

河口干潟における二枚貝類の着底稚貝と 稚貝および成貝の分布

堤 康夫・関口秀夫*

Spatial Distribution of Newly Settled and Benthic Populations of Bivalves on Tidal Flats

Yasuo TSUTSUMI* and Hideo SEKIGUCHI*

Abstract

Spatial distributions of three bivalve species (*Ruditapes philippinarum*, *Nuttallia olivacea*, *Musculista senhousia*) were examined on the tidal flats. In the present study, different sampling gears were employed for the three benthic phases, i.e. newly settled (less than 0.3mm), juvenile (0.3 mm or more but less than 1.0mm) and adult (1.0 mm or more) benthic populations. The distributions of the above-mentioned three phases in each species were very similar to each other, so they were found densely at stations around the river mouths. The present study indicates that general features of adult distributions of the three species on each tidal flat are determined during the early settlement stage, whose spatial distributions are probably determined in the stage of planktonic larvae.

1. はじめに

OLAFSSON *et al.* (1994) や HALL (1994) の最近の総説によれば、最近の諸研究は、海産無脊椎動物の底生個体群あるいは底生群集の構造や分布特徴が pre-settlement processes (着底前の、浮遊幼生の段階の諸過程) によって決定されている事例だけでなく、それとは逆に、post-settlement processes (浮遊幼生の着底後の諸過程) によって決定されている事例も明らかにしている。LUCKENBACH (1984) は汽水域の埋在性の二枚貝類の分布を研究し、稚・成貝の分布特徴が浮遊幼生の着底時の分布パターンではなく、浮遊幼生の着底以降の死亡率の場所による相違を反映していることを示している。一方、まったく逆の事例が多毛類について報告されている (WOODIN, 1985)。また、PETERSON (1986) によれば、浮遊幼生の供給数が周囲よりも多いこと、浮遊幼生の着底以降の生残率が周

囲よりも高いこと、の2つの要因によって、二枚貝類は藻場で高密度になっている。これらのことは、今後とも同様の研究例を増やすことが緊急の課題であることを示唆している。しかしまた、これらの諸研究は、フジツボの研究例 (GAINES *et al.*, 1985) を除けば、いずれも供給される浮遊幼生数を把握しておらず、着底直後の幼生数あるいは稚仔数の把握、着底、定着と加入の定義加入に多くの問題を残している。

私たちは1987年以来、伊勢湾西岸に流入する2つの小河川 (志登茂川、安濃川) の河口干潟において、底生動物の個体群や群集への浮遊幼生の加入過程 (浮遊幼生の分散、着底、加入や死亡過程など) を研究している。これらの2つの河川は河口域において隣接するにもかかわらず、干潟の底質とそこに生息する二枚貝類の密度はまったく異なっている (木村他, 1993, KIMURA and SEKIGUCHI, 1993)。この2つの河口干潟の二枚貝類 (大型個体) の密度の相違は、浮遊幼生の供給数や浮遊幼生の着底時の分布パターンの相違によってではなく、主に浮遊幼生の着底以降の加入段階 (殻長 1.0mm に達すること) において決定されている

1996年1月10日受理

* 三重県津市上浜町1515 三重大学生物資源学部
Faculty of Bioresources, Mie University
Kamihama-cho 1515, Tsu, Mie 514, Japan

(SEKIGUCHI *et al.*, 1995)。

しかし、ほぼ類似の底質をもつ各河川内の干潟における二枚貝類の分布特徴の決定機構が、全く異なった底質をもつ上記の2河川の干潟の二枚貝類の分布特徴の相違を決定する機構と同じなのか、それとも異なるのかは、興味深い問題であろう。本研究において、上記の2つの河川の各河口干潟における二枚貝類、とくに優占する3種類(アサリ, イソシジミとホトトギスガイ)の大型個体の河口干潟における分布特徴が、どの成長段階(浮遊幼生, 着底稚貝, 稚貝, 大型個体)において決定されているかを明らかにする。

2. 試料と方法

2-1. 調査地域の概要

調査地は、三重県津市を経て伊勢湾西岸に流入する志登茂川と安濃川の河口干潟であり、これら両河川の河口域は隣接している (Fig. 1)。志登茂川は水田地帯を流れる傾斜の緩やかな河川であり、その流程は約14.5kmである。これに対して、安濃川は山間部に源を発し、その流程は約28kmである。これら両河川は国の指定では2級河川であり、流量のデータはない。しかし、大雨の時期を別にすれば、大潮の干潮時には両河川の中央部の水深は30cm前後である。河口干潟の底質は、安濃川では砂質底であり、還元層は見られないが、志登茂川では砂泥質であり、深さ0-20cmに還元層を伴うことが多い(木村他, 1993)。河口域における潮汐の干満差は、大潮時には200cm以上におよび、干潮時には干潟が発達するが、小潮の干潮時にはその大部分が干出しない。干出時における表層泥温は、夏季には35°Cを越え、冬季には0.8°C以下にまで下がる(関口, 未発表資料)。

感潮域は、志登茂川では河口から5.5km上流までであり、安濃川では潮止め堰堤のある2.3km上流までである。両河川の河口域の塩分濃度は、淡水が覆っているごく表層を除けば、満潮時には両河口において約32%に、干潮時には志登茂川で約22%に、安濃川で約7%に達する(水野, 1991)。

以上のように、本調査域の特徴は、河口域が隣接しているにもかかわらず、両河川の河口干潟の非生物学的な環境が、また後述するように、底生生物群集の特徴が、大きく異なっていることにある。

2-2. 試料の採集と処理

調査域で優占している二枚貝類のアサリ, イソシジ

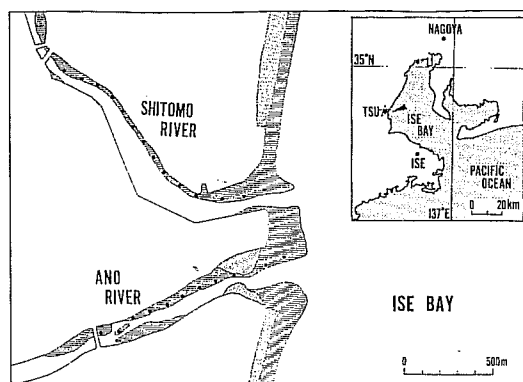


Fig. 1 Study site and sampling location. Solid circles indicate sampling stations; Areas with lines indicate tidal flat; Areas with dots indicate areas above the flood water at spring tide.

ミとホトトギスガイは長い産卵期をもち、春から秋にかけて産卵し、加入する(堤, 1994)。このために、1992年5月、8月と翌年の1月の3回、いずれも大潮の干潮時に、調査をおこなった。各調査時に、安濃川では11定点、志登茂川では14定点を設置した (Fig. 1)。いずれも、河口から上流に向けて100m間隔で実際に沿って定点を設定した。しかし、安濃川では、1992年8月には河口から1.0km上流の定点は、また1993年1月には河口から0.9kmと1.0km上流の2定点は、水没していたために試料を採取できなかった。

二枚貝類の採集を以下のようにしておこなった。大型個体の採集のために、直径15cmの円筒を用いて、深さ20cmまでの底土を各定点につき2試料ずつ採取した。これらの底土試料を目合1.0mmのふるいでふるい、残った試料を10%中性ホルマリン溶液で固定した。これらの試料からすべての二枚貝類を選別し、種の同定をおこない、各種類の個体数を計数した。稚貝と着底稚貝の採集のために、直径3.4cmの円筒を用いて、深さ1cmまでの底土を各定点につき2試料ずつ採取した。これらの底土試料をローズベンガルで染色した3%ホルマリン溶液で固定後、目合1.000mmのふるいを通し、目合0.125mmのふるいに残った試料からすべての二枚貝類を実体顕微鏡下で選別した。種の同定は酒井・関口(1992)に従い、また0.01mmの精度でこれらの二枚貝類の殻長の測定をおこなった。ここでは、各定点で採集された2試料の中で、各種類の出現個体数の多い試料のデータを用いた。パッチによる採集の偏りを把握するために、各定点において2

試料を採取した。出現個体数の多い試料を使っても、少ない試料を使っても、密度の空間分布の傾向は類似していた。しかし、出現個体数がごく少ない場合を除けば、出現個体数が2倍以上異なることはなかった。

本研究では、二枚貝類をいくつかの成長段階別に分け、それぞれを以下のように定義した。大型個体は殻長1.0mm以上の個体、稚貝は殻長0.3mm以上、1.0mm未満の個体である。一般に二枚貝類の浮遊幼生が着底する時期の殻長がおよそ0.2mmから0.3mmの範囲であるので(吉田, 1964)、浮遊幼生が着底して間もないと思われる殻長0.3mm未満の個体を着底稚貝(着底直後の稚貝)と定義した。また、出現した二枚貝類ではアサリ、イソシジミガイとホトギスガイが圧倒的に優占していたので、ここではこれら3種類のみを研究対象とした。

底質環境を明らかにするために、各定点で表層1cmまでの底土を採取し、粒度組成を調べた。大型の底生動物を除いた後に、これらの底土試料を日本海洋学会(1991)に従って処理し、自然乾燥させた底土試料を1系列の標準ふるい(目合2,000, 1,000, 0.710, 0.500, 0.355, 0.250, 0.180, 0.125, 0.090, 0.630mm)で分画し、各分画に残った底土を秤量し、その割合を求めた。この結果をもとに、小沢・野島(1976)に従って、中央粒径値(ϕ)、淘汰係数、シルト・クレイ含有量(%)を算出した。大きな中央粒径値は底土の粒径が小さいことを、大きな淘汰係数は底土の粒径の均一性が高いことを示している。なお、1993年1月のデータはシルト・クレイ含有量のみである。

3. 結果

3-1. 底質環境 (Fig. 2)

安濃川の中央粒径値(ϕ)はいずれの月も1.0未満であった。志登茂川の中央粒径値はどの月においても安濃川のそれよりも大きく、5月と8月にはいくつかの定点で、2.0以上の値が観測された。つまり、志登茂川の河口干潟の底土は、安濃川のそれに比べて、粒径が小さい。中央粒径値の分布パターンには、とくに志登茂川では、調査時期によって、あるいは定点による変動が大きく、一定のパターンを見いだすことができない。

いずれの月においても、安濃川の淘汰係数はすべての定点で1.0未満であった。一方、志登茂川では、5月にいくつかの定点において低い値が見られるが、おおむねすべての定点において1.0以上の淘汰係数が観測

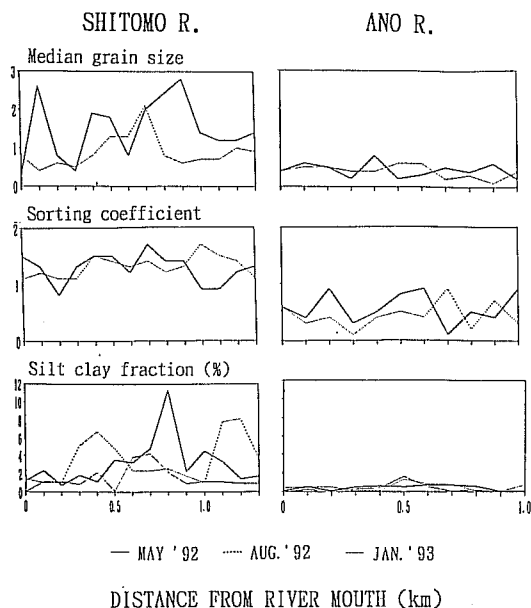


Fig. 2 Features of sedimentary characteristics on tidal flats of the Ano and Shitomo Rivers.

された。つまり、志登茂川の河口干潟の底土は、安濃川のそれと比較して、粒度の均一性が高い。淘汰係数の分布パターンには、調査時期によって、あるいは定点による変動があり、一定のパターンを見いだすことができない。

安濃川のシルト・クレイ量(%)は、8月と1月の0.5kmの定点を除けば、どの月においても1.0%未満であった。一方、志登茂川では、いずれの月においても安濃川よりもシルト・クレイ量は大きく、中には11.5に達する定点もあった。シルト・クレイ量は底土の有機物量と比例関係にあるので(木村他, 1993)、志登茂川の河口干潟の底土は、安濃川のそれに比較して、有機物含量が大きいと考えられる。シルト・クレイ量の分布パターンには、とくに志登茂川では、調査時期によって、あるいは定点による変動が大きく、一定のパターンを見いだすことができない。しかし、河川間の変動は各河川内の変動よりも小さかった。ここに述べたような、安濃川と志登茂川の間で河口干潟の底土の特徴が相違することは、すでに木村他(1993)やKIMURA and SEKIGUCHI (1993)によって報告されている。

3-2. 二枚貝類の分布

(a) アサリ (Fig. 3)

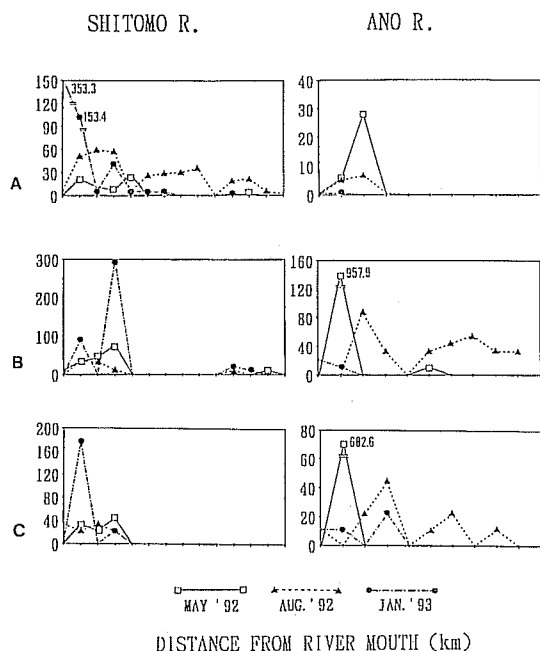


Fig. 3 Spatial distributions of *Ruditapes philipinarum* on the tidal flats of the Ano and Shitomo Rivers. A: large size class (shell length, 1.0mm or more), B: small size class (shell length, 0.3mm or more but less than 1.0mm), C: newly settled bivalves (shell length, less than 0.3mm). Numbers of vertical lines indicate density (inds./100cm²).

大型個体：5月を別にすれば、明らかに安濃川よりも志登茂川のほうが密度が高かった。どの月においても、河口から0.4kmの範囲で密度が高く、5月の志登茂川の河口(0km)の定点では353.3 inds/100cm²の最高密度が観測された。

稚貝：大型個体と異なって、志登茂川にも安濃川にも多く出現した。いずれの月にも、河口から0.4kmの範囲で密度が高い傾向があり、5月の安濃川の0.1kmの定点では957.9 inds/100cm²の最高密度が観測された。しかし、8月の安濃川のように、上流域にも40 inds/100cm²前後の密度が観測された例もあった。

着底稚貝：稚貝と同様に、志登茂川にも安濃川にも多く出現した。いずれの月も、河口から0.4kmの範囲で密度が高い傾向があり、5月の安濃川の0.1kmの定点では682.6 inds/100cm²の最高密度が観測された。しかし、8月の安濃川では20 inds/100cm²前後

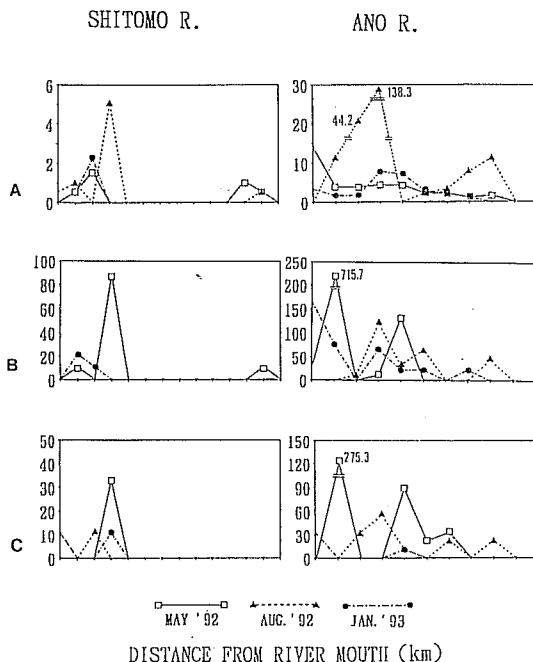


Fig. 4 Spatial distributions of *Nuttallia olivacea* on the tidal flats of the Ano and Shitomo Rivers. Symbols are same as in Fig. 3.

の密度が上流域においても出現した。

(b) イソシジミ (Fig. 4)

大型個体：アサリの場合と異なって、明らかに志登茂川よりも安濃川のほうが密度が高かった。どの月においても、河口から0.5kmの範囲で密度が高い傾向があり、8月の安濃川の0.3kmの定点では138.3 inds/100cm²の最高密度が観測された。

稚貝：大型個体と異なって、志登茂川にも安濃川にも多く出現した。しかし、明らかに安濃川のほうが志登茂川よりも密度が高かった。いずれの月にも、河口から0.5kmの範囲で密度が高い傾向があり、5月の安濃川の0.1kmの定点で715.7 inds/100cm²の最高密度が観測された。

着底稚貝：稚貝と同様に、志登茂川にも安濃川にも多く出現したが、明らかに安濃川のほうが志登茂川よりも密度が高かった。いずれの月も、河口から0.5kmの範囲で密度が高い傾向があり、5月の安濃川の0.1kmの定点では275.3 inds/100cm²の最高密度が観測された。

河口干潟における二枚貝類の分布

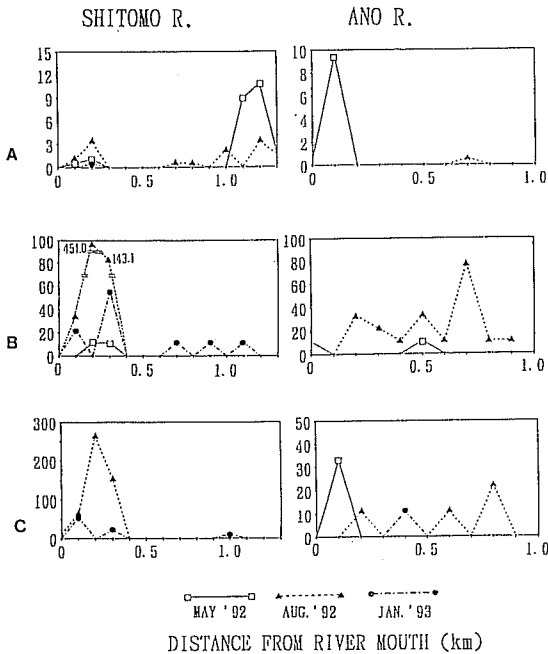


Fig. 5 Spatial distributions of *Musculista senhousia* on the tidal flats of the Ano and Shitomo Rivers. Symbols are same as in Fig. 3.

(c) ホトトギスガイ (Fig. 5)

大型個体：安濃川にも志登茂川にも出現したが、アサリやイソシジミに較べていずれの月も密度が低かった。また、河川によっても月によっても、分布のパターンは著しく異なっていた。5月には、安濃川の0.1kmの定点に最高密度が観測されたが、志登茂川では最高密度は1.2kmの定点に出現した。その他の月においても、低密度であるが上流側と河口側に出現する傾向が認められた。

稚貝：志登茂川にも安濃川にも多く出現したが、河川によって分布のパターンはまったく異なっていた。いずれの月にも、志登茂川では河口から0.4kmの範囲で密度が高い傾向があり、8月に451.0 inds/100cm²の最高密度が観測された。一方、安濃川では主に8月に出現したが、むしろ河口側よりも上流側で密度が高かった。

着底稚貝：稚貝と同様に、志登茂川にも安濃川にも多く出現した。河川によって、また月によって、分布のパターンは著しく異なっていた。8月の安濃川を別にすれば、いずれの月も、河口から0.4kmの範囲で密度が高い傾向があり、8月の志登茂川の0.2kmの定点で264.2 inds/100cm²の最高密度が観測された。

4. 考察

本調査で得られた結果は次のように要約できる。アサリ、イソシジミとホトトギスガイでは、大型個体、稚貝と着底稚貝のすべての成長段階において、河口側の定点で密度が高かった。しかし、ホトトギスガイでは、これに加えて、しばしば上流側においてもすべての成長段階において密度が高く、むしろ中流域の定点では密度が低かった。これら3種類の大型個体に着目すれば、次のことが言える。安濃川の河口干潟の底土と比較して、粒子の均一性が高く、粒径が小さく、かつシルト・クレイ含有量が大きな志登茂川の河口干潟には (Fig. 2)、アサリが優占し、イソシジミは安濃川の河口干潟に優占した。一方、ホトトギスガイは両河川で密度が低かった。しかし、ホトトギスガイとイソシジミを別にすれば、稚貝や着底稚貝については、このようなことはあてはまらない。以上の結果の中で、大型個体についての結果は、KIMURA and SEKIGUCHI (1993) と木村他 (1993) の調査結果と一致している。

本調査の結果は、両河口干潟に優占する3種類の二枚貝 (アサリ、イソシジミ、ホトトギスガイ) の大型個体の各河口干潟内での分布の主特徴が、すでに着底稚貝の段階で決定されていることを示唆する。ここで扱ったすべての成長段階において、3種類とも河口側の狭い範囲に集中的に分布し、更にホトトギスガイについては、上流側の狭い範囲にも集中的に分布している。これらの分布特徴を決定する機構については、残念ながら、直接的な証拠を提示できないが、ここで扱われている着底稚貝は、浮遊幼生の着底以降少なくとも数日を経過している稚貝から構成されている (酒井・関口, 1992)。従って、着底稚貝の分布特徴は少なくとも次の3つの過程のどれか、あるいは複数の過程によって決定されていると考えられる。

- (1) 浮遊幼生は河口干潟に均一に、またはランダムに着底するが、着底稚貝の死亡率が場所によって異なり、それが大型個体の分布特徴に反映している。
- (2) 河口干潟の場所によって着底量に変異あり、それが大型個体の分布特徴に反映している。
 - (2a) 浮遊幼生は河口干潟に均一に供給されるが、着底が選択的に行われている。それが大型個体の分布特徴に反映している。
 - (2b) 浮遊幼生の供給数が河口干潟の場所によって異なっている。それが大型個体の分布特徴に反映している。

酒井 (1992) や堤 (1994) は、志登茂川の河口側と上流側の 2 点において、満潮の開始から終了まで 1 時間毎にホトトギスガイの浮遊幼生 (後期ベリジャー幼生) の出現数を調査した。彼らの結果によれば、上流側よりも河口側のほうが約 3 倍も浮遊幼生数が多かった。この現象の生起機構は依然として未解決であるが、このことは、上記の (1)-(2) の過程の中で、主に (2b) の過程によって着底稚貝の分布特徴が、つまり浮遊幼生の段階においてすでに各河川の干潟における底生の大型個体の分布特徴が決定されていることを示唆している。これに加えて、浮遊幼生の着底以降の生残率も上流側より河口側において高いことを示唆している。しかし、ホトトギスガイでは上流で密度が高い場合もあるので、この場合は別の過程を考慮しなければならないであろう。他の海産底生無脊椎動物や付着動物においても、近接した場所間における群集の相違が、供給される浮遊幼生の数や組成に著しく左右されている事例が報告されている (GAINES *et al.*, 1985, ROUGHGARDEN *et al.*, 1988)。

これまでに志登茂川と安濃川の河口干潟で実施されてきた調査結果と同様に (酒井, 1992, 堤, 1994), 本調査においても、3 種類の二枚貝類が優占し、大型個体について言えば、アサリは志登茂川に、イソシジミは安濃川に優占した。一方、ホトトギスガイは本調査では両河川に優占したが、一般に多くの年では志登茂川に優占し、ときおり安濃川においても優占することが知られている (木村他, 1993, KIMURA and SEKIGUCHI, 1993)。また、このような河川による優占種の相違は、着底稚貝や稚貝の段階において決定されているのではなく、多くの年では、加入以降 (殻長 1.0mm に達する) に決定されている (SEKIGUCHI *et al.*, 1995)。

しかし、本研究でのイソシジミの場合には、むしろ加入以前の段階において決定されているように見える。これには 3 つの解釈が可能であろう。ひとつの解釈は次のようである。SEKIGUCHI *et al.* (1995) では通年のデータを使っているので、個々のコホートについては必ずしもそうではない事例がある。第 2 の解釈では次のようである。年度によっては加入以前の段階において決定されていることがある。数年間のデータを扱った SEKIGUCHI *et al.* (1995) においても、稀ではあったが、加入以前の段階において決定されていた年度もあった。第 3 の解釈では次のようである。本研究の調査が各年度に 1 回だけであり、コホート解析ができて

いないので、各成長段階の個体が必ずしも同一コホートに属していないのかもしれない。現段階では、いずれの解釈が妥当であるかは直ちに決められない。

以上の論議を要約すれば、次のようになる。各河川の干潟における 3 種類の二枚貝類 (アサリ, イソシジミ, ホトトギスガイ) の大型個体の分布特徴が、着底稚貝の段階において、さらには恐らく浮遊幼生の段階において、決定されている。一方、河川間の優占種 (大型個体) の相違は、SEKIGUCHI *et al.* (1995) によって明らかにされているように、着底稚貝や稚貝の段階ではなく、加入以降 (殻長 1.0mm に達する) に決定されている。

4. 謝 辞

試料の採集や底生動物の選別には、1987年以來、水圏生態学の研究室の多くの大学院生や卒業生の援助を受けました。また、同研究室の河村章人教授には、研究の過程において種々のご配慮を頂きました。併せて、ここに謝意を表します。

5. 引用文献

- GAINES, S., S. BROWN and J. ROUGHGARDEN (1985) Spatial variation in larval concentrations as a cause of spatial variation in settlement for the barnacle, *Balanus glandula*. *Oecologia*, **67**, 267-272.
- HALL (1994), S.J. (1994) Physical disturbance and marine benthic communities: life in unconsolidated sediments. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **32**, 179-239.
- KIMURA, T. and H. SEKIGUCHI (1993) Some aspects of population dynamics of a mytilid *Musculista senhousia* (BENSON) on tidal flats. *Benthos Res. (Bull. Japan. Ass. Benthol.)*, **44**, 29-40.
- 木村妙子・名越誠・関口秀夫 (1993) 隣接する河口干潟における底生動物の分布. 三重大学生物資源学部紀要, **10**, 165-174.
- LUCKENBACH, M. (1984) Settlement and early post-settlement survival in the recruitment of *Mulinia lateralis* (Bivalvia). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **17**, 245-250.
- 水野知己 (1991) 二枚貝類幼生の着底及び親個体群への加入過程, 27pp., 三重大学水産学部卒業論文.
- 日本海洋学会 (1991) 沿岸海洋環境調査マニュアル 低質・生物編, 266pp., 恒星社厚生閣, 東京.
- OLAFSSON, E.B., C.H. PETERSON and W.G. AMBROSE (1994) Does recruitment limitation structure populations and communities of macro-invertebrates in soft sediments: The relative significance of pre-and post-settlement processes. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **32**, 65-109.

河口干潟における二枚貝類の分布

- 小沢智生・野島哲 (1976) : Visher 法による堆積物の粒度分析法とそのベントス研究への応用. ベントス研誌, **11/12**, 35-49.
- PETERSON, C. H. (1986) Enhancement of *Mercenaria mercenaria* densities in seagrass beds: Is pattern fixed during settlement season or altered by sub-sequent differential survival? *Limnol. Oceanogr.*, **31**, 200-205.
- ROUGHGARDEN, J., S. GAINES and H. POSSINGHAM (1988) Recruitment dynamics in complex life cycles. *Science*, **241**, 1460-1466.
- 酒井明久 (1992) 河口干潟における二枚貝類幼生の底生個体群への加入過程, 80pp., 三重大学修士論文.
- 酒井明久・関口秀夫 (1992) 河口干潟における二枚貝類の後期浮遊幼生および着底稚貝の同定. 水産海洋研究, **56**, 410-425.
- SEKIGUCHI, H., Y. UCHIDA and A. SAKAI (1995) Post-settlement processes determining the features of bivalve assemblages in tidal flats. *Benthos Res. (Bull. Japan. Ass. Benthol.)*, **49**, 1-14.
- 堤康夫 (1994) 二枚貝類幼生の底生個体群への加入過程, 81pp., 三重大学修士論文.
- WOODIN, S.A. (1985) Effects of defecation by arenicolid polychaete adults on spionid polychaete juveniles in field experiments: selective settlement or different mortality. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **87**, 119-132.
- 吉田裕 (1964) 貝類種苗学, 221pp., 北隆館, 東京.