

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成25年5月27日現在

機関番号：17301

研究種目：基盤研究（C）

研究期間：2010～2012

課題番号：22510015

研究課題名（和文）大型底生動物の基質攪拌の定量的把握に基づく貝類への加害作用の解明

研究課題名（英文）Elucidation of negative effects of large macro-benthos on bivalves based on quantitative measurement of its bioturbating activity

研究代表者

玉置 昭夫（TAMAKI AKIO）

長崎大学・大学院水産・環境科学総合研究科・教授

研究者番号：40183470

研究成果の概要（和文）：海産甲殻十脚目のスナモグリ類は堆積物底の深い巣穴に棲み、砂泥を攪拌することで海底表面を不安定化し、貝類を排除する。しかしこれらの過程と仕組みはよく分かっていなかった。九州，天草の砂質干潟に生息するハルマンスナモグリと巻貝のイボキサゴから成る系では、前者の成体は潮流・波による底質輸送に起因する、巣穴への砂の流入に反応してそれを排出すること、後者の幼生は前者の排砂行動に伴う噴出流に吹き飛ばされ、着底できないことが明らかになった。

研究成果の概要（英文）：Decapod callinassid shrimps reside in deep burrows in marine soft-sediment habitats and exclude bivalves through their bioturbating activity causing substrate surface destabilization. However, these processes and mechanisms have yet to be examined. It was revealed for a system comprising the shrimp (*Nihonotrypaea harmandi*) and the gastropod (*Umbonium moniliferum*) on an intertidal sandflat in Amakusa, Kyushu that adults of the former expel sediment out of their burrows in response to its inflow due to transport by tidal currents and waves and that larvae of the latter are prevented from settling on the substratum by blowout flows from shrimp burrow openings.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2010年度	1,800,000	540,000	2,340,000
2011年度	1,000,000	300,000	1,300,000
2012年度	600,000	180,000	780,000
総計	3,400,000	1,020,000	4,420,000

研究分野：複合新領域

科研費の分科・細目：環境学・環境動態解析

キーワード：バイオターベーション、スナモグリ類、貝類、幼生、定着、加入阻害、砂質干潟

1. 研究開始当初の背景

十脚甲殻類のスナモグリ科の仲間は干潟を含む浅海砂泥底で地下深い巣穴に棲み、基質攪拌作用（bioturbation）が最も大きい底生無脊椎動物グループの一つである。最近では浅海生態系エンジニアの代表生物とみなされている。底生生物群集レベルでは、巻貝や水産有用種を含む二枚貝類への加害作用が大きいこともよく知られている。しかし野外

現場における基質攪拌量は正確には把握されておらず、貝類個体群の密度低下や絶滅がもたらされる仕組みもよく分かっていない。未解明の課題は以下のように要約される。

(1) スナモグリ類による基質攪拌のうち物理的な作用は、遊泳肢を使って上方に向かう流れを起こし、巣穴の外に砂泥を勢いよく排出することである。その時間あたりの頻度と一回あたりの排出砂泥量を測定するため、これまで幾つかの試みがなされてきた。その

際の問題点は、排出された砂泥が潮流と波によって速やかに分散するため、頻度の把握が困難であったことと、砂泥の体積あるいは重量を測定できるほどまとまった量を回収できなかったことである。これを解決するため、巣穴の周りを遮蔽物で囲って海水流動の影響を遮断し、一定時間経過後（例えば1日後）に溜まった砂泥のマウンドを回収する方法がある。しかし、干潟表層の砂泥に含まれる植物プランクトン由来の新鮮なデトリタスと底生微細藻を食物源とするスナモグリ類は、巣穴への砂泥の流入に依存して生きている。この流入砂泥に伴う巣穴内部の目詰まりは、その後の排出行動によって解消される。そのため、上記の測定方法は対象生物の生活実態を無視したものである。また、止水状態にある室内飼育水槽での測定結果もそのままでは使えないことも明らかである。

(2) スナモグリ類による貝類の排除の仕組みとして有力視されているのは、貝類の稚貝が排出砂泥に埋もれて窒息死すること、また特に、濾過食の貝の摂食過程が阻害され、成長が抑制されることである。スナモグリ類による砂泥の排出過程が十分に把握されていない現状では、前者の仕組みの有効性は未確定のまま留まっている。また、スナモグリ類がある臨界個体数密度を超えると貝類が速やかに消失することがよく知られており、後者の仕組みは時間スケールの点で現象を十分には説明できていない。

2. 研究の目的

西九州、天草下島の富岡湾にある砂質干潟に生息するスナモグリ類のハルマンズスナモグリ (*Nihonotrypaea harmandi*; 以下、スナモグリ) と巻貝のイボキサゴ (*Umbonium moniliferum*) を対象とし、前者による基質攪拌作用の大きさを野外観測と室内実験を通して定量的に把握すること、また、後者に対する排除機構を室内実験により明らかにすることを目的とした。かつて、本干潟のイボキサゴ個体群はスナモグリ個体群の爆発的増大によって局所的に絶滅したが、後者の密度が減少したのに伴って復活を遂げた。その際、スナモグリ個体群の密度が $160 \text{ 個体} \cdot \text{m}^{-2}$ 以上で貝の絶滅が起こることが分かっている (S. Mandal and A. Tamaki et al., 2010: J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 389: 18-37)。また、野外での観測に際して、本干潟が外海（東シナ海）に近く、水柱の透明度が高いため、干潟表面への砂泥排出の目視観測・記録が容易であることも踏まえて本研究を実施した。さらにその成果を、有明海の砂質干潟でアサリ・シオフキ・ハマグリなどの二枚貝個体群がスナモグリ類によって加害されているしくみの検討にも適用することを目指した。

3. 研究の方法

(1) スナモグリによる基質攪拌量の把握

① 室内水槽における砂泥排出量の把握

野外での四季の水温に対応する室温を設定し（春（秋）季：19℃、夏季：28℃、冬季：13℃）、砂柱上に海水を満たした飼育容器に体サイズ（全長）の異なるスナモグリを収容した。巣穴に微量の砂泥を挿入することで排砂行動を誘起し、砂泥の噴出を容器の真上から90分間ビデオ撮影した。また、終了時に累積して溜まった砂泥を回収し、計量した。

② 野外における砂泥の排出映像の記録

2010年から2011年にかけて、各四季に1回ずつ、干潟の岸から40m沖方向の地点に2・3台のビデオレコーダー（SONY, HDR-XR500V, HDR-CX500V）をハウジングに収めて設置し、それぞれ100~200 cm²の面積の干潟表面を至近から撮影した。その中の巣穴数は10~29個であった。撮影は朝・夕が干潮で正午頃に満潮となる日を選び、8~10時間継続して行った。また、秋季には通常よりも波当たりが強い地点での撮影も追加した。後日、撮影された映像から、巣穴あたり10分間隔の砂泥排出頻度を記録した。

③ 海水流動状況と砂泥粒子輸送量の把握

波高・流速計（アイオーテック、Wave Hunter 04）をビデオレコーダーの近くに設置し、海水流動の変化を自記記録した。また、干潟表面での砂泥輸送量を推定するため、円筒形（先端は尖らせてある）のセジメントトラップを開口部が干潟表面と一致するように基質に埋め込み、1.5~2時間ごとに流入した砂泥量を把握した。後日、前者のデータから、砂泥粒子に対する潮流と波による掃流輸送力の指標として、底面流速 u の3次モーメント $\langle u^3 \rangle$ の値を算出した (Russell & Huntley, 1999: J. Coastal Res., 15:198-205)。ここに、 $u = (\text{潮流の平均流速成分} + \text{波による流速の短周期成分} + \text{波による流速の長周期成分})$ である。セジメントトラップに溜まった量は10分間隔の平均値として算出した。

(2) スナモグリによるイボキサゴ幼生の定着阻害機構の把握

イボキサゴの繁殖期は10月であり、引き続き3回の小潮時に一斉に放卵・放精し、受精卵に由来するベリジャー幼生は最短3日後に着底・変態して稚貝となる (S. Mandal and A. Tamaki et al., 2010)。500 L 室内水槽に放卵・放精直前の成貝を収容し、約500万個体の幼生を得た。これを2分して、それぞれ1000 L の水槽に移した。これらにはあらかじめ、全長20~30 mm のスナモグリ密度が0、80、160、320 個体 m^{-2} となるように調節した小型容器（内径17.5 cm、高さ20 cm の円筒形容器に11 cm の深さまで砂を敷いた区

画)をそれぞれ2個ずつ設置しておき、24時間後に各区画に着底し、変態した稚貝数を比較した。また、これとは別に、複数の稚貝をあらかじめ入れた容器に、スナモグリの1回あたりの排出砂泥量の800倍に相当する砂の厚み24 mmとなる量の砂泥(4. 研究成果参照)を一度に堆積させて貝を被覆し、3日後に生存している稚貝数を無処理の対照区と比較した。

4. 研究成果

(1) スナモグリによる基質攪拌量

①室内水槽でのスナモグリの排出砂泥量

1回あたりの排出砂泥量(Y , ml)はスナモグリ全長(X , mm)が大きくなるほど増加する傾向にあった。すなわち、春(秋)季では、 $Y=2.39 \times 10^{-6} X^3 + 6.1 \times 10^{-2}$ ($R^2=0.14$, $P<0.05$)、夏季では、 $Y=1.48 \times 10^{-4} X^{2.13}$ ($R^2=0.55$, $P<0.05$)、冬季では $Y=2.5 \times 10^{-3} X + 6.81 \times 10^{-3}$ ($R^2=0.17$, $P<0.05$)がそれぞれ最もAIC適合度の良い説明モデル式であった。平均全長の個体(21~26 mm)が、各季節に対応する水温下で1回あたりに排出した砂泥量の平均値±標準偏差は、春(秋)季: 0.09 ± 0.06 ml ($n=37$)、夏季: 0.17 ± 0.06 ml ($n=39$)、冬季: 0.07 ± 0.04 ml ($n=30$)であった。この結果より、水温が高いほど砂泥の排出活動が活発になることが示唆された。

②野外でのスナモグリの砂泥排出量

野外でのスナモグリの平均全長は21.5 mmであった。各季節での巣穴あたり10分間の砂泥排出頻度の平均値±標準偏差は、春季: 0.38 ± 0.31 回、夏季: 0.40 ± 0.24 回、秋季(通常地点): 0.30 ± 0.32 回、秋季(波当たりが強い地点): 0.57 ± 0.61 回、冬季(波当たりが強い地点): 0.21 ± 0.21 回であった。なお、本干潟は、波当たりの強さを時間当たりの相対波高値(≡有義波高/平均水深; 山田ら、2008: 海岸工学論文集、55: 461-465)で表すと、ほぼ0.1を超えることはない環境であった。通常地点では春季~秋季の排出頻度はほぼ同じであったが、冬季は若干低かった。また、底面流速の3次モーメントと排出頻度との間には正の相関関係がみられ、両者の時間的ラグは10-20分間であった。秋季の底面流速の3次モーメント値は波当たりの強い地点では最大2000 (cm/s)³、通常地点では最大1000 (cm/s)³であった。また、通常地点で10分間のセヂメントトラップへの流入量は最大0.3-0.4 mlであったが、波当たりの強い地点では0.8 mlを超える時間帯が存在していた。以上の結果から、干潟表面での砂泥粒子の掃流輸送に対応してスナモグリ巣穴に砂泥が流入し、それをスナモグリがあまり時間を置かず外部に排出していることが示唆された。室内水槽での結果と組み合わせ

ると、通常地点での10分間あたりの巣穴ごとの排出砂泥量は春季: 0.03 ml、夏季: 0.07 ml、秋季: 0.03 ml、冬季: 0.015 mlと推定された。

(2) スナモグリによるイボキサゴ幼生の定着阻害

二つの水槽それぞれで、イボキサゴ稚貝数は、スナモグリ密度が160および320 m⁻²の区画では対照区(密度ゼロ)から半減した。スナモグリ密度が80 m⁻²の区画では排出砂泥の位置(巣穴の位置)によって値がばらばらであった。排出砂泥の面積が容器断面積の20%を超えるとバラツキが少なくなり、40-50%になると稚貝数が安定して減っていた。別途行った観察では、スナモグリの排砂行動は実験開始後12時間後から活発になることが明らかになっている。また、砂泥を一度に稚貝に被せた実験では、対照区との間で生残数に有意な差はなかった。これらの結果から、着底期の幼生はスナモグリの砂泥排出を起す噴出流に吹き飛ばされて着底が阻害されることが示唆された。また、それを引き起こすスナモグリの臨界密度は160 m⁻²であること、いったん定着した稚貝は砂泥の被覆に耐えて生き残ることが明らかになった。また、野外では、スナモグリ幼生の干潟への回帰率が成体個体群サイズを決定し、その影響が貝類個体群へ波及することも示唆された。

(3) 研究成果の意義と今後の展開

これまでスナモグリ類による基質攪拌の定量は生物が生息する環境条件を無視して行われてきたため、推定値には信頼性が欠けていた。本研究では、水温と海水流動条件を考慮したうえで定量化を試みたので、より実態を反映した推定値が得られたと考えられる。また、スナモグリが砂泥を巣穴から排出する行動を引き起こす要因も、より明確に捉えられたと考えられる。さらに、スナモグリ類が巻貝のみならずアサリ・シオフキ・ハマグリ・マガキを含む二枚貝の幼生の加入を阻害するしくみは、従来信じられてきたような砂泥の被覆による窒息死ではないことが強く示唆されたことは、今後の干潟ベントス群集の動態と干潟を取り巻く生態系の機能に対する濾過食者の役割を解明したり、水産有用種の保全を図ったりするうえで重要なステップとなると期待される。今後に残された課題は、野外でのそれほど高くない、スナモグリによる砂泥排出頻度が、貝類幼生を吹き飛ばし、その新規加入を完全に阻害するほどの効果をもちえるかどうか検討を進めることである。ここでは、いったん干潟に着底した稚貝が潮流と波によって掃流される過程でスナモグリ巣穴に落下し、干潟表面に復帰できなくなる可能性を検証することが最も

重点的に追究すべき項目になると考えている。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 6 件)

- ① Tamaki, A., Saitoh, Y., Itoh, J., Hongo, Y., Sen-ju, S., Takeuchi, S., Ohashi, S., Morphological character changes through decapodid-stage larva and juveniles in the ghost shrimp *Nihonotrypaea harmandi* from western Kyushu, Japan: Clues for inferring pre- and post-settlement states and processes, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 査読有, vol. 443, 2013, pp. 90-113.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.jembe.2013.02.038>
- ② Nakano, T., Nasuda, J., Agata, Y., Yurimoto, T., Maeno, Y., Nakamura, Y., Yamada, F., Tamaki, A., Life history and population dynamics of the surf clam, *Mactra veneriformis* (Bivalvia: Mactridae), on an estuarine intertidal sandflat in western Kyushu, Japan, *Molluscan Research*, 査読有, vol. 32 (3), 2012, pp. 159-176.
<http://www.mapress.com/mr/>

[学会発表] (計 5 件)

- ① 中野 善、竹内清治、本郷友一朗、玉置昭夫、幼生輸送を介した巻貝 (イボキサゴ) 局所個体群の連結性-数値流動モデルに基づいた天草の干潟保護区の提案、日本生態学会・日本動物学会・日本植物学会九州地区会例会、2012年12月15日、長崎大学
- ② Tamaki, A., Closing a self-seeding loop by planktonic larvae of the intertidal ghost shrimp, *Nihonotrypaea harmandi*, in an estuary-coastal ocean setting in western Kyushu, Japan, 50th Estuarine, Coastal and Shelf Science Association Conference, 5 June 2012, Venice, Italy
- ③ Tamaki, A., The mean dispersal distance of planktonic larvae is a meaningful concept for population ecology of marine benthos?, Joint Meeting of the 59th Annual Meeting of Ecological Society of Japan & the 5th East Asian Federation of Ecological Societies International Congress, 19 March 2012, Ryukoku University, Shiga, Japan
- ④ 齋藤悠子、玉置昭夫、大橋智志、室内飼育下における十脚甲殻類ハルマンズナモグ

リ幼生の発育段階・期間の特定、日本生態学会九州地区会、2011年5月22日、長崎大学

- ⑤ 千住俊輔、猪股 聖、本郷友一朗、玉置昭夫、十脚甲殻類ハルマンズナモグによる腹足類イボキサゴ幼生に対する定着阻害作用の定量、日本生態学会九州地区会、2011年5月22日、長崎大学

[図書] (計 2 件)

- ① 玉置昭夫、干潟と底質、講談社、島 一雄ら(編)、最新水産ハンドブック、2012年、719 pp. (pp. 37-39)
- ② 玉置昭夫、潮間帯、講談社、島 一雄ら(編)、最新水産ハンドブック、2012年、719 pp. (pp. 35-37)

[その他]

- ① 「天草の海」に関する学術講演会の開催、題目：いま富岡の干潟はどうなっているのか？天草のほかの干潟とどのようなつながりをもっているのか？、2013年1月12日、熊本県天草郡苓北町立富岡公民館
- ② 長崎市立科学館主催・冬の企画展「貝の世界展」における「イボキサゴから見える環境問題」に関するパネル・DVD 展示、2012年12月22日-2013年2月3日、長崎市立科学館
- ③ 「長崎をとりまく海の知られざる魅力-生物の生態、物質のうごき、漁業」を開催、2011年12月3日、長崎大学総合教育研究棟多目的ホール

6. 研究組織

(1) 研究代表者

玉置 昭夫 (TAMAKI AKIO)
長崎大学・大学院水産・環境科学総合研究科・教授
研究者番号：40183470

(2) 研究分担者

なし

(3) 連携研究者

なし