

島根県大橋川におけるホトトギスガイ
Arcuatula senhousia (Benson, 1842)の
時空間分布と個体群動態に関する研究

Spatiotemporal distribution and population dynamics
in *Arcuatula senhousia* (Benson, 1842) in Ohashi River,
Shimane Prefecture, Japan

細澤 豪志
Takeshi HOSOZAWA

2020

目次

第1章 序論.....	1
1-1 研究の背景.....	1
1-2 既往研究	2
1-2.1 日本国内におけるホトトギスガイに関する既往研究.....	2
1-2.2 ホトトギスガイの移入先での既往研究.....	3
1-2.3 ホトトギスガイの生息条件に関する既往研究	5
1-2.4 ホトトギスガイのマット状集団に関する既往研究.....	6
1-3 本研究の目的.....	7
第2章 大橋川下流部におけるホトトギスガイマット状集団の動態	11
2-1 はじめに	11
2-2 調査地概要.....	13
2-3 調査方法	14
2-3.1 ベルトトランセクト調査	14
2-3.2 試料採取調査.....	14
2-3.3 統計解析.....	15
2-3.4 水質情報の整理.....	15
2-4 調査結果	16
2-4.1 ベルトトランセクト調査	16
2-4.2 個体密度及び重量密度の季節変化.....	17
2-4.3 殻長組成の季節変化	17
2-4.4 水質環境.....	18
2-5 考察	19
2-5.1 マット状集団の分布拡大期とその要因	19
2-5.2 マット状集団の分布縮小期とその要因	20
2-5.3 個体群の回復と維持	22
第3章 ホトトギスガイの個体群動態と現存量の推定.....	25

3-1	はじめに	25
3-2	調査方法	26
3-2.1	現存量の推定	26
3-3	結果	27
3-3.1	現存量の季節変化	27
3-4	考察	27
第4章	主要な生息環境の解析	29
4-1	はじめに	29
4-2	調査方法	31
4-2.1	調査地	31
4-2.2	観察方法	31
4-2.3	水質情報	31
4-2.4	データ解析	32
4-3	結果	33
4-3.1	ホトトギスガイの被度と環境要素の関係	33
4-3.2	ホトトギスガイの時空間分布	33
4-3.3	ホトトギスガイの鉛直分布	34
4-3.4	高被度のマット状集団が出現する環境条件	35
4-4	考察	36
第5章	総合考察（大橋川におけるホトトギスガイの個体群動態）	41
5-1	中海～大橋川におけるホトトギスガイのメタ個体群維持機構	42
5-2	水産有用種への悪影響を緩和するための対策の提案	44
5-3	物質循環系に及ぼす影響	47
謝辞	50	
引用文献	51	
図表	61	

第1章 序論

1-1 研究の背景

ホトトギスガイ *Arcuatula senhousia* (Benson, 1842) は、イガイ科 (Mytilidae) に属する二枚貝で、最大殻長は 30 mm 程度、内湾や内海の潮間帯から水深 20 m までの主として泥底やアマモ場に生息し、突発的な大増殖が起ることが報告されている (菅原ら 1961; 山城・加藤 1961; 内田 1965; Morton 1974; 千葉 1977; Slack-Smith & Brearley 1987). 原産地はアジア (中国からシンガポール, 韓国, 日本, 千島列島) で、タイプ産地は中国の Chusan である (吉田 1937; Morton 1974; 千葉 1977). また、ホトトギスガイは移入種として原産地以外の地域へ移入し、オセアニア, 北アメリカ, 北大西洋, 地中海など熱帯から寒帯までの幅広い範囲で分布が確認されている (Willan 1985, 1987, Hoenselaar & Hoenselaar 1989; Charles 2007; Crooks 1996; Lazzari & Rinaldi 1994; Mistri 2002, 2003, Mastrototaro et al. 2004; Mistri et al. 2004; Munari 2008a; Despalatović et al 2013; Lourenço et al. 2018).

ホトトギスガイの生態的特徴に大発生しマット状集団 (マット状集団の定義については 1.2.4 を参照) を形成することが挙げられ、底質を悪化させたり、生息場所を同じくする他の二枚貝類へ悪影響を及ぼしたりすることが報告されている (吉田 1937; 滝 1952; 倉田・飯村 1954; 菅原ら 1961; 山城・加藤 1961; 内田 1965; 千葉 1977; 伊藤・梶原 1981 a; 三浦ら 2002). このような生態系への悪影響は、国内だけの問題ではなく移入先においても同様に (Willan 1985; Crooks 2001; Kushner & Hovel 2006), ホトトギスガイの分布予測や早期発見は、生態系への様々なリスクを低減するための重要な課題となっている (例えば, Inglis et al. 2006; Australian Government 2008). 一方、ホトトギスガイはアサリやシジミと同様に濾過摂食を行う二枚貝で、物質循環系の中で重要な役割を果たしている (例えば, 山室 1997; 山室ら 2003; 佐々木 2001). このように、ホトトギスガイは、生態系への影響が大きい種であるため、既往研究も多く、様々な生態情報

が得られている。既往研究では、主として船上からの採泥器による定量採取により生息分布等の調査が行われているが、本種は、短命で突発的に大発生する生態的特徴から、時空間分布がパッチ状となる性質があり (Crooks 1998; Inglis et al. 2006), 生息情報, 生息環境情報 (水質条件) とともにスナップショット的なデータが多い。また, 分布予測モデルがつくられるも精度が低く (Inglis et al. 2006), 分布予測や大発生を予測するような手法は確立されていない。前述のように生態系への影響が大きい種であることから, 本種の分布予測は重要な課題であり, その手法を確立するためには, 時空間的にパッチ状に分布する本種の特性に応じた調査研究を行う必要がある。本研究では, この点に着目して調査を行った。

1-2 既往研究

1-2.1 日本国内におけるホトトギスガイに関する既往研究

日本国内におけるホトトギスガイに関する既往研究をみると, 古くは, 水産有用種への悪影響に関する研究例が多い。ホトトギスガイがマット状集団を形成することで, マット状集団の下層と現地盤の間にはホトトギスガイの排泄物や偽糞が原因と考えられる浮泥が蓄積することが知られており (Morton 1974; Creese et al. 1997; 瀬戸 2008), このことに起因して, アサリ *Ruditapes philippinarum*, サルボウガイ *Anadara kagoshimensis*, シオフキガイ *Mactra quadrangularis*, ハマグリ *Meretrix lusoria*, ヤマトシジミ *Corbicula japonica* など生息場所を同じくする他の二枚貝類のへい死, 稚貝の着底阻害, 底質の嫌気化などの悪影響が報告されている (吉田 1937; 滝 1952; 倉田・飯村 1954; 菅原ら 1961; 山城・加藤 1961; 内田 1965; 千葉 1977; 伊藤・梶原 1981a; 三浦ら 2002)。1990年代以降になると, 河口域の生態系への影響が強い種であることから, 個体群動態についての研究が, 各地の干潟, 感潮域, 汽水域, 内湾などで盛んに行われている。干潟や感潮域における研究では, 有明海の干潟における底生個体群の密度と浮遊幼生密度の関係 (Ishii et

al. 2001), 木曾三川の感潮域における浮遊幼生の着底場所と着底時季の関係 (南部ら 2006), 三重県の安濃川と志登茂川の河口干潟における底生個体群の時空間密度分布とコホート形成の関係 (Kimura & Sekiguchi 1993), 浜名湖の潮間帯における浮遊幼生と着底稚貝, 底生個体群の研究 (Kimura & Sekiguchi 2012) などの浮遊幼生が底生個体群へ加入するまでの一連の過程を捉えたものが多く, これらの既往研究では, 最盛期は異なるものの 5 月から 11 月頃が稚貝の加入期であることが報告されている. また, 河原ら (1970) は, 本種の浮遊幼生期は約 25 日と推定している. 産卵期については, 既往研究では春から晩秋であると推定する報告が多く, 寿命は 1 年程度とする報告が多い (例えば, 内田 1965; 伊藤・梶原 1981 a; 三浦ら 2002). しかし, Kimura & Sekiguchi (2012) はコホート解析により, 本種のコホートが長いもので約 2 年にわたり維持されることを報告している. その一方で, 台風の大雨による大量死 (Kimura & Sekiguchi 1993) や, 冬季のカモの捕食による個体群の減耗 (Yamamuro et al. 2000) など外的要因により個体群が大きく変動することが報告されている. このため, ホトトギスガイは様々な外的要因により本来の寿命より短いライフサイクルとなったとしても, それにうまく対応しながら個体群を維持していると考えられる. したがって, 個体群は着底場所やその場所の環境 (水質, 底質など) の条件に応じた動態を示すと考えられ, 本種の個体群動態の特徴を理解する重要なステップとして, 本種の生息状況 (マット状集団の形成や大量死等の減耗) と生息場の条件 (水質, 地形, 水深など) との関係性を明確化する必要があるといえる.

1-2.2 ホトトギスガイの移入先での既往研究

ホトトギスガイの原産地以外への移入の歴史をたどると, Kincaid (1947) による, 1924 年に北アメリカ太平洋岸に位置するワシントン州の Samish 湾における, マガキ *Crassostrea gigas* のカキ礁内からの確認報告が最も古い. その後, 北

アメリカの太平洋岸では 1940 年代にはカリフォルニア中部に、1990 年代後半までに南カリフォルニアまでの範囲に分布を拡大している (Macdonald 1969; Carlton 1992; Crooks 1996). ヨーロッパ方面では、スエズ運河を経て東地中海 (イスラエルとエジプト) へ侵入し (Barash and Danin 1971, 1972), それ以降、南フランス、イタリアなど地中海各地へ分布が拡大している (Hoenselaar & Hoenselaar 1989; Lazzari & Rinaldi 1994; Mistri 2002, 2003; Mastrototaro et al. 2004; Mistri et al. 2004; Munari 2008a; Despalatović 2013). ヨーロッパでは、フランスの大西洋岸においても分布が確認されており、地中海を通じて大西洋へ分布が拡大したと考えられている (Charles 2007). また、ニュージーランド、オーストラリアにおいても 1970 年代後半には移入が確認され (Willan 1985, 1987), 現在では、オーストラリア各地で分布が確認されている (Atlas of Living Australia 2017). このようなホトトギスガイの分布拡大は、船舶のバラスト水によって浮遊幼生が運搬されたことが原因と考えられている (Willan 1985, 1987; Crooks 1996). 国際海事機関 (IMO: International Maritime Organization) では、2004 年 2 月に「船舶バラスト水および沈殿物の管理および規制のための条約」いわゆる「バラスト水管理条約」が採択された. 同条約は 2017 年 9 月に発効となったが、ホトトギスガイは、2018 年には西アフリカでも分布が確認されており (Lourenço et al. 2018), その分布拡大は続いていると考えられる.

移入先においても、ホトトギスガイの営巣とマット状集団の形成が埋在性の二枚貝類の生息に影響を及ぼし、地域の動物相に劇的な影響をもたらすことが報告されている (Willan 1985; Crooks 2001; Kushner & Hovel 2006). また、Munari (2008b) はホトトギスガイのマット状集団の形成により底生生物群集の種組成が豊富になることを報告するとともに、在来の生態系を変化させるという意味では悪影響を及ぼしていると報告している. オーストラリア政府は、オーストラリアの水産養殖業では被害報告はなく、ホトトギスガイによる影響は現在のところ軽微であるとしながらもホトトギスガイを侵略的外来生物として扱い、バラスト

水のモニタリング，船舶付着物の管理ガイドライン，モニタリングネットワークなど侵入予測のための戦略とインパクトマネジメントのための枠組みを **National Control Plan** にまとめている (Australian Government 2008)．このように移入先の既往研究においてもホトトギスガイは生態系への影響力が強いことが問題視されている．このため，ホトトギスガイの分布予測やマット状集団の拡大傾向の早期発見を的確に行うことができる仕組みを作ることが，新たな移入先の予測や発見，移入先の在来生態系への様々なリスクの低減のために必要といえる．

1-2.3 ホトトギスガイの生息条件に関する既往研究

ホトトギスガイは，幅広い水温帯；韓国で 0.6–26°C， Sacca di Goro（イタリア）で 2–32°C， Rio Padrongiano（イタリア）で 8–27°C，そして，幅広い塩分帯；韓国で 30.6–32， Sacca di Goro（イタリア）で 14–37， Rio Padrongiano（イタリア）で 9–45，において生息していることが報告されている (Lee et al. 1983; Munari 2008b)．

ホトトギスガイの環境耐性について，千葉（1977）は，塩分 7.0 と 18.6 では耐性があり，塩分 19.6 と淡水では 24 時間で死亡することを室内実験から報告している．また，この耐性実験結果に加え，浜名湖での付着試験，移植試験を通して，最適塩分の範囲を 10.46–16.87 と推定している．Guan et al.（1989）は，室内実験の結果から塩分 11.2–28.8 で耐性があることを報告し，中村ら（1997）は室内実験の結果から，塩分 10 以上，30°C 以下の水温に耐性があり，無酸素条件下では，2 日で死亡することを報告している．Liang et al.（2009）は稚貝について塩分 20–40 に耐性があることを報告している．

生物の生息環境をモデル化する手法の一つに HSI (Habitat Suitability Index) モデルがある．HSI モデルは，ハビタット評価手続きの一つ HEP (Habitat Evaluation Procedure) のなかで，生物の生息環境の質を表す指数の一つとして開

発された指数であり，環境要素ごとの指数 SI (Suitability Index) を統合したものである．Inglis et al. (2006) は，ホトトギスガイの HSI を作成し，フィールドデータ（ニュージーランドにおける absent/present のデータ）と環境データから計算した HSI スコアを用いてロジスティック回帰モデルと分布予測図を作成したが，その精度は低かった．彼らは，この原因について，時間的にも空間的にもホトトギスガイは生息地における占有率が低く，かつパッチ状の分布を示したためモデルへの当てはまりが悪く，分布予測の正確性を欠いたと説明した．細澤ら（2015）は，従来の採泥器による定量調査では現存量を推定する際に，ホトトギスガイがパッチ状に分布することにもない過大評価となること明確に示している．このような既往研究の結果から，本種の生息環境条件を明らかにするためには，スナップショット的なデータを積み上げるのではなく，時間的にも空間的にも連続したデータを得て解析する必要がある．

1-2.4 ホトトギスガイのマット状集団に関する既往研究

ホトトギスガイの各個体は足糸を絡み合わせた巣（繭）を形成し，これを底質に固定させ体を保持させるが，多くの個体が集まるコロニーでは個体どうしが連結し“mat”を形成する性質を持つ（Morton 1974）．伊藤・梶原（1981a）は，足糸により自らの体を覆うような巣を形成した個体の連続的な集まりを“マット状集団”と称しており，Creese et al.（1997）は，多くの個体が結合した“bed”が，連続的につながり数平方メートルになるものを“mat-forming”，100 個体以下の小さな集合体を“isolated groups”と称している．ホトトギスガイのマット状集団は，パッチ状に分布し（Crooks 1998），空間的に広範囲に渡ることが報告されている（伊藤・梶原 1981a; Creese et al. 1997）．

ホトトギスガイがマット状集団を形成するという生態的特徴により，他の底生生物群集および底質環境に悪影響を与えていることは前述のとおりである．この

ため、ホトトギスガイのマット状集団の平面的な分布変動の解明は重要な課題といえる。それにもかかわらず、その研究例は少なく、既往研究では、伊藤・梶原（1981 a）がマット状集団の形成範囲を図示することでマット状集団が広範囲に及ぶことを示しているほか、Creese et al.（1997）がマット状集団の面積変化とマット内外のマクロベントス相を調査し、短期的なものとしながらもマット状集団による悪影響を報告しているのみである。このように、既往研究では、マット状集団の形成状況を平面的かつ定期的に調査した例は少なく、マット状集団の形成から崩壊にかけて包括的に捉えた研究例はない。したがって、ホトトギスガイの大発生によりもたらされる底生動物群集や生態系への悪影響を定量的に把握するためには、本種の生態的特徴であるマット状集団がどのように形成され、崩壊してゆくか、その要因・条件を明確化する必要がある。

1-3 本研究の目的

ホトトギスガイは、前述のとおり、国内では水産上有用な二枚貝類の生息を脅かす有害生物として注視され、世界的には侵略的な外来生物として注視されている。しかし、その分布が時間的にも空間的にもパッチ状であることが個体群動態を把握する上での障壁となっている。ホトトギスガイのマット状集団の動態と生息環境条件が明らかとなれば、本種による被害範囲の推定や大発生の予測が可能となり、他の底生動物群集に深刻な被害を及ぼす前に何らかの対策を講じることにも可能となる。そこで本研究では、既往研究では例に乏しいホトトギスガイのマット状集団の動態を調査し、その生態的特徴を明らかにするとともに、本種の生息条件を明確化することを目的とした。

本研究は、島根県の大橋川で実施した。大橋川は、斐伊川水系の下流域に位置し、宍道湖（低塩分汽水）と中海（高塩分汽水）を連結する汽水河川である。斐伊川水系は島根県奥出雲町の船通山を源流とする一級河川であり、出雲平野から

東流し、宍道湖、大橋川、中海、境水道を経て美保湾（日本海）へと流れる。本水系では、ホトトギスガイは主に河口域に位置する中海の沿岸域に生息し（山口ら 2013）、中海より上流側では、宍道湖と中海をつなぐ大橋川の下流域で生息が確認されているが、宍道湖ではほとんど確認されていない（倉田ら 2012）。中海から大橋川にかけての地域はホトトギスガイの既往研究が多く報告される地域であり、大橋川の個体群は、既往研究の中でも個体密度が高く（e.g., 細澤ら 2015; 竹中ら 2016; 倉田ら 2018）、国内の主要な生息地の一つといえる。また、宍道湖および大橋川の中流域から上流域にかけては、島根県の特産品であるヤマトシジミの漁場となっているが、大橋川では、大量発生したホトトギスガイの影響によるヤマトシジミの漁獲被害が懸念されており（三浦ら 2002）、ホトトギスガイの動態についての地域的関心は高く、個体群動態の全容解明が望まれる地域である。また、大橋川は、二つの塩分濃度の異なる汽水湖を連結する汽水河川のため、水質の変動が大きいことが知られ（e.g., 藤井ら 2006; 国土交通省 2009; 細澤ら 2015）、日本海側に位置することから干潟は発達せず、ホトトギスガイの生息地は水底に限定されるがその分布変動も大きい（細澤ら 2015）。このため、大橋川はホトトギスガイの生息分布と生息環境の関係を研究する調査地として適した場所である。

本論文は 5 章からなり、第 1 章は序論とした。序論では、研究の背景を述べるとともに既往研究を整理し、本研究の目的を述べた。

第 2 章では、毎年のようにマット状集団が形成される大橋川下流部において、河川断面におけるホトトギスガイマット状集団の分布調査結果から、空間分布とその時間的変化の特徴を述べるとともに、調査定点における試料採取調査の結果とあわせ、マット状集団の形成および崩壊の要因・条件について述べる。

第 3 章では、試料採取調査において現存量推定を行う際の新しい手法としてベルトランセクト調査結果を用いて補正を行う方法を提案しその有用性について述べる。

第 4 章では、環境条件が適合する場合に本種が大発生すると考えられている大橋川の上流部、中流部において、マット状集団の分布を上流部と中流部の 2 断面において時間的・空間的に連続的に調査することで、環境条件に広がりのあるなかでの本種の分布と環境条件の関係を検討し、本種の主要な生息場と環境条件について述べる。

第 5 章では、総合考察として、大橋川下流部、中流部、上流部におけるマット状集団の時空間分布から、大橋川及び中海、本庄水域におけるホトトギスガイのメタ個体群維持機構について考察した。また、大橋川におけるホトトギスガイによる生態系への悪影響を回避するための方策を提案した。最後に、物質循環系に大きな影響を及ぼす種であることから、中海～大橋川(場合によっては宍道湖)の大きな空間スケールでの個体群動態を捉えることの重要性から、今後の研究課題と課題解決に向けたアプローチについて考察を行った。

第2章 大橋川下流部におけるホトトギスガイマット状集団の動態

2-1 はじめに

序章で述べた通り，ホトトギスガイは，その分布が時間的にも空間的にもパッチ状であることが個体群動態を把握する上での障壁となっている．ホトトギスガイのマット状集団の動態と生息環境条件が明らかとなれば，本種による被害範囲の推定や大発生の予測が可能となり，他の底生動物群集に深刻な被害を及ぼす前に何らかの対策を講じることも可能となる．そこで本章では，既往研究において研究例に乏しいホトトギスガイのマット状集団の動態を調査し，マット状集団の平面的な変動とその特徴，マット状集団の形成および崩壊の要因・条件について考察した．

調査は島根県東部に位置する宍道湖と中海を接続する大橋川の下流部において実施した．本地域のホトトギスガイ個体群は主には中海・本庄水域に生息すると考えられており（山口ら 2013），大橋川では下流部において毎年のように個体群が形成されることが確認されている（国土交通省 2009; 倉田ら 2012）．このため，大橋川下流部は，ホトトギスガイの毎年の上現状況からその傾向や特徴を把握するうえで適した場所であることから，調査地として選定した．

日本海側に位置する大橋川では潮位差が小さく干潟は発達せず，ホトトギスガイの生息環境は湖底，河床など水底に限定される．既往研究では，船上からの採泥器による調査が基本となっており，1 地点当たりの採泥面積は $0.05\text{--}0.1\text{m}^2$ である（Yamamuro et al. 2000; 三浦ら 2002; 倉田ら 2008）．しかし，ホトトギスガイのマット状集団は，水底にパッチ状に形成されるため，船上からの調査では調査定点を増やしたとしてもマット状集団の分布やその連続性は把握できない．

そこで，本研究では，従来法の船上からのコドラート調査ではなく，ホトトギスガイの調査として前例はないがベルトトランセクト法により調査を実施した．べ

ルトトランセクト法は、コドラートを連続的につなげて生物分布を観察する調査方法であり、分布パターンをマッピングする際に有効的であり、河床に形成されるマット状集団の水平分布を、空間的に連続したデータとして記録することが可能である。水底にコドラートを連続的に設置するため、調査は、SCUBA潜水による目視観察により実施した。また、調査を1-2週間隔の頻度で行うことで、ホトトギスガイのマット状集団の水平分布の時間的変化を記録した。また、併せて調査定点での試料採集を行い、ホトトギスガイ底生個体群の動態を調査した。これらの調査結果から1) マット状集団の拡大とその要因、2) マット状集団の縮小とその要因、3) 個体群の回復と維持について考察した。

2-2 調査地概要

調査を行った大橋川は島根県東部に位置し、宍道湖と中海をつなぐ流長約 7.6 km, 平均川幅約 170m の河川である (Fig. 2-1). 中国山地を源流とする斐伊川水系の下流域であり, 斐伊川からの淡水は宍道湖 (低塩分汽水) へと流入したのち大橋川を経由し, 中海 (高塩分汽水), 境水道, 美保湾 (内湾), 日本海 (海洋) へと流れる. 日本海からの海水はこの逆方向に流れるが, 日本海の潮位差は 20–30 cm と小さく, 海水は中海へは塩水楔として侵入し, 大橋川では中海と宍道湖の水位差により塩水楔の遡上/後退がみられる. 塩水楔が後退し, 鉛直的に塩水楔が小さくなくても高塩分水は底層部にへばりつくように分布する (宇野ら 2001; 森脇ら 2003). しかし, 大橋川内における高塩分水の混合パターンには, 気象, 潮汐, 中海と宍道湖の水位差, 中海と宍道湖の内部振幅などの影響を受けて, 強混合から弱混合まで複雑なパターンが観察されている (藤井ら 2006). また, 中海で貧酸素水塊が発生する夏季には, 中海の高塩分・貧酸素水が大橋川を通り宍道湖へ遡上すると考えられており (藤井ら 2006), 夏季は大橋川の底層も貧酸素化しやすい環境条件となっている. 大橋川はこのように水質変動の大きな環境特性を持つが, 大橋川ではホトトギスガイは河口からおよそ 2.5 km 上流までの下流部において毎年のように確認されており, 時折, 大橋川の上流域まで分布を拡大することが報告されている (倉田ら 2008; 国土交通省; 2009, 2013).

また, 大橋川は治水計画に基づく河川改修が進められており, 下流の調査地からおよそ 300–600m 上流の右岸では 2013 年より護岸工事が行われているが, 河道掘削は行われていないことから下流の調査地におけるホトトギスガイの個体群形成への工事の影響はないと考えられる.

2-3 調査方法

2-3.1 ベルトトランセクト調査

本章の研究における調査測線は、河口よりおよそ 0.8 km 地点に河川横断方向に設置した (Fig. 2-1). この地点は、ホトトギスガイが毎年のように確認されており、大橋川下流部の代表的な護岸環境、河床環境を有し、近くに国土交通省の八幡水質観測所があることから、水質情報を得られるため調査地点として選定した。2009年、2010年、2011年は、春から初夏のマット状集団の分布拡大を観察するため5月から7月に、2012年、2013年はマット状集団の分布拡大から減耗までを観察するために5-12月に概ね各月1-4回の頻度でSCUBA潜水により目視でホトトギスガイのマット状集団の被度を観察・記録した。なお本研究では、ホトトギスガイの個体どうしが足糸により連結し、目視で容易に観察できる集団およびそれが連結して広がった状態を含めてマット状集団とした。調査では、調査回ごとに基点 (Fig. 2-1 中の A; 35.450491°N, 133.118407°E) から終点 (Fig. 2-1 中の B; 35.449111°N, 133.11889°E) にかけて1本の測線ロープを設置し、観察単位を長さ5m (横断方向) 幅1m (上下流) の観察枠 (5 m²)、総観察面積160 m²としたベルトトランセクト法により、N (確認なし)、R (マット状集団は形成していないが個体または数個体の集合体を確認される)、1 (マット状集団の被度1%以上-25%未満)、2 (被度25%以上-50%未満)、3 (被度50%以上-75%未満)、4 (被度75%以上) の6段階に区分した (Fig. 2-2). なお、被度の区分は、陸上の植生調査でよく用いられる Braun-Blanquet 法 (例えば、Douglas et al. 1978; Rossen et al. 2009) を参考にした。

2-3.2 試料採取調査

コドラート調査は、ベルトトランセクト調査測線に沿って、左岸 (St. 1)、中央 (St. 2)、右岸 (St. 3) の3ヶ所に設置した調査定点 (Fig. 2-1) において2012年5月-2013年1月、2013年5月-12月に月1回または2回の頻度でSCUBA潜水によ

り行った。St. 1 は左岸側の傾斜部で砂分を含む泥底，St. 2 は川の中央部で砂底，St. 3 は右岸側の傾斜部で砂分を含む泥底となっている。採集は，5×5 cm 寸法の方形枠をホトトギスガイがマット状集団を形成している範囲内でランダムに 4 か所に置き，合計 100 cm² 分のホトトギスガイマットを底質ごと水中でメッシュ袋に採取した。採集した試料は実験室に持ち帰り，0.5 mm メッシュの篩に残るホトトギスガイをすべて拾い出し，総重量，総個体数，個体別殻長を計測した。

2-3.3 統計解析

殻長組成にみられる調査回ごとの地点間の差を検討するため，分散分析および多重比較検定を行った。解析には統計解析ソフト R2.8.1 (R Development core team, 2008) を使用した。分散分析では，非正規分布の場合は等分散・不等分散に関わらず Kruskal-Wallis 法，正規分布で等分散の場合は一元配置分散分析，正規分布で不等分散の場合は Welch による ANOVA 法，多重比較検定では，非正規分布の場合は等分散・不等分散に関わらず Steel-Dwass 法，正規分布で等分散の場合は Tukey-kramer 法，正規分布で不等分散の場合は Games-Howell 法により検定した。なお，1 地点あたりの個体数が 6 個体以下の場合は信頼性が得られないため検定を行わなかった。

2-3.4 水質情報の整理

水質情報として，国土交通省出雲河川事務所から八幡観測所の水位，底層（河床より 1 m）における水温・塩分・溶存酸素のデータ，松江観測所の雨量データを提供して頂いた。水位は毎正時，底層（河床より 1 m）における水温・塩分・溶存酸素のデータは 15 分間隔で取得されている。本調査地の水環境の変動の傾向を把握しやすくするため，水位・水温・塩分・酸素については日平均値をもとに 3 日間の

移動平均値を求め、図に整理した。雨量データは1日降水量の変化を整理した。

2-4 調査結果

2-4.1 ベルトトランセクト調査

Fig. 2-3 にベルトトランセクト調査の結果を示す。河川横断面におけるホトトギスガイのマット状集団の空間分布について、2009年、2010年、2012年、2013年においては、5月から7月にかけて川の中央部を中心に広く分布し、7月末から8月になると河床のほぼ全面を覆い尽くすほど広大な個体群を形成した。2011年を除くいずれの年も、個体群は7月から8月にかけて最大となり、大橋川中央部（基点からの測線距離でおよそ30–130mの場所）のほぼ全域で被度4と高被度のマット状集団を形成していた。これに対し、川岸から20mの傾斜部では年により傾向が異なり、2009年、2011年は高くても被度3であり、2010年は被度1以下、2012年、2013年は最大で被度4であった。年により差はあるものの、2011年を除いてマット状集団の分布には、春から夏にかけて川の中央部から両岸にむけて徐々に拡大するというパターンがみられた。

マット状集団の被度は年により低下する時季が異なっていた。7月末までの調査を行った3カ年において、2009年には7月末の一部で被度が低下し、2010年には調査期間中に被度の低下はみられなかった。2011年においては、5月に急激なマット状集団の消失がみられ、その後の調査では新たなマット状集団はみられなかった。秋以降の個体群についても調査した2012年と2013年は、夏に川全体に広がったマット状集団が、10月になると川の中央部を中心とした広い範囲で被度を著しく低下させた。これに対して岸側の傾斜部では、中央部にへい死がみられた9月から10月以降についても、マット状集団が維持され、被度は高いところで3であった。その後、両岸のマット状集団も減少し、12月には調査地全体で目立ったマット状集団はみられなくなった。

2-4.2 個体密度及び重量密度の季節変化

Fig. 2-4 に個体密度の季節変化を示す。ホトトギスガイの個体密度は、2012年、2013年ともに5月に高く、12月に向けて直線的に低下した。次に、重量密度の季節変化を Fig. 2-5 に示す。重量密度は、2012年、2013年ともに5月から8月頃にかけて直線的に上昇し、2012年は8月に最大となり、2013年は7月末に最大となった。重量密度の最大値は2012年8月が平均で $43.78 \pm 1.82 \text{ g } 100 \text{ cm}^{-2}$ 、2013年7月末が平均で $39.62 \pm 7.66 \text{ g } 100 \text{ cm}^{-2}$ とほぼ同じであった。その後、重量密度は冬に向けて直線的に低下した。次に、Fig. 2-6 に個体密度と重量密度から算出した一個体あたりの湿重量の季節変化を示す。一個体あたりの質重量は、5月から11月にかけて増加したが、2012年は8月以降に増加が緩やかになるのに対し2013年は5月から7月末にかけての増加が緩やかであった。重量密度が最大となる夏季（7月末から8月）の一個体あたりの重量は、2012年が平均で $0.18 \pm 0.01 \text{ g}$ 、2013年が平均で $0.07 \pm 0.02 \text{ g}$ であった。次に、Fig. 2-7 に平均殻長の季節変化を示す。2012年、2013年の平均殻長を比較すると、春から夏は2012年に比べ2013年は平均殻長が小さく、重量密度が最大となる夏季（7月末から8月）の平均殻長は2012年が $12.20 \pm 0.38 \text{ mm}$ 、2013年が平均で $8.32 \pm 0.61 \text{ mm}$ であり、2012年に比べ2013年は小型個体が多かった。しかし、秋には2012年、2013年ともに約15 mm程度となった。

2-4.3 殻長組成の季節変化

Fig. 2-8 に殻長組成の季節変化を示す。殻長組成から、2012年、2013年ともに5月には殻長3 mm前後の幼貝を中心としたコホートが形成されていた。春から秋にかけてはこのコホートの成長がみられ、新規加入による明瞭なコホート形成はみ

られなかった。春からのコホートは約 15 mm 程度に成長したが、晩秋には消滅し、冬季には新たに幼貝が確認された。殻長組成の季節変化から春の個体群には 2 年目のコホートがみられないことがわかった。調査地点間の平均殻長を比較すると、2012 年 5 月は、St. 2 が他の地点と比べ殻長が有意に大きく ($P < 0.05$)、2013 年の 5 月は、St. 3 が他の地点と比べ殻長が有意に小さかった ($P < 0.05$)。しかし、地点間にみられた平均殻長の差は、秋にはみられなくなった (Fig. 2-8A, B)。

2-4.4 水質環境

Fig. 2-9 に国土交通省の八幡観測所の水位、底層（河床より 1 m）における水温・塩分・溶存酸素、松江観測所の雨量データを示す。水位は、冬季（2-3 月）に低く、夏季（8-9 月）高いという季節変化がみられた。水温は、2 月に 5°C 程度と最低となり、8 月に 30°C 程度と最高となる季節変化がみられた。塩分は、冬季（2-3 月）に低く、夏から秋季に高いという傾向がみられ、水位が上昇傾向に転じる 3 月から初夏にかけて上昇し、12 月以降に徐々に低下するという傾向がみられたが、2013 年は例外的に冬季の塩分低下がみられなかった。また、夏から秋季においても降水の影響を受けて、塩分が低下することがあった。溶存酸素は毎年、7 月から 9 月に低くなる傾向がみられた。

2-5 考察

本調査の結果から、本調査地のホトトギスガイ底生個体群の密度変化には季節的な変動がみられ、マット状集団の分布にも季節的な拡大・縮小の傾向がみられた。以下、ホトトギスガイ底生個体群の密度変化を踏まえ、マット状集団の拡大および縮小の要因を検討する。

2-5.1 マット状集団の分布拡大期とその要因

本調査結果から、マット状集団は5月から8月頃にかけて川の中央部から両岸へ向けて分布を拡大した。この時季、個体密度は直線的に減少するが、重量密度は8月頃に最大となった（Fig. 2-4, 2-5）。重量密度の変化からへい死がおこるのは秋（9月から10月）であり（Fig. 2-5）、春から夏の個体密度の低下は自然死亡の範疇と考えられる。すなわち、春から夏への空間分布の拡大は、個体密度の増加ではなく殻成長による一個体あたりの占有面積の拡大とそれに伴うマット状集団の被覆面積の拡大によるものといえる。重量密度の最大値は2012年、2013年ともに同水準であったが、重量密度が最大となる夏季の個体密度は2013年が高く、一個体あたりの重量は2013年が小さかった。一個体あたりの湿重量の変化から、その回帰直線の傾きを成長速度とみなすと、春から夏にかけての成長は2012年の方が良く、夏から秋にかけての成長は2013年の方が良いことがわかる（Fig.2-6）。内田（1965）は、ホトトギスガイの成長について、密集群地より粗群地の成長が速く、着底期と棲息量の粗密によって個体成長に著しい差が生じることを報告している。これらのことから、2013年は夏季までは高密度に生息していたことにより、密度効果が働き、成長抑制が生じていた可能性を示唆するものと考えられる。

本調査地の水環境には、冬季には水位が低く、夏季に水位が高いという季節変化がみられ、水位が上昇傾向に転じる3月から初夏にかけては塩分も上昇するという特徴がみられた。このような大橋川の水環境の特徴から、春から夏という時季は、水温が上昇し生物活性が高まる時季であり、塩水が遡上しやすく、ホトトギス

ガイの成長や生残にとって好適な時季であると考えられる。

また、本調査地の地形は、両岸から約 30 m が傾斜角約 10%程度の傾斜部となっているほかは川の中央部は平坦で比較的単純な河川断面となっている (Fig. 2-3)。大橋川の水理特性により塩水は底層部にへばりつくように分布するため、平坦な河床である本調査地では広範囲にわたり比較的均一な水質環境となっていると考えられ、逆に、岸付近の傾斜部では地形的に、また塩分変動においても不安定であると考えられる。このため、平坦部の水質条件が好適となる春は、幼生や稚貝にとって定着もしくは生残できる場所が広く存在しており、平坦部へ幼生や稚貝が加入もしくは生残することで川の中央部を中心に分布を拡大することができたと考えられる。

これらのことから、ホトトギスガイ底生個体群は、地形的特徴と水質環境の特徴から川の中央部を中心にマット状集団を形成し、春から夏にかけて個体成長により現存量が増加し、徐々に占有面積を広げ、かつ、徐々に上昇する水位とそれに伴う傾斜部の塩分環境の変化により生息可能環境が広がったことで、中央部から両岸に向けて分布が拡大したと考えられる。

2-5.2 マット状集団の分布縮小期とその要因

本調査地におけるホトトギスガイの個体群の縮小は、5月から10月にみられたが年変動が大きかった。ホトトギスガイの個体群の縮小要因として、既往の研究では、(1) 台風による激しい降水や出水による塩分の低下 (Kimura & Sekiguchi 1993; 倉田ら 2008)、(2) 夏季の貧酸素水塊の発生に伴うへい死 (Yamamuro et al. 2000; 熊谷ら 2006)、(3) 冬季から春季にかけての潜水カモ類による捕食 (Yamamuro & Hiratsuka 1998; Yamamuro et al. 2000)、(4) 台風による波浪など物理的攪拌 (伊藤・梶原 1981b; 坂口ら 1981; 堤ら 2013) などが挙げられている。これらのうち(1)、(2)はホトトギスガイの生理的特徴によるもので、ホトトギスガイは低塩分や貧

酸素への耐性が弱く、水温 25°C では塩分 2.5 の半数致死が 3 日、溶存酸素 0.05 mg L⁻¹ 条件下では 2 日目からへい死が起こることが報告されている（中村ら 1997）。

本調査地において観測された個体群の縮小期とその要因を Table 2-1 に整理した。本地域における出水や貧酸素は主に 7 月から 9 月に発生し（Fig. 2-9）、本調査地で観測された個体群の縮小のうち、2009 年の個体群の縮小は、7 月中旬に低酸素がおり、その後低塩分が続いたため、上述の（1）、（2）の複合的な要因による縮小と考えられる。2011 年の個体群の縮小は、5 月 9 日から 11 日にかけての豪雨による大出水があり河床が一掃され、それまでに形成されていたマット状集団が消失したことが原因となっていたため、上述の（4）の物理的攪拌が原因といえる。2012 年の個体群の縮小は 9 月から 10 月に観察されたが、この間の出水では、9 月 15 日に 93 mm の雨量を観測したものの塩分の低下は観測されていない。環境省（2013）によると、潜水ガモ類が飛来する時季は 10 月の中旬以降であり、潜水ガモ類による捕食による縮小も考えられる。しかし、個体群の縮小がおこった頃を含め本調査地では、現地調査時に潜水ガモ類の群れを見かけることはなかった。このため、2012 年のへい死は上述の（1）、（3）、（4）は原因としてあたらない。水質の溶存酸素には欠測があるため明確には検証できないが、主に（2）の低酸素や高水温による生理的ストレスによるものと考えられる。2013 年の個体群の縮小は、7 月末から 9 月に観察された。この間の雨量は、8 月 23–25 日に 110 mm、8 月 30–9 月 4 日に 204 mm、9 月 7–8 日に 77 mm と多く、出水が続く塩分の低下が観測された。このことから、2013 年の個体群の縮小は上述（1）の塩分の低下によるへい死と考えられる。このように、本調査地におけるホトトギスガイ個体群の縮小時季や要因は様々であった。これは、汽水域という不安定な環境に生息するホトトギスガイの生態的特徴の一つであると考えられる。

個体群が縮小するとき、川の中央部の広範囲において同時にマット状集団の被度が低下する一方で、中央部にへい死がおきた後も両岸の傾斜部はマット状集団が維持される傾向にあった（Fig. 2-3）。この現象には本調査地の地形的特徴と水質

環境が大きく関係していると考えられる。分布拡大期の5月から7月にかけては貧酸素がほとんど発生せず、平坦部はホトトギスガイにとって安定的な生息場を与えたと考えられる。一方で、大橋川の水理特性により塩水は底層部にへばりつくように分布するため、底層の高塩分水は夏季を中心に貧酸素化しやすい。このため、貧酸素が発生する7月中旬から11月にかけては、分布拡大期とは逆に平坦部の広い範囲がホトトギスガイの生息にとって不安定な環境となり、広範囲でマット状集団を維持することが出来なくなったと考えられる。一方、傾斜部は水質環境として不安定であり、ホトトギスガイの生息場としての安定性もないが、貧酸素等の影響を直接的には受けにくい環境と考えられ、このことが逆に生残に有利に働き個体群の全滅がおきなかった要因と考えられる。

2-5.3 個体群の回復と維持

本調査地で秋の個体群の崩壊後に新たな幼貝が確認されたのは、2012年は崩壊後約2ヶ月後の2013年1月、2013年は崩壊後約3ヶ月後の2013年12月であった。ホトトギスガイの産卵期は、Crooks (1996) が各地の情報を整理しているように一般的には5-11月、最盛期が7-8月とされる。本調査地における個体群の回復は、中海および大橋川で産卵された個体の加入によると考えられ、本地域における産卵期について、三浦ら (2002) は中海において6-7月と1-12月に産卵期があると考えており、山室ら (2003) は中海において5月から11月の通常の産卵期以外の低水温期にも産卵と浮遊幼生の発生が生じていることを確認している。すなわち中海では冬産卵の可能性もあるが、ホトトギスガイの成長と水温の関係についてKimura & Sekiguchi (1996) は、15°Cでは受精後2カ月経っても着底しないことを明らかにし、15°Cはホトトギスガイにとって好適水温ではないとしている。本調査地において水温は11月中旬以降に15°C以下となる (Fig. 2-9) ことから、本調査地で2013年1月に、2013年12月に確認された幼貝は、中海の冬産卵個体で

はなく、11月中旬までの秋に産卵されたものと考えられる。三浦ら（2002）や倉田ら（2008）の殻長組成をみると1月から3月の厳寒期は殻長成長がほとんどみられず、厳寒期は成長が抑制され、加入も起こっていない時季と推察されることから、本調査地では、晩秋生まれで越冬した個体および早春に加入した個体により春に個体群が回復していると考えられる。このように本調査地では春と秋の産卵により一年ごとに更新されて個体群が維持されており、同所的に長期に個体群が維持されることはなく、1年以上にわたって同時発生群が維持される様子は確認できなかった。Kimura & Sekiguchi（2012）は浜名湖の個体群で複数年にわたってコホートが形成されることを報告しているが、本調査地の水環境は上述の通り不安定であり、仮に冬季まで生残できたとしても Yamamuro et al.（2000）に報告されているようにカモ類の強い捕食の影響を受ける可能性が高いと考えられる。このことから、本調査地はホトトギスガイが複数年コホートを維持することが難しい環境条件にあると考えられ、本調査地のホトトギスガイは晩秋の加入群および翌春の加入群ともに秋までの寿命であり、一年以内の生活史のサイクルをつなぐことで個体群を維持していると考えられる。

第3章 ホトトギスガイの個体群動態と現存量の推定

3-1 はじめに

第2章の大橋川下流部におけるホトトギスガイの時空間分布調査で明らかとなったとおり、マット状集団の分布には時間的にも空間的にもパッチ状の変化が見られた。マット状集団がパッチ状であることは、マット状集団そのものがパッチ状に分布していることや、マット状集団の中にホトトギスガイが分布していない箇所がパッチ状に分布していることを意味している。一方で、大橋川におけるホトトギスガイ底生個体群についての既往研究では、船上からの採泥器による調査（1地点あたりの採泥面積は 0.05–0.1 m²）を基本とし、個体群動態が議論されている（Yamamuro et al. 2000; 三浦ら 2002; 倉田ら 2008）。しかし、従来法である船上からの採泥器による定量調査では、前述のようなパッチがどの程度存在するかは把握できない。Inglis et al. (2006) らはホトトギスガイの早期発見を目的として、船上からのコドラート調査の結果に基づき HSI モデルを作成し分布予測を行った。しかし、その精度は低く、自身らが作成したモデルの精度について、ホトトギスガイが時間的にも空間的にもパッチ状に分布することがその精度を下げていることを報告している（Inglis et al. 2006）。したがって、パッチ状に形成される底生個体群に対し、従来法のように、採取試料から単位面積あたりに換算する場合や現存量を推定する場合には、誤差を含む可能性が高いと考えられる。

そこで、本研究では、第2章においてベルトトランセクト調査と併せて実施した調査定点での試料採集結果から単純計算により推定した調査測線上のホトトギスガイの現存量と、ベルトトランセクト調査結果と併せることにより推定した調査測線上のホトトギスガイの現存量を比較することで、パッチ状分布にともなう現存量推定値のバラツキと、ベルトトランセクト法と試料採取調査を併用することによる利点について検討した。

3-2 調査方法

3-2.1 現存量の推定

現存量は、第2章で実施したベルトトランセクト調査の総観察面積あたりの現存量、つまり河川断面の160 m²における現存量を推定した。推定方法は、1) コドレート調査結果を単純に160 m²に引き延ばす方法（以下、単純計算）、2) 本調査で得られたベルトトランセクトと方形枠による結果を応用する方法（以下、補正計算）の2通りの方法で現存量を推定した。単純計算は次式(1)により160 m²あたりの重量(W₁)に換算し、補正計算は次式の(2)から(4)により行った。補正計算における現存量の負の誤差範囲(W_{min})は、各被度区分の被覆率の下限とし、正の誤差範囲(W_{max})は被覆率の上限とし、重量密度(コドレート調査の3地点の平均値)に各被度区分の面積(マット状集団の被度区分毎の観察枠数×5 m²)と被覆率を乗じて現存量を算出した。なお、観察結果が“R”の観察枠については、現存量はわずかであるため、係数を0とし、試算には含めなかった。中央値(W_{mid})は上限と下限の平均値とした。

$$W_1 = W \times 100 \times 160 \quad (1)$$

$$W_{\min} = W \times 100 \times 5 (N_1 \times 0.01 + N_2 \times 0.25 + N_3 \times 0.5 + N_4 \times 0.75) \quad (2)$$

$$W_{\max} = W \times 100 \times 5 (N_1 \times 0.25 + N_2 \times 0.5 + N_3 \times 0.75 + N_4 \times 1) \quad (3)$$

$$W_{\text{mid}} = (W_{\max} + W_{\min}) / 2 \quad (4)$$

ここで、W：100 cm²あたりの湿重量、N_R：被度Rの観察枠数、N₁：被度1の観察枠数、N₂：被度2の観察枠数、N₃：被度3の観察枠数、N₄：被度4の観察枠数とした。

3-3 結果

3-3.1 現存量の季節変化

Fig.3-1 にベルトトランセクト調査測線上のホトトギスガイの現存量の季節変化を示す。ホトトギスガイの現存量は、2012年は8月に最大となり、10月末に著しい減少がみられ、2013年は7月末に最大となり、9月に著しく減少した。計算方法による違いを比較すると、現存量は最大時で、単純計算では2012年8月が700 kg、2013年7月が634 kgであるのに対し、補正計算では、2012年8月が 522 ± 79.4 kg、2013年7月が 531 ± 78.3 kgであった。また、単純計算と補正計算を比較すると中央値 (W_{mid}) で100–300 kg程度の差が見られ、単純計算と補正計算の差が最大となったのは減少期であり、単純計算では2012年10月が276 kg、2013年9月上旬が455 kgであるのに対し、補正計算では、2012年は10月末で 63.3 ± 22.8 kg、2013年は9月上旬で 134 ± 43.4 kgとなった。

3-4 考察

計算方法による現存量推定値を比較すると、単純計算は推定計算より高い値となり、中央値 (W_{mid}) で100–300 kg程度の差が見られ、現存量を過大評価していることが明らかとなった (Fig. 3-1)。したがって、計算方法により現存量推定値にバラツキが生じることが明らかとなり、ベルトトランセクト調査とコドラート調査を併用した補正計算から、現存量の変動という側面においてもパッチ状に分布するホトトギスガイ個体群の増加や減少といった個体群動態を明確に把握することができた。このことから、本研究で用いたベルトトランセクト法と試料採取調査を併用する調査手法は、ホトトギスガイのように平面的に広い環境を独占し、かつパッチ状に分布する種に対し、その個体群動態を把握する手法として非常に有効であったと考えられる。

また、佐々木 (2001) は、Yamamuro & Hiratsuka (1998) や Yamamuro et al. (2000)

などを参考にしてホトトギスガイによる中海本庄水域における水質浄化能力を評価している。計算の過程では、水深帯により異なるホトトギスガイの現存量に配慮した計算が行われているが、このような生物による物質循環に関する計算やモデル化を行う場合も、ベルトトランセクト調査により、マット状集団の被度から現存量を補正すれば、パッチ状分布にともなう現存量推定値のバラツキを抑制でき、より正確な値を算出することができると考えられ、ベルトトランセクト法と試料採取調査を併用する調査手法は生態系解析のうえでも有効な手法といえる。

第4章 主要な生息環境の解析

4-1 はじめに

本章では、時間的・空間的に連続的に取得したホトトギスガイの分布データと環境条件の関係から、ホトトギスガイの生息場と環境条件の関係について述べる。

前述のとおり、島根県の大橋川では、ホトトギスガイはヤマトシジミへ被害を与える有害生物として問題視されている（三浦ら 2002）。大橋川では河川改修事業に関連した業務（国土交通省出雲河川事務所が実施）などで分布把握のモニタリング調査が実施されているものの、分布予測モデルは構築されていない。Inglis et al.

（2006）はホトトギスガイの HSI モデルを作成し分布予測を行ったがその精度は低く、その原因は、ホトトギスガイが時間的にも空間的にもパッチ状に分布していることに起因していると考えられている。また、細澤ら（2015）は、現存量推定を行う際には、計算方法によってパッチ状分布にともなう推定値のバラツキが生じることを報告している。このように、ホトトギスガイの生息場が時間的にも空間的にもパッチ状に分布することは、生態モデルの構築や分布把握のうえで精度を下げる要因になっており、パッチ状分布を踏まえた解析、モデル化が必要である。そのためには、時間的にも空間的にも連続したフィールドデータ（ホトトギスガイの分布および水質、水深、捕食者などの環境要素）を解析する必要があるといえる。本種にとって好適な生息環境を示す環境条件が明らかとなれば、本種の大発生予測に加え、底生生物群集に与える影響を予測することが可能となり、ホトトギスガイによる生態系への悪影響に対する対策を事前に講じることも可能となる。

大橋川の汽水域は、国土交通省によって水質情報が連続的に観測されているが、水質変動が大きい特徴を持っていることが知られており（例えば塩分は、下流部で、2009年から2013年の間に0.4–28.3の幅で変動がみられている）、ホトトギスガイの分布も大きな変動を示すことが知られている（細澤ら 2015）。大橋川の中流から上流にかけては、年によってはホトトギスガイが大発生することが知られて

いる地域である。つまり、ホトトギスガイの生息に適した環境条件が揃うときにのみ大量発生する場所といえ、大橋川の中流域から上流域にかけては、ホトトギスガイの分布情報を得ることができ、連続的な水質情報が得られていることから、本種の生息場と環境条件の関係を研究するうえで最適な場所といえる。そこで、本研究では、大橋川の中流部および上流部において定期的なベルトトランセクト調査を実施し、空間的、時間的に連続したホトトギスガイの分布データ収集し、同じく連続観測されている水質情報との関係性を解析することで本種の主要な生息場の環境条件について検討した。

4-2 調査方法

4-2.1 調査地

調査地は、大橋川の上流部および中流部に設置した (Fig. 4-1). Line A は上流部に位置し、その右岸下流側およそ 10 m の位置には国土交通省出雲河川事務所が設置する水質観測所 (通称、大橋川上流観測所. 本論では上流部観測所) がある. Line B は中流部に位置し、その中央部下流およそ 300 m の位地には、同じく国土交通省出雲河川事務所が設置する水質観測所 (通称、松江第五観測所. 本論では中流部観測所) がある.

4-2.2 観察方法

観察は、SCUBA 潜水によるベルトトランセクト法により実施した. Line A, Line B それぞれの横断面で 1 m² のコドラートを連続的に設置し、ホトトギスガイのマット状集団の被度を記録した. 被度の記録は、陸上の植生調査でよく用いられる Braun-Blanquet 法 (例えば, Douglas et al. 1978; Rossen et al. 2009) を参考にコドラート内の被度を 6 段階に分類し記録した (Table 4-1). 併せて、それぞれのコドラートの位置における水深をダイビングコンピュータにより測定した. なお、水平分布はベルトトランセクトラインに沿った被度データにより把握し、垂直分布は水深帯毎の平均被度を求めることで把握した (Fig. 4-2). また、アカエイ (*Hemitorygon akajei*) のような捕食者を確認した際には種名と個体数を記録した. なお調査は、2012 年、2013 年、2014 年の毎年、5 月から 12 月の間におよそ 1-2 週間間隔の頻度で実施した.

4-2.3 水質情報

水質データ (塩分、溶存酸素、水温) は前述の 2 観測所 (Fig. 4-1) において連続

的に観測されている。水質データは、上流部観測所では8層の水深（0, 0.5, 1.0, 1.5, 2.0, 2.5, 3.0 及び 3.5 m）、中流部観測所では3層の水深（0.5, 3.5 及び 4.8 m）において観測されている。データ解析には14日間の移動平均値を用いた。ただし、水質データに欠測があり、データ取得率が50%に満たない場合は解析から除外した。

4-2.4 データ解析

ホトトギスガイマット状集団の被度と環境要素との関係を解析するためには被度として記録したデータを実数に変換する必要がある。このため、解析では被度データをそれぞれの被度カテゴリーにおいて1 m²当たりの被覆面積の中央値に代表させた（Table 4-1）。マット状集団の被度は0.5 mごとの水深帯で平均被覆面積を求め、データ解析では、対応する水深帯の水質データを用いて解析を行った（Fig 4-2の垂直分布を参照）。なお、水質データが取得されていない水深帯は解析から除外した。ホトトギスガイの被度と水質（塩分、溶存酸素、水温）および水深の関係をピアソンの相関係数を用いて検討した。また、ホトトギスガイが高被度となる場合の環境条件を明らかにするために各被度カテゴリーとそれに対応する環境条件（塩分、溶存酸素、水温および水深）の関係性をSteel-Dwass法による多重比較により検討した。なお、すべてのデータ解析には統計解析ソフト R2.8.1（R Development core team, 2008）を使用した。

4-3 結果

4-3.1 ホトトギスガイの被度と環境要素の関係

ホトトギスガイマット状集団の被度と環境要素（塩分、溶存酸素、水温および水深）との関係を解析した結果、マット状集団の被度と水深には緩やかな正の相関関係（ $r = 0.49$ ）が、被度と塩分との関係にも緩やかな正の相関関係（ $r = 0.36$ ）が確認され、被度と溶存酸素には弱い負の相関関係（ $r = -0.27$ ）が、被度と水温には非常に弱い相関関係（ $r = 0.18$ ）が確認された（Table 4-2）。

水質（塩分、水温、溶存酸素）の日平均値と14日間の移動平均値を Fig. 4-3 に示す。塩分を見ると、季節変化は不明瞭だが夏に高く春に低い傾向が見られた（Fig 4-3A）。塩分は Line A（大橋川上流部）では、最高 27.3、最低 1.3 であり、Line B（大橋川中流部）では、最高 27.1、最低 1.4 であった。最高塩分および最低塩分は 2 地点間でほぼ同じ値であったが、14 日間の移動平均値を比べると、中流部の方が高い傾向にあった。水温を見ると、明瞭な季節変化が見られ、夏（8 月）にピークを迎え、冬（1-3 月）に最低となる傾向が見られた（Fig 4-3B）。水温は Line A（大橋川上流部）では、最高 32.3°C、最低 2.6°C であり、Line B（大橋川中流部）では、最高 32.6°C、最低 3.4°C であった。水温は 14 日間の移動平均値を比較しても 2 地点間に大きな差は見られなかった。溶存酸素もまた明瞭な季節変化が見られ、冬に高く夏に低い傾向が見られた。溶存酸素は Line A（大橋川上流部）では、最高 13.9 mg L⁻¹、最低 0.5 mg L⁻¹ であり、Line B（大橋川中流部）では、最高 13.4 mg L⁻¹、最低 0.3 mg L⁻¹ であった。溶存酸素が 2 mg L⁻¹ 以下となる貧酸素状態が毎年夏に確認され、2013 年の 7-8 月は貧酸素が頻繁に確認された。

4-3.2 ホトトギスガイの時空間分布

それぞれの調査地点の河川断面図を Fig. 4-4 に示す。河川断面図は、ベルトトランセクト調査時に測定した水深を基に、東京湾基準海水面(T.P.)を 0 m とし作図し

た。Line A の川幅は 155 m, 最大水深はおよそ 4.5 m で右岸の川岸は矢板護岸であった (Fig. 4-4A)。Line B の川幅は 100 m, 最大水深はおよそ 5.0 m であった (Fig. 4-4B)。

ホトトギスガイの水平分布を時系列に並べた時空間分布図を Fig. 4-5 に示す。Line A では、ホトトギスガイは 2013 年のみ確認され、2012 年、2014 年は確認されなかった。Line A における時空間分布をみると、5 月から 9 月にかけてはマット状集団の拡大が確認され、9 月から 12 月にかけてマット状集団は縮小した。被度 50% 以上のマット状集団が深場の平坦部に幅広く分布し、最大時には被度 75% 以上の高被度域が幅 65 m にわたって形成されていた (Fig. 4-5A, C, E)。Line B では、マット状集団は毎年確認された。2012 年は春から秋までは確認されなかったが、10 月にマット状集団の形成が確認された後は、翌年 (2013 年) の 7 月まで拡大し、同年 9 月から 12 月にかけて縮小した (Fig. 4-5B, D)。2014 年は、5 月から 7 月にかけて拡大し、9 月から 12 月にかけて縮小した (Fig. 4-5F)。Line B においてもマット状集団は深場の平坦部を中心に幅広く確認され、被度 75% 以上の高被度域は最大で、2012 年は 12 月に幅 65 m, 2013 年は 7 月に幅 82 m, 2014 年は 7 月に幅 60 m であった (Fig. 4-5B, D, F)。

Line A の河床は砂又は泥混り砂の底質であり、Line B の河床は泥混り砂の底質であった。ホトトギスガイがマット状集団を形成した際には、マット下の底質は還元的な泥質 (ヘドロ) に変化したが、マット状集団が衰退したのちには泥分が洗い流され再び元の性状に戻った。捕食者は 2013 年 9 月にアカエイが一個体確認された他は確認されなかった。

4-3.3 ホトトギスガイの鉛直分布

ホトトギスガイマット状集団の水深帯別の出現状況を示した鉛直分布図を Fig. 4-6 に示す。2013 年は Line A, Line B とともに全ての水深帯 (0-5 m) において出現

し、2012年と2014年のLine Bでは比較的深い水深帯（3–5 m）においてのみ出現した。マット状集団の増加あるいは減少は、2013年はLine A, Line Bともに深場（4–5 m）がそれ以浅の水深帯に先行して増加あるいは減少した（Fig. 4-6A, C）。Line Aでは、マット状集団は春から夏にかけて増加し、7月に深場（4–5 m）でピークを迎え、秋には減少し、晩秋に消失した（Fig. 4-6A）。一方、Line Bではマット状集団は2012年の秋から2013年の夏にかけて増加し（Fig. 4-6B, C）、あるいは、2014年の春から秋にかけて増加した（Fig. 4-6D）。2013年は7–8月に、2014年は7月にピークを迎え、減少時季は、2013年は9月、2014年は12月であり、両年とも冬には消失した（Fig. 4-6B–D）。また、2012年の秋から冬にかけてLine Bにおいてマット状集団が拡大したが、この時季の中流部観測所における水質をみると、塩分は高いが貧酸素は見られなかった（Fig. 4-3A, C）。

4-3.4 高被度のマット状集団が出現する環境条件

各被度カテゴリーとそれに対応する環境要素（塩分、溶存酸素、水温および水深の範囲）及び各カテゴリー間の関係性を検討した結果を Fig. 4-7 に示す。塩分との関係を見ると、カテゴリー1及びカテゴリー2は他のカテゴリー（カテゴリー3-6）と比べ有意に異なっており、カテゴリー1の中央値は15.6（四分位値は12.8–17.3）であり、カテゴリー2の中央値は10.9（四分位値は9.2–14.5）であった（Fig. 4-7A）。水深との関係を見ると、カテゴリー1は他のカテゴリー（カテゴリー2-6）と比べ有意に異なっており、中央値は5.0 m（四分位値は3.5–5.0 m）であった（Fig. 4-7B）。しかし、溶存酸素及び水温との関係をみると、それぞれのカテゴリー間には有意差は見られなかった。

4-4 考察

大橋川におけるホトトギスガイマット状集団の分布には、2 パターンの季節的な変化が見られた。一つは、春から夏にかけて拡大し、秋に縮小するパターン（2013 年の Line A や 2014 年の Line B のパターン）であり、もう一つは、晩秋から翌年の夏にかけて拡大し、秋に縮小するパターン（2012–2013 年の Line B のパターン）である（Fig. 4-5, 4-6）。一般に、二枚貝類の個体群拡大は新規個体の加入と成長、水温の関係により議論されることが多い。ホトトギスガイに関する既往研究では、大橋川ではマット状集団の拡大は、暖温季の個体成長による被覆面積の拡大によるとされ（細澤ら 2015）、中海の個体群動態からは、通年にわたり新規個体の加入があると報告されている（山室ら 2003）。また、ホトトギスガイは冬季にも個体群は維持されるが、水温が 15°C になると幼生が着底できないことが報告されている（Kimura & Sekiguchi 1996, 2012）。更に、Lee et al. (1983) はホトトギスガイの成貝は水温 0.6°C 以下の環境においても生残することを報告している。これらの水温に関する知見は、新規個体の加入には水温が良い指標となることを示しているといえる。ここで、本研究の調査地の水温を見ると、概ね 11 月から 5 月までは水温は 15°C 以下である（Fig. 4-3）。したがって、本調査地ではホトトギスガイは 5 月から 11 月の間は新規個体が加入可能な時季といえる。しかし、水温条件が適しているにもかかわらず、Line A では 2012 年及び 2014 年の通年、Line B では 2012 年の 5 月から 10 月の間、ホトトギスガイは確認されなかった。したがって、ホトトギスガイの新規加入には水温以外の環境要素が影響を及ぼしていることが示唆された。

ホトトギスガイマット状集団の空間分布には Line A, Line B 共に類似した傾向が見られ、マット状集団は河川の深場から広がり、兩岸の浅場に及んだ（Fig. 4-5）。マット状集団の被度は深場において高く、深場の方が浅場に先行して密になった（Fig. 4-6）。大橋川では、高塩分水は中海から遡上することが知られており（藤井ら 2006, 国土交通省 2009）、本研究においても中流部と上流部とでは、中流部の塩

分の方が高いことが明らかとなっている (Fig. 4-3A). また, 秋季に Line B においてホトトギスガイのマット状集団が確認された 2012 年の 10 月頃の塩分と, ホトトギスガイが確認されなかった 2013 年及び 2014 年の同時季の塩分を比較すると, 2012 年の方が高かった (Fig. 4-3A). これらの結果から, ホトトギスガイは大橋川の中の塩分の高い場所からマット状集団を拡大させていることが示唆された.

マット状集団の縮小は, 浅場に先行して深場から始まることが確認された. 既往研究では, ホトトギスガイ個体群の縮小は, 大雨による塩分低下, 出水時の物理的な外力, 夏季の貧酸素や高水温, 冬季の潜水ガモによる捕食により引き起こされることが報告されている (例えば, 山室ら 2003; 細澤ら 2015). 本研究では, 2013 年の夏季に深場でみられたマット状集団の縮小は, 貧酸素に起因するものと考えられ, 2013 年, 2014 年の秋季にみられたマット状集団の縮小は低塩分に起因するものと考えられた. 環境要素 (塩分, 溶存酸素, 水温および水深) 及びマット状集団の被度との相関関係からは, 溶存酸素は, マット状集団の被度, 塩分, 水深とは弱い相関関係がみられ, 水温とは強い負の相関関係がみられた (Table 4-2). この結果から, 貧酸素の発生は, 水温の高い時季に, 塩分が高い場所, そして水深の深い場所で発生しているといえる.

水温が高い時季はホトトギスガイの成長にとっては好適だが, 貧酸素は生残に悪影響を及ぼすことが報告されている (細澤ら 2015). また, 中村ら (1997) は, ホトトギスガイが貧酸素に弱く, 無酸素条件下では 3 日以内に死滅することを報告している. さらに, 中海の本庄水域では, 夏季に底層水が貧酸素化し, その状態が持続することでホトトギスガイ個体群が縮小することが報告されている (山口ら 2013). また, 季節的な貧酸素は, 潮間帯や潮下帯のベントス群集に対して, 個体群の消滅や, 種構成の変化, 多様性の低下などの負の影響を与えることが報告されている (Kodama et al. 2010; Kodama et al. 2012; Kanaya et al. 2015). 本調査地においても貧酸素 (溶存酸素濃度 2 mg L^{-1} 以下) は夏季にしばしば観測され, それに呼応するようなホトトギスガイマット状集団の縮小がみられた (Fig. 4-3C, 4-5C, 4-

5D, 4-6A). しかし, マット状集団は夏季に減少こそすれ消滅はしなかった. このことはホトトギスガイが貧酸素や無酸素条件にも少しは耐えることができることを示唆している. 本研究のなかで, 溶存酸素とマット状集団の被度との関係が弱い相関関係にあると解析されたのは, 本地域でホトトギスガイは主に夏季に出現し, 夏季は溶存酸素が低い場合が多かったこと, そして, ホトトギスガイが貧酸素に対する耐性を弱くとも持っていたためと考えられた. したがって, ホトトギスガイの主要な生息場を示すパラメーターとしては塩分と水深が有効であるといえる.

ホトトギスガイのマット状集団は, 大橋川の深場において高密度となる傾向があった (Fig. 4-5). そして, マット状集団の被度が 50%以上であるカテゴリー1と2は他のカテゴリーに比べ有意に塩分が高く, カテゴリー1の塩分は中央値が 15.6で, 四分位値は 12.7–17.3, カテゴリー2の塩分は中央値が 10.2で, 四分位値は 9.2–14.5であった (Fig. 4-7A). 水深は, カテゴリー1が他のカテゴリーに比べ有意に深く, 四分位値は 3.5–5 mであった (Fig. 4-7B). これらの結果は, 大橋川の深場の方が浅場に比べホトトギスガイ生息場として好適な塩分環境にあることを示唆しているといえる. したがって, ホトトギスガイの主要な生息場の塩分は 9.2–17.3の範囲にあると推定することができる. 千葉 (1977) は, ホトトギスガイの生残と成長に関するフィールド実験を通じて, 最適塩分を 10.46–16.87であるとしており, 本研究の結果, もこれとほぼ同様であったことから, 前述の塩分範囲 (9.2–17.3) はホトトギスガイの主要な生息場を示す数値として妥当なものであるといえる. 一方で, ホトトギスガイの塩分耐性を調べた室内研究では, ホトトギスガイは塩分 7–40の範囲に耐性を持つことが知られている (千葉 1977; Guan et al. 1989; 中村ら 1977; Liang et al. 2009). このように塩分耐性の幅は広いが, 本研究の結果からは, ホトトギスガイの主要な生息場は, その耐性範囲の中では低塩分側にあることが明らかとなった.

捕食者は, 局地的な規模では, ホトトギスガイの侵入を防ぐ役割を果たすことが知られている (例えば, Reuchi 1998; Crooks 2002; Kushner & Hovel 2006). ホトト

ギスガイの捕食者としては、肉食性巻貝類、甲殻類、ヒトデ類、魚類、潜水ガモが知られている（松井ら 1986; Yamamuro & Hiratsuka 1998; Crooks 2002; 小林 2013）。これら捕食者の多くは、主に海域又は高塩分汽水域に生息している。本庄水域では、肉食性巻貝のイボニシ (*Reishia clavigera*) がホトトギスガイのマット状集団に群がり捕食する状況が観察されている（細澤ら未発表）。しかし、中海の表層水と大橋川の底層水は普段は中塩分汽水であり、底層水は夏季にはしばしば貧酸素化する。このため、捕食者の肉食性貝類や甲殻類の多くは大橋川には分布できず、大橋川はホトトギスガイ個体群を減少させるような捕食圧はないと考えられる。既知の捕食者のうち、マメコブシガニとアカエイは中海、大橋川、宍道湖に分布する（国土交通省 2009）。しかし、本研究では1個体のアカエイの他には捕食者は観察されなかった。捕食者の影響を詳しく議論するデータは得られていないが、塩分が低い地域では塩分の高い地域に比べ捕食圧は低いと考えられ、捕食者との関係からも、塩分の低い地域はホトトギスガイにとって好適な環境と考えられる。したがって、ホトトギスガイの主要な生息環境は塩分 9.2–17.3 の環境であると結論付けられる。

第5章 総合考察（大橋川におけるホトトギスガイの個体群動態）

本研究は、ホトトギスガイの大発生によりもたらされる汽水域や干潟域生態系における水産有用種（シジミやアサリなど）への被害軽減に資するべく、島根県の大橋川においてホトトギスガイマット状集団の個体群動態を調査し、その特徴や本種の主要な生息場の環境条件を明らかにした。既往研究はいずれも船上からの採泥器による定量調査に基づくことから、水底に形成されるマット状集団の形成から崩壊までの一連の過程を捉えた研究例はない。そこで、本研究では、ホトトギスガイの調査として前例はないが、分布を連続的にマッピングできるベルトトランセクト法を SCUBA 潜水により実施した。第2章では、毎年のように個体群形成が確認されている大橋川下流部において、マット状集団がどのような場所に、どの季節に、どのような規模のマット状集団を形成しているかを調査し、その時空間分布を明らかにした。ホトトギスガイの時空間分布は、分布拡大は春から夏にかけて起こり、川の中央部から両岸に向けて広がり、中央部の平坦部では幅広い範囲に高被度のマット状集団を形成する傾向があり、分布縮小は秋に急激に起こり、平坦部が両岸の傾斜部に先行して縮小する傾向があった。殻長組成の季節変化からは、マット状集団の被度の上昇は個体成長による占有面積の拡大によることを明らかにした。そして、大橋川の水理特性（高塩分水が河床にへばりつくように遡上する）と、大橋川の河川断面地形（両岸が傾斜部で、中央部に広い平坦部がある）からは、本種の分布拡大・縮小が主に平坦部から発生する原因として水質（好適な塩分、貧酸素・低塩分など好適ではない水質）が広い範囲で一様となることが影響していることを明らかにするなど、本種の分布拡大・縮小の要因を明らかにした。第3章では、単位面積当たりの現存量を推定する際に、計算方法により現存量推定値にバラツキが生じることを明らかにし、ベルトトランセクト調査とコドラート調査を併用した補正計算により、現存量の変動という側面においてもパッチ状に分布するホトトギスガイ個体群の増加や減少といった個体群動態を明らかにした。また、物

質循環系の検討など生態系解析のうえでは、ベルトトランセクト法と試料採取調査を併用する調査手法が必要であることを明らかにした。第 4 章では、環境条件が適合する場合に本種が大発生すると考えられている大橋川の中流部、上流部において、第 2 章の手法をより詳細にし(1 コドラートあたりの面積を小さく設定)、マット状集団の時空間分布を把握し、同所的に連続的に観測されている水質情報から、マット状集団の被度と環境条件(塩分、水温、溶存酸素および水深)との関係性を検討し、本種の主要な生息場の環境条件は塩分 9.2–17.3 の環境であることを明らかにした。

本章では、まず、第 2 章、第 4 章での研究により明らかになったマット状集団の時空間分布と、既往研究、および未発表の筆者の観察結果から中海から大橋川におけるホトトギスガイの個体群維持機構について考察を行った。次に、マット状集団の形成期における、水産有用種への死被害が発生するまでの間に見られた両者の種間関係から、水産有用種への悪影響を緩和するための対策について提案を行った。最後に、本種の発消長が本地域の水圏生態系の物質循環に及ぼす影響が大きいことから、今後の研究の発展に資するべく、本種の個体群動態を水域全体というより大きな空間スケールで把握するための手法についての提案を記した。

5-1 中海～大橋川におけるホトトギスガイのメタ個体群維持機構

本論文のこれまでに記した第 2–4 章の調査以外にも、大橋川でホトトギスガイの時空間分布調査を 2009–2014 年に行っており、その結果を Fig. 5-1 に示す (Fig. 5-1A は第 4 章の Line A, Fig. 5-1B は第 4 章の Line B, Fig. 5-1C は第 2 章の調査地点である)。2009–2011 年は、本論の第 2 章、大橋川下流部の調査測線におけるベルトトランセクト調査と同様の手法で、2012–2014 年は本論の第 4 章、大橋川中流部および上流部におけるベルトトランセクト調査と同様の手法で調査した結果である(ただし、Fig. 5-1A, B の 2012–2014 年のデータは第 4 章で、Fig. 5-1C の 2009–

2013年データは第2章で示したデータと重複する)。

大橋川の3か所の調査地点では、2009–2014年までの6年間の調査の結果、上流部では2009年と2013年に、中流部では2010年を除き毎年、下流部では6年間毎年マット状集団が確認された。発生のパターンは“春にマット状集団が形成され、晩秋には消失し、翌春になり新たに個体群が形成される”というパターンが多かった。一方で、秋にマット状集団が形成される場合もあったが、2012年の中流部での一例のみであった。第2章で示した通り、個体群の縮小は、高水温や低酸素によるストレス、出水の物理的攪拌、出水時や出水後の低塩分が原因と考えられた(2011年の大橋川中流部観測所の水質情報はAppendixを参照)。殻長組成からは、大橋川のホトトギスガイは1年以内の寿命と推察され、個体群は1年以内の生活史のサイクルをつなぎ合わせて維持されていると推察された。ホトトギスガイの成熟は、外套膜中に発達する生殖巣により確認できるが、外套膜部生殖巣の発達は殻長10 mm程度以上で確認され、生物最小体は殻長10 mm程度と推察された(細澤未発表)。殻長組成の変化から、春に形成されるマット状集団の成熟期は7月以降と推察され、初夏から晩秋までは産卵があるものと推察された。三浦ら(2002)は、中海ではホトトギスガイは夏(6–7月)と冬(11–12月)の2回の産卵期があると推測し、山室ら(2003)は中海では通年産卵しているとしている。すなわち中海では冬産卵の可能性もあるが、ホトトギスガイの成長と水温の関係についてKimura & Sekiguchi(1996)は、15°Cでは受精後2カ月経っても着底しないことを明らかにし、15°Cはホトトギスガイにとって好適水温ではないとしている。本調査地において水温は11月中旬以降に15°C以下となる(Fig. 2-9, Fig.4-3)。このことから、下流の調査地点で2013年1月、12月に確認された幼貝は、中海の冬産卵個体ではなく、11月中旬までの秋に産卵されたものと考えられる。三浦ら(2002)や倉田ら(2008)の殻長組成をみると1–3月の厳寒期は殻長成長がほとんどみられないため、厳寒期は成長が抑制され、加入も起こっていない時季と推察されることから、大橋川下流部では、晩秋生まれで越冬した個体および早春に加入した個体によ

り春に個体群が回復していると考えられる。また、大橋川中流部から上流部では冬季に個体群が形成されない場合もあり、冬に個体群が途切れ春に個体群が新たに形成される場合は、大橋川下流部の水温が 15°Cを超えるのは 5 月以降であることから、中海や本庄水域など隣接する生息地から幼生の供給を受けていると考えられる。近年では、中海や本庄水域も夏季は湖底が貧酸素化し個体群が縮小してしまうことが報告されている（山口ら 2013）。また、筆者は本庄水域において、初夏に沿岸浅場のホトトギスガイマット状集団がイボニシの捕食により壊滅的な状態となることを観察している（細澤未発表）。このため、中海や本庄水域もまた単独では個体群を維持することが難しい場合があると考えられ、初夏から晩秋にかけては大橋川から供給される幼生が重要な役割を果たしていると考えられた。したがって、大橋川・中海・本庄水域の個体群は、初夏から秋に大橋川から供給される幼生により、中海側の個体群が維持され、春には逆に中海や本庄水域から供給される幼生により大橋川の個体群が維持されるという相互関係にあると考えられた。すなわち、本地域（大橋川・中海・本庄水域）のホトトギスガイは、季節的に中核個体群（source 個体群）と周縁個体群（sink 個体群）の役割を変えながら相互に幼生を供給することでメタ個体群を維持していると考えられた。

5-2 水産有用種への悪影響を緩和するための対策の提案

ホトトギスガイはマット状集団を形成した場合に、マット下に生息する他の生物に悪影響を及ぼすため、大発生した場合の水産上有用種への悪影響が懸念されている（三浦ら 2002）。しかし、マット状集団の形成が直ちにへい死を引き起こすわけではない。筆者は、大橋川での観察の中で、マット状集団の形成初期でホトトギスガイの体サイズが小さい時季は、シジミやアサリは鉛直方向の移動が可能であり、水管を伸ばし呼吸（採餌）する姿も確認している（細澤未発表）。一方で、ホトトギスガイの体サイズが大きくなり、個体同士の連結が強固となると、シジミ

やアサリの鉛直方向の移動は抑制され、マットの下に埋もれてしまう状態となり、短期間のうちに大部分の個体がへい死することを確認している（細澤未発表）。へい死が起こる原因は、マット下へ埋没してしまうためであることから、マット状集団の形成初期であれば、ホトトギスガイの個体同士が強固に連結するのを抑制し、シジミやアサリの鉛直方向の移動が可能な状態を維持すればこれら水産上有用種の大量へい死を避けることが可能と考えられる。したがって、従来から漁業者が行っているような湖底・河床の耕耘（例えば、マンガ曳）は、マット状集団の形成初期に実施するのが効果的と考えられる。しかし、へい死が見られるような状態になった場合、すなわちマット状集団が密に形成された状態では、湖底・河床の耕耘はマット下のヘドロを巻き上げてしまうため、急激な水質悪化（貧酸素、硫化水素の発生、栄養塩類の溶出など）、や底生生物群集のへい死などの悪影響が発生する恐れがあるので注意が必要である。前述のとおり、ホトトギスガイは季節的に中核個体群（source 個体群）と周縁個体群（sink 個体群）が入れ替わっていると考えられるため、その傾向を把握し、中核個体群に属する個体が再生産に加わる前に（殻長 10mm 程度未満のうちに）系外排除し個体密度を減少させることで地域全体の個体群規模を縮小させることも可能と考えられる。そのためには、ホトトギスガイのマット状集団の形成を早期に発見すること、広範囲に及ぶ分布域の中の生息状況を面的に把握することが求められる。本論によって、ホトトギスガイの主要な生息場の塩分環境（塩分 9.2–17.3 の環境）が明らかとなった。また、大橋川では春から夏にかけてマット状集団が形成されるパターンが多いことも明らかとなった。Kurata & Hiratsuka (2018) は大橋川では河口からの距離、水深が重要なパラメーターであり塩分の条件が分布を決める重要な要因となっていることを報告している。このため、大橋川においては、定点観測されている塩分データから塩分分布図を作成することでホトトギスガイの分布域を平面的に予測することが可能である。特に、春（水温が 15°C を超えるころ）から夏にかけては、出水などが無い限りは分布が拡大する可能性の高い時季であるので、塩分を注視することで早期発見も可能と考

えられる。ただし、本研究で明らかにしたホトトギスガイの主要な生息環境（塩分 9.2–17.3 の環境）は、着底後の底生個体群を対象としている。Liang et al. (2009)によると浮遊幼生の塩分耐性は塩分 20–40 であるので、幼生の生残には底生個体群より高い塩分環境を必要とするといえる。このため、大橋川へのホトトギスガイの加入を予測するには、塩分 20 以上の水塊の動向を注視する必要がある。とはいえ、マット状集団の形成初期のようなタイミングで湖底耕耘などの対策をすれば、へい死被害を軽減することが可能であろう。一方、分布縮小には様々な要因（低塩分、低酸素、高水温、洪水 [物理的な攪拌]、あるいはこれらの複合要因）が関係している。既往研究における室内実験では、塩分 5 の環境では 6 日間で半数致死に達するが（中村ら 1997）、塩分 7 の環境では 1 カ月で 20%程度の死亡にとどまる（千葉 1977）ことが明らかとなっている。また、本研究ではホトトギスガイが貧酸素にもある程度耐える能力を持つことが示唆された。大橋川の水質環境（塩分や溶存酸素）は、2つの塩分濃度の異なる汽水湖（中海及び宍道湖）の影響を受ける水理特性があり、干潟のように潮汐にともなう比較的規則正しい周期的な変化がみられる環境とは異なり、本研究の期間中においても不規則的で複雑な変動が観測されていた。一方、本研究では、本種の主要な生息環境を 14 日間の移動平均値に基づき検討したため、瞬間的（あるいは短期的）な低塩分や低酸素や、低塩分や低酸素の繰り返しによるストレスの蓄積などの要因は検討できていない。今後は、低塩分や低酸素の持続時間、これら要因の組み合わせなど様々な条件下で減耗要因を検討する必要がある。このためには、ホトトギスガイの分布変動をより高頻度に把握し、分布の変化率や環境要素との関係を検討する必要がある。縮小期の変動を予測するにはまだ課題が多い。また、中海や宍道湖は面積が広く、平面的な分布情報や発消長の詳細は情報が不足している。ホトトギスガイの個体群を大きな空間スケールで捉えようとする動きは様々な研究で始まっているが、空間スケールの大きさが非常に大きいことが課題となっており（例えば、山田ら 2018）、今後の研究では、本研究の成果である塩分環境をよりどころに、平面的な分布予測と分布確

認を行い、塩分以外の環境要素との関係を検討するとともに、塩分による予測の正確性を高める必要がある。

5-3 物質循環系に及ぼす影響

本調査地では、マット状集団が川幅全体を覆うような状況では、それぞれの測線で少なくとも測線の上下流方向に数十メートルに渡りマット状集団が連続的に分布しており（細澤未発表）、2009年や2013年のように上流の調査地点においてマット状集団が確認される時には、河口から6 km以上の範囲にわたって連続的なマットが形成されているものと考えられる。このように、大橋川のホトトギスガイは非常に大きなコロニーを形成しているため、物質循環系に与える影響も大きいと考えられる。Takenaka et al. (2018) は、ホトトギスガイのマット状集団形成とともに干潟の表層には多くの有機物（窒素）が蓄積されること、減耗の際にはマット状集団の流失とともに蓄積された有機物も流れ出ることを報告している。本研究の期間中、ホトトギスガイのマット状集団は、出水、低塩分、貧酸素などで個体群が急激に縮小することがあった。個体群の急激な縮小は、短期間に大量のホトトギスガイがへい死し、へい死個体やマット状集団の下にストックされていたヘドロ（有機物）が流出したことを示し、短期間に大きな環境への負荷があったと推察される。山室（1997）は、冬季に飛来する潜水ガモ類はホトトギスガイを捕食するため夏季の水質悪化を軽減する機能を果たしていることを報告している。このように冬季には潜水カモ類による系外排除が報告されているが、それ以外の時季は野生生物による系外排除は報告されておらず、また、ホトトギスガイが漁獲対象種ではないことから、漁業により系外に運び出されることもない。また、佐々木（2001）がホトトギスガイによる中海本庄水域における水質浄化能力を評価しているように水質浄化にも貢献していることから、水質浄化と水質悪化の両側面で物質循環系に大きな影響を及ぼしていると考えられる。特に、潜水カモ類の飛来期以外の時

季に、本種をマット状集団が崩壊する前に回収することができれば、河床や湖内にストックされる栄養塩が減少するため、夏季の貧酸素水の発生抑制効果も期待され、栄養塩除去に加え、魚介類のへい死被害低減効果が期待できる。このため、本地域（中海・大橋川・宍道湖）の物質循環系を解明するためにも、地域全体でのホトトギスガイの分布を面的に捉えることは重要であり、尚且つ、その個体密度や生産量、個体群動態を詳細に定量的に把握する必要がある。本研究の調査手法や従来からの採泥器による調査、山田ら（2018）のような面的な調査手法などを組み合わせて、広範囲に即時的に本種の動態を把握することが今後の重要な課題と考えられる。

本研究では、ベルトトランセクト法による被度調査によって、マット状集団の動態を詳細に把握することができた。このため、ホトトギスガイの分布状況の把握には、本研究のような手法が有効であるといえる。しかし、潜水目視観察を更に広範囲に実施するとなると潜り手の確保が課題となる。同様の情報を得る手段としては、近年急速に普及している水中ドローンを含め ROV が期待できる。

ROV は視野角が狭いことや解像度の面で潜水土による目視観察に劣るものの、時間的制約がかからず（潜水であれば、エアタンクの容量、水深と潜水時間、潜水病等の関係で無制限ではない）、仮に水深が深くても広範囲の調査が可能であり、潜り手が少ない場合には効果的な手段として期待できる。しかし、得られた映像（画像）の解析手法には既往研究例がないため、その手法を確立することが課題として残る。筆者の観察では、ホトトギスガイがマット状集団を形成した状態では底質上に密に水管が並ぶため、その存在を容易に認識することが可能であった。このため、得られた画像から水管の数や密度をカウントすることで簡易的に個体密度を予測することも可能と考えられ、このような解析であれば、AI の活用も可能である。また、採泥器による定量調査の試料分析においても粒子解析により労力の削減が可能と考えられる。筆者は、ソーティング後の試料を個体同士が重ならないように並べ写真撮影し、レンズの歪み補正の後、フリーソフトの

Image Jによる粒子解析から殻長組成を作図したものと、ノギスを用いた殻長計測から殻長組成を作図したものとを比較したが、どちらも同じ結果となった（細澤未発表）。この試みは1例のみであるため、今後は精度と正確さを検討する必要があるが、実用的なものと考えている。ホトトギスガイの調査・研究は、分布確認・試料解析ともに膨大な労力が必要となることから、更なる研究の推進には、労力を削減しつつもデータの質を落とさない技術的なイノベーションも必要であろう。本研究により、大橋川においては塩分環境からホトトギスガイの分布を予測することが可能となり、マット状集団の形成初期であれば、従来から行われている湖底耕耘（マンガ曳き）が有効な対策であると考えられた。しかし、大橋川の個体群は中海や本庄水域の個体群と相互に関係し合いながらメタ個体群を維持していることから、水域全体での分布予測が必要であり、より大きな空間スケールでの分布把握と生息条件との関係性を明らかにすることは今後の研究課題である。

謝辞

本研究をまとめるに際し，島根大学生物資源科学部環境共生科学科の山口啓子教授，元島根大学汽水域研究センター教授の國井秀伸博士には懇切丁寧にご指導ご鞭撻を賜りました．深甚の謝意を表します．博士論文作成にあたっては，鳥取大学農学部の日置佳之教授，島根生物資源科学部の宮永龍一教授，山口大学農学部の竹松葉子教授には有益な助言を頂きました．また，島根大学生物資源科学部の倉田健悟准教授には博士論文作成及び研究遂行上有益な助言や資料を頂きました．現地調査に際しては日本シジミ研究所の中村幹雄所長には様々な便宜をはかって頂き，お陰様で貴重なデータを得ることができました．また，日本シジミ研究所の諸氏には現地調査を手伝って頂きました．特に潜水調査のバディとして尾島徹哉氏，杉山ゆかり氏，森山今日子氏には水中での安全な調査を遂行するうえで大変お世話になりました．また，国土交通省中国地方整備局出雲河川事務所には水質データを提供して頂きました．各位に感謝の意を表します．

引用文献

- Atlas of Living Australia, 2017. *Arcuatula senhousia* (Benson, 1842), Asian mussel. Atlas of Living Australia, an e-infrastructure that is funded by the Australian Government via its National Collaborative Research Infrastructure Strategy (NCRIS), Website at: <http://bie.ala.org.au/species/urn:lsid:biodiversity.org.au:afd.taxon:c33368c7-6a03-4667-a50d-749d5b6c371b> (Accessed on 19 April 2017)
- Australian Government, 2008. National control plan for the Asian bag or date mussel *Musculista senhousia*. 40pp.
- Barash A., Danin Z., 1971. Mollusca from the stomach of *Sparus aurata* fished in the lagoon of Bardawil. *Argamon*, 2: 97–104.
- Barash A., Danin Z., 1972. The Indo-Pacific species of Mollusca in the Mediterranean and notes on a collection from the Suez Canal. *Israel Journal of Zoology*, 21: 301–374.
- Carlton J. T., 1992. Introduced Marine and Estuarine Mollusks of North America: an end-of-the-20th-Century Perspective. *Journal of Shellfish Research*, 11: 489–505.
- Charles L., 2007. First record of *Musculista senhousia* (Benson in Cantor, 1842) (Bivalvia, Mytilidae) along the French Atlantic Ocean coast; new alien species in the Arcachon basin. *Bulletin de la Société Linnéenne de Bordeaux*, 142: 45–52.
- 千葉健治, 1977. ホトトギスガイの生態について. *海洋科学*, 9: 13–17.
- Creese R., Hooker S., Luca S. D., 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: 225–236.
- 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.
- Despalatović M., Cukrov M., Cvitković I., Cukrov N., Žuljević A., 2013. Occurrence of non-indigenous invasive bivalve *Arcuatula senhousia* in aggregations of non-indigenous invasive polychaete *Ficopomatus enigmaticus* in Neretva River Delta on the Eastern Adriatic coast. *Acta Adriatica*, 54: 213–220.
- Douglas A, Wikum G, Frederick S., 1978. Application of the Braun-Blanquet cover-abundance scale for vegetation analysis in land development studies. *Environ Manage* 2: 323–329.
- 藤井智康・森脇晋平・奥田節夫, 2006. 大橋川を遡上する貧酸素水塊の実状と宍道湖に及ぼす影響. *Laguna*, 13: 1–7.
- Guan F., Han Y., Qu W., 1989. On the habitat and growth of *Musculus senhousi* (Benson). *Journal of Fisheries of China*, 13: 181–188.
- Hoenselaar H. J., Hoenselaar J., 1989. *Musculista senhousia* (Benson in Cantor, 1842) in the western Mediterranean (Bivalvia, Mytilidae). *Basteria*, 53: 73–76.
- 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.
- Inglis G. J., Hurren H., Oldman J., Haskew R., 2006. Using habitat suitability index and particle dispersion models for early detection of marine invaders. *Ecological Applications*, 16: 1377–1390.
- Ishii, R., Kawakami S., Sekiguchi H., Nakahara Y., Jinnai Y., 2001. Larval recruitment of the mytilid *Musculista senhousia* in Ariake Sound, southern Japan. *Venus*, 60: 37–55.

- 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 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., 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.
- 環境省, 2013. 渡り鳥の飛来状況, 平成 24 年秋期-平成 25 年春期. Website at: http://www.env.go.jp/nature/dobutsu/bird_flu/migratory/ap_wr_transit/ (Accessed on 5 May 2014)
- 河原辰夫・加藤大輔, 1970. ホトトギスガイの産卵誘発と発生成長. 水産増殖 17: 247–261.
- 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., 1996. Effects of temperature on larval development of two Mytilid species and their implication. *Venus*, 55: 215–222.
- Kimura T., Sekiguchi H., 2012. Comparison of early life history of native and exotic mytilids, *Musculista senhousia* and *Xenostrobus securis*, in the brackish Lake Hamana, Japan. *Venus*, 70: 11–24.
- Kincaid T., 1947. The acclimatization of marine animals in Pacific northwest waters. *Minutes Conchological Club of Southern California*, 72:1–3.
- 小林哲, 2013. 博多湾の砂質干潟で観察されたマメコブシガニの食性. 日本ベントス学会誌, 68: 37–41.
- Kodama K., Oyama M., Kume G., Serizawa S., Shiraishi H., Shibata Y., Shimizu M., Horiguchi T., 2010. Impaired megabenthic community structure caused by summer hypoxia in a eutrophic coastal bay. *Ecotoxicology* 19: 479–492.

- Kodama K., Lee J. H., Oyama M., Shiraishi H., Horiguchi T., 2012. Disturbance of benthic macrofauna in relation to hypoxia and organic enrichment in a eutrophic coastal bay. *Marine Environmental Research* 76: 80–89.
- 国土交通省, 2009. 大橋川水域におけるヤマトシジミとホトトギスガイの分布状況. 大橋川改修事業環境調査最終とりまとめ, 国土交通省中国地方整備局出雲河川事務所, pp. 6.1.6-63–6.1.6-67.
- 国土交通省, 2013. ヤマトシジミとホトトギスガイの環境監視. 大橋川改修事業環境モニタリング平成 24 年モニタリング結果, 国土交通省中国地方整備局出雲河川事務所, pp.270–277, Website at:
<http://www.cgr.mlit.go.jp/izumokasen/iinkai/oohashigawa/monitoring/vol06/index.html>
(Accessed on 20 July 2014)
- 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奥の水・底質に与える影響. *水環境学会誌*, 29: 21–28.
- 倉田健悟・平塚純一・戸田顕史, 2008. 島根県大橋川の汽水環境の保全に関する研究, 3 ヤマトシジミとホトトギスガイの個体群動態. 2006 年度 (第 17 期) プロ・ナトゥーラ・ファンド助成研究報告書, pp. 2–13, pp. 53–66.
- 倉田健悟・山口啓子・瀬戸浩二・園田武, 2012. 2006 年の宍道湖における底生動物の分布. *Laguna*, 19: 1–13.
- Kurata K., Hiratsuka J., 2018 Spatiotemporal changes in distributions of the two dominant bivalve species in an estuarine river connecting two brackish lakes, Japan. *Marine Biology Research*, 14: 484–496.
- 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 — 宍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: 267–270.

- Kushner R. B., Hovel K. A., 2006. Effects of native predators and eelgrass habitat structure on the introduced Asian mussel *Musculista senhousia* (Benson in Cantor) in southern California. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 332: 166–177.
- Lazzari G., Rinaldi E., 1994. Alcune considerazioni sulla presenza di specie extra mediterranee nelle lagune salmastre di Ravenna. *Bollettino Malacologico*, 30: 195–202.
- Lee J. H., Hong J. S., Yi S. K., 1983. Studies on the benthic fauna in Garolim Bay, Korea. *The Journal of Oceanological Society of Korea*, 18: 111–116.
- Liang Z. L., Kim Y. H., Zhang Z. F., Lim S. M., Kang K. H., 2009. Water temperature and salinity tolerance of embryos and spat of the mussel, *Musculista senhousia*. *The Korean Journal of Malacology*, 25: 179–187.
- Lourenço P. M., Henriques M., Catry I., Granadeiro P. J., Catry T., 2018 First record of the invasive Asian date mussel *Arcuatula senhousia* (Benson, 1842) (Mollusca: Bivalvia: Mytilidae) in West Africa. *Journal of Natural History*, 52: 2567–2571.
- Macdonald K. B., 1969. Quantitative studies of salt marsh mollusc faunas from the north American Pacific coast. *Ecological Monographs*, 39: 33–60.
- Mastrototaro F., Matarrese A., D’Onghia G., 2004. Occurrence of *Musculista senhousia* (Mollusca: Bivalvia) in the Taranto seas (eastern-central Mediterranean Sea). *Biogeographia*, 25: 55–63.
- 松井誠一・萩原洋一・藤紘和・塚原博, 1986. ガザミ *Portunus trituberculatus* (Miers) の摂餌生態に関する研究. 九州大学農学部学芸雑誌, 40: 175–181.
- Mistri M., 2002. Ecological characteristics of the invasive Asian date mussel, *Musculista senhousia*, in the Sacca di Goro (Adriatic Sea, Italy). *Estuaries*, 25: 431–440.
- Mistri M., 2003. The non-indigenous mussel *Musculista senhousia* in an Adriatic lagoon: effects on benthic community over a ten year period. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 83: 1277–1278.
- Mistri M., 2004. Effect of *Musculista senhousia* mats on clam mortality and growth: much

- ado about nothing? *Aquaculture* 241: 207–218.
- Mistri M., Rossi R., Fano E. A., 2004. The spread of an alien bivalve (*Musculista senhousia*) in the Sacca di Goro lagoon (Adriatic Sea, Italy). *Journal of Molluscan Studies*, 70: 257–261.
- 三浦常廣・開内洋・南浦範子・中村幹雄, 2002. 宍道湖・中海水産振興対策検討調査事業ホトトギスガイ駆除対策調査. 平成 14 年度 島根県内水面水産試験場事業報告, pp.78–91.
- 森脇晋平・藤井智康・福井克也, 2003. 大橋川における高塩分水塊の遡上現象. *Laguna*, 10: 35–45.
- Morton B., 1974. Some aspects of the biology, population dynamics, and functional morphology of *Musculista senhousia* Benson (Bivalvia, Mytilidae). *Pacific Science*, 28: 19–33.
- Munari C., 2008a. Organism responses to habitat fragmentation in two shallow-water brackish environments: the Goro Lagoon (Adriatic Sea) and the Padrongiano Delta (Tyrrhenian Sea). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 88: 1309–1317.
- Munari C., 2008b. Effect of the exotic invader *Musculista senhousia* on benthic communities of two Mediterranean lagoons. *Hydrobiologia*, 611:29–43
- 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.
- 南部亮元・水野知巳・川上貴史・久保田薫・関口秀夫, 2006. 木曾三川の感潮域における二枚貝浮遊幼生の着底場所および着底時季. *日本水産学会誌*, 72: 681–694.
- R Development Core Team, 2008. R: A language and environment for statistical computing. 2.8.1 edn. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria: Website at: <http://www.R-project.org>.
- Reusch T. B. H., 1998. Native predators contribute to invasion resistance to non-

- indigenous bivalve *Musculista senhousia* in southern California, USA. *Marine Ecology Progress Series* 170: 159–168.
- Rossen T., Marius D., Veska R., 2009. Syntaxa according to the Braun-Blanquet approach in Bulgaria. *Phytologia Balcanica*, 15: 209–233.
- 坂口文雄・東野政則・小川数也, 1981. 東京湾生物相の潜水観察-I ホトトギスガイ群集の消長 (予報). *ベントス研究会誌*, 21/22: 55–60.
- 佐々木克之, 2001. 中海本庄工区における水質浄化力の評価. *日本海洋学会誌*, 海の研究, 10: 297–308.
- 瀬戸浩二, 2008. 島根県大橋川の汽水環境の保全に関する研究, 7 大橋川におけるホトトギスガイが堆積作用に与える影響. 2006 年度 (第 17 期) プロ・ナトゥーラ・ファンド助成研究報告書, pp.31–41.
- Slack-Smith S. M., Brearley A., 1987. *Musculista senhousia* (Benson, 1842); a mussel recently introduced into the Swan River estuary, Western Australia. (Mollusca: Mytilidae). *Record of the Western Australian Museum* 13: 225–230.
- 菅原兼男・海老原天生・石井俊雄・青木邦明・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・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 Benthos Research* 13: 1–9.
- 滝 庸, 1952. ホトトギス. *水産界*, 809: 21–24.
- 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拌によるマット崩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.
- 宇野誠高・田中秀典・大塚泰介・高安克己・鮎川和泰, 2001. 中海中浦水道におけ

- る水質動向. *Laguna*, 8: 15–22.
- 内田晃, 1965. ホトトギスの成長とアサリに及ぼす影響について. 千葉県内湾水試調査報告書, 7: 69–78.
- Willan R. C., 1985. Successful establishment of the Asian mussel *Musculista senhousia* (Benson in Cantor, 1842) in New Zealand. *Records of the Auckland Institute and Museum*, 22: 85–96.
- Willan R. C., 1987. The mussel *Musculista senhousia* in Australasia; another aggressive alien highlights the need for quarantine at ports. *Bulletin of Marine Science*, 41: 475–489.
- 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.
- 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.
- 山室真澄, 1997. 汽水域での高次生産者を通じた窒素・リンの収支. *沿岸海洋研究*, 35: 69–73.
- Yamamuro M., Oka N., Hiratsuka J., 1998. Predation by diving ducks on the biofouling mussel *Musculista senhousia* in a eutrophic estuarine lagoon. *Marine Ecology Progress Series*, 174: 101–106.
- 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.
- 山室真澄・平塚純一・石飛裕, 2003. 閉鎖性沿岸域の生態系と物質循環 (8) 懸濁物食二枚貝ホトトギスガイが中海の水質に及ぼす影響. *海洋と生物*, 149: 490–495.
- 山城隆文・加藤章三, 1961. モガイ採苗試験 I (昭和 32 年度). 島根県水産試験場事業報告, pp. 241–258.

吉田裕, 1937. ホトトギス *Brachidontes senhousi* (Reeve) の浮遊仔貝並に稚貝について. *The Venus*, 7 : 121-128.

图表

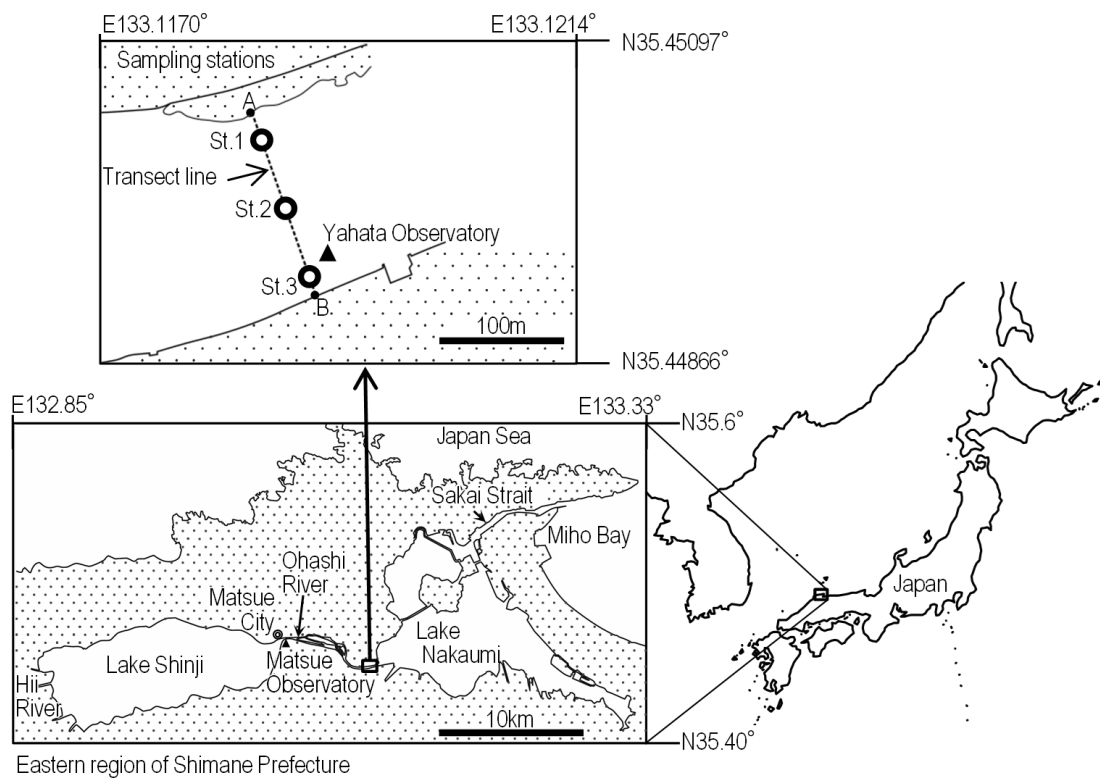


Fig. 2-1 Location of the study sites. Transect line and sampling stations were located ca. 0.8 km from the river mouth of the River Ohashi.

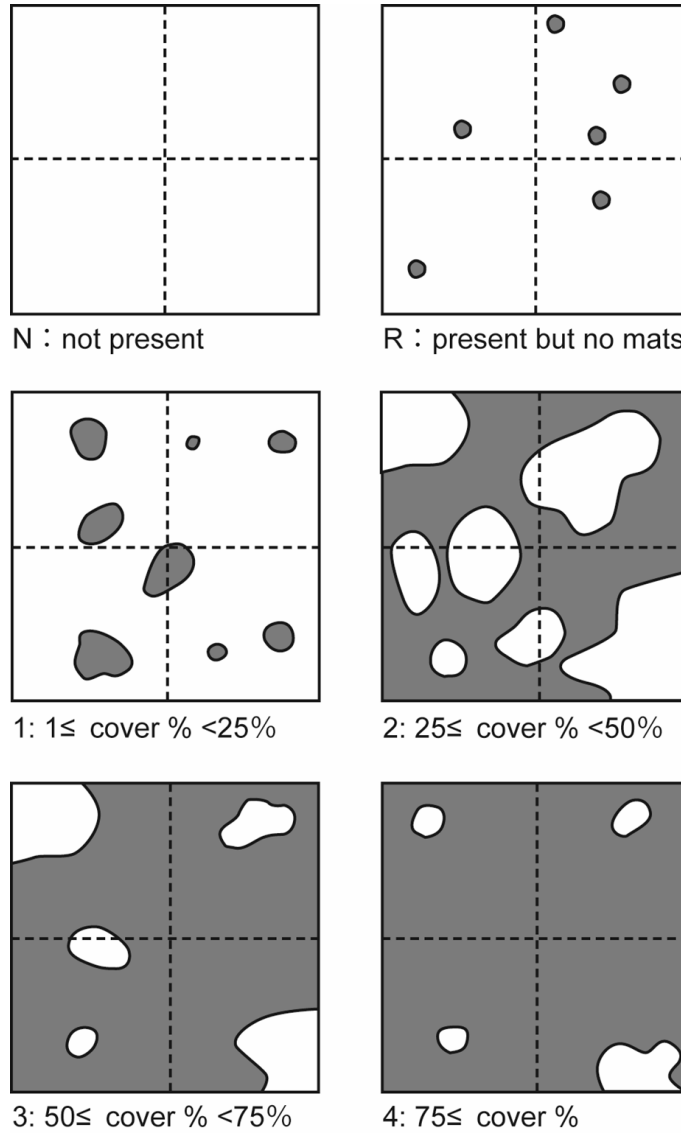


Fig. 2-2 Mussel bed coverage categories. Mussel bed coverage were classified to six categories based on cover % range.

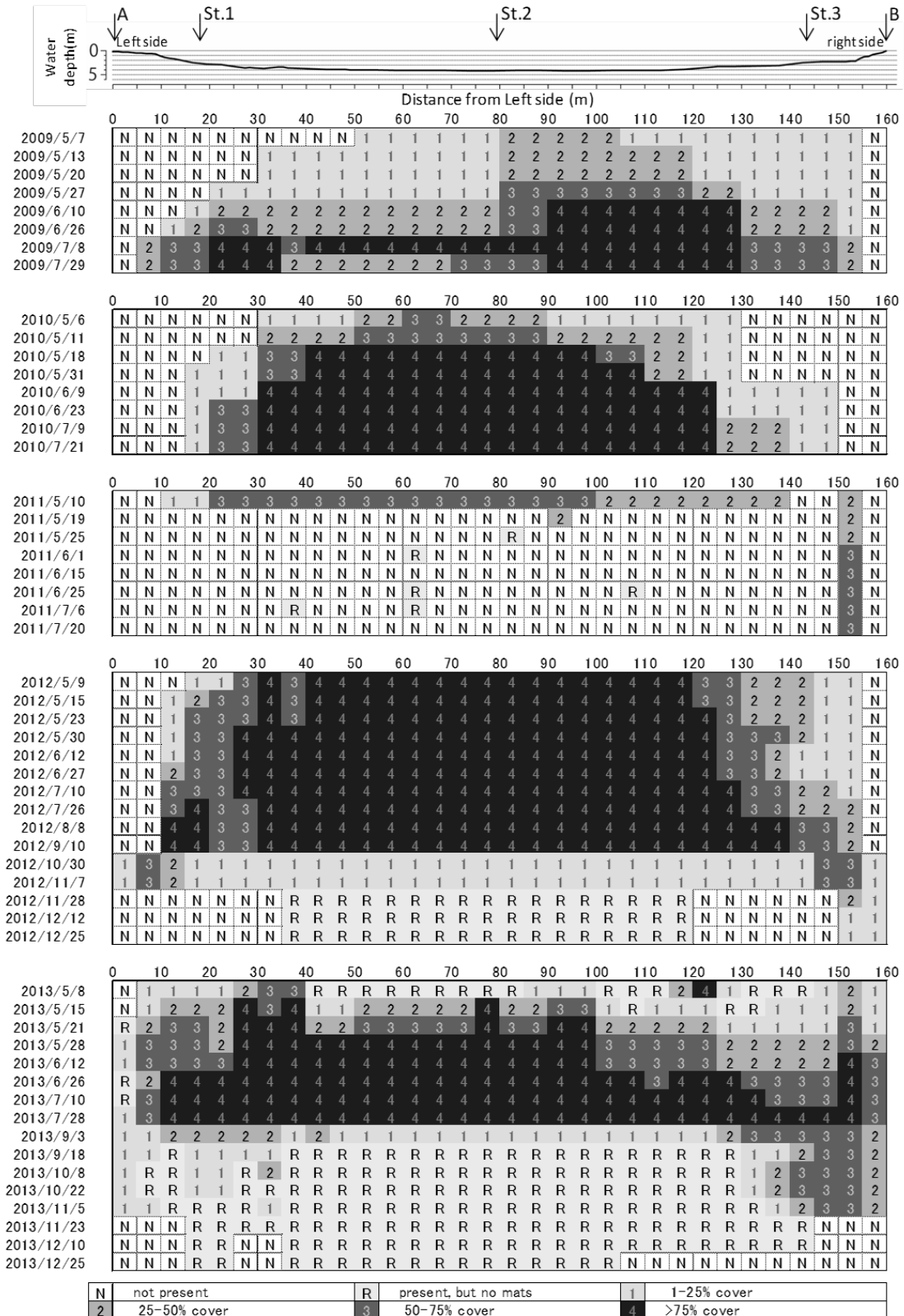


Fig. 2-3 Temporal and spatial changes in percent cover of *Arcuatula senhousia* population of the Ohashi-River. Mussel cover was classified as follows, N: not present, R: present, but no mats, 1: 1-25%, 2: 25-50%, 3: 50-75%, 4: >75%.

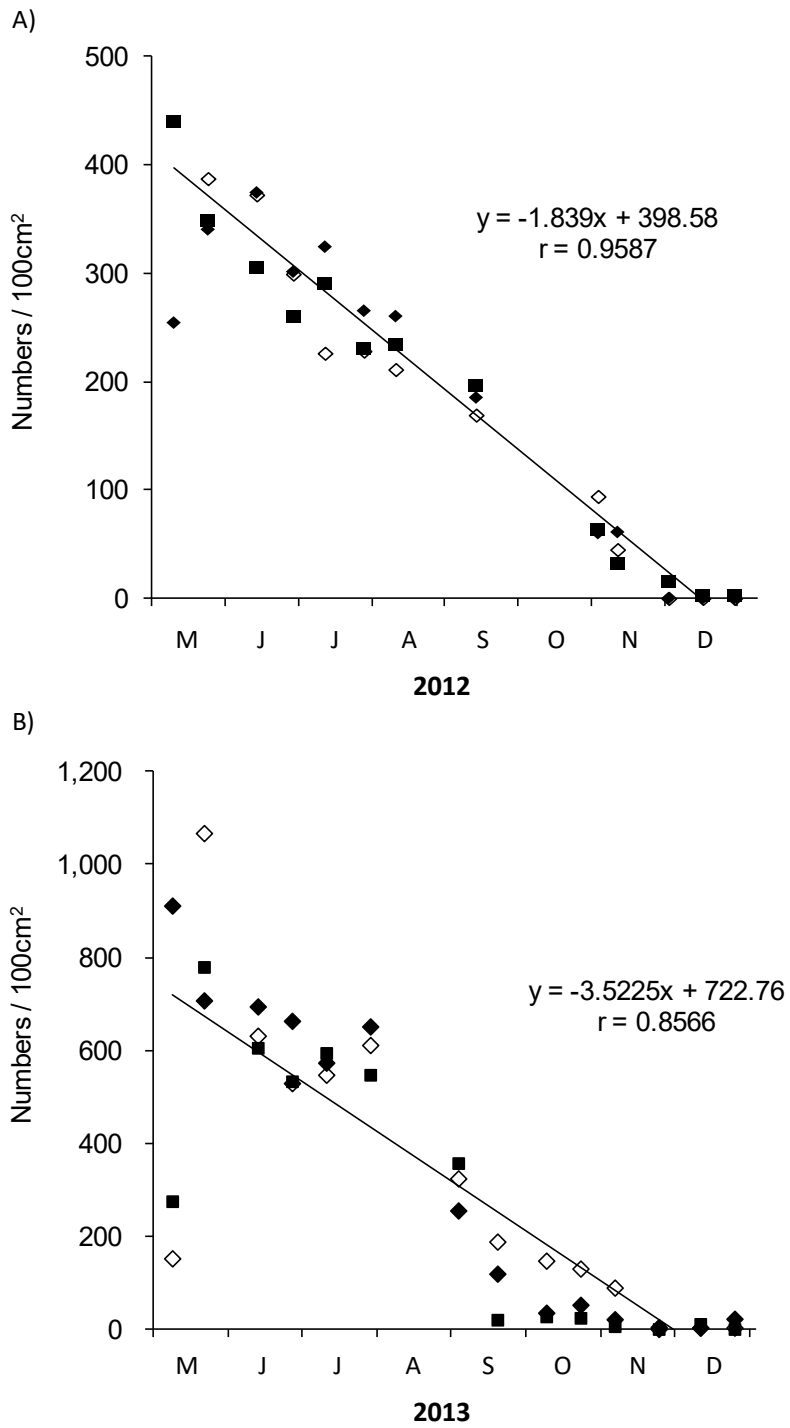


Fig. 2-4 Seasonal changes in density of *Arcuatula senhousia* in the Ohashi-River at 2012

(A) and 2013 (B). ◆: St. 1, ■: St. 2, ◇: St. 3

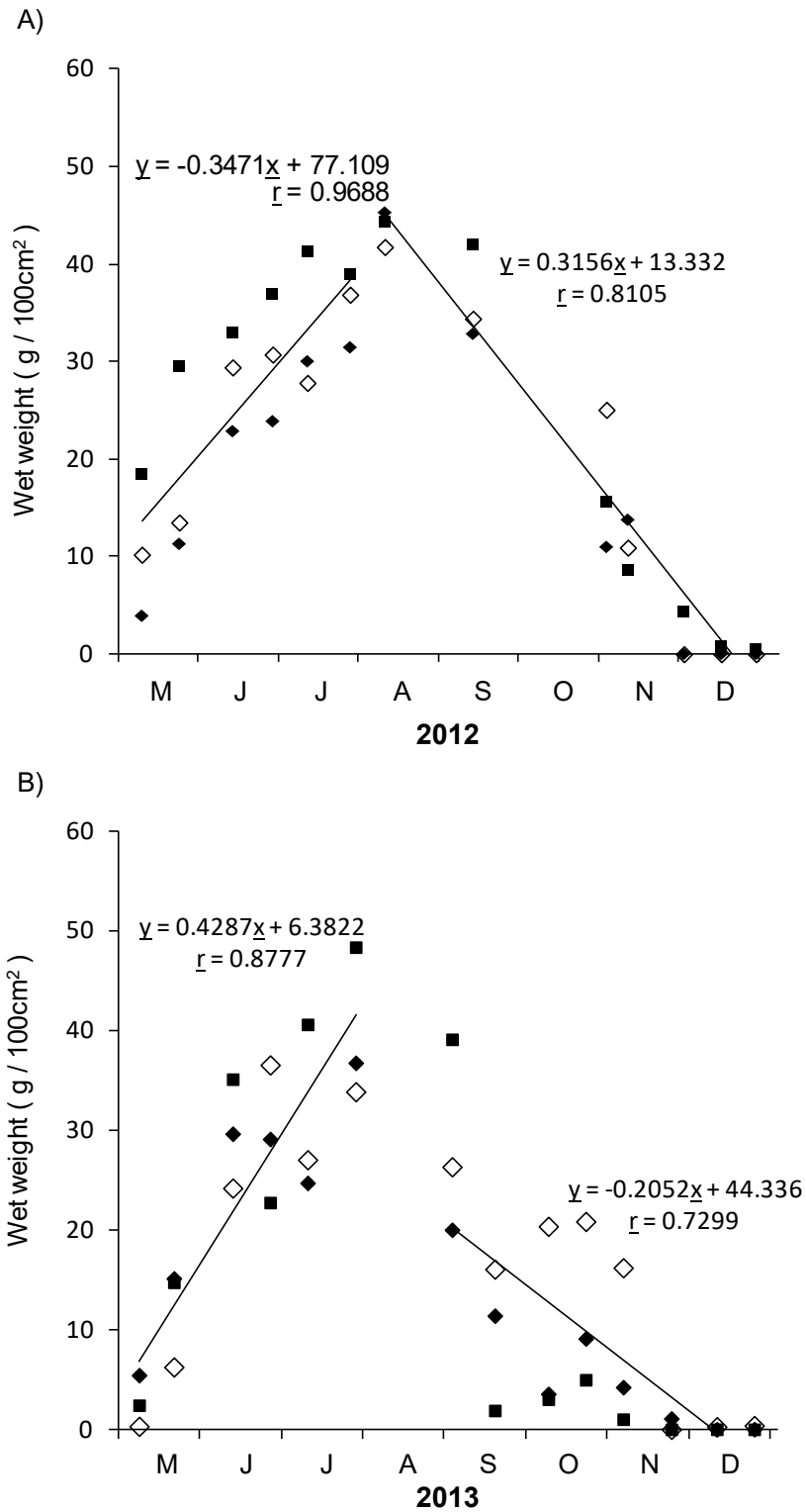


Fig. 2-5 Seasonal changes in wet weight of *Arcuatula senhousia* in the Ohashi-River at 2012 (A) and 2013 (B). ◆: St. 1, ■: St. 2, ◇: St. 3

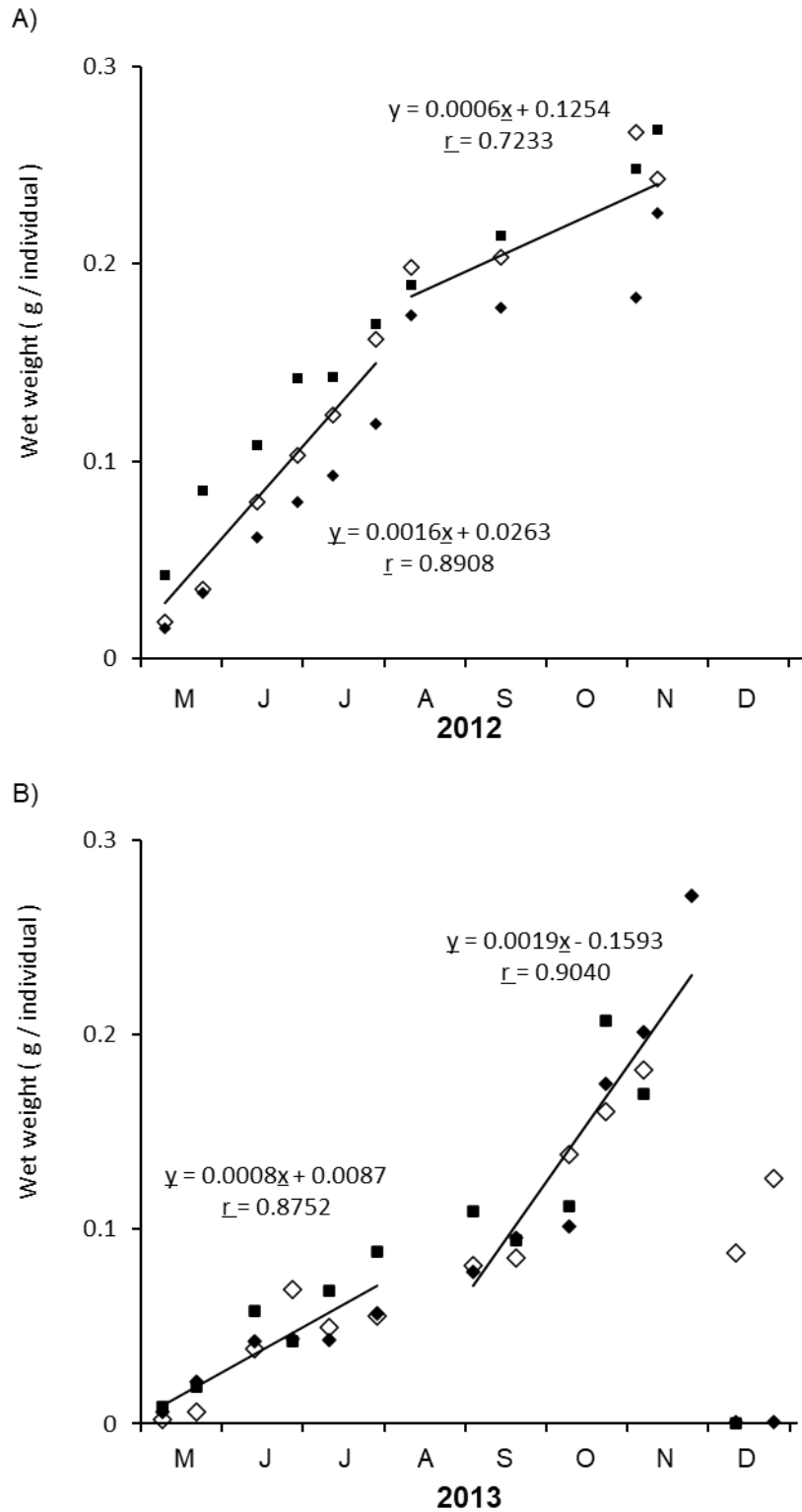


Fig. 2-6 Seasonal changes in individual weight of *Arcuatula senhousia* in the Ohashi-River at 2012 (A) and 2013 (B). ◆: St. 1, ■: St. 2, ◇: St. 3

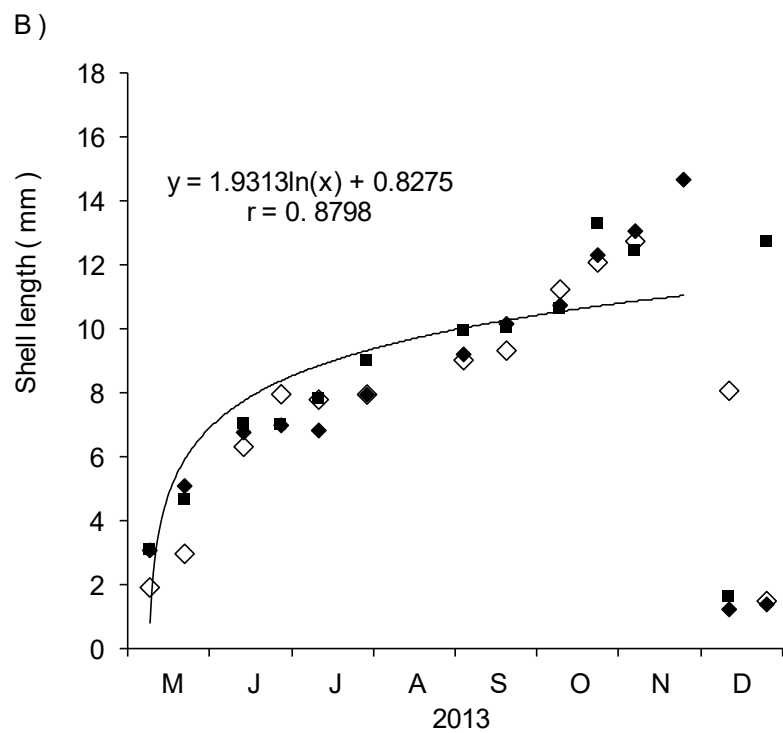
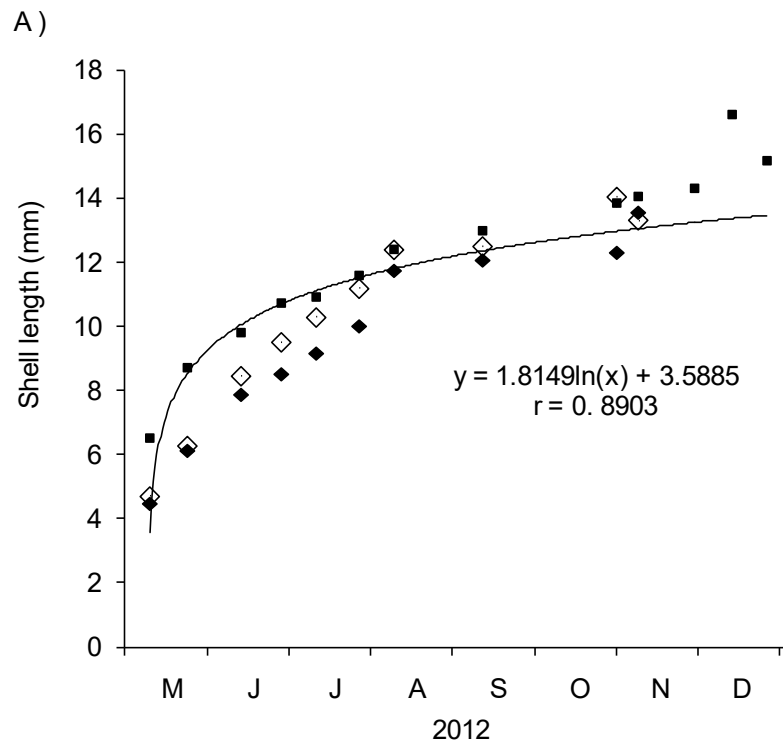


Fig. 2-7 Seasonal changes in shell length of *Arcuatula senhousia* in the Ohashi-River at 2012 (A) and 2013 (B). ◆: St. 1, ■: St. 2, ◇: St. 3

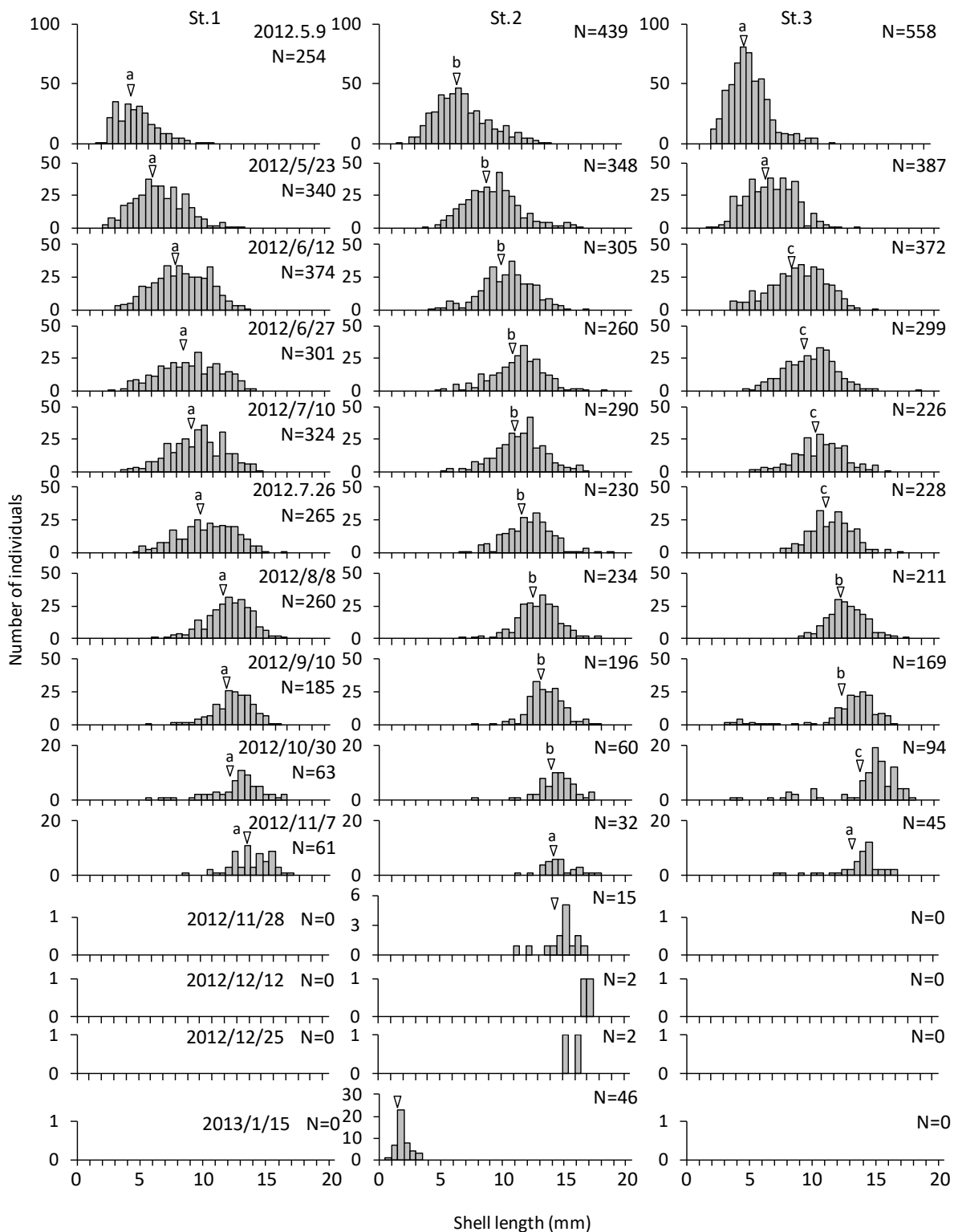


Fig. 2-8A

continued Fig. 2-8B

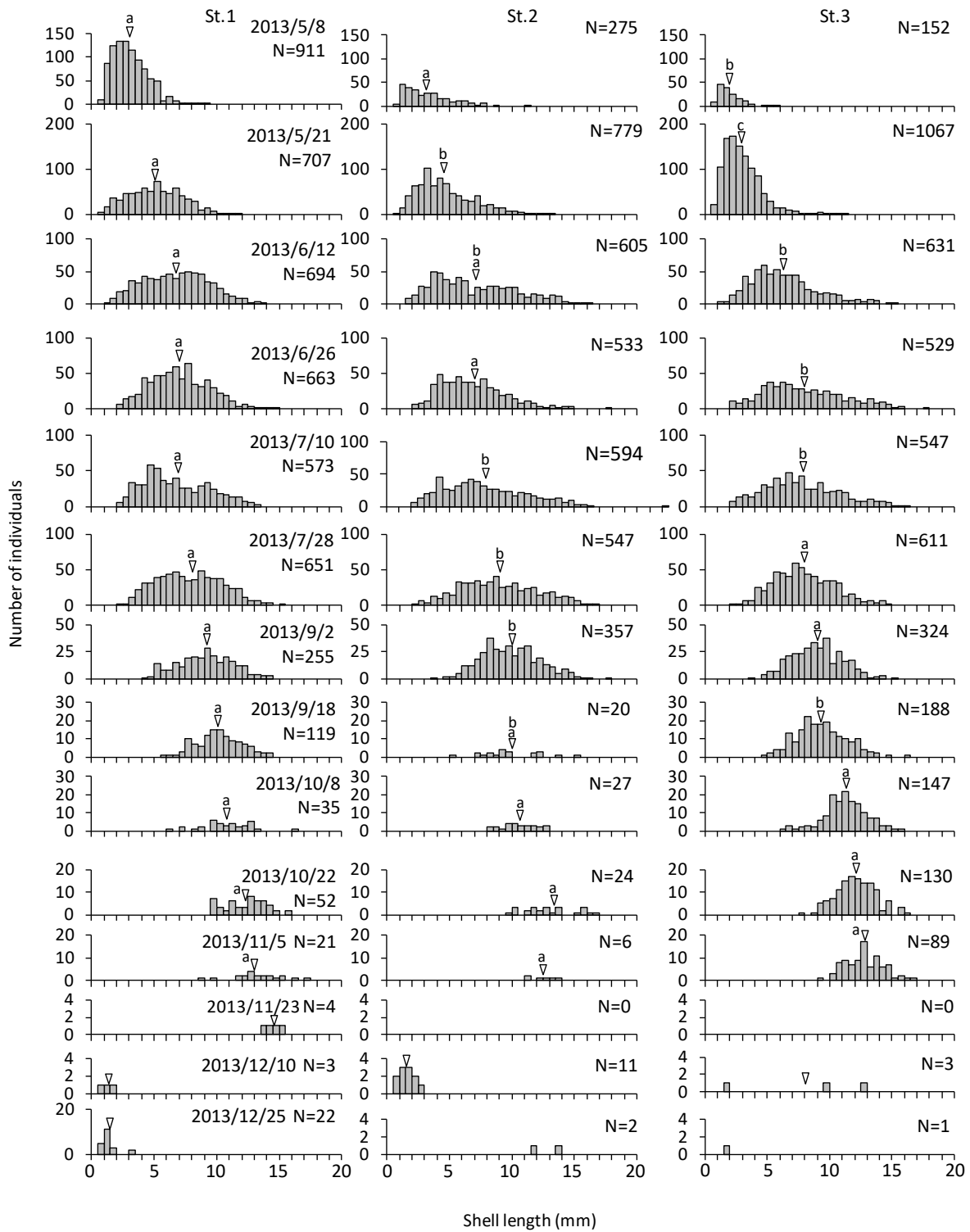


Fig.2-8B

Fig. 2-8 Size frequency distribution of *Arcuatula senhousia* at the Ohashi-River. Sampling date and number of individuals per 100 cm² are shown. Triangles indicate average shell length; Different letters correspond to significant differences at P < 0.05 by multiple comparison test.

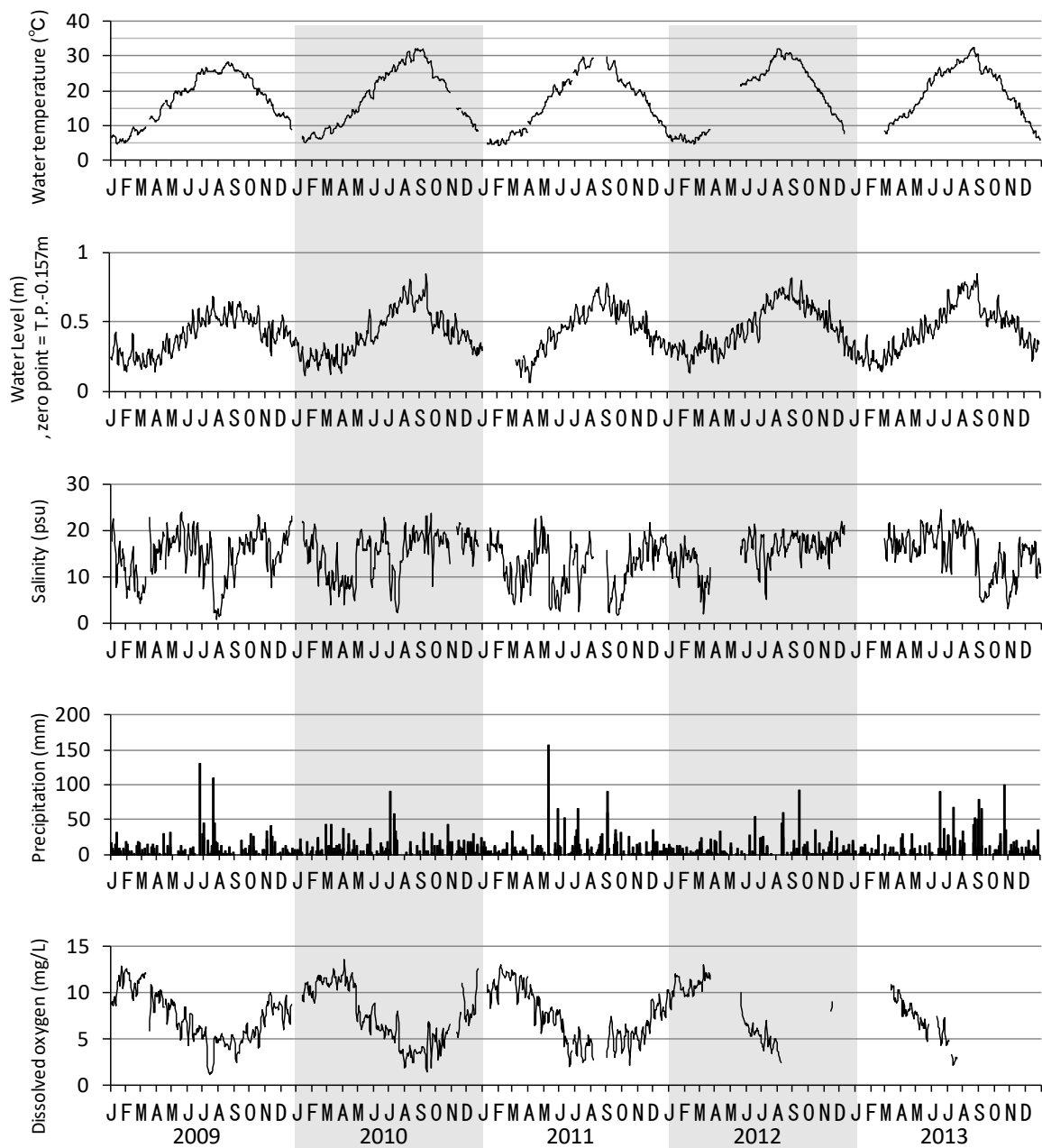


Fig. 2-9 Seasonal changes of water quality, water level at Yahata monitoring point in the Ohashi-River and daily precipitation at Matsue monitoring point in the Ohashi-River. Water quality and water level are shown as a 3-day moving average in the figure. Data from Izumo River Office, Ministry of Land, Infrastructure, Transport and Tourism

Table 2-1. Environmental factors responsible for population decrease. ○: applicable, △: probably applicable, -: not applicable

Year	Season	Factor			
		Low salinity	Low dissolved oxygen	Physical destruction	High temperature
2009	mid. Jul.	○	○	-	-
2011	mid. May	-	-	○	-
2012	mid. Oct.	-	○	-	△
2013	mid. Sep.	○	-	-	-

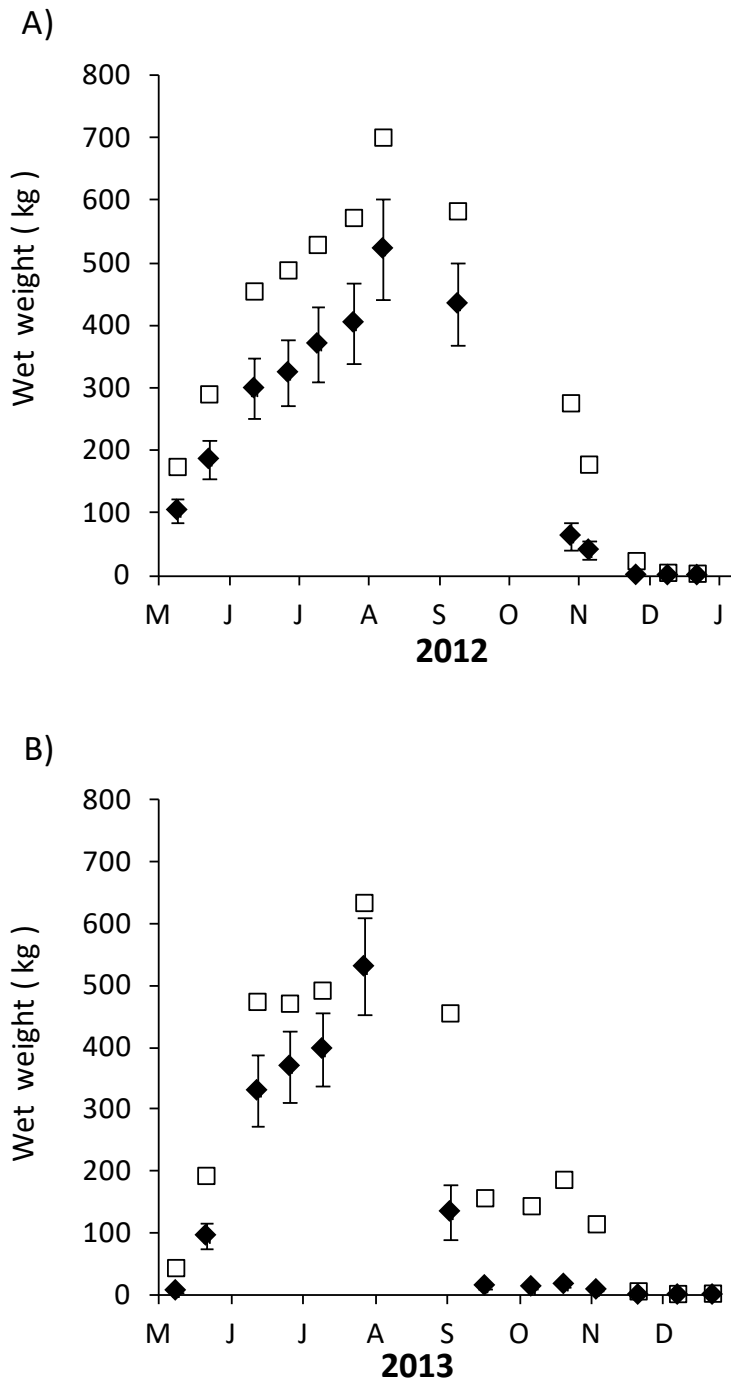


Fig. 3-1 Seasonal changes in biomass of *Arcuatula senhousia* on the transect line in the Ohashi-River. Whisker endpoints are maximum and the minimum of the estimated biomass. ◆: estimated biomass, □: simply calculated biomass

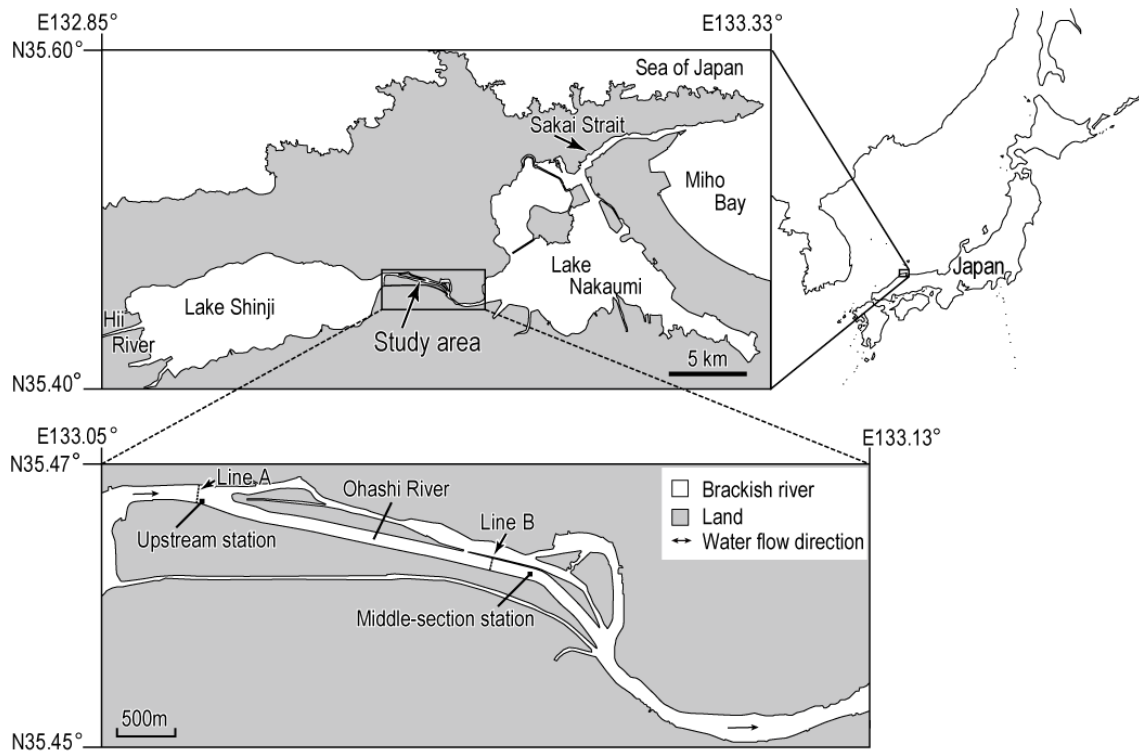


Fig. 4-1 Location of the Ohashi River and study sites. Two cross sections, Line A and Line B, were located approximately 6.8 km and 4.1 km from the river mouth, respectively. Two observation stations were located near the two cross sections in the upstream (6.8 km from the river mouth) and middle-section sections of the river (3.8 km from the river mouth).

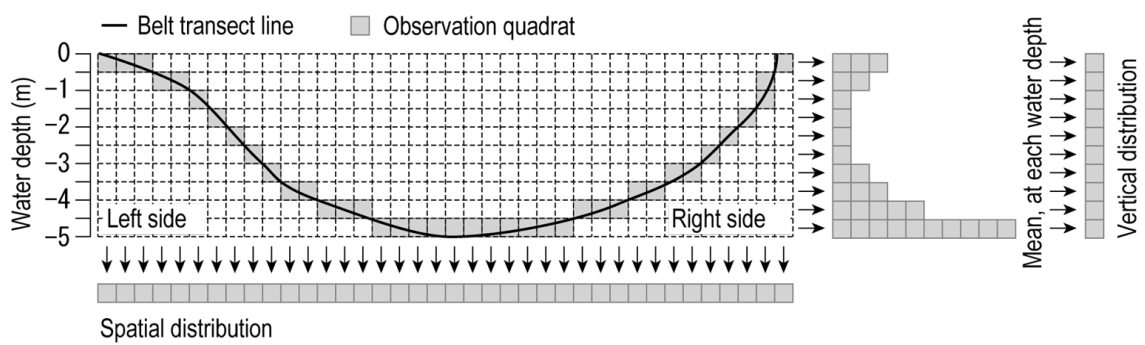


Fig. 4-2 Data acquisition along the transect line. The transects were composed of 1 m² quadrats consecutively laid from the left side of the river to the right. Spatial distribution data were obtained along the transect lines. Vertical distribution data were obtained from mean coverage per square meter at one-meter water depth intervals.

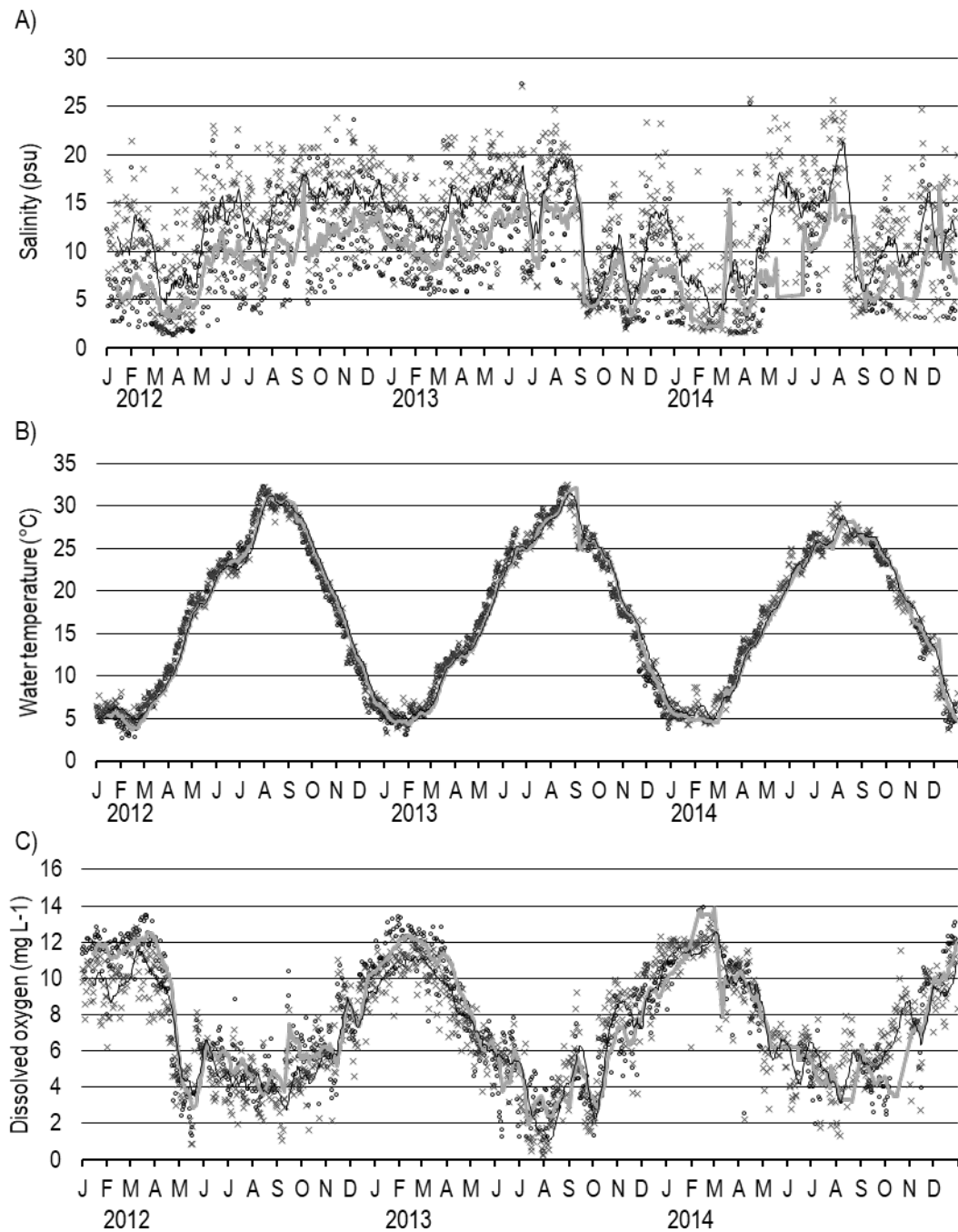


Fig. 4-3 Environmental variables measured on the river bottom from January 2012 to December 2014: A) salinity, B) water temperature, and C) dissolved oxygen. Thick gray line: the moving 14-day average at the upstream station; Thin black line: the moving 14-day average at the middle-section station; Cross mark: the daily mean value at the upstream station; Open circle: the daily mean value at the middle-section station.

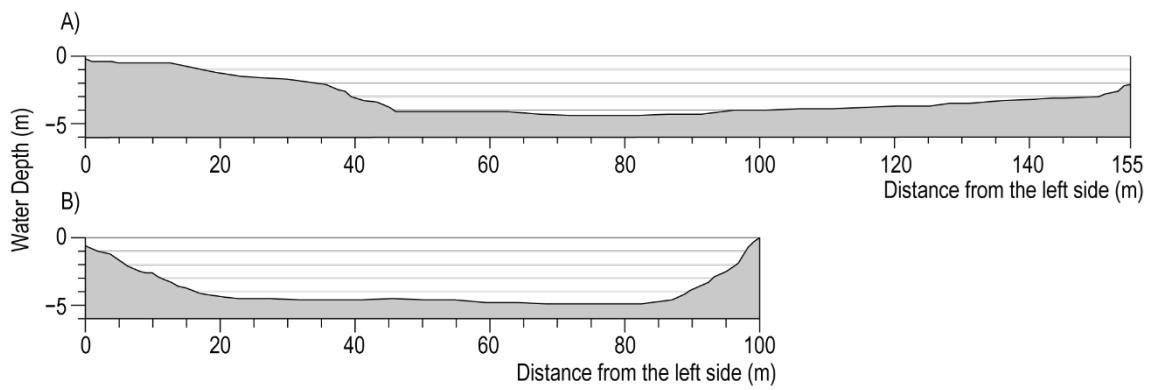


Fig. 4-4 River cross section along Line A and Line B. A) the river along Line A was 155 m wide and 4.5 m deep at its deepest point; B) the river along Line B was 100 m wide and 5.0 m deep at its deepest point. The right end of Line A was a constructed river wall.

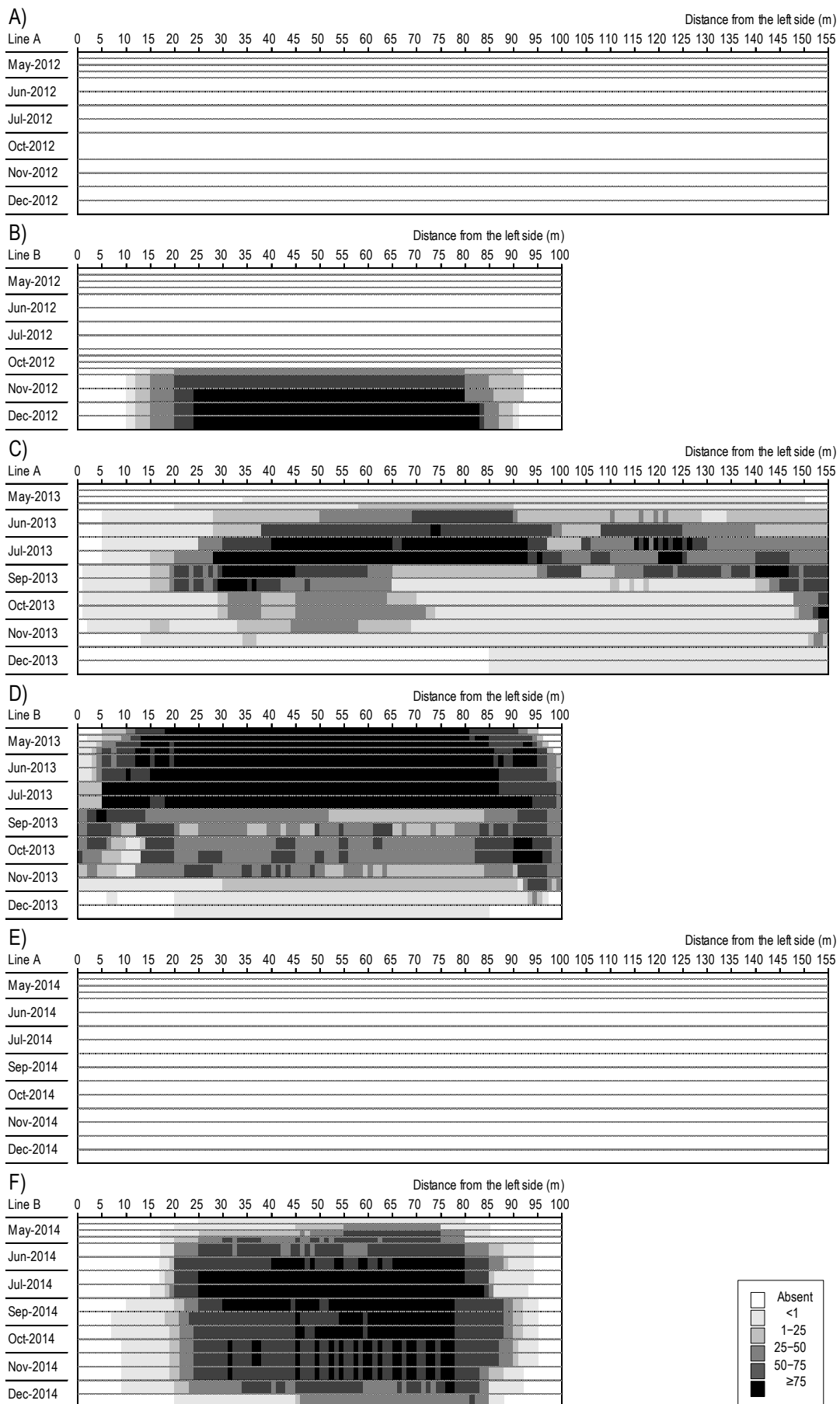


Fig. 4-5 Spatial and temporal changes in the distribution of *A. senhousia* along Line A and Line B: A), B), and C) Line A in 2012, 2013, and 2014, respectively. D), E), and F) Line B in 2012, 2013 and 2014, respectively. The gray-scale indicates the mussel bed coverage (percentage cover).

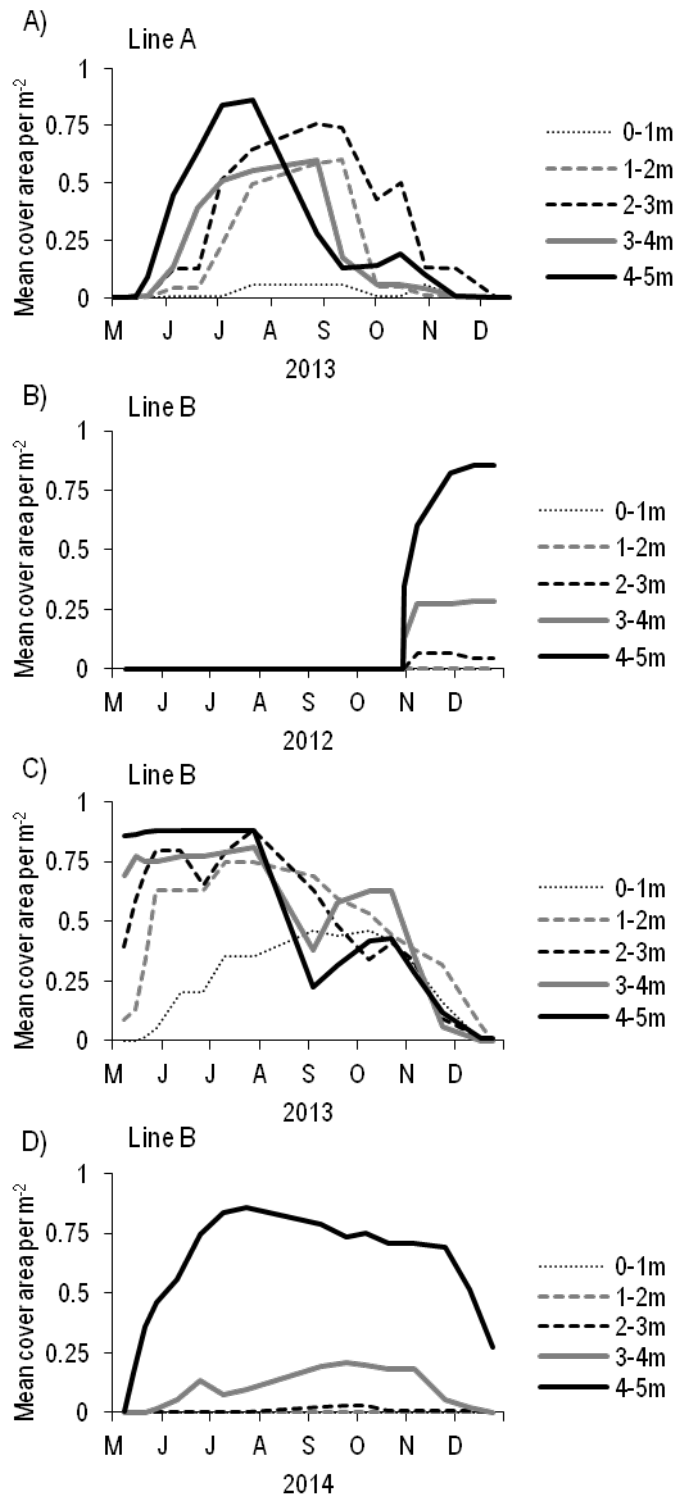


Fig. 4-6 Seasonal and vertical changes in *A. senhousia* bed coverage in the Ohashi River.

A) Line A in 2013. B) Line B in 2012, C) Line B in 2013, and D) Line B in 2014. Vertical distribution data was averaged at 1.0 m water depth interval.

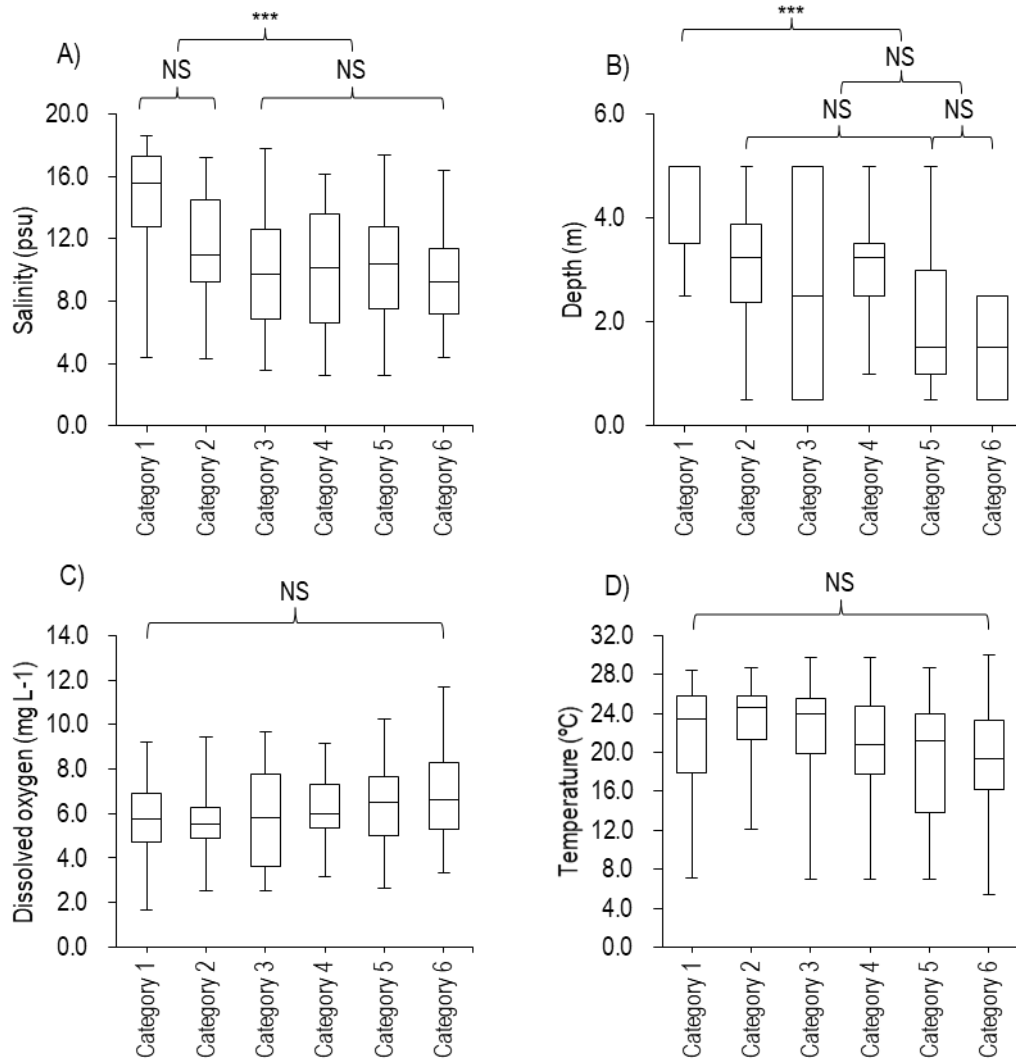


Fig. 4-7 The results of multiple comparison tests of the environmental parameters among six categories of mussel bed coverage: A) salinity, B) water depth, C) dissolved oxygen, and D) water temperature in each mussel bed coverage category. ***: a significant difference; NS: non-significant difference between categories using the Steel–Dwass test ($P < 0.05$).

Table 4-1. The categories of the mussel bed covering percentage range and median value of cover area per one quadrat.

Categories	The mussel bed covering percentage	Median value of coverage per one quadrat (m ²)
1	≥ 75	0.875
2	50–<75	0.625
3	25–<50	0.375
4	1–<25	0.130
5	< 1	0.005
6	Absent	0

Table 4-2. The relationship between the mussel bed coverage and environmental parameters (salinity, dissolved oxygen, water temperature, and water depth) which obtained from coefficient of Pearson's correlation test ($P < 0.05$, $N = 339$).

	Depth	Dissolved oxygen	Temperature	Salinity	coverage
Depth	1				
Dissolved oxygen	-0.30	1			
Temperature	0.003	-0.80	1		
Salinity	0.54	-0.33	-0.002	1	
coverage	0.49	-0.27	0.18	0.36	1

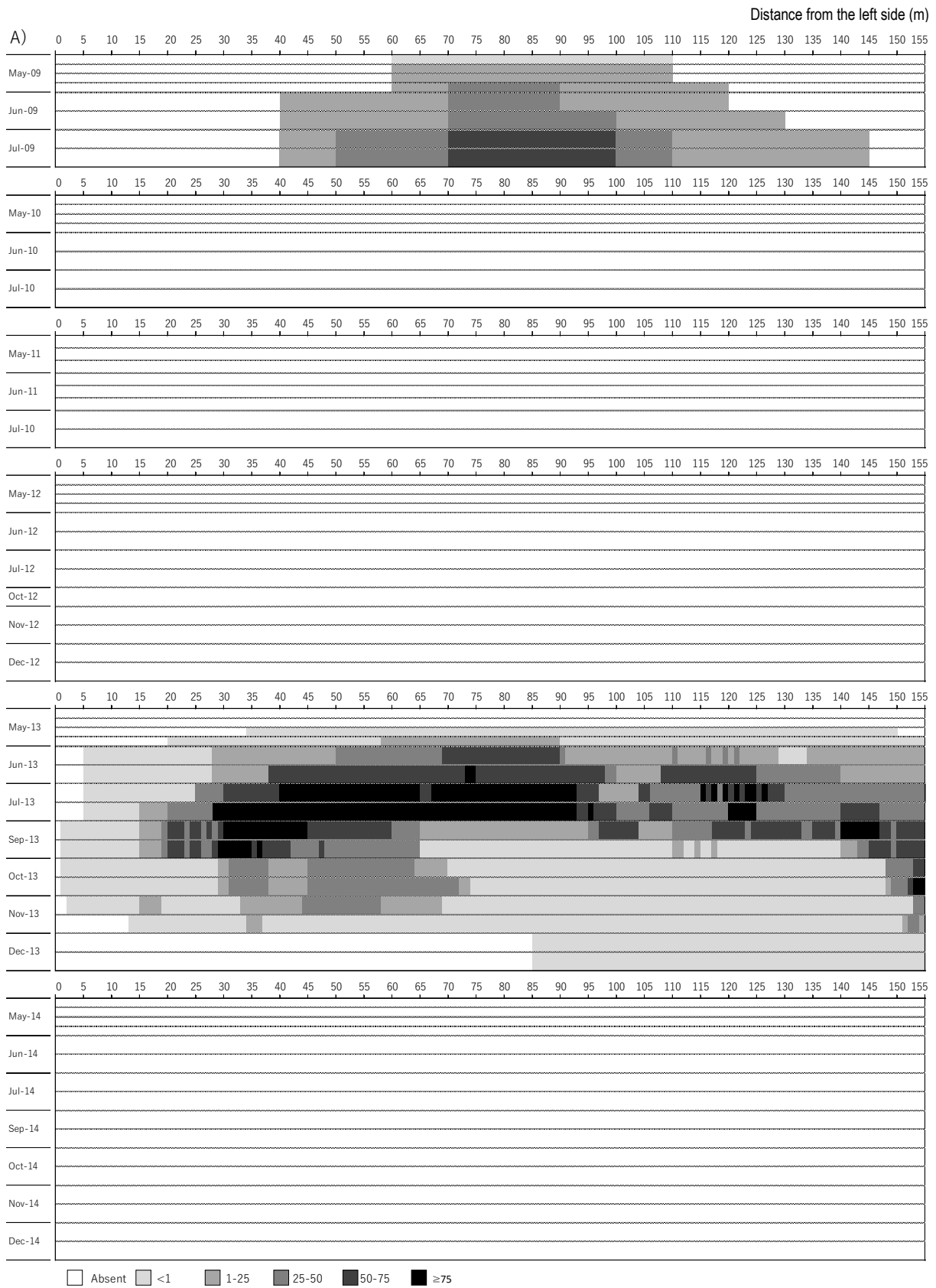


Fig. 5-1A

continued Fig. 5-1B

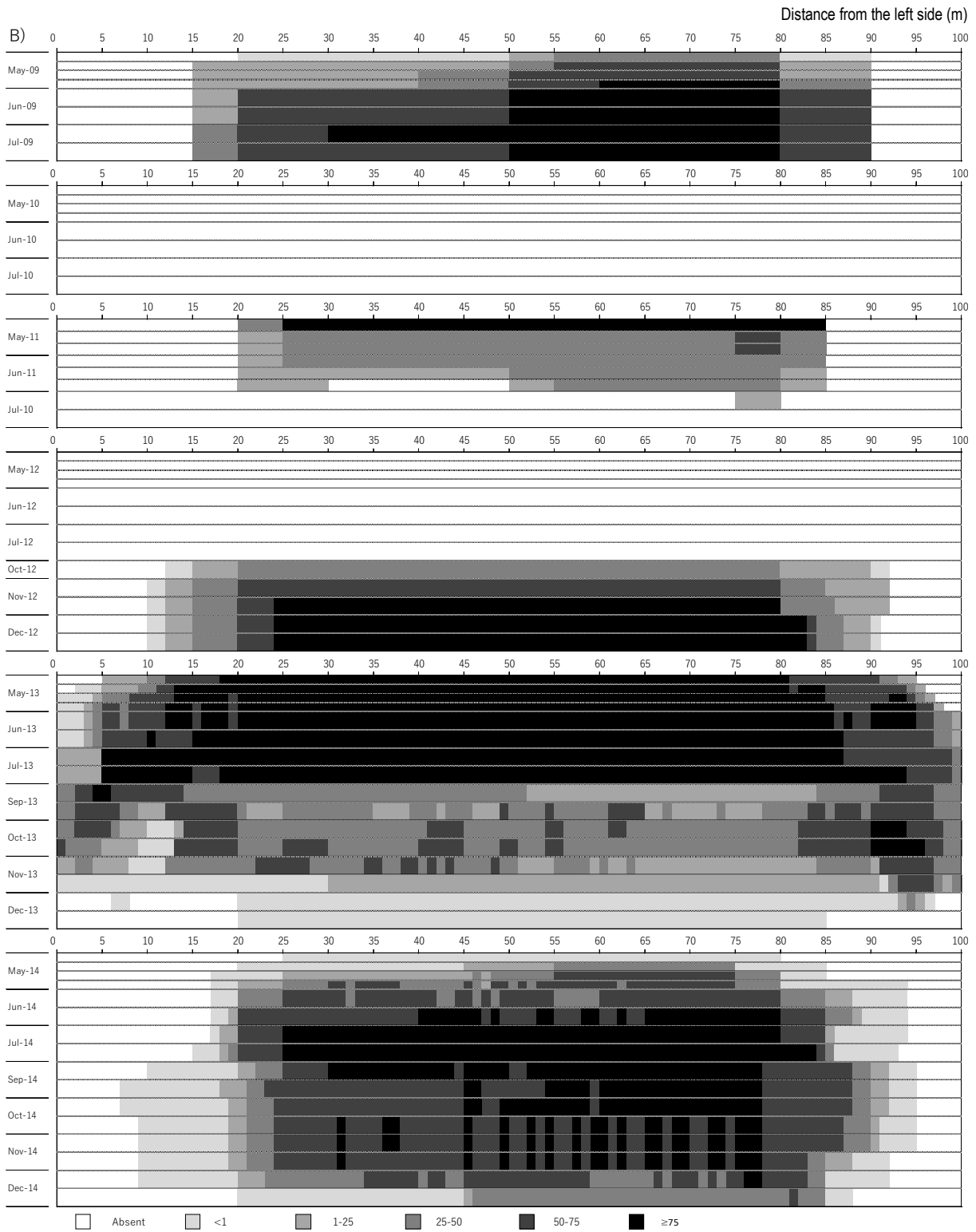


Fig. 5-1B

continued Fig. 5-1C

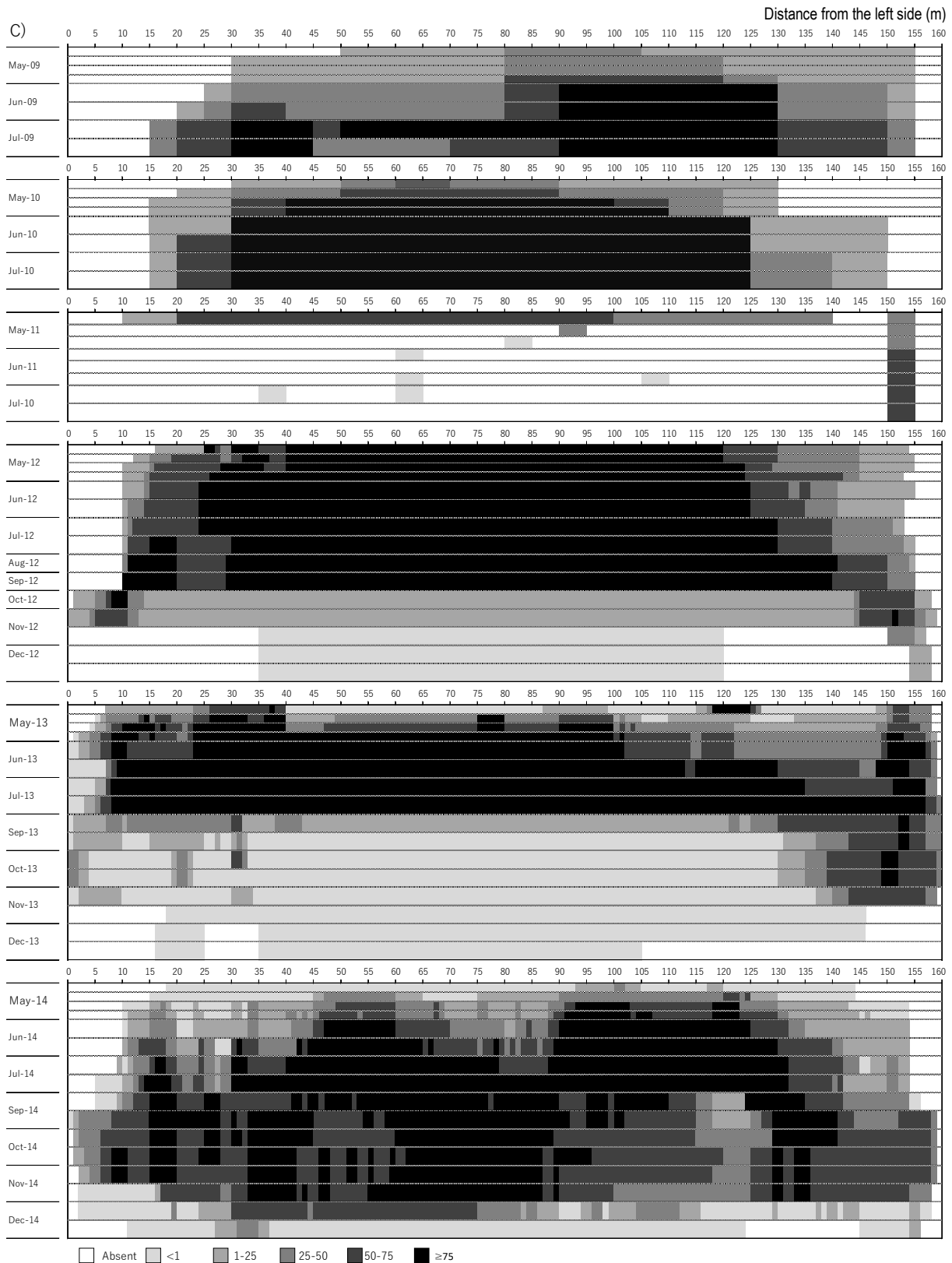
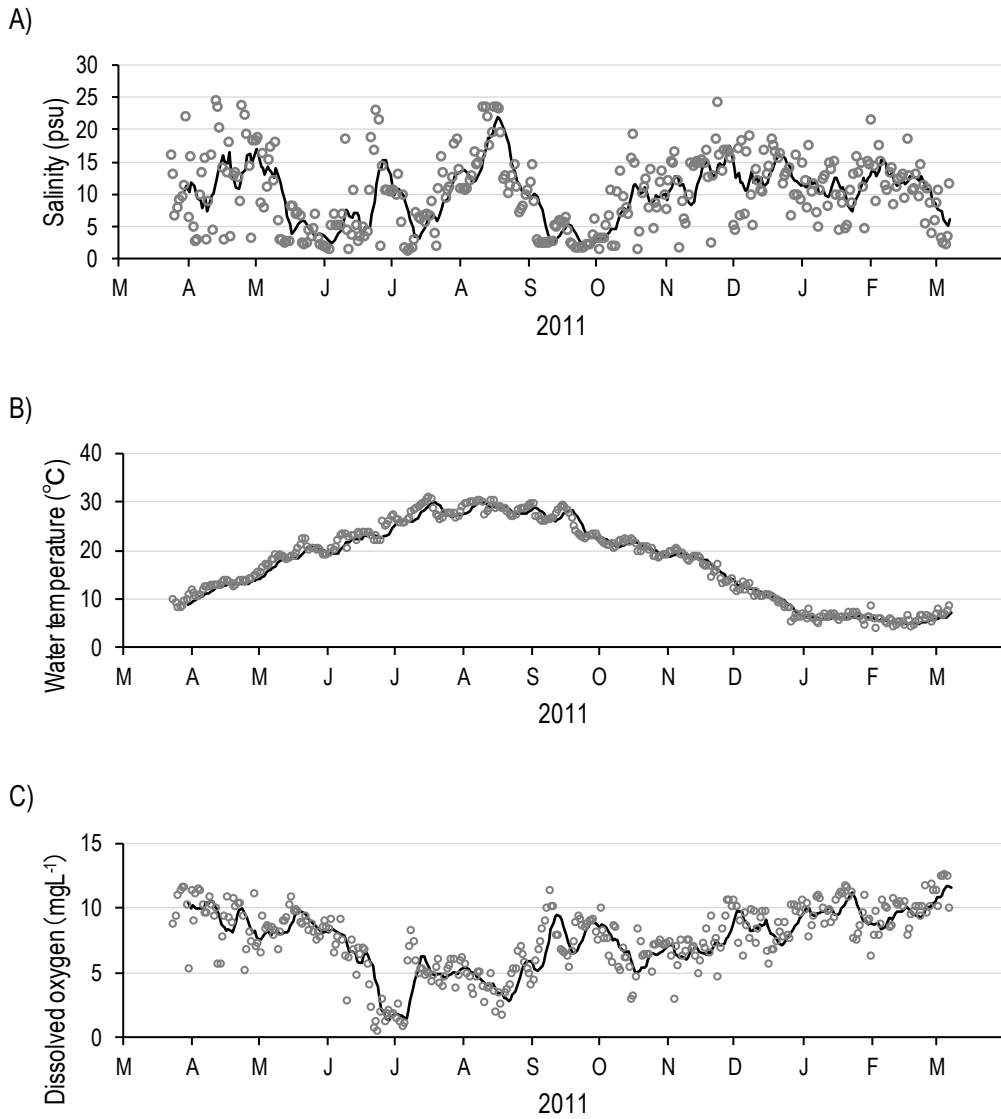


Fig. 5-1C

Fig. 5-1 Spatial and temporal changes in the distribution of *A. senhousia* in Ohashi River, in 2009-2014. A: along upstream transect line (refer to Line A in Fig. 4-1), B: along middle -section transect line (refer to Line B in Fig. 4-1), C: downstream transect line (refer to transect line in Fig. 2-1). The gray-scale indicates the mussel bed coverage (percentage cover).

Appendix



Environmental variables measured on the river bottom from March 2011 to March 2012: A) salinity, B) water temperature, and C) dissolved oxygen. Thin black line: the moving 14-day average at the middle-section station; Open circle: the daily mean value at the middle-section station.

Spatiotemporal distribution and population dynamics in *Arcuatula senhousia* (Benson, 1842)
in Ohashi River, Shimane Prefecture, Japan

summary

The Asian mussel, *Arcuatula senhousia* (Benson 1842), is a small mussel mytilid bivalve that is native to Asia. This mussel is a highly invasive species that has recently successfully colonized numerous areas in the world. The mussels inhabit intertidal and shallow subtidal soft or hard substrata of estuaries and sheltered bays. As they multiply, they construct a mussel bed and the sediment beneath the mussel bed is muddy due to the accumulation of the mussel excrement. The populations of commercially important clams, such as *Ruditapes philippinarum*, *Anadara kagoshimensis*, *Meretrix lusoria*, and *Corbicula japonica* have decreased significantly due to choking when dense mussel beds cover the bottom substratum. Because of this, the mussel is regarded as pest of commercially important clams. On the other hand, the mussel is a filter-feeding bivalve and plays an important role in material circulation of the estuarine ecosystems.

Further study of the major habitats of *A. senhousia* is required to predict mussel outbreak and take appropriate measure before other species are affected. The prediction method that was created in previous study, was not successful because of the distribution of the mussels was both spatially and temporary patchy. The errors caused by the spatially patchy distribution of this mussel is also reported. Based on these studies, it is clear that patch distribution of the mussel is central problem that must be overcome in order to accurately compare with the mussel distribution and environmental parameters. Therefore, this study focused on the relationship between the mussel bed dynamics and environmental parameters and the belt transect was performed in order to describe spatial and temporal changes in the distribution of *A. senhousia* in Ohashi River, Shimane pref. Japan. The Ohashi River is a brackish river located in south-west Japan on the coast of the Sea of Japan. It links the upper oligohaline Lake Shinji to the lower polyhaline Lake Nakaumi. The river has a small tidal

range, and the tidal flats are very narrow. Although the mussel habitats are limited to subtidal riverbed, the population density of the mussels in the Ohashi River is greater than in other areas in Japan, and river exhibits large fluctuation in water environments and mussel distribution. Thus, the Ohashi River is ideal for studying the relationship between water environments and mussel population dynamics.

Chapter 1: Investigations of *A. senhousia* (distribution in the world, history of introduction, biology, habitat, environmental requirements, water tolerance etc.) were reviewed, and the aim of this thesis was clarified in this chapter.

Chapter 2: Spatial, temporal variation of distribution in *A. senhousia* were described via belt transect observation by scuba diving, and the mussel bed coverage in a downstream section of the Ohashi River was observed over a 5-year period (2009–2013). In addition, the mussel population dynamics were explained based on quadrat sampling at 3 stations along belt transect line in 2012 and 2013. From spring to summer the mussel bed spread from the deeper part of the river toward the shallow part of the river. In summer, the beds spread over the entire transect line, but in late summer and autumn, the beds reduced in the deep central part. The factors that induced the decrease of population were different every year; they include low salinity, low dissolved oxygen, high water temperature, flood (physical destruction) and the combination of these factors. The seasonal pattern of population dynamics of *A. senhousia* was closely related to the riverbed topography as well as seasonal trends in salinity and dissolved oxygen of the river.

Chapter 3: The error caused by spatially patchy distribution of the mussel was clarified when the biomass of the mussel was estimated by traditional method such as using grab sampler. It is suggested that the correction using mussel bed coverage was necessary for accurate estimation of the mussel biomass.

Chapter 4: Spatial, temporal and vertical variation of distribution in *A. senhousia* were described via belt transect observations by scuba diving, and the mussel bed coverage in upstream section and middle-section of Ohashi River was observed over a 3-year period (2012–2014). The spatial changes in the mussel bed distribution showed a similar pattern

over the 3-year period and it was also similar with downstream section (the mussel bed spread from the deeper part of the river toward the shallow part of the river). Temporal changes in the mussel bed distribution followed two patterns: one was expansion from spring to summer and retreat during autumn, and the other was expansion from late autumn to the following summer and retreat during autumn. The relationship between the mussel bed coverage and environmental parameters (salinity, dissolved oxygen, water temperature, and water depth) was determined using Pearson's correlation analysis. To identify the major habitat of the mussels, the median values of environmental parameters were compared with six levels of biomass categories of the mussel bed coverage, by the Steel–Dwass test. It is presumed that major habitats are found in areas with a salinity of 9.2–17.3.

Chapter 5: The results of this thesis were summarized, and then, population dynamics of *A. senhousia* in Ohashi River and Nakaumi region were discussed based on spatial, temporal variation of distribution in *A. senhousia* in Ohashi River, other information that obtain previous study, and authors unpublished observation. In addition, some methods that to predict mussel outbreak or to take appropriate measure before other species are affected were discussed. Further, the direction of future study to grasp the mussel population dynamics at large-scale were discussed.

島根県大橋川におけるホトトギスガイ *Arcuatula senhousia* (Benson, 1842)の時空間分布と 個体群動態に関する研究

摘要

ホトトギスガイ *Arcuatula senhousia* (Benson, 1842) はアジア原産のイガイ科に属する二枚貝で、現在では世界各地に移入している。本種は汽水域や内湾域の潮間帯から潮下帯の主として泥底に生息している。大発生すると、マット状集団を形成し底質表面を覆い、マット状集団の下部は、ホトトギスガイの排せつ物により泥質化されてしまう。また、マット状集団が底質表面を覆うことで、生息場を同じくする水産上有用種のアサリ、サルボウ、ハマグリ、シジミなどが窒息死してしまうことが知られている。このため、本種は水産上有用種にとっての有害生物とみなされている。一方で、本種は濾過懸濁物食の二枚貝であるため、汽水生態系の物質循環系において重要な役割を果たすことも報告されている。

本種の主要な生息場の環境条件が明らかとなり、大発生が予測できれば、生息場を同じくする他の底生動物群集に悪影響を及ぼす前に何らかの対策を行うことが可能となる。既往研究においては分布予測モデルがつくられたが、本種が時間的にも空間的にもパッチ状に分布することからその精度は低かった。また、コドラート調査のみに基づいて現存量推定をすると、空間的なパッチ状分布にともない過大評価となることが報告されている。これらの研究例から、本種がパッチ状に分布することが本種の分布や生息環境条件を把握する上での障壁となっているといえる。したがって、本研究では本種の分布と環境条件の関係性に焦点を当て、本種の空間分布とその時間的変化を把握するためのベルトランセクト調査を島根県の大橋川において実施した。大橋川は日本海南西地域に位置し、上流の宍道湖（低塩分汽水）と下流の中海（高塩分汽水）を連結する汽水河川である。潮位差が小さく、干潟が発達しないため、本種の分布は潮下帯の水底に限定されるが、国内では個体密度が比較的高い個体群であり、水質変化も大きいことから大橋川はホトトギスガイの個体群動態と環境条件を研究する場所として適している。

第一章は序論であり、本種の世界分布や原産地以外への移入の歴史、生息場、環境条

件，水質への耐性などを説明し，本研究の目的を記した．

第2章では，大橋川下流部において，ホトトギスガイの空間分布とその時間的変化を2009年から2013年までの5年間のベルトトランセクト調査の観察結果より示した．また，ホトトギスガイ底生個体群の動態を，2012年と2013年に実施したベルトトランセクト調査の調査測線に沿った試料採取調査の結果から説明した．大橋川下流部では，春から夏にかけて，本種のマット状集団は，川の水深が深い場所から兩岸の浅い場所に向けて分布を拡大した．夏季には調査測線のほぼ全域を覆いつくすマット状集団を形成した．しかし，晩夏から秋にはこのマット状集団は水深の深い中央部において減少した．個体群の減少要因は，年のより異なっており，低塩分，低酸素，高水温，洪水（物理的な攪拌），あるいはこれらの複合要因により減少した．本種の個体群動態には，塩分や溶存酸素の季節的な変動だけでなく，河川断面の地形的要因も関係していた．

第3章では，単位面積当たりの現存量を推定する際に，計算方法により現存量推定値にバラツキが生じることを明らかにし，ベルトトランセクト調査とコドラート調査を併用した補正計算により，現存量の変動という側面においてもパッチ状に分布するホトトギスガイ個体群の増加や減少といった個体群動態を明らかにした．また，物質循環系の検討など生態系解析のうえでは，ベルトトランセクト法と試料採取調査を併用する調査手法が必要であることを明らかにした．

第4章では，大橋川上流部と中流部において，本種の空間的，時間的，鉛直的分布を2012年から2014年までの3年間のベルトトランセクト調査の観察結果より示した．空間分布は，3年間の観察でよく似た変化を示し，大橋川下流部において観察されたパターンと類似していた（マット状集団は川の水深が深い場所から兩岸の浅い場所に向けて分布を拡大した）．マット状集団の時間的変化は，春から夏にかけて分布拡大し秋に縮小するパターンと，晩秋から翌年夏にかけて分布拡大し秋に縮小するパターンの2つのパターンが見られた．ホトトギスガイの被度と環境要素（塩分，溶存酸素，水温，水深）との関係性をピアソンの相関係数により検討した．本種の主要な生息場の環境条件を明らかにするためにマット被度を6段階に区分し，各区分の生息量と環境要素との関係をSteel-Dwass法により検討した．その結果，本種の主要な生息場の環境条件は塩分9.2–17.3の環境であることを明らかにした．

第5章では、本論各章をまとめ、本研究での結果と文献および著者の未発表情報から大橋川と中海地域におけるホトトギスガイのメタ個体群維持機構を考察した。また、本種の大発生を予測し、生態系への悪影響が生じる前に何らかの対策を行う方法について提案を行った。最後に、今後の研究において、大きな空間スケールでの個体群動態を把握するための方法について議論した。

学位論文の基礎となる論文目録

- (1) 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.

—第2章—, —第3章—

- (2) Hosozawa, T., Kunii, H., Nakamura, M., Ojima T., Sugiyama Y. and Yamaguchi, K., 2020. Spatial, temporal and vertical variation of distribution and major habitats in Asian mussel (*Arcuatula senhousia*) in a brackish river along Sea of Japan. Plankton and Benthos Research 15 (2): 121-131.

—第4章—