

平成22年5月25日現在

研究種目：基盤研究（B）

研究期間：2007～2009

課題番号：19310148

研究課題名（和文）メタ群集の観点に立った干潟ベントス群集保全戦略の構築

研究課題名（英文）Construction of conservation strategy for tidal-flat benthic communities based on a metacommunity perspective

研究代表者

玉置 昭夫（TAMAKI AKIO）

長崎大学・水産学部・教授

研究者番号：40183470

研究成果の概要（和文）：九州・天草下島の北岸～東岸に散在する砂質干潟では巻貝のイボキサゴと十脚甲殻類のハルマンスナモグリがベントス群集の構造決定の鍵を握っている。北岸の干潟では前者の個体群が後者の個体群から加害作用を受けていったん絶滅したが、後者の凋落に伴って復活した。本研究により、東岸の干潟から放出されたイボキサゴの浮遊幼生が複数の干潟を経由して運ばれた可能性が高いことが明らかになった。地域の干潟群集を保全するためには、幼生の輸送により結びついた局所群集の全体を対象とする必要があることが示された。

研究成果の概要（英文）：The trochid gastropod, *Umboonium moniliferum*, and the callianassid shrimp, *Nihonotrypaea harmandi*, act as the key species that determine benthic community structure on the intertidal sandflats on the northern to eastern coasts of Amakusa-Shimoshima Island in Kyushu. The former species suffer from detrimental effects from the latter. Although the gastropod population had once become extinct on a major sandflat on the northern coast, it recovered following the decline of the shrimp population. The present study demonstrated high possibility for effective transport of gastropod larvae released from the eastern local populations, which would have served as either the larval source or the stepping-stones. The results have highlighted the necessity for conserving all local benthic communities that are connected by larval transport.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2007年度	8,500,000	2,550,000	11,050,000
2008年度	3,200,000	960,000	4,160,000
2009年度	3,000,000	900,000	3,900,000
総計	14,700,000	4,410,000	19,110,000

研究分野：複合新領域

科研費の分科・細目：資源保全学・資源保全学

キーワード：干潟，保全，海洋保護区，メタ個体群，連結性，浮遊幼生，イボキサゴ，ハルマンスナモグリ

## 1. 研究開始当初の背景

(1) 保全生物学の対象の一つに生物群集の保全がある。しかし、それが視野に納める時間的・空間的スケールは十分な検討がなされているとは言い難い。海洋の底生無脊椎動物

(ベントス)の種個体群レベルでの保全については、浮遊幼生の交流を通して結びついた局所個体群の集合(メタ個体群)の存続を図ることの重要性が指摘されている。しかし海水流動場における幼生の輸送過程の把握が

困難なことが研究の隘路となっている。まして複数種のメタ個体群の集合であるメタ群集の動態の研究はほとんど行われていない。近年、日本各地の干潟は海岸改修工事や埋め立ての危険に恒常的にさらされており、そこに生息するベントス群集を適切な空間スケールで保全することは海洋生物保全学における喫緊の課題の一つである。しかし具体的な研究事例に基づいた有効な保全戦略が提示されるには至っていない。

(2) 九州の天草下島（しもしま；以下、天草）の北岸～東岸には健全な砂質干潟が8ヶ所残っている（図1）。このうち北岸の富岡湾にある干潟（No. 1；以下、富岡干潟）と東岸の最南端にある本渡市の干潟（No. 8, 9；以下、本渡干潟）が最も大きい。富岡干潟ではベントス群集の変遷が1979年以来追跡されてきた。当初、十脚甲殻類のハルマンスナモグリ（*Nihonotrypaea harmandi*；以下、スナモグリ）個体群の爆発的増大が起こった。本種は地下数十cmに達する巣穴に棲み、基質を著しく攪拌することにより、多数種の個体群を絶滅させた（図2）。富岡干潟のスナモグリは局所個体群サイズはメタ個体群全体の70%を占めていた（図1）。富岡湾個体群は1990年代半ば以降に凋落した。これに続き、かつて絶滅した幾つかの種が復活した。その最も劇的な例が表在性の巻貝のイボキサゴ（*Umbonium moniliferum*）でみられた。本種もベントス群集構造を決定する鍵を握る種であり、捕食者・空殻利用者（ヤドカリ類）など多くの付随種に取り巻かれていた。イボキサゴの絶滅に伴って付随種9種も絶滅したが、最近4種が復活した。イボキサゴの回復は天草東岸の干潟個体群からの幼生供給によっていると想定された。そのうち最大サイズの局所個体群は本渡干潟にあった（図1）。

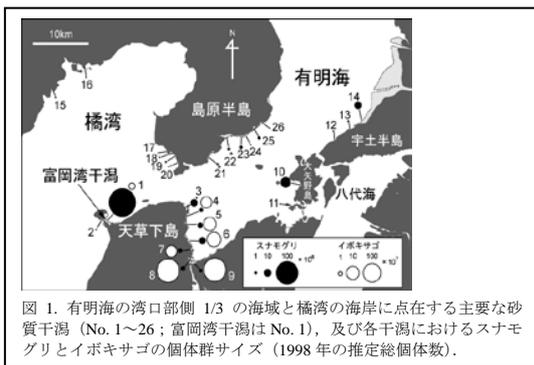


図1. 有明海の湾口部側 1/3 の海域と橘湾の海岸に点在する主要な砂質干潟 (No. 1~26；富岡湾干潟は No. 1)、及び各干潟におけるスナモグリとイボキサゴの個体群サイズ (1998 年の推定総個体数)。

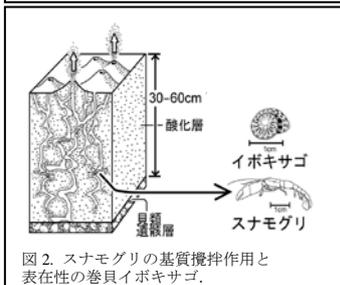


図2. スナモグリは基質攪拌作用と表在性の巻貝イボキサゴ。

## 2. 研究の目的

一般に海岸保護区の設定にあたっては、サイズの大きい幾つかの局所個体群の間での幼生の授受関係に着目する。まず、イボキサゴのメタ個体群では、本渡干潟から富岡干潟へ至る幼生の連結性を想定する。これら2つの主要な干潟個体群を保全の対象にすれば、メタ個体群レベルでの絶滅は回避できるだろうか（図3の経路①）。あるいは、幼生の發育速度・生残率・輸送速度の相互作用によっては、2つの干潟の間にある小さい干潟も幼生輸送の経由地として重要かもしれない（図3の経路②）。また、富岡干潟のスナモグリ個体群から放出された幼生は自己回帰率が高く、天草東岸の干潟へはほとんど輸送されないことがすでに知られている。そのため後者の干潟の個体群サイズがあまり大きくなり、イボキサゴ個体群が存続することにつながったと考えられる。富岡干潟へのスナモグリ幼生の高い自己回帰性をもたらす、水柱の海洋構造と幼生の鉛直移動はどのように関連しているのだろうか。本研究は、天草の北岸～東岸に散在する砂質干潟を対象とし、イボキサゴとスナモグリを含む種多様性の高い局所群集を保全するための戦略を、両種の幼生の輸送過程に着目して構築することを目的とした。

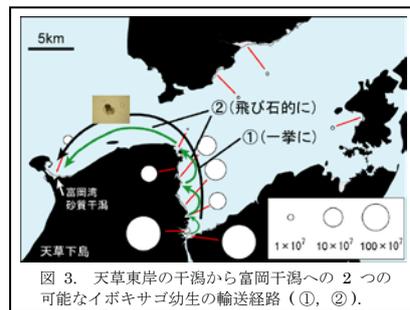


図3. 天草東岸の干潟から富岡干潟への2つの可能なイボキサゴ幼生の輸送経路 (①, ②)。

## 3. 研究の方法

### (1) イボキサゴの放卵・放精のタイミングと幼生・稚貝の出現パターン

局所個体群から放出される幼生の輸送過程は、大潮—小潮・昼夜・干満の各周期に同調した放出のタイミングに依存して変化する。本種の繁殖期は9月下旬～10月末である。この間の集中的な放卵・放精の周期性を検出するため、2008年に3週間、富岡干潟で毎日2回の満潮時に採水を行い、受精卵と幼生の密度の変化を調べた。同時に、室内水槽で成貝を飼育し、野外個体群との同調性を調べた。さらに、干潟に定着した稚貝と新規加入コホートの密度を4週間にわたって調べた。

### (2) イボキサゴの雌個体群による産卵数密度

2008年の繁殖開始時における富岡干潟個体群からの産卵数密度を推定するため、成貝の密度（性比1:1）・殻幅頻度組成・殻幅と産卵数の関係を調べた。

### (3) イボキサゴ幼生の浮遊期間と生残率

局所個体群間での幼生の授受の正否は、幼生の浮遊期間（配偶子の受精後、基質に着底・変態するまで）とその間の生残率によって決まる。本種の幼生は卵栄養型の発生を行う。その浮遊期間の範囲と生残率を室内水槽で調べた。

### (4) 水柱でのイボキサゴ幼生の鉛直分布

海水の流速は鉛直的に変化するので、水柱における幼生の位置が水平輸送の経路と速度に影響する。富岡湾の水深約 20 m の地点でポンプ採水により、本種幼生の密度の鉛直変化を 3 時間ごとに 1 日間調べた。

### (5) 漂流ブイと漂流ハガキによる、イボキサゴ幼生の輸送過程の推定

項目(4)の結果より、海水柱におけるイボキサゴ幼生の 1/4 が表層に存在することが明らかになった。その輸送経路と速度を推定するため、まず 2007 年 10 月、小潮後の中潮の満潮時に GPS 携帯電話を搭載した漂流ブイを天草東岸沖の 7 地点で 2 個ずつ放流し、経路を 3 日間追跡した。放流のタイミングはイボキサゴの放卵・放精のそれと合致していた

（項目(1)）。引き続き、富岡湾沖の 4 地点で漂流ハガキを 250 枚ずつ放流し、9 日後に干潟で回収した。これと並行して 8~11 月に富岡湾沖の水深 50 m 地点の海底直上に音響ドップラー流速計（Express-ADCP, Teledyne RD Instruments）を設置し、流速測定を行った。さらに 2008・2009 年の 10 月に計 3 回、小潮前・後の満潮時に富岡湾内の 2 地点と天草東岸の各干潟付近の計 6 地点で 800~1000 枚ずつ漂流ハガキを放流し、毎日~数日間隔で最長 4 週間にわたって富岡干潟で回収を行った。

### (6) 内部陸棚水域におけるハルマンスナモグリ幼生の鉛直移動パターン

2006 年 7 月末~8 月初めに、富岡湾干潟から北西に 10 km 離れた水深 68.5 m の内部陸棚水域で長崎大学の練習船「鶴洋丸」を使い、多段閉閉式プランクトンネット「モクネス」により、水深 60 m から 2 m までほぼ 10 m ごとに 10 分間の水平曳き採集を 3 時間おきに 36 時間にわたって行った。幼生のステージごとに濃度（個体数/濾水量）を求め、水深で重み付けられた平均生息水深を求めた。また、干潟から 7.5 km 離れた水深 65 m の地点で CTD による観測を行った。また、その付近の水深 61.3 m の地点で海底直上に音響ドップラー流速計を 2008 年 7 月末から 11 月初めまで設置し、水深 2 m・時間間隔 10 分ごとに流速を記録した。これに対して最小二乗法による調和解析を施し、モクネス採集時の流速の鉛直分布を再現し、幼生の潜在的な輸送速度を見積もった。

## 4. 研究成果

(1) イボキサゴの平均殻幅（10 mm）の個体の平均擁卵数は約 2000 であった。また、成貝の平均個体数密度は約 1000 個体・m<sup>2</sup>であった。その放卵・放精は小潮時の 2-4 日後、昼あるいは夜の満潮時に集中して起こった。引き続きベリジャー幼生と定着稚貝の出現は大潮時をピークとして次の小潮時まで完了し、1 つの新規加入コホートが形成された。この半月周サイクルは連続的に 3 回繰り返され、生じた 3 つのコホートは越冬するうちに融合して単一の当歳コホートになった。室内飼育実験の結果より、連続的な放卵・放精が同一個体によって行われることが強く示唆された。

(2) 室内水槽におけるイボキサゴ幼生の浮遊期間は 3~32 日間であった。個体数は 2 日目に 15% になり、その後、指数関数的に減少した（生残率 =  $31.65 \times 0.66^{\text{Day}}$  (%)）。実質的に有効な幼生の輸送期間は、受精後 3~9 日内であることが明らかになった。

(3) 海水柱ではイボキサゴ幼生は表層から水深 20 m まで分布していた。水深により重みづけられた平均生息水深の変化により、反転日周鉛直移動（正午頃に最浅層、真夜中に最深層に移動）が検出された。1 日を通して平均 25 % の幼生が表層に存在していた。この結果から、幼生の輸送機構は漂流ブイと漂流ハガキを使って推定できることになった。

(4) 漂流ブイは風のとき天草東岸の中央部以北で放流され、引き潮とともに有明海湾口部を経て北西方向に移動し、そのまま富岡干潟の北方海域に留まった（図 4）。その近辺で放流された漂流ハガキの 13% が富岡干潟で回収された。9 月下旬以降、水柱表層における残差流成分は南下流が卓越していた（図 5）。これは北寄りの季節風によって引き起こされた吹送流の可能性が高い。以上のような 2 段階の経路でイボキサゴ幼生が天草東岸から富岡干潟へ輸送されると考えられた。

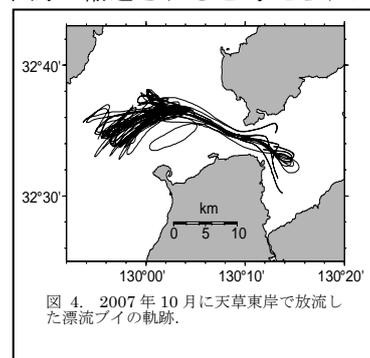


図 4. 2007 年 10 月に天草東岸で放流した漂流ブイの軌跡。

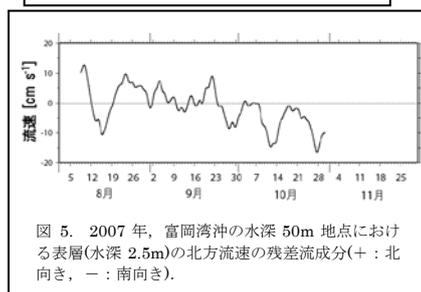


図 5. 2007 年、富岡湾沖の水深 50m 地点における表層(水深 2.5m)の北方流速の残差流成分(+ : 北向き, - : 南向き)。

(5) 富岡湾内で放流された漂流ハガキのうち、52%と72%がそれぞれ3日目までと9日目までに富岡干潟で回収された。天草東岸から放流されたハガキは、中央部以北からのものが最短で3日目に0.1%回収されたが、実質的には12日目からであった(2回目の放流時; 図6)。放流時は小潮直後で北西風が強かった。1回目の放流は小潮の前に行われ、北東風がやや強かった。このとき9日目からハガキが回収され始め、その率は本渡干潟からのものが最大であった(16日目までに2%)。3回目の放流は小潮の風のときに行われ、天草東岸の中央部からのものが7日目から回収され始め、9日目に1.2%に達した(図6)。本渡干潟からの回収率は0.2%に留まった。

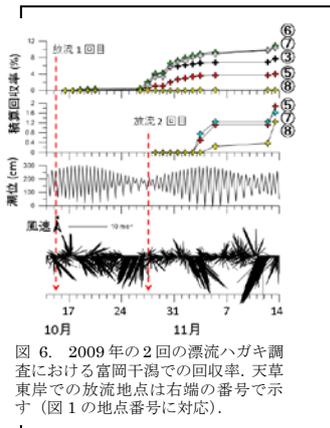


図6. 2009年の2回の漂流ハガキ調査における富岡干潟での回収率。天草東岸での放流地点は右端の番号で示す(図1の地点番号に対応)。

(6) 富岡干潟における繁殖期直前のイボキサゴ成貝個体群から放出され定着直前に達した幼生の期待数と実際の定着稚貝数の比を、幼生の完全な自己回帰と被食無しとの仮定のもとで一つの半月周サイクル内の毎日につき推定すると、数値の範囲は0.7~2.4となり、1未満の日が40%を占めた。このこと及び上記の(5)の結果は、富岡干潟の個体群は基本的に幼生の自己回帰によって維持されているものの、他の干潟個体群からの幼生の供給も必要であることを示唆している。

(7) スナモグリ幼生は、富岡干潟の北~北西10~20 kmにある天草灘の一部の海域で生育することが先行研究により知られている。そこでの水柱は主に塩分躍層に起因して水深22~24 mを境に上部混合層と下部混合層に成層化しており、密度躍層・クロロフィルa極大層・水深2 mの光量子束密度の2%値がこの水深に共通して観測された。25時間の残差流では、東方成分が水柱全体で東向き、北方成分が水深25 mを境に上部混合層が北(=沖)向き、下部混合層が南(=富岡湾)向きを示していた。昼夜を通して87%以上の幼生が水深20~60 m層に存在しており、潜在的に1日間で1.3 km向岸輸送されうると見積もられた。日没後の上げ潮時に、全ゾエア期の幼生が共通して急速に上昇し、潜在的に3時間で1.4 km向岸輸送されうると見

積もられた(選択的潮汐輸送の可能性)。引き続き満潮時までには、これらの幼生は下降に転じていた。ゾエア期幼生の鉛直移動パターンには個体発生に伴う変化も明瞭に認められた。ゾエア1・2期幼生は反転日周鉛直移動を行っていた。ゾエア4・5期幼生は日没後の上げ潮時における上昇後、継続して下降していた。ゾエア3期幼生は1・2期と4・5期の中間的な移動パターンを示した。以上の過程を通して、ゾエア期幼生は天草灘と富岡湾を往復しながら、湾に近い内部陸棚水域に保持されることが示唆された。ポストラバは通常型の日周鉛直移動を行い、潮位変化にかかわらず夜間中、水柱全体に存在していたのに対し(平均生息水深は20~25 m)、昼間は海底を含む水深60 m以下の層に存在していると推定された。夜間のみ出現パターンはすでに富岡湾内でも認められており、干潟への幼生の回帰につながっていることが示唆された。以上の結果から、スナモグリのメタ個体群の中で最大サイズをもつ富岡干潟個体群は幼生の自己回帰構造を有しており、天草東岸の干潟を含む他の局所個体群へはあまり影響を及ぼさない可能性が高いことが示された。これによって、天草東岸のスナモグリ局所個体群サイズが大きくなり、イボキサゴの局所個体群が絶滅を免れたと考えられる。

(8) 全体のまとめ: イボキサゴとスナモグリの局所個体群サイズは、それぞれの幼生の自己回帰と局所個体群間の授受の割合によって大きく影響を受ける。また、その相対的割合は2種間で異なっている。ここにメタ群集の動態が生ずる。対象海域では、各局所個体群から放出される幼生は引き潮に乗って輸送されるため、初期の分散は基本的に北~西方向に起こる(図3)。すなわち、天草東岸の南端(本渡干潟)から北岸西端の富岡干潟までの間で、局所個体群は潜在的に「上流」と「下流」の関係にある。局所個体群への幼生の自己回帰の割合が高ければ、他の局所個体群への幼生輸送の割合は低くなる。富岡干潟では2種とも幼生の自己回帰性—しくみは異なっているが—が高い。イボキサゴの場合、本渡干潟の個体群サイズが最大であるので、当干潟は他のすべての干潟個体群への幼生供給源として重要であり、まず保全の対象とするべきである。これより北側の小規模の干潟個体群はどうだろうか? 十分量の幼生が富岡干潟に到達するためには、発生開始から9日以内であることが必要である。これは本渡干潟からは実現しえず、天草東岸の中央部以北の干潟からは可能であった。すなわち、後者の干潟は経由地(飛び石)として機能している可能性が高い(図3の経路②)。もしこれらの干潟が残っていなければ、いったん絶滅した富岡干潟個体群の復活はなかった

であろう。したがって、地域のベントス群集（メタ群集）を保全するためには、すべての干潟を保全するべきである。本研究は、有明海の湾口部から天草灘沿岸にかけて散在する砂質干潟のベントス群集をケーススタディとすることにより、海岸保護区の設定にあたってメタ個体群とメタ群集の観点に立つことがいかに有効であるかを世界に先駆けて示すことができた。

#### 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕（計 11 件）

- (1) Mandal, S., A. Tamaki, S. Ohashi, S. Takeuchi, Y. Agata, Y. Takahara, K. Harada and F. Yamada. 2010. How newly recruited cohorts are formed in the trochid gastropod population (*Umbonium moniliferum*) on an intertidal sandflat in western Kyushu, Japan. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 389: 18-37.
- (2) Tamaki, A., S. Mandal, Y. Agata, I. Aoki, T. Suzuki, H. Kanehara, T. Aoshima, Y. Fukuda, H. Tsukamoto and T. Yanagi. 2010. Complex vertical migration of larvae of the ghost shrimp, *Nihonotrypaea harmandi*, in inner shelf waters of western Kyushu, Japan. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 86: 125-136.
- (3) 玉置昭夫・万田敦昌・大橋智志・Sumit Mandal・浜口昌巳. 2009. 橋湾および有明海湾口部の砂質干潟に生息するハルマンスナモグリ（十脚甲殻類スナモグリ科）・イボキサゴ（腹足類ニシキウズガイ科）幼生の輸送. *沿岸海洋研究*, 46: 119-126.
- (4) Yamada, F., N. Kobayashi, Y. Sakanishi and A. Tamaki. 2009. Phase averaged suspended sediment fluxes on intertidal mudflat adjacent to river mouth. *Journal of Coastal Research*, 25: 350-358.
- (5) 山田文彦・柴田康晴・田端優憲・玉置昭夫. 2008. 潮間帯干潟上の砂漣の時空間変動特性と底質内部の保水領域の季節変動特性. *海岸工学論文集*, 55: 791-795.
- (6) Tamaki, A., A. Nakaoka, H. Maekawa and F. Yamada. 2008. Spatial partitioning between species of the phytoplankton feeding guild on an estuarine intertidal sand flat and its implication on habitat carrying capacity. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 78: 727-738.
- (7) 山田文彦・柴田康晴・原田翔太・外村隆臣・玉置昭夫・尾原祐三. 2007. 潮間帯干潟の土砂動態と底質環境調査への地上型 3 次元スキャナーと X 線 CT の適用. *海岸工学論文集*, 54: 1146-1150.

(8) 山田文彦・坂西由弘・山口龍太・蒲原さやか・穴井広和・小林信久・玉置昭夫・多田彰秀. 2007. 潮汐位相平均を用いた潮間帯上の底質輸送フラックスの時空間変動特性. *海岸工学論文集*, 54: 626-630.

(9) 玉置昭夫・中岡 歩・前川英樹・山田文彦. 2007. 有明海の砂質干潟における植物プランクトン食ギルドのなかの二枚貝資源—環境収容力制限仮説の提示. *日本ベントス学会誌*, 62: 73-81.

(10) 松尾匡敏・首藤宏幸・東 幹夫・近藤寛・玉置昭夫. 2007. 諫早湾奥部締め切り後の有明海潮下帯ヨコエビ群集構造の変化. *日本ベントス学会誌*, 62: 17-33.

(11) Shimoda, K., Y. Aramaki, J. Nasuda, H. Yokoyama, Y. Ishihi and A. Tamaki. 2007. Food sources for three species of *Nihonotrypaea* (Decapoda: Thalassinidea: Callianassidae) from western Kyushu, Japan, as determined by carbon and nitrogen stable isotope analysis. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 342: 292-312.

〔学会発表〕（計 7 件）

(1) 玉置昭夫・鈴木利一・Sumit Mandal・安形仁宏・塚本秀史・柳 哲雄. 天草灘におけるハルマンスナモグリ（十脚甲殻類）幼生の複合的鉛直移動. 2010 年度日本海洋学会春季大会. 東京海洋大学, 2010 年 3 月.

(2) 玉置昭夫. メタ群集の観点に立った干潟ベントス群集保全戦略の提示. 第 57 回日本生態学会. 東京大学駒場キャンパス, 2010 年 3 月.

(3) Tamaki, A., Y. Takahara and Y. Agata. Rapid collapse of ghost shrimp and mud shrimp populations on an extensive intertidal sandflat. The Crustacean Society Summer Meeting. Tokyo University of Marine Science and Technology, September 2009.

(4) 浜口昌巳・佐々木美穂・大橋智志・玉置昭夫・上村了美. イボキサゴ浮遊幼生に対するモノクローナル抗体の作成. 平成 21 年度日本水産学会春季大会. 東京海洋大学, 2009 年 3 月.

(5) 玉置昭夫・安形仁宏・高原佑典・竹内清治・Sumit Mandal・大橋智志. 砂質干潟に生息する巻貝イボキサゴの幼生の輸送過程. 2008 年度長崎県三学会合同例会. 長崎大学, 2008 年 12 月.

(6) Tamaki, A. Fishery perspective on the dynamics of the phytoplankton-feeding guild on an extensive intertidal sandflat in Ariake Sound, Kyushu, Japan. The International Workshop on "Terrigenous Sediment Dynamics and Impacts on

Intertidal Estuarine Flats”. Hamilton, New Zealand, April 2008.

(7) 玉置昭夫・万田敦昌・大橋智志・浜口昌巳・Sumit Mandal・中野 善. ハルマンスナモグリ(十脚甲殻類)およびイボキサゴ(腹足類) 幼生の輸送. 2008年度日本海洋学会・沿岸海洋シンポジウム. 東京海洋大学, 2008年3月.

〔図書〕(計2件)

(1) Yamada, F., A. Tamaki and Y. Obara. 2010. Assessment of time-space evolutions of intertidal flat geo-environments using X-ray CT scanner. In: Alshibli, K.A. and A.H. Reed (Eds.) Advances in Computed Tomography for Geomaterials: GeoX2010, pp. 343-351. Wiley, Hoboken, NJ, USA, 423 pp.

(2) 玉置昭夫. 2008. 局所群集からメタ群集を組み立てる—海洋ベントスから考える. 大串隆之・近藤倫生・野田隆史(編) シリーズ群集生態学5:メタ群集と空間スケール, pp. 87-111. 京都大学学術出版会, 京都, 189 pp.

〔産業財産権〕

○出願状況(計0件)

○取得状況(計0件)

## 6. 研究組織

### (1)研究代表者

玉置 昭夫 (TAMAKI AKIO)  
長崎大学・水産学部・教授  
研究者番号: 40183470

### (2)研究分担者

山田 文彦 (YAMADA FUMIHIKO)  
熊本大学大学院・自然科学研究科・教授  
研究者番号: 60264280  
浜口 昌巳 (HAMAGUCHI MASAMI)  
独立行政法人水産総合研究センター・生産環境部・室長  
研究者番号: 60371960  
万田 敦昌 (MANDA ATSUYOSHI)  
長崎大学・水産学部・准教授  
研究者番号: 00343343  
島谷健一郎 (SHIMATANI KEN-ICHIRO)  
統計数理研究所・モデリング研究系・助教  
研究者番号: 70332129