

特 集

ホトトギスガイ：生態系への影響と研究の動向

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北岡 匠¹・山田勝雅²・逸見泰久^{2*}**Effect of mat-forming by the Asian mussel *Arcuatula senhousia*
on spatiotemporal variation of benthic macrofaunal community
structure at Kumagawa estuary tidal flat
in Yatsushiro Bay, Kyushu, Japan****Takumi Kitaoka¹, Katsumasa Yamada², Yasuhisa Henmi^{2*}**

Abstract: Asian mussel, *Arcuatula senhousia*, which forms dense mats of individuals on the bottom at shallow coastal area in an inner part of bay, affects on benthic community structure under the mussel mats. However, it has not been understood well how the pattern of benthic community structure changes under mussel mats. We evaluated the effect of mussel mat-forming on pattern of changing benthic community structure, based on quantitative monitoring in spring and autumn 2016 at 28 sites in Kumagawa estuary tidal flat, Kyushu, Japan. Mussel mats became large scale from spring to autumn. Benthic community structure changed significantly among occurrence scales of Asian mussel, i.e., among scale of mat-forming. Dissimilarity of benthic community structure between non-mat sites and large mat sites (>100 inds. 0.05 m⁻²) was 84.7%. Many species disappeared (i.e., local extinct) from spring to autumn, and species with higher tolerance against the reducing environment occurred in autumn. These results suggest that pattern of species turnover may occur in benthic community structure under large scale mussel mat-forming.

Key words: benthos, assembly rule, mat-forming, biological effect, reducing environment

¹ 熊本大学 大学院 自然科学教育部 井・Graduate School of Science and Technology, Kumamoto University, Kurokami 2-39-1, Chuo-ku, Kumamoto 860-8555, Japan.

² 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.

* Corresponding Author

受付日：2018年9月11日，受理日：2018年12月25日，WEB掲載日：2018年12月31日

はじめに

河口干潟は生物生息・生物多様性の保持をはじめ、水産資源の供給、有機物の蓄積・分解・無機化など、沿岸域を構成する生態系の中でも高度に機能的で、かつ沿岸域の物質循環等に重要な役割を担っている (Middelburg et al., 2000; Levin et al., 2001; Thrush et al., 2003; 逸見ほか, 2014). その役割を担う埋在・表在のベントス種の群集構造は、物理的・化学的・地理的要因など多様な環境要因が複合的に作用して決定されることが知られる (e.g., Yoshino et al., 2012; Yamada et al., 2014; Kanaya et al., 2015). 一方でこの数十年間、干潟周辺の護岸整備などによって、潮汐流の低下や砂州の形成パターンが変わることで干潟内の予期せぬ場所に泥や砂などの堆積が生じるなど、群集構造への影響の様相はさらに複雑化している (e.g., Raffaelli et al., 1998; Grall and Chauvaud, 2002; Quillien et al., 2015; 山田・倉田, 2018).

近年、この「予期せぬ堆積」には泥や砂など底質成分だけではなく、貝類や大型海藻などの生物的堆積が含まれる例が、世界的に、また、我が国においても有明海、中海、東京湾などの多くの地域で報告されている (Grall and Chauvaud, 2002; Dugan et al., 2003; McLachlan and Brown, 2006; Smetacek and Zingone, 2013; 竹中ほか, 2017; 山田・倉田, 2018). 特に二枚貝類(主にイガイ類)は、単に高密度に生息するだけではなく、足糸で個体間が繋がった「剥がれにくいマット」を底床上に形成することが知られる (Morton, 1974; Crooks, 1998; 堤ほか, 2000; 2013; 細澤ほか, 2015; 竹中, 2018; Takenaka et al., 2018). さらに、これらの二枚貝は絨毯のようなマットを形成し、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を作り出す (Crooks, 2001; 熊谷ほか, 2006; Sousa et al., 2009; Yamada et al., 2014; Miyamoto et al., 2017; 2019).

このようなマット形成生物による底質環境改変は、干潟生物の生物攪拌作用 (bioturbation; 菊地・向井, 1994) とは真逆のマイナス作用を有す強い生物的影響として位置づけられ、その影響の程度について、様々な事例報告がなされてきた (e.g., Kitano et al., 2003; Yamada et al., 2014). しかし、アサリ等の水産有用種へのマット形成の影響を定量評価した研究は比較的少ないもの (e.g., Yamada et al., 2014; Miyamoto et al., 2017; 2019), ベントス群集全体に与える影響については研究例が少なく、不明な点が多い。例えば、好気的な干潟環境にマットが形成され無酸素の還元的な

底質環境に転じると、群集構造が劇的に変化するが (e.g., 堤ほか, 2013), マット下の還元的環境に形成された群集構造が、元の好気的な群集構造を維持するような「生残に依存する群集構造」に変化するのか、嫌気的環境も好むベントス種が蝟集することで形成される「加入に依存する群集構造」が新たに形成されるかなどはよくわかっていない。

ホトトギスガイ (*Arcuatula senhousia*) は、軟体動物門二枚貝綱イガイ目イガイ科に属する二枚貝で、成体は殻長約 30 mm になり、千島・北海道～九州・朝鮮半島・台湾・中国に広く分布する (奥谷, 2000). 富栄養化した海域の底床に群生し、汚濁指標種として、あるいは水産対象貝類 [アサリ (*Ruditapes philippinarum*)・ハマグリ (*Meretrix lusoria*)・サルボウ (*Scapharca kagoshimensis*)] 等への有害生物として認識されている二枚貝である。ホトトギスガイは足糸を体外に分泌し、自身の体を覆う繭のような袋を作る (Asmus and Asmus, 1991; 伊藤・梶原, 1981). それに排泄物・擬糞由来の浮泥や堆積物の粒子などが絡みつくことで、泥状のマットを形成する (Morton, 1974; Crooks, 1996; 1998; 2001; 竹中ほか, 2017). マットの下には泥が溜まりやすく、嫌気化し、最終的には強い還元的環境に改変される (熊谷ほか, 2006; Yamada et al., 2014; Miyamoto et al., 2017; 2019; 竹中, 2018). このため、海底土壤中に生息する底生動物の多くは、摂餌・呼吸を十分行えなくなり、窒息・死亡する。九州の有明海や、本研究の対象域である八代海においても、季節的にホトトギスガイのマットが形成される (e.g., 竹中ほか, 2017; Takenaka et al., 2018). ただし、そのマットの空間的広がりや厚みは他海域に比べて規模が大きい。例えば、ホトトギスガイのマットの空間サイズは直径約数 cm ～数 10 cm と記録されることが多いが (e.g., 伊藤・梶原, 1981; 熊谷ほか, 2006; 竹中, 2018), 有明海では大きい場合には、数平方 m の空間的広がりを有する分厚いマットが形成されている (竹中ほか, 2017; 竹中, 2018; 山田ほか, 2018).

そこで本研究は、例年、広域に分厚いホトトギスガイ・マットが形成される八代海の球磨川河口干潟を対象に、春季と秋季に底生生物群集の定量調査を行い、ホトトギスガイのマット形成による底生動物の群集構造の変化を評価することを目的とした。特にホトトギスガイ・マット形成前の春季とマット形成後の秋季の群集構造の変化をホトトギスガイ・マットの規模(出現個体数で区画化)に分けて評価することで、マット形成が群集構造に与える影響パターンを抽出することを目指した。

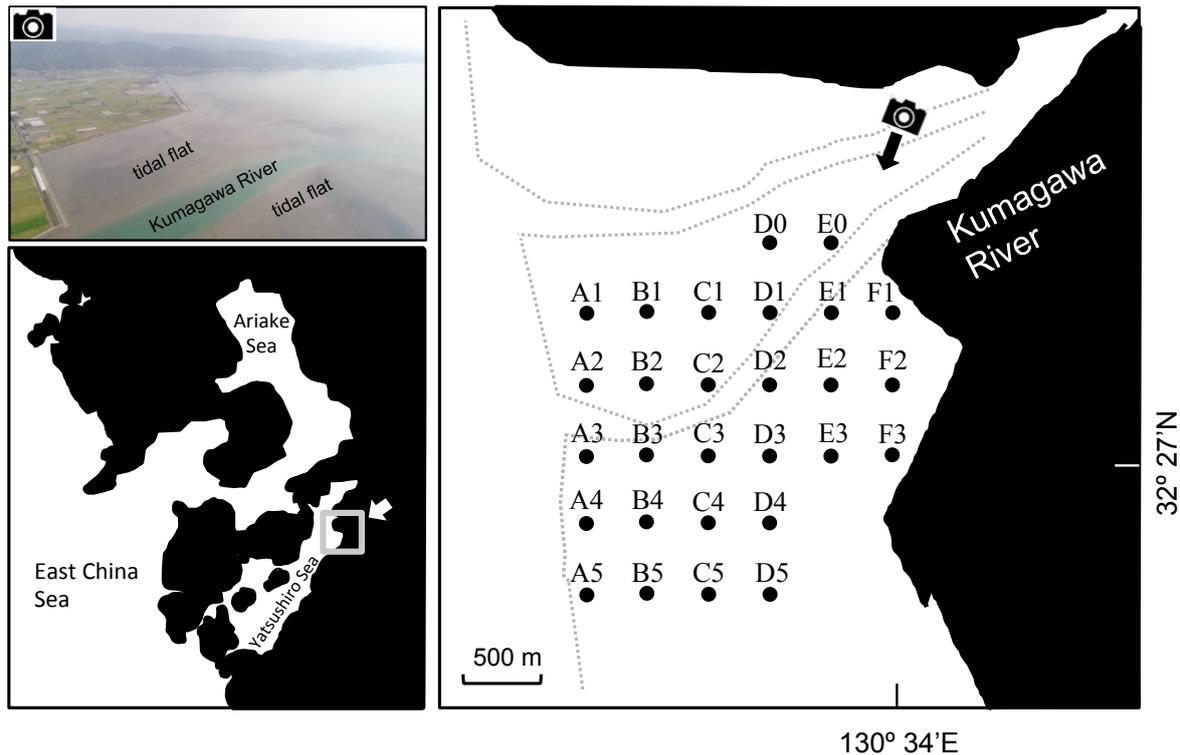


図1 球磨川河口干潟の調査地と採集地点 (A1-F3, n=28). 写真は大潮干潮時に上空 500 m から撮影した調査地の外観を表している (2018 年夏季撮影). 大潮干潮の潮目や滲筋の状態を確認することができる.

Fig. 1 Study area and 28 sampling sites (A1-F3) at Kumagawa estuary tidal flat, Kyushu, Japan. The photograph taken from 500 m above shows the appearance of sampling area (sites) at low tide in spring tide (summer, 2018), showing tidal front and water-route in the sampling area.

材料と方法

調査地

本研究は、熊本県八代市の球磨川河口 (左岸) の干潟域で行った (Fig. 1). 球磨川は流域面積 1,880 km², 流路延長 115 km の一級河川であり, 河口は八代海の東岸に面している (逸見, 2005; 高野, 2005). 球磨川の河口干潟は沖出し最大幅が約 2.0 km, 面積が 10 km² 以上に及ぶ.

調査は、球磨川河口干潟の群集構造を空間網羅的に把握するため、干潟中央部を中心とした東西・南北の 2.5 km 内に、400 m の間隔を置いた 28 定点を格子状に設置した (Fig. 1). 定点間の標高差は最大 1.6 m であり、調査期間中の潮汐の干満は最大 -18 cm ~ 419 cm であった.

試料採集および解析

ベントス群集の定量調査は、2016 年 4 ~ 5 月 (春季), および 8 ~ 9 月 (秋季) の大潮最干潮時に行った. 各

定点の 100 m² (10 m 四方) 内に 500 cm² (22.4 cm 四方) のコドラートをランダムに 3 カ所おき、砂泥を深さ約 15 cm まで採集した. 採取した砂泥は目合 1 mm の篩でふるった後、残渣物を 80% エタノールで固定して実験室に持ち帰った. その後、動物ベントスを選別し、実体顕微鏡下で同定、計数した. また、調査の際、各定点において、内径 4 cm のプラスチック・コアを用いて底砂泥を採集し、粒度組成、全硫化物濃度等の底質環境のモニタリングを行い、ホトトギスガイ・マット形成による底質の還元化を確認した (北岡, 2019).

出現した各種の個体数から、群集構造の類似度解析を行った. Bray-Curtis 類似度行列を計算し、非計量多次元尺度法 (nMDS) を用いて類似度の変化を图示した. また、定点間・季節間の群集構造の類似性に差異があるかどうかを検討するために類似度行列分析 (ANOSIM) を行った. ANOSIM により類似度行列間に有意差が認められた場合は、非類似度へ寄与する種群を検討するため、類似度百分率分析 (SIMPER) を行った. 解析には、PRIMER 7, および R 3.3.1 (R

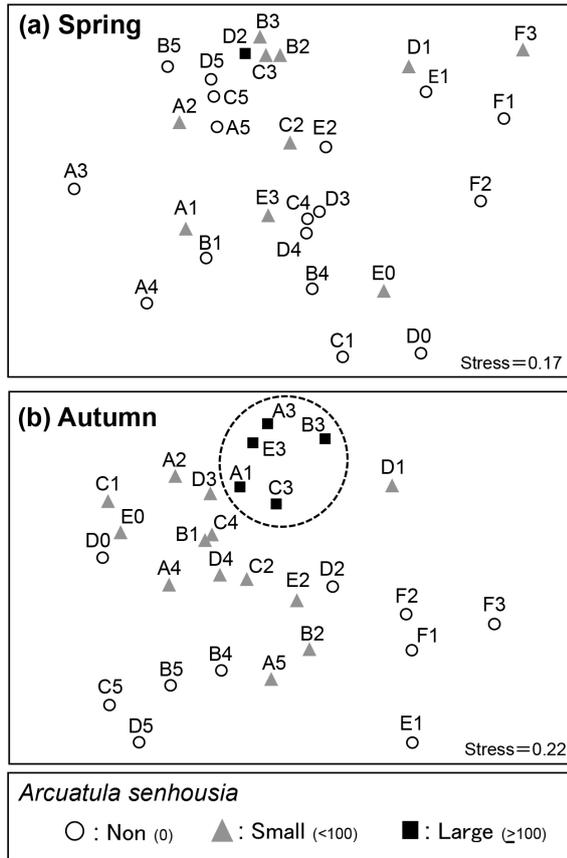


図2 球磨川河口干潟28定点(A1-F3)のホトギスガイを除いた動物ベントス群集の類似度(Bray-Curtis)のnMDS表示(a)春季,(b)秋季。記号は、ホトギスガイの密度レベルを示す。

Fig. 2 Non-metric multidimensional scaling (nMDS) plot of Bray-Curtis similarity of macrofaunal benthic community structure (except *Arcuatula senhousia*) in (a) spring and (b) autumn among occurrence level of *A. senhousia* of 28 sampling sites (A1-F3) in Kumagawa estuary tidal flat, Kyushu, Japan.

Core Team, 2016) を用いた。

また、群集構造の多様性の変化を定量評価するために、各定点の多様度と均等度(生息密度の偏り)を算出した。多様度は Simpson 指数(λ)と Shannon-Wiener 指数(H')を、それぞれ、 $\lambda = 1 / \sum p_i^2$ および、 $H' = -\sum (p_i \ln p_i)$ の式に基づいて算出した。ここで、 p_i は i 番目の種(分類群)の相対個体数を表している。また、均等度(J)は、Shannon-Wiener 指数(H')を基にした、 $J = H' / \ln S$ の式に基づいて算出した。ここで、 S は種数(分類群数)を表している。

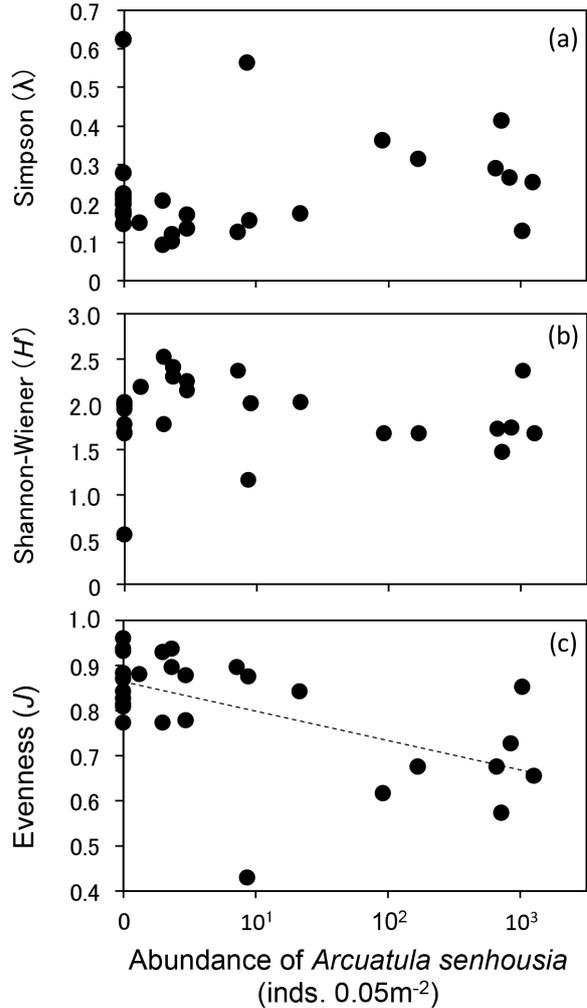


図3 球磨川河口干潟の秋季の28定点(A1-F3)のホトギスガイの密度と、ホトギスガイを除く動物ベントス群集の(a) Simpson 多様度指数(λ), (b) Shannon-Wiener 多様度指数(H') および (c) 均等度(J)の相関関係。点線は有意な線形相関を表す。

Fig. 3 Correlation between abundance of *Arcuatula senhousia* and (a) Simpson (λ), (b) Shannon-Wiener (H') and (c) evenness (J) of macrofaunal benthic community except *A. senhousia* in autumn at 28 sampling sites (A1-F3) of Kumagawa estuary tidal flat, Kyushu, Japan. Dash line indicates significant linear correlation between these relations.

結果

春季・秋季の定量調査で、5動物門に属する51分類群、20,856個体が採集された(Table 1)。軟体動物ではホトギスガイが優占しており、個体数で動物ベントス全体の71.7%を占めた。ホトギスガイは、春

表 2 球磨川河口干潟の 28 定点 (A1-F3) の秋季のホトトギスガイの出現レベル (Non : 出現なし, Small : <100 inds. 0.05 m², Large: >100 inds. 0.05 m²) 間の (ホトトギスガイを除く) 動物ベントス群集の非類似度に寄与していた種の寄与率 (%)

Table 2 Contributions (%) of each species to mean dissimilarity of macrofaunal benthic community structure (except *Arcuatula senhousia*) in autumn among all pairs of occurrence scale of *A. senhousia* (Non: absence, Small: <100 inds. 0.05 m², and Large: >100 inds. 0.05 m²) at 28 sampling sites (A1-F3) of Kumagawa estuary tidal flat, Kyushu, Japan.

Groups Non versus Small			Groups Non versus Large			Groups Small versus Large		
Average dissimilarity = 77.84			Average dissimilarity = 84.68			Average dissimilarity = 74.68		
Species	Contrib. %	Cum.%	Species	Contrib. %	Cum.%	Species	Contrib. %	Cum.%
<i>Solen strictus</i>	11.84	11.84	<i>Ceratonereis erythraeensis</i>	21.67	21.67	<i>Ceratonereis erythraeensis</i>	17.07	17.07
Capitellidae	6.66	18.50	<i>Nectoneanthes uchiwa</i>	9.40	31.07	<i>Solen strictus</i>	8.93	25.99
Other Polychaeta	6.57	25.06	<i>Nassarius festivus</i>	8.21	39.28	<i>Nectoneanthes uchiwa</i>	7.98	33.97
<i>Mactra veneriformis</i>	6.37	31.43	<i>Lingula anatina</i>	6.94	46.22	<i>Nassarius festivus</i>	6.91	40.89
<i>Lingula anatina</i>	6.10	37.54	Capitellidae	5.38	51.60	<i>Lingula anatina</i>	5.93	46.82
Amphipoda	5.94	43.47	<i>Mactra veneriformis</i>	4.37	55.97	Capitellidae	5.62	52.43
<i>Ceratonereis erythraeensis</i>	5.43	48.90	Other Polychaeta	4.36	60.34	Other Polychaeta	4.95	57.38
Glyceridae	5.34	54.24	Amphipoda	4.32	64.66	Amphipoda	4.73	62.11
<i>Stenothyra edogawensis</i>	4.47	58.70	Nemertea	3.88	68.54	<i>Mactra veneriformis</i>	4.61	66.72
Cirratulidae	4.42	63.13	Glyceridae	3.47	72.01	Glyceridae	4.15	70.87
Sabellidae	4.22	67.35						
Nemertea	4.10	71.45						

季には小規模であったが、秋季にはマットを形成するほどの規模で出現した。その他の分類群では、甲殻類ではヨコエビ目 (Amphipoda) が、多毛類ではケヤリムシ科 (Sabellidae) が優占した。また、他の分類群では、腕足類のミドリシャミセンガイ (*Lingula anatina*) が頻度高く出現した。

春季はアサリ、アナジャコ (*Upogebia major*)、ケヤリムシ科、ウミサゴムシ (*Lagis bocki*) などが優占的だったが、これらの種は秋季には激減した。また、多くの種が春季から秋季にかけて個体数を減少させたが、マテガイ (*Solen strictus*) のように、個体数が増加した種もみられた。秋季にはコケゴカイ (*Ceratonereis erythraeensis*)、ウチワゴカイ (*Nectoneanthes uchiwa*)、アラムシロガイ (*Nassarius festivus*) も多かった。

春季のホトトギスガイの平均密度である 100 inds. 0.05 m² を基準として (春季平均密度: 102 ± 412 SD), 「大規模マット (Large)」、 「小規模マット (Small): 100 個体未満」、 「マットなし (Non)」 に区分し、各区間の群集構造 (ホトトギスガイを除く) を評価した結果、季節毎 (春季と秋季) に異なるパターンを示した (Fig. 2)。ホトトギスガイが小規模に発生した春季では、ホトトギスガイの有無に対応した群集構造の変化が見られなかったのに対し (ANOSIM; Global $R = 0.098$, $P = 0.956$)、秋季はホトトギスガイ・マットの規模に応じて有意に異なる群集構造を示した (ANOSIM; Global $R = 0.176$, $P = 0.001$)。秋季の非類似度の平均は、「Large」

と「Non」の間で最も高く (84.7%)、その違いには、コケゴカイ、ウチワゴカイ、アラムシロガイなど、雑食・腐肉食性の種の出現が貢献していた (Table 2)。また、「Small」と「Non」の間では、マテガイ、イトゴカイ科 (Capitellidae) などが種組成の違いに貢献していた (Table 2)。

秋季のホトトギスガイ・マットの形成による、群集の多様性への影響を検討するために、各定点に出現したホトトギスガイの個体数と、ホトトギスガイ以外の群集構造の 2 つの多様度指数 (λ および H') と均等度 (J) の関係性を評価した。その結果、2 つの多様度指数とホトトギスガイの個体数間に明確な関係性が得られなかった一方で (Fig. 3)、均等度では有意な負の相関が検出された ($r = 0.581$, $P < 0.001$)。

考 察

本研究は、八代海の球磨川河口干潟の 28 定点において、ホトトギスガイが小規模に発生した春季と、大規模に発生しマットを形成した秋季において、ベントス群集の群集構造の変化を評価し、特にホトトギスガイのマット形成が群集構造に与える影響の抽出を試みたものである。ホトトギスガイが小規模に発生した春季では、ベントスの群集構造に対する影響が検出されなかった一方で、大規模に発生しマットを形成した秋季では、ホトトギスガイの個体数に対応した区分

によって、ベントスの群集構造が有意に異なることが明らかになった (Fig. 2). このことは、秋季にかけての大量のホトトギスガイの加入・着底とマット形成が、マット下のベントス群集の集合規則に影響を与えていることを示唆している. 沿岸浅場において海底のホトトギスガイ等のマット形成がベントスの群集構造に影響を与えることは、本研究のようなモニタリング調査 (e.g., 堤ほか, 2013; Yamada et al., 2014; Kanaya et al., 2015; 細澤ほか, 2015) だけでなく、ホトトギスガイ等のマット形成を操作した操作実験による実証的研究でも示唆されている (e.g., Quillien et al., 2015; Miyamoto et al., 2017).

秋季のホトトギスガイの「Non」と「Large」の群集構造の非類似度は 84.7% で、組み合わせ中で最も高い値を示した (Table 2). また、区画間の群集構造の異質性に貢献していたのは、コケゴカイ、ウチワゴカイ、アラムシロガイなど、雑食・腐肉食性の種であった. 特に、ウチワゴカイは、春季には平均 0.01 inds. 0.05 m² 以下とほとんど出現しなかったのに対し、秋季になると平均 11.31 inds. 0.05 m² と急激に個体数を増加させた (Table 1). このような出現パターンは他にも、ウミゴマツボ (*Stenothyra edogawensis*) やギボシイソメ科 (*Lumbrineridae*) などでも見られたが、これらはともに軟泥底の潮下帯を好む雑食・腐肉食性の種であった (逸見, 2005; 多々良, 2015; Kanaya et al., 2015). これらの種は秋季のホトトギスガイのマット形成による環境改変 (還元化と泥化) によって、好適な生息環境に転じたため、移入もしくは加入することができたと考えられる. 一方で、アサリ、アナジャコ、ケヤリムシ科、ウミイサゴムシなどは、春季に比較的高い個体群サイズを維持していたが、ホトトギスガイのマットが形成された秋季に衰退もしくは消滅するパターンを示した. これらの種は一般的に好気的な砂泥場での出現が多いことから、ホトトギスガイのマット形成による還元化と泥化によって駆逐もしくは水平・垂直移動した可能性が高い.

以上のような春季から秋季にかけての種個体群の出現パターンや種個体群の衰退・消滅は、定常の季節変動によるものと考えするには増減が著しいことから、春季から秋季にかけてのホトトギスガイのマット形成による環境改変に対応して形成された群集構造であることが推察される. また、その群集構造の変化には、好気性の種から嫌気性の種に置き替わるパターン (turnover) が多く見られた. すなわち、ホトトギスガイのマット形成による環境改変 (還元化と泥化) により、その下の群集構造は、「種の生残 (耐性) に

依存する群集構造」というよりも、嫌気的環境にも生息できる種群が蝟集することで形成される「種の侵入 (加入) に依存する群集構造」に変化したと考えられる. このようなマット形成によって種群が一掃されるような群集構造の変化は、有明海の緑川河口干潟でも報告されている (e.g., 堤ほか, 2000; 2013; 竹中ほか, 2018).

春季から秋季にかけてホトトギスガイのマット形成の影響によって、マット下に生息する多くの種が衰退・消滅していたのとは逆に、マテガイのように好気的な砂場が好適生息場であるにもかかわらず、秋季にかけて個体群を増加させた種も出現した (Table 1). 実際にマテガイは、「Non」と「Small」の間での群集構造の非類似度 (77.8%) に最も貢献しており (Table 2), 秋季にかけて種個体群が他種に比べて著しく増加したことが窺える. これは本種の好適ハビタットがホトトギスガイのそれと根本的に異なることが作用しているのかもしれない. 例えば、一面のホトトギスガイのマット形成の中で、何らかの要因でマット形成ができないわずかな砂場空間 (パッチ) をマテガイが生息場としており、その狭い場所に加入・生残したことで個体群を増加させた可能性がある. 実際に、本調査においてもホトトギスガイのマット間のわずかな隙間の砂場を観察したところ、好気性の種が高い個体数で見られている (北岡・逸見, 私信). このようなホトトギスガイのマットの隙間のわずかな生息空間を利用した個体群サイズの維持は、中海の本庄工区に生息するアサリにおいても示唆されている (Yamada et al., 2014). 近年、東京湾や九州海域において二枚貝類の個体群 (資源量) の減少が著しい中、同所的に生息するマテガイ類は継続して漁獲されている (e.g., Takeuchi et al., 2017). その個体群の維持機構には、本研究のマテガイのようなホトトギスガイのマット形成のわずかな隙間での生息空間の棲み分け (マテガイのパッチダイナミクスの空間分布) が貢献しているのかもしれない.

本研究は、球磨川河口干潟において、春季から秋季にホトトギスガイのマットが形成されることによって、春季にアサリ、ケヤリムシ、アナジャコなどが優占的であった群集構造が、秋季にコケゴカイやアラムシロガイに置き換わる「優占種の入替わり」が生じていることを明らかにした. 一方で、優占種以外の亜優占種や希少種に注目すると、例えば、キセワタガイ (*Philine argentata*), ハマグリ, ミズヒキゴカイ科 (*Cirratulidae*) などは、小さい個体群サイズながら、春季から秋季にかけて個体群を維持していた (Table 1). ホトトギスガイのマット形成にもかかわらず、個体群

サイズを維持するメカニズムとしては、貧酸素や硫化水素の発生に対する高い耐性 (e.g., 中村ほか, 1997; Yamada et al., 2016), マットの隙間のわずかな生息空間を利用した個体群の維持 (Yamada et al., 2014), ホトトギスガイやその足糸を基質とした蛸集生物 (例えば, 端脚類) の棲み込み (Crooks, 1998; 2001) などが, これまでの研究で示唆されている. 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, 小さい個体群サイズながら種個体群を存続させているその生存戦略やメカニズムは, 沿岸浅場 (特に干潟生態系) の生物多様性の維持機構に寄与する主要なプロセスのひとつであると考えられる. しかし, そのメカニズムは種間や遺伝的交流のない地域個体群間によっても異なると考えられ, さらなる研究事例の積み重ねが必要である.

Crooks (1998; 2001) は, ホトトギスガイのマット形成が, マット下の群集動態に関して必ずしもマイナスの効果だけを与えるものではなく, むしろ生物多様性を促進する効果が見込まれる場合もあることを示唆した. また, 川瀬 (2007) は, ホトトギスガイのマット形成は, アサリやシオフキといった濾過食二枚貝の個体数を減少させる一方で, 甲殻類, 巻貝類, 多毛類などについては, マットが生息場基質となって個体数が増加する場合もあることを示唆した. 一方, 本研究は, ホトトギスガイの増加とマット形成によって, マット下の種が貧酸素や泥場を好む巻貝類や多毛類に置き換わる傾向を示した. すなわち, マット形成には優占種の入れ替わりを生じさせ (加入に依存する群集構造), 結果的に多種共存を難しくさせる不安定な群集構造を促進するマイナス効果を有することを示唆した. 実際に, 各定点に出現した秋季のホトトギスガイの個体数と, ホトトギスガイ以外の群集構造に対する2つの多様性指数 (λ および H') と均等度 (J) の関係性を評価した結果, 均等度との関係に負の相関が検出された (Fig. 3). Simpson 多様性指数 (λ) は優占種の個体数が, Shannon-Wiener 多様性指数 (H') は希少種の個体数が, 各指数の変動に強く影響する. ホトトギスガイのマット形成により, 優占種の置き換わり, また多くの種の個体群の消滅・衰退が起こるため, これらの多様性指数で明確な関係性が得られなかったと考えられる. 一方で, 均等度に有意な負の相関が得られたことは, ホトトギスガイのマットの「面積」・「厚み」の増加が, マット下の群集を構成する各種の密度の均質性に影響を与え, 特定の種に偏ったことを示唆している.

ホトトギスガイのマット形成は, 主に富栄養化した閉鎖性海域 (有明海, 中海, 東京湾など) に生じる.

近年, 同所的に大型海藻が大量発生しマット化する事例が次々と報告されている (e.g., Cloern, 2001; Grall and Chauvaud, 2002; Ye et al., 2011; Miyamoto et al., 2017; 2019). 一方で, 球磨川河口干潟では, 大型海藻の堆積はあまり観察されないが, 陸からの流入による植物片の堆積が頻度高く見られる (逸見, 2017). 干潟に流入する陸上植物の破片はホトトギスガイにとっては足糸を絡ませる絶好の足場 (基質) となっている可能性が高く, ホトトギスガイのマット形成とその後の拡大を促進しているのかもしれない (北岡, 2019). 優占種を置き換えてしまうようなイベントとして, ホトトギスガイのマット形成を捉え, マット形成がどのような空間スケールで, どのようなプロセスを経て形成されるのかを理解することが, 富栄養化した河口干潟の生態系管理を目指す上で重要な課題となると考えられる (山田ほか, 2018; 山田・倉田, 2018).

謝 辞

本研究は, 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」の一環として行われました. また, 一部は JSPS 科研費 (15K18731, 16K07235, 16K07859, 18K11625) の助成を受けました. 本研究を行うにあたり, 多毛類の同定に協力いただいた鹿児島大学の佐藤正典教授に心より感謝申し上げます. また, 野外調査に協力いただいた熊本大学の島崎英行技官, 逸見高志氏, 岡本浩太郎氏, 笠原悠正氏, 佐久川尚人氏, 清田一哉氏, 佐藤恵士郎氏, 瀬戸英智氏, 塩田綾子氏, 鳥井元翔多氏, 中杉富大氏, 吉田かれん氏, 標本選別・分析に協力いただいた熊本大学の前中昭代氏, 塩平圭子氏, 石淵美里氏, 大塚和華子氏に感謝いたします.

引 用 文 献

- Asmus, R. M. and Asmus, H. (1991) Mussel beds: limiting or promoting phytoplankton. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 148: 215–232.
- Cloern, J. E. (2001) Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Marine Ecology Progress Series*, 210: 223–253.
- 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.
- 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.
- Grall, J. and Chauvaud, L. (2002) Marine eutrophication and benthos: the need for new approaches and concepts. *Global Change Biology*, 8: 813–830.
- 逸見泰久 (2005) 八代海の干潟と生物. 月刊海洋, 37: 53–58.
- 逸見泰久 (2017) 有明海・八代海の生物多様性とその問題点 - 干潟・塩性湿地の底生生物を中心に -. 水環境学会誌, 40: 163–166.
- 逸見泰久・伊谷 行・岩崎敬二・西川輝昭・佐藤正典・佐藤慎一・多留聖典・藤田喜久・福田 宏・久保弘文・木村妙子・木村昭一・前之園唯史・松原 史・長井 隆・成瀬 貫・西柴二郎・大澤正幸・鈴木孝男・和田恵次・渡部哲也・山西良平・山下博由・柳 研介 (2014) 日本の干潟における絶滅の危機にある動物ベントスの現状と課題. 日本ベントス学会誌, 69: 1–17.
- 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 (1981) 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. 附着生物研究, 3: 43–46.
- Kanaya, G., Nakamura, Y., Koizumi, T. and Yamada, K. (2015) Seasonal changes in infaunal community structure in a hypertrophic brackish canal: effects of hypoxia, sulfide, and predator-prey interaction. *Marine Environmental Research*, 108: 14–23.
- 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.
- Kitano, M. Kurata, K., Kozuki, Y., Murakami, H., Yamazaki, Y., Yoshida, H. and Sasayama, H. (2003) Effects of deposit feeder *Stichopus japonicus* on algal bloom and organic matter contents of bottom sediments of the enclosed sea. *Marine Pollution Bulletin*, 47: 118–125.
- 北岡 匠 (2019) 河川から流入した植物片が底生動物相と底質環境に与える影響. 修士論文 (熊本大学). 41p.
- 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.
- 川瀬基弘 (2006) 藤前干潟の軟体動物. 瀬木学園紀要, 1: 141–148.
- Levin, L. A., Boesch, D. F., Covich, A., Dahm, C., Erséus, C., Ewel, K. C., Kneib, R. T., Moldenke, A., Palmer, M. A., Snelgrove, P., Strayer, D. and Weslawski, J. M. (2001) The function of marine critical transition zones and the importance of sediment biodiversity. *Ecosystems*, 4: 430–451.
- McLachlan, A. and Brown, A. C. (2006) *The Ecology of Sandy Shores*. Academic Press, Burlington, Massachusetts, 373p.
- Middelburg, J. J., Barranguet, C., Boschker, H. T. S., Herman, P.M. J., Moens, T. and Heip, C. H. R. (2000) The fate of intertidal microphytobenthos carbon: an in situ ¹³C-labelling study. *Limnology and Oceanography*, 45: 1224–1234.
- 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.
- 中村幹雄・品川 明・戸田顕史・中尾 繁 (1997) 宍道湖および中海産二枚貝4種の環境耐性. 水産増殖, 45: 179–185.
- 奥谷喬司 (編著) (2000) 日本近海産貝類図鑑. 東海大学出版会, 東京, 1174p.
- Quillien, N., Nordstrom, M., Gauthier, O., Bonsdorff, E.,

- Paulet, Y.-M. and Grall, J. (2015) Effects of macroalgal accumulations on the variability in zoobenthos of highenergy macrotidal sandy beaches. *Marine Ecology Progress Series*, 522: 97–114.
- Raffaelli, D. G., Raven, J. A. and Poole, L. J. (1998) Ecological impact of green macroalgal blooms. *Oceanography and Marine Biology, An Annual Review*, 36: 97–125.
- R Core Team (2016) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Smetacek, V. and Zingone, A. (2013) Green and golden seaweed tides on the rise. *Nature*, 504: 84–88.
- Sousa, R., Gutierrez, J. L. and Aldridge, D. C. (2009) Non-indigenous invasive bivalves as ecosystemengineers. *Biological Invasions*, 11: 2367–2385.
- 高野茂樹 (2005) 八代海 (不知火海) に集う鳥たち. *月刊海洋*, 37: 59–64.
- Takenaka, R., Komorita, T. and 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 (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), 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：ホトトギスガイの生態について. *日本ベントス学会誌*, 71: 114–117.
- Takeuchi, S., Ishii, Y., Yoshikoshi, K., Takamasu, T., Nagae, S. and Tamaki, A. (2017) Reproductive cycle of the razor clam *Solen gordonis* in Sasebo Bay, Kyushu, Japan. *Journal of Shellfish Research*, 36: 577–584.
- Thrush, S. F., Hewitt, J. E., Norkko, A., Nicholls, P. E., Funnell, G. A. and Ellis, J. I. (2003) Habitat change in estuaries: predicting borad-scale responses of intertidal macrofauna to sediment mud content. *Marine Ecology Progress Series*, 263: 101–112.
- 多々良有紀 (2015) 東京湾奥部におけるエドガワミズゴマツボの生活史特性. *Venus*, 73: 71–74.
- 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.
- 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.
- 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トギスガイの生態系への影響と研究の動向. *Laguna*, 25: 55–63.
- 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・宮本 康・畠山恵介 (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.
- Yamada, K., Miyamoto Y., Nakano, T. and Okamura, K. (2016) Inter- and intraspecific variation in anoxic survival among three bivalve species in intertidal and subtidal areas along the coast of Japan. *Plankton and Benthos Research*, 11: 49–56.
- Ye, N., Zhang, X., Mao, Y., Liang, C., Xu, D., Zou, J., Zhuang, Z. and Wang, Q. (2011) “Green tides” are overwhelming the coastline of our blue planet: taking the world's largest example. *Ecological Research*, 26: 477–485.
- Yoshino, K., Tsugeki, N. K., Amano, Y., Hayami, Y., Hamaoka, H. and Omori, K. (2012) Intertidal bare mudflats subsidize subtidal production through outwelling of benthic microalgae. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 109: 138–143.