようになったことや (Raffaelli et al., 1998; Yamada et al., 2014; Takenaka et al., 2018), 何らかのきっかけでマットが剥がれた際に滲み出す還元泥、押し潰され腐った大型海藻や生物の死骸から生じる腐敗臭 (硫化水素) の問題が顕在化したことなどが挙げられる (矢内ほか, 2006; 2007; 藤原・矢内, 2017; 前田, 2017). これらのマットがいつ発生し、どのように空間 (面) 的に形成され、どのような拡大様式を示すのか、マット形成を制御することを目的とした、マット形成の拡大・縮小のパターンの解明に関するモニタリング手法の確立や空間解析が必要とされている。

ホトトギスガイと大型海藻のマットのサイズはこれまで、直径数 10 cm ~ 数 m のパッチ状と記述されることが多かった (e.g., 平岡ほか, 2002; 熊谷ほか, 2006). しかし近年、ホトトギスガイは有明海や中海で、大型海藻は谷津干潟や中海で、大きい場合は数 m^2 ~ 数 $10 m^2$ の、さらに厚さも分厚いマットが形成されていることが報告されている (堤ほか, 2013; 細澤ほか, 2015; Miyamoto et al., 2017; 2019; 竹中, 2018). マットの空間的な変動特性 (拡大・縮小のパターン) に関しては、これまでの研究で断片的なデータからの類推の事例がある。例えば、Yamada et al. (2014) は中海本庄工区での毎月のモニタリング調査に基づき、ホトトギスガイと大型海藻 [オゴノリ類、ホソジュズモ (*Chaetomorpha crassa*) 等] のマットが発生した際に初めはパッチ状に分布し、その後パッチ同士が繋がるような様式で大きなマット状になることを示唆した。しかしこの結果は、コドラートを用いた半定量的な調査データからの類推であるため、その詳細な空間的な動態とメカニズムに関しては不明瞭な点が残る。例えば、パッチ同士が繋がったのではなく、何らかの要因で小さなマット (パッチ) が形成した後に、それが足場 (トラップ) となって急激に空間的に広がるといった、「点」から「面」へ拡大するソース型の空間形成プロセスであった可能性もあるが、その実証には至っていない。マットの空間的な変動特性 (拡大・縮小のパターン) の解明は、社会問題の解決のための「汽水域に形成されるマットの制御」を実施するために最も基礎

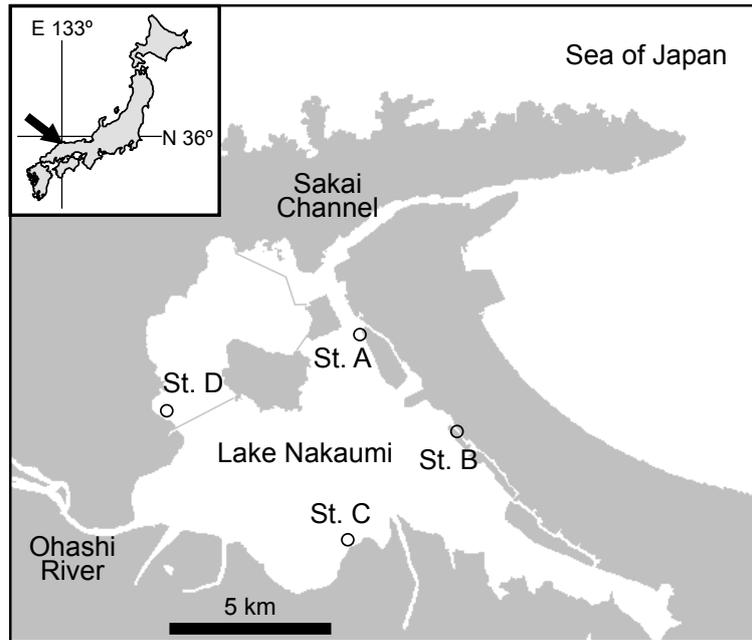


図1 本研究の調査地点. 本庄工区を含む中海の4定点(A-D).

Fig. 1 Study area and four sampling sites (A-D) in Lake Nakaumi, Japan.

的となる知見であるが、これに応えるためには、数 10 cm の最小スケールから数 m スケールまでのメソスケールの空間解像度を網羅的に把握する必要があり、その解明のための研究調査のアプローチの確立が必要とされている。

そこで本研究は、ホトトギスガイと大型海藻のマットの双方が広域に形成される中海を対象に、それぞれのマットのメソスケールでの空間形成プロセス(マット発生と消滅)を数 10 cm スケールから数 m スケールまでの空間解像度で記述し、得られた結果からメソスケールでのマット形成のパターンを検討することを目的とした。さらに、マット形成の季節的な空間変動パターンと、それに関連する物理化学的な水環境の変動から、マット形成の拡大・縮小のパターンとプロセスについて考察した。

材料と方法

調査地

中海は、山陰沿岸に位置する日本有数の汽水域である (Fig. 1)。最大水深 8.4 m、平均 5.4 m、水面面積は 86.2 km² と我が国では汽水湖として 2 番目の大きさを誇る。年間を通し安定した塩分成層をもつ多鹹性の汽水湖で、湖中央部における塩分は表層で

16、底層で 25~30 を示す (山口ほか, 2013; 篠原ほか, 2016)。

ホトトギスガイと大型海藻のマット形成の空間動態

ホトトギスガイと大型海藻のマットの空間形成プロセス(マット発生と消滅)を把握するために、まず最小となる空間スケール(調査スケール)を検討した。ホトトギスガイ等の二枚貝と大型海藻のマットのサイズは、直径数 cm ~ 数 10 cm のパッチ状という報告と (e.g., 平岡ほか, 2002; 熊谷ほか, 2006; Beninger and Boldina, 2014)、大きい場合は数 m² ~ 数 10 m² のパッチを形成するという報告がなされている (堤ほか, 2013; Boldina and Beninger, 2013; 2014; 細澤ほか, 2015; Miyamoto et al., 2017; 2019; 竹中, 2018)。加入・堆積の初期段階では数 10 cm 程度のパッチを判別する必要があり、マットの最盛期では数 m 規模の空間動態を把握する必要がある (e.g., Fortin and Dale, 2005)。そこで、調査のための空間スケールを 10 m × 10 m (100 m²) と設定し、その中を 1600 メッシュに分画した永久コドラートを設置した。すなわち、最小コドラート単位は 0.25 m × 0.25 m (0.0625 m²) となる。

10 m × 10 m の定点として中海内にランダムな 4 地点 (St. A-D, Fig. 1) に設定した。これまでの報告で、両マットともに、春先から堆積(マット形成)が始まり、

晩夏から秋ごろに盛期を迎え、冬季に消滅するといった季節変動を示すことが報告されている (e.g., Yamada et al., 2014; Miyamoto et al., 2017; 2019). そこで本研究では、調査期間を 2012 年 5 月~2013 年 5 月 (2012 年 12 月, 2013 年 2 月を除く) の毎月 (計 11 回) とした. 各調査において, SCUBA によって 1600 メッシュの各セル (0.25 m × 0.25 m) の被度を記録した. 被度はホトトギスガイと大型海藻のそれぞれで記録し, セル内の 50% 以上が覆われていた場合を 1, 50% 以下を 0 と定義した. 被度判定した最小セル (0.0625 m²) の被度は, セル内被度が 100% もしくは 0% であった場合が, 全測定セルの 98% 以上であり, 中間値 (例えば, 40% や 60%) を示す場合はほとんど見られなかった. 各セルの被度の程度は全調査回数 (全 11 回のうち最大 8 回) 中のマットの出現頻度で表した (Figs. 2, 3).

大型海藻の被度調査の際, 出現種も記録した. 出現種は主に一年生海藻種である, オゴノリ類, ホソジズモ (*Chaetomorpha crassa*), シオグサ (*Cladophora* spp.), アオサ (アオノリ) (*Ulva* spp.), ミル (*Codium fragile*), イトグサ (*Polysiphonia* spp.), ヒビミドロ (*Ulothrix flacca*) であり, 過去の出現報告と一致する種であった (Kunii and Minamoto, 2000; 宮本・國井, 2006; 宮本・初田, 2007). また特に, St. C においてはコアマモ (*Zostera japonica*) のパッチ状の繁茂も認められたが, 本種は堆積している状態ではなかったため, マットとしての評価対象には入れなかった (Fig. 3 の空白セル).

各定点のホトトギスガイと大型海藻のマット形成の空間的なパッチ構造を把握するため, 各セルの被度として全調査回数 (11 回) 中の占められていた回数の空間自己相関を Moran's *I* を用いて算出し, セル間の距離と Moran's *I* の関係を空間コロログラムを用いて示した. Moran's *I* 統計量は -1 ~ 1 の値を取り, 1 に近いほど正の空間自己相関があり, 分布に近接性 (クラスター) がある (空間的に近接しているセルが類似した値を持つ) と判断される. 逆に, -1 に近いほど負の自己相関があり, 分布は分散している (空間的に近接しているセルが相反する値を取る) と判断される. 空間自己相関の度合いが強いほど, *I* 統計量の値は 1 または -1 に近づき, 0 付近の *I* 統計量の値は空間自己相関を持たず, ランダムに分布していることを示す. 従って, 本研究の調査スケールである 10 m × 10 m 内にパッチ (空間自己相関) が存在した場合, Moran's *I* の 0 値と交差する 2 点間の距離の差がパッチサイズを表している. 一方で, Moran's *I* が右肩下がり (0 値で 2 点が交差しない) である場合は勾配型 (gradient), 0 値付近

で + と - 間を激しく変動している場合はランダム型とカテゴリー化することができる. 空間コロログラムとパッチ動態の関係については, Fortin and Dale (2005), 張 (2010), Boldina and Beninger (2014) に詳しく, 本研究はこれらの知見に準拠している. また, 各 Moran's *I* 値に関して z 統計量を算出し, その有意性を検定した (Fortin and Dale, 2005). これは観測値から推定される空間プロセスのパターンがランダムではないことを帰無仮説とし, 有意であることは空間プロセスがランダムな場合に期待されるよりも何らかの物理・生物学的な変動要因の影響を反映していることを示している. 全ての解析は, R 3.3.1 (R Core Team, 2016) で行われた.

物理化学的環境要因の空間動態

各定点間の物理化学的な水環境の空間動態を把握するため, 被度調査時に, 多項目水質計 (Hydrolab DS5, OTT Hydromet, Loveland, CO, USA) を用いて, 各定点の水深, および湖底直上の塩分, DO (mg L⁻¹), ORP (mV), pH を測定した. 水深は多項目水質計から得られた水深データおよび Web 上に公開されている潮汐表の双方から算出して平均潮位 (MSL) 時の固定値を求めた.

また, 大型海藻の被覆が発達しない冬~春にかけて (2012 年 12 月, 2013 年 1 月, 4 月, 5 月, 6 月), 底設型流動測定用石膏カードを用いて各定点の流動の強度を算出した (Jokiel and Morrissey, 1993). 石膏カード (DW: 約 20 g) を海底に固定し, 23~27 時間の設置期間中の石膏カードの重さの変化 (g) を測定した. 測定に際し, 各定点にはプラスチックの覆いを設けて水流の影響をなくしたコントロールの石膏カードも同時に設定し, 回収後のコントロールとの重さの差を各定点設置による流動の強度とみなした. 時間平均流の強さは設置前後の石膏カードの重さの変化から, Yokoyama et al. (2004) の式を改変した次式より算出した.

$$V_p = \frac{(\sqrt{(W - W_s)})(-8.29T + 583)}{h} - 0.099T - 3.21$$

ここで, V_p は時間平均流の強さ (cm s⁻¹), W , W_s はそれぞれ (コントロールで調整済の) 海底に設置する前と設置・回収後の石膏カードの重さ (g), T は設置期間の平均水温 (°C), h は設置時間 (h) をそれぞれ示している. ただし, 本研究の算出による V_p が測器等で測定した場合の値に比べ高い値を示すのは, 石膏カードの重量減少量は全方向からの流速の累積として算

出されるためである。

得られたそれぞれの物理化学的環境要因は、定点間（空間的）差異を検討するため、測定した月をランダム要因とし、定点を説明要因とした一般化線形混合モデル (GLMM) によって解析した。全ての解析は、R 3.3.1 (R Core Team, 2016) で行われた。

結果

ホトギスガイの年間のマット形成の空間動態パターンは定点間で異なっていた (Fig. 2)。St. A と C が主にランダムな空間分布動態を示しつつも、ソース個体群となりうる直径 1-3 m のいくつかの小さなパッチが一年の大半を独占する傾向が認められた傾向が認められたのに対し、St. B と D は空間自己相関のない、明確な gradient (右肩下がり) を示した。さらに、St. B と D は gradient 傾向の中でも 0 以下の Moran's I の z 統計値が有意でなかった。このことは、ホトギスガイのマットの空間形成規則が、今回の調査スケールである $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ の調査スケールを超えた、より大きな空間スケールで制御されていることを示唆している。

大型海藻のマットを形成した主要種は、オゴノリとホソジュズモであり、他の種はわずかな範囲の堆積であった。年間のマット形成の空間動態パターンは、定点間で異なっていたが (Fig. 3)、ホトギスガイの空間形成規則とは異なる傾向が見られた。St. A と B が空間自己相関のない明確な gradient な傾向 (右肩下がり) を示した。さらに、St. A と B は gradient 傾向の中でも 0 以下の Moran's I の z 統計値が有意でなかった。このことは、大型海藻のマットの空間形成規則が、今回の調査スケールである $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ の調査スケールを超えた、より大きな空間スケールで制御されていることを示唆している。一方で、St. C と D は空間自己相関のない gradient な傾向 (右肩下がり) を示したものの、直径 1-4 m の小さなパッチが年間で維持される傾向が認められた。

4 つの定点間の水深は定点間で明確に異なり、特に St. C は 1.51 m と最も深かった。一方で塩分、DO、pH、ORP は定点間で類似した値を示した (Table 1)。物理化学的環境要因の定点間（空間的）差異の検定のため GLMM (ランダム変数: month) を行った結果、流速 (current velocity) は定点間で有意な差が認められたが ($\chi^2 = 10.24$, $df = 3$, $P = 0.017$)、その他の要因 (塩分、DO、pH、ORP) では空間的に有意な差異は検出されなかった。流速は、St. A と D で高く、St. B と C では低い傾向を示した。しかし、両マットの形成パター

ン (各定点の空間コロログラムから推定される空間分布パターン: random, gradient, patchy などのカテゴリー変数) と流速の強度間に明確な対応関係は検出されなかった。

考察

本研究は、ホトギスガイと大型海藻のマットの双方が広域に形成される中海を対象に、それぞれのマットのメソスケールでの空間形成プロセス (マット発生と消滅) を数 10 cm スケールから数 m スケールまでの空間解像度で記述した。その結果、ホトギスガイと大型海藻の間で、また定点間で形成規則が異なったものの、設定した調査スケールである $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ を超えたより大きな空間スケールで制御されていることが示唆された。ホトギスガイと大型海藻のマットのサイズはこれまで、直径数 cm ~ 数 10 cm のパッチ状と記述されることが多かった (e.g., 平岡ほか, 2002; 熊谷ほか, 2006)。実際に現場 (干潟等) に立ち、両パッチの景観を眺めると確かに大型海藻やホトギスガイの小さなパッチが斑状に分布しているようにも見える。しかしパッチの切れ目は不明瞭で、一様に繋がっているのか、どこからどこまでがパッチなのかなど曖昧であった。本研究の 0.25 m から 10 m までの空間解像度を網羅的に扱った中海を事例にした調査により、ホトギスガイと大型海藻がマット状に存在した場合、直径数 m の小さなパッチを形成する場合もあるが、多くの場合では数 10 m 規模で面的に一様に形成される傾向があることが示唆された。

空間解像度の変化を考慮した本研究の調査方法による両マットの約 1 年間の空間動態の追跡から、双方が面的に形成されるパターンが提示された (Figs. 2, 3)。このような面的な空間形成は近年、我が国においても各地で報告されている。例えば、ホトギスガイは有明海や中海で、大型海藻は谷津干潟や中海で、大きい場合は数 m^2 ~ 数 10 m^2 のマットが形成されたことが報告されている (堤ほか, 2013; 細澤ほか, 2015; Miyamoto et al., 2017; 2019; 竹中, 2018)。さらに広大である事例もあり、例えば、細澤ほか (2015) はホトギスガイのマットについて面積が 160 m^2 に、堤ほか (2013) では約 $7,500\text{ m}^2$ に達する場合があることを報告している。一方、大型海藻では、谷津干潟においてアオサが総面積の $400,000\text{ m}^2$ のほぼ全面に堆積する場合がある場合も報告されている (e.g., 矢内ほか, 2007; 山田, 私信)。しかし、これほどの広大な面積に一様に堆積していることは、本研究の 100 m^2 のモニタリン

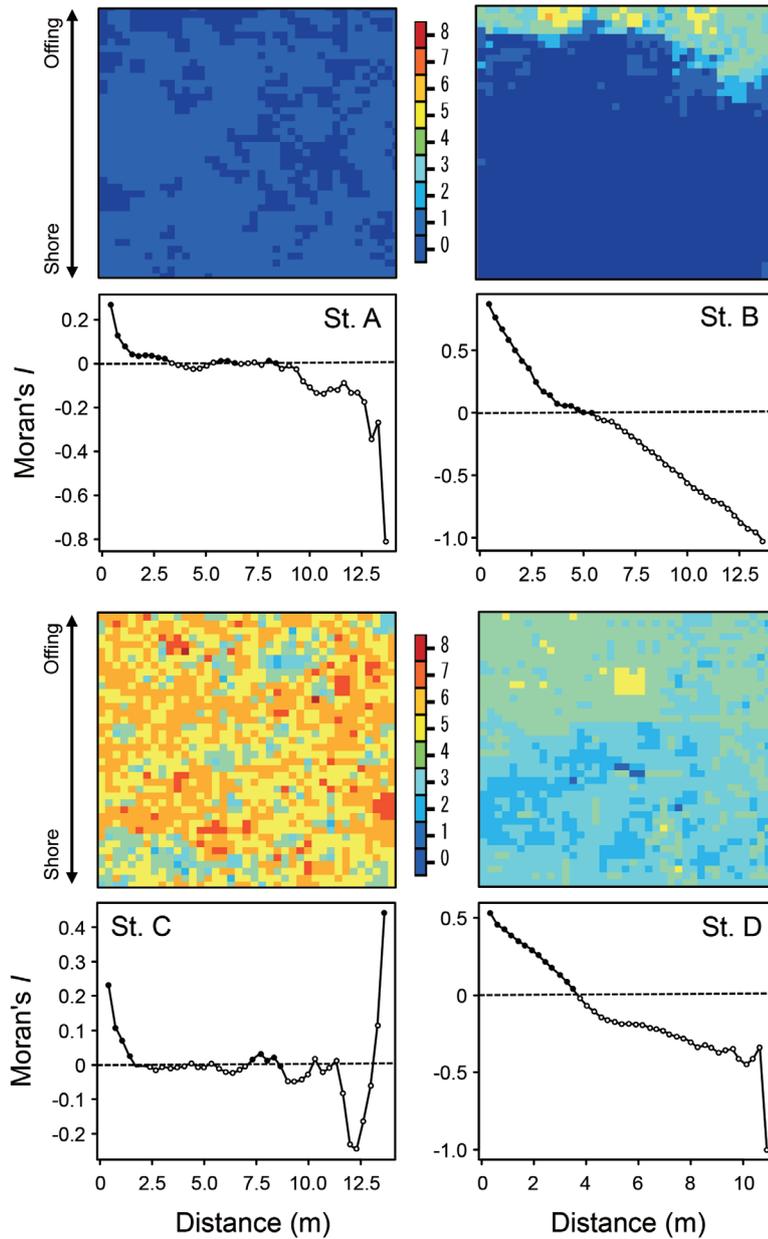


図2 中海の各定点 (St. A-D) に設定した 10 m × 10 m コドラートを 0.25 m × 0.25 m (1,600 メッシュ) に分割して 11 回の調査中、ホトギスガイ (*Arcuatula senhousia*) の被度をモニタリングした結果を表した Moran's *I* の空間コレログラム。色のグラデーションは 11 回の調査の期間中にホトギスガイに覆われていた回数を示している (4 定点で最大 8 か月間)。各空間コレログラム(各定点図の下) の黒丸はその値が有意だったこと、白丸は有意でなかったことをそれぞれ表している ($\alpha = 0.05$)。St. B のみ沖側の防壁に隣接した定点配置となっている。

Fig. 2 Moran's *I* spatial correlograms corresponding to strength of coverage in Asian mussel (*Arcuatula senhousia*) mats for 11 sampling occasions monitoring at 10 m × 10 m quadrat divided into 0.25 m × 0.25 m (1,600 mesh) at each site (St. A-D) in Lake Nakaumi, Japan. Color gradient indicates the number of times of coverage for 11 sampling occasions (covered during max 8 months). In the spatial correlograms (a lower figure for each site), solid and open circles indicate significant and non-significant coefficient values ($\alpha = 0.05$), respectively. There is the bulwark on the offing side at only St. B.

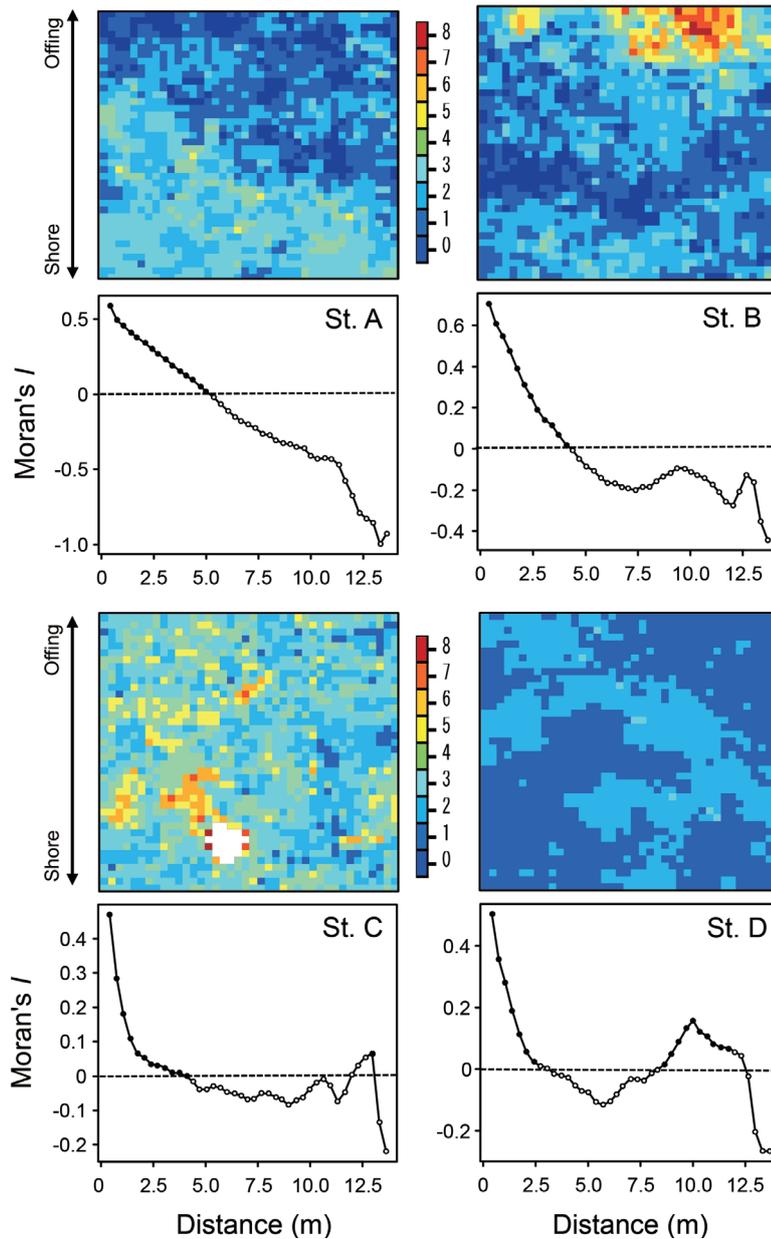


図3 中海の各定点 (St. A-D) に設定した 10 m × 10 m コドラートを 0.25 m × 0.25 m (1,600 メッシュ) に分割して 11 回の調査中、大型海藻 [主にオゴノリ類とホソジズモ (*Chaetomorpha crassa*)] の被度をモニタリングした結果を表した Moran's *I* の空間コレログラム。色のグラデーションは 11 回の調査期間中に大型海藻に覆われていた回数を示している (4 定点で最大 8 か月間)。各空間コレログラム (各定点図の下) の黒丸はその値が有意だったこと、白丸は有意でなかったことをそれぞれ表している ($\alpha = 0.05$)。St. C に見られる空白のセルは年間を通してコアマモ (*Zostera japonica*) により占められていたことを示す。また、St. B のみ沖側の防壁に隣接した定点配置となっている。

Fig. 3 Moran's *I* spatial correlograms corresponding to strength of coverage in macroalgae (mainly, *Gracilaria* spp. and *Chaetomorpha crassa*) mats for 11 sampling occasions monitoring at 10 m × 10 m quadrat divided into 0.25 m × 0.25 m (1,600 mesh) at each site (St. A-D) in Lake Nakaumi, Japan. Color gradient indicates the number of times of coverage for 11 sampling occasions (covered during max 8 months). In the spatial correlograms (a lower figure for each site), solid and open circles indicate significant and non-significant coefficient values ($\alpha = 0.05$), respectively. Blank cells at St. C at upper figure indicate cells occupied by seagrass (*Zostera japonica*) annually. There is the bulwark on the offing side at only St. B.

表 1 中海の各調査定点において 2012～2013 年の 11 回の調査時に測定した水深(平均潮位)と水環境要因(平均±標準偏差). 流速については石膏カードを用いて測定を行った (Jokiel and Morrissey 1993; 本文参照). St. B は護岸沖に張り石の防波堤を呈しており, 調査定点はその間に位置している (図 1 も参照).

Table 1 Depth (MSL) and water environmental parameters (mean±SD) measured in each month of sampling term on 11 sampling occasions during 2012 and 2013 at each site in Lake Nakaumi, Japan. Current velocity measured by clod card (Jokiel and Morrissey, 1993; see text). At St. B, sampling site is placed in between the seawall and the stone facing (bulwark). (see also Fig. 1).

Site	Depth (MSL, m)	Salinity	DO (mg L ⁻¹)	pH	ORP (mV)	Current velocity (cm s ⁻¹)
St. A	0.90	20.4 ± 3.2	8.43 ± 1.22	8.04 ± 0.40	410 ± 94	36 ± 20
St. B	0.79	19.5 ± 3.6	8.73 ± 1.18	7.95 ± 0.62	422 ± 106	29 ± 14
St. C	1.51	19.1 ± 3.8	8.36 ± 2.01	7.90 ± 0.49	424 ± 78	26 ± 8
St. D	0.72	20.5 ± 2.3	7.97 ± 2.10	7.95 ± 0.49	420 ± 72	42 ± 20

グの結果からも考え難く, 数 100 m² 毎にパッチの切れ目が存在しつつも, 広大なマットが実現されているのだろう (e.g., 矢内ほか, 2006). 実際に, 竹中 (2018) は干潟の沖出し最大幅が約 4.5 km で面積が約 2,200 ha という広大な有明海の緑川河口干潟の全面を対象に, 約 500 m 毎に設定された 100 定点以上でホトギスガイの密度を調査し, 隣り合った定点で高い密度が同調することは稀であったことを示している. この研究事例からも, ホトギスガイのマットが 500 m も連続することは稀で, 500 m 以内でパッチの切れ目が存在することを示唆している.

一方で, 本研究のパッチ動態に注目すると双方のマットで数 m の小さなパッチと思われる集合も認められている. ホトギスガイと大型海藻のマットのサイズがこれまで, 直径数 cm～数 10 cm のパッチ状と記述されることが多かったのは (平岡ほか, 2002; 熊谷ほか, 2006), このような機会的 (季節的) なパッチの観察によるものだったためかもしれない. しかし, 例えば 2000 年代初頭の報告に比べ, 近年のマットが広範囲に渡っており, またマットの厚さも増加傾向にあることが, わが国や中国などで報告されている (Grall and Chauvaud, 2002; Dugan et al., 2003; 竹中ほか, 2017; Miyamoto et al., 2019). この近年のマット拡大を定量的に把握するためには, これまで面的なマットの空間動態の把握に様々な調査手法が用いられてきたことを背景に, 各報告間の現存量の定量化の方法の違いに注意して比較することが重要であろう (Beninger and Boldina, 2014; 山田・倉田, 2018).

ホトギスガイと大型海藻のマット動態について, 本研究では過去のパッチサイズの記載を参考に 10 m × 10 m を最大スケールと設定して調査を行ったが, 結果的に双方のマットは設定した最大スケールを超えた, より大きな空間スケールで制御されていることが示唆された. この結果によって, 両マットの空間的なパッチ動態を把握するためには, 実際に現場 (例えば, 干潟) に出てパッチを観察する際の数 m レベルの空間感覚よりも, より大きな空間スケールでの制御プロセスが存在することを考慮する必要があることが明らかになった. 中海におけるマット形成の空間動態を把握するための適切な, より大きな調査スケールは, 本研究で得られた結果である大型海藻の空間コレログラム (右肩下がり傾向) より推測すると (Fig. 3), 少なくとも本研究の 10 m × 10 m の 4 倍の面積となる 20 m × 20 m 以上が必要と考えられ, 本研究のように空間解像度の変化も考慮して最小スケールを設定 (1600 メッシュ) したとすれば, 最小コドラートは 0.5 m × 0.5 m となる. しかし, 最小コドラートが 0.5 m × 0.5 m の場合, 被度判定に誤差が生じる (コドラートが大きいため在/不在の判定が難しい) ことで被度データの精度が下がることや, SCUBA や徒歩による調査労力の限界などの問題が生じる. 一方で, 判定誤差のない本研究の 0.25 m × 0.25 m を最小コドラートとした場合, 被度判定すべきメッシュ数は 6,400 となり, 調査努力的に現実的ではない. 本研究の調査スケール設定はこれら (観測誤差と調査労力) のバランスを取った現実的な手法であると考えられるが, 今後もマット形成の空間

動態を把握するための被度モニタリング手法にはさらなる改善と進展が必要だろう。

例えば, Beninger and Boldina (2014) はアサリ (*Ruditapes philippinarum*) のパッチ形成の空間動態を解明することを目的に, 調査プロットを任意の中心点から放射状に配置することでメッシュ数を減らして最小スケールのデータ精度を保つ手法によって, アサリが群生するパッチのサイズが直径 10 数 m であることを推定している。また, ドローン等の写真撮影による被度判定なども有効な手法のひとつかもしれない。例えば, Duffy et al. (2018) は海草藻場の空間分布の定量化を, Gomes et al. (2018) は岩礁潮間帯のイガイ個体群サイズの定量化を, ドローンを用いた空撮により試みている。しかし, 中海のような濁りのある潮下帯では水中ドローンであっても海底の被度判定ができるレベルの鮮明な撮影は難しいだろう (e.g., Ishiguro et al., 2016)。また, 画像から大型海藻の被度は判別できるとしても, ホトギスガイは海底に埋まり, また, マット上にも泥が積もるため, 海底画像だけで被度を判別するのは困難だろう。これらの問題をクリアし, より大きなスケールでさらに空間解像度を網羅した, 観測誤差の少ない手法の開発が望まれる。そして, より大きなスケールでのマット形成パターンの結果が得られた時, 本研究で示した中間スケール (メソスケール) の結果が, マット形成プロセスの理解における空間スケール間のギャップを埋める重要な根拠を提供するだろう。

本研究の結果はまた, ホトギスガイと大型海藻の間でマット形成パターンが異なることを示唆した。例えば, ホトギスガイでは4定点のうち, 2定点 (St. A, C) でランダムな空間分布動態を示し, ソース個体群となりうる直径 1-3 m のいくつかの小さなパッチが年間で維持される傾向が認められた (Fig. 2)。一方で, 大型海藻は全ての定点で大きな gradient な傾向 (右肩下がり) を示した (Fig. 3)。大型海藻のマットのこのような空間コログラムの右肩下がり, 今回設置した 10 m × 10 m の近隣にソース個体群が存在する可能性が高いことを示している。実際に, St. C と D では年間で維持される直径 1-4 m の小さなパッチがみられており, これらがソース個体群の片鱗 (端) である可能性がある。大型海藻のパッチが, St. B の防波堤や St. C のコアモ (空白セル) 周辺にみられたことから, 大型海藻のマット化は, マット形成の初期段階では構造物 (防波堤や海草) を足場 (トラップ) として堆積 (マット化) し, マット化した大型海藻がさらに次のマット化を促進する足場となるといった, ソース型の空間拡大様

式となりやすいのかもしれない (e.g., 矢内ほか 2006; 2007; 山田, 私信)。一方でホトギスガイが, 大型海藻の大きな gradient な傾向と比べると, ランダム性の高い空間形成パターンを示したのは, 物理的な水環境 (流動環境) の違いによる影響なのかもしれない。例えば, もっとも典型的なランダムな空間形成パターンを示した St. C は, 水深が深く, 且つ, 流速も低い静穏な地点である (Table 1)。ホトギスガイは強い流れ等によるフラッシュアウトがない環境で, 次々と折り重なって幼生の着底・着底個体の成長の結果, 種内の生息場を巡る競争だけに依存したランダムな空間分布となったのかもしれない。このような生物的要因 (競争) によるランダムな空間分布は, 岩礁潮間帯に生息するフジツボ類等の種間競争などで多くの研究事例がある (Raffaelli and Hawkins, 1996; 門脇, 2016)。他方, St. A のホトギスガイは限られた季節 (月) のみマット形成がみられ (調査中 1 回のマット形成), そのマット形成はランダム性の高い空間形成パターンを示した (Fig. 2)。これは, St. A の強い流動環境によってわずかな個体数が偶発的に着底を成功させた結果, ランダムなパッチ状のマット形成となったと考えられる。本研究では, 流速 (current velocity) が定点間で有意に異なっていたにもかかわらず (Table 1), それぞれのマット形成パターンと流速の強度間に明確な対応関係は得られていない。物理化学的な水環境や流動環境は, マットの空間形成パターンに直接的に影響を与えるわけではなく, 上述のように加入や競争などの生物的要因を介した間接効果としての役割を担っているのかもしれない (e.g., 宮本, 2004; 門脇, 2016)。

本研究は中海を対象に, ホトギスガイと大型海藻のマットのメソスケールでの空間形成プロセスについて, 空間解像度を網羅した調査手法での把握を試みた。その結果, ホトギスガイと大型海藻の間や, 水深や流速の異なる定点間でマットの空間形成規則が異なることが示唆されると共に, マットの空間形成 (空間自己相関) は, 本調査で設定した最大スケールである 10 m × 10 m を超えたより大きな空間スケールで制御されている可能性が示された。双方のマットの空間形成の制御機構を解明することは, 社会的・水産的にも問題となっているこれらのマットの駆除手法の開発や増殖 (堆積) 抑制などを試みる上で重要な科学的根拠となる。さらに近年, 閉鎖性海域の港湾開発に伴うマットの拡大化も懸念される中, 本研究だけでなく, 様々な調査アプローチでのマットの空間形成プロセスの解明を目指した研究が行われている (e.g., 細澤ほか 2015; 藤原・矢内 2017; 前田, 2017; 竹中,

2018). マットを形成する生物のパッチ動態に関する研究事例は陸域で多いものの (e.g., 門脇, 2016), 海域では未だに研究事例は少ない. 一方で, 例えば二枚貝では, 東京湾のミドリイガイ (*Perna viridis*) や有明海のコケガラス (*Modiolus metcalfei*) など, 他種のマット化の例も見かけるようになってきた (山田, 私信). 水圏生態系の調査は対象とする生態系が水の中であるため, 「点」を基とした調査になりがちであるが, 本研究の調査手法や, Boldina and Beninger (2013; 2014), Beninger and Boldina (2014) などの手法を組み合わせることで, 面的な動態が把握され, マットの空間形成プロセスも解明されることが期待される.

謝 辞

本研究の実施にあたり, JSPS 科研費 (15K18731, 16K07859, 18K11625, 18K05699), (国研) 国立環境研究所 所内プロジェクト研究費 (1112AF001, 1113AF001), および, 水産無脊椎動物研究所 2012 年度個別研究の助成を受けました. また, データ整理や解析にアドバイス頂いた (国研) 国立環境研究所の竹岡理恵氏, 玉置雅紀氏, 金谷 弦氏, 中嶋信美氏, 鳥取県衛生環境研究所の宮本 (初田) 亜希子氏, および, 高野徳恵氏に御礼申し上げます. 調査にあたっては, 島根大学 エスチュアリー研究センターにお世話になりました. 本稿を同センター 中海分室の故 宮脇清治氏 (1947-2013) に捧げます.

引用 文 献

Arroyo, N. L. and Bonsdorff, E. (2016) The role of drifting algae for marine biodiversity. In: Marine macrophytes as foundation species (Ed. Olafsson E.). CRC press, Taylor & Francis group, London, pp. 100–129.

Beninger, P. G. and Boldina, I. (2014) Fine-scale spatial distribution of the temperate infaunal bivalve *Tapes (=Ruditapes) philippinarum* (Adams and Reeve) on fished and unfished intertidal mudflats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 457: 128–134.

Boldina, I. and Beninger, P. G. (2014) Fine-scale spatial distribution of the common lugworm *Arenicola marina*, and effects of intertidal clam fishing. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 143: 32–40.

Boldina, I. and Beninger, P. G. (2013) Fine-scale spatial structure of the exploited infaunal bivalve

Cerastoderma edule on the French Atlantic coast. *Journal of Sea Research*, 76: 193–200.

張 長平 (2010) 平統計的推計による空間パターン分析 —千葉県市川市を事例として— *国際地域学研究*, 13: 77–90.

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.

Day, J. W., Hall, Jr., C. A. S., Kemp, W. M. and Yanez-Arancibia A. (1989) *Estuarine ecology*. John Wiley & Sons, New York, New York, USA. 558p.

Duffy, J. P., Pratt, L., Anderson, K., Land, P. E. and Shutler, J. D. (2018) Spatial assessment of intertidal seagrass meadows using optical imaging systems and a lightweight drone. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 200: 169–180.

Dugan, J. E., Hubbard, D. M., McCrary, M. D. and Pierson, M. O. (2003) The response of macrofauna communities and shorebirds to macrophyte wrack subsidies on exposed sandy beaches of southern California. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 58S: 25–40.

Fortin, M.J., Dale, M. (2005) *Spatial Analysis: A Guide for Ecologists*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 365p.

藤原誠司・矢内栄二 (2017) 東京湾奥部の潟湖干潟におけるグリーンタイド環境. *土木学会論文集 B2*, 73: 1291–1296.

Gomes, I., Peteiro, L., Bueno-Pardo, J., Albuquerque, R., Sergi Pérez-Jorge, S., Oliveira, E. R., Alves, F. L. and Queiroga, H. (2018) What's a picture really worth? On the use of drone aerial imagery to estimate intertidal rocky shore mussel demographic parameters. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 213: 185–198.

Grall, J. and Chauvaud, L. (2002) Marine eutrophication and benthos: the need for new approaches and concepts. *Global Change Biology*, 8: 813–830.

平岡雅規・蔦田 智・吉田吾郎 (2002) グリーンタイド. 「21世紀初頭の藻学の現状」. *日本藻類学会*, pp. 98–101.

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.
- Ishiguro, S., Yamada, K., Yamakita, T., Yamano, H., Oguma, H. and Matsunaga, T. (2016) Classification of seagrass beds by coupling airborne LiDAR bathymetry data and digital aerial photographs. (Eds. Nakano, S., Yahara, T. and Nakashizuka, T.) Aquatic Biodiversity Conservation and Ecosystem Services (Ecological Research Monographs). Springer, Tokyo, Japan. pp. 59–70.
- Jokiel, P. L. and Morrissey, J. I. (1993) Water motion on coral reefs: evaluation of the “clod card” technique. Marine Ecology Progress Series, 93: 175–181.
- 門脇浩明 (2016) パッチ状環境における生物多様性の維持機構. 日本生態学会誌, 66: 1–23.
- 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.
- Kunii, H. and Minamoto, K. (2000) Temporal and spatial variation in the macrophyte distribution in coastal lagoon Lake Nakaumi and its neighboring waters. Journal of Marine Systems, 26: 223–231.
- 前田晃宏 (2017) 研究室紹介: 鳥取県衛生環境研究所 水環境対策チーム. 日本リモートセンシング学会誌, 37: 466–467.
- McLachlan, A. and Brown, A. C. (2006) The Ecology of Sandy Shores. Academic Press, Burlington, Massachusetts, 373p.
- McLusky, D. S. and Elliott, M., (2004) The Estuarine Ecosystem: Ecology, Threats and Management. Oxford University Press, Oxford, 224p.
- 宮本 康 (2004) 汽水湖の生物相: 塩分による直接・間接的な生物相の維持. Laguna, 11: 97–107.
- 宮本 康・初田亜希子 (2007) 今日の中海における沿岸藻場の水平的・垂直的な分布構造. Laguna, 14: 9–16.
- 宮本 康・國井秀伸 (2006) 汽水湖中海における塩分変動に応じた水質と沿岸藻場の変化. 応用生態工学, 9: 179–189.
- 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. and 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.
- R Core Team (2016) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Raffaelli, D. G. and Hawkins S. (1996) Intertidal Ecology. Chapman & Hall, London, 356p.
- Raffaelli, D. G. and Raven, J. A. and Poole, L.J. (1998) Ecological impact of green macroalgal blooms. Oceanography and Marine Biology, An Annual Review, 36: 97–125.
- 篠原隆佑・山口啓子・瀬戸浩二・倉田健悟 (2016) 干拓堤防の一部撤去が中海本庄水域の二枚貝の分布に与えた影響. 日本ベントス学会誌, 71: 1–10.
- Smetacek, V. and Zingone, A. (2013) Green and golden seaweed tides on the rise. Nature, 504: 84–88.
- 竹中理佐 (2018) 熊本県緑川河口干潟におけるホ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), 55p.
- 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: ホトギスガイの生態について. 日本ベントス学会誌, 71: 114–117.
- Yamada, K., Miyamoto, Y., Fujii, C., Yamaguchi, K. and Hamaguchi, M. (2014) 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・倉田健悟 (2018) 善か悪か?: 閉鎖系浅場海域で拡大するホトギスガイの生態系への影響と研究の動向. Laguna, 25: 55–63.
- 山口啓子・倉田健悟・園田 武・瀬戸浩二 (2013) 中海における二枚貝群集の特徴と干拓堤防建設により隔てられた汽水域の変化. 日本ベントス学会誌, 67: 82–95.
- 矢内栄二・早見友基・井元辰哉・五明美智男 (2006) 谷津干潟におけるアオサの異常繁茂と干潟環境への影響評価. 海岸工学論文集, 53: 1191–1196.

矢内栄二・石井健一・井元辰哉・五明美智男 (2007)
谷津干潟におけるアオサの繁茂特性に関する現地
調査 . 海洋開発論文集 , 23: 465–470.

Yokoyama, H., Inoue, M. and Abo K. (2004) Estimation
of the assimilative capacity of fish-farm environment
based on the current velocity measured by plaster ball.
Aquaculture, 240: 233–247.