

厚岸湖・別寒辺牛湿原学術研究奨励補助研究実績報告書

厚岸湖・厚岸湾に生息するアナジャコとアサリの種間関係

和田 哲（北海道大学大学院水産科学研究院）

共同実施者

高下聖崇（北海道大学水産学部海洋生物科学科）

齋藤昂大（北海道大学水産学部海洋生物科学科）

はじめに

アサリ *Ruditapes philippinarum* は日本沿岸の潮間帯、および潮下帯の砂礫泥底に広く生息する潜砂性二枚貝である (松隈 2004)。アサリは我が国の漁業において非常に重要な二枚貝であるが、その漁獲量は全国的にみると 1980 年代から急激に減少している (Tamura et al. 2016; 農林水産省 2019)。一方で北海道におけるアサリの漁獲量は 1980 年代から 2000 年代にかけて徐々に増加し (農林水産省 2021)、2019 年には全国 2 位となっている (農林水産省 2021)。国内のアサリ漁業における北海道の重要性は大きくなっているといえるだろう (佐々木 2012, 阿部 2016)。

北海道でのアサリの漁獲のほとんどは道東海域の野付漁協から厚岸漁協までの狭い範囲で得られている (佐々木 2012)。そして、2019 年には北海道のアサリの約 60% が厚岸町で水揚げされている (マリンネット北海道 2019)。厚岸町におけるアサリの主要漁場は厚岸湖である。厚岸湖は、比較的水深が浅く、アマモ場が多く存在する汽水湖であり (Ito and Iizumi 2002; Oshima et al. 2006)、その中に位置するアサリ島と呼ばれる砂礫泥底の人工干潟が主要な漁場となっている。

一方、厚岸湖のアサリ島を含む全国の干潟には、アナジャコ下目の甲殻類が分布している。アナジャコ類は干潟に高密度で分布し、深い巣穴を形成する特徴をもつ。さらに、彼らは巣穴の形成や維持のために底質を攪拌し、底質内に海水を循環させる作用をもたらす (Aller et al., 1983; Koike and Mukai, 1983; Astall et al., 1997)、さらに、巣穴内壁のバクテリアや魚類など多様な共生生物が生息する住処を提供する (Kato and Itani, 1995; Itani, 2002; Kinoshita et al., 2008)。このように、アナジャコ類が干潟生態系に及ぼす影響は大きく多岐にわたっているため、生態系エンジニアとして知られている (Pillay and Branch, 2011)。

厚岸湖及び厚岸湾の干潟には、アナジャコ *Upogebia major* がアサリと同所的に生息している。Seike & Goto (2020) によれば、厚岸湖内の調査地におけるアナジャコの巣穴の平均密度は 361 個/m² であったと報告されており、両種ともに高密度で生息していることが推察される。アナジャコの巣穴は、一般に U 字型の上層部分と下方に伸びる長い柄状となっている下層部分があわさった Y 字型となっており、その深さは 2 m 以上に達するこ

とが報告されている (Kinoshita 2002)。さらに、巣穴の内壁が粘液と泥で固く裏打ちされているため、底性ベントスの潜砂行動を妨げている可能性も示唆されている (Posey et al. 1991; Wynberg and Branch 1994; Nara and Kotake 1997; Kinoshita et al. 2003)。ただし、実際にその阻害が起こっているのかどうかについて実証した研究はこれまでにない。また、アナジャコは、西日本ではカメジャコという商品名で釣り餌として一般に流通しており (斉藤ら 2011)、一部の地域では食用としても販売されている。すなわち、アナジャコもまた水産資源として利用可能な生物である。

アサリとアナジャコは、いずれも植物プランクトンを主要な餌資源として利用し、分布域にも重複がみられることから、餌資源と空間をめぐる競争関係にある生物と考えられる (玉置 2004; Yokoyama et al. 2005a, 2005b; Tamaki et al. 2008)。しかし、アナジャコの生態学的知見は乏しく、アサリとの種間関係について詳細に調べた研究はない。以上のことから、アナジャコの生態学的知見とアサリとの種間関係に関する知見を得ることが、両種の資源管理を検討する必要不可欠である。

本研究は厚岸湖のアサリ島及び厚岸湾の真龍干潟において、アナジャコがアサリに与える影響を多方面から検討することを目的としておこなった。具体的には、アナジャコの生態学的基礎知見である巣穴構造、潜砂行動及び繁殖と成長に関する知見を記載し、さらに、アサリの密度、およびサイズとアナジャコの巣穴密度との相関関係、そしてアナジャコの巣穴の有無がアサリの潜砂行動に与える影響を検証することを試みた。コロナ禍の影響により、当初の計画に比べて断片的な調査となったことは否めないが、本報告書では本研究で得られた成果を報告する。

材料と方法

両種の密度及びアサリの殻長の野外調査

2020年の6月20日から6月24日と7月3日の合計6日間で、北海道東部の厚岸郡厚岸町に位置するアサリ島 (43° 05' N, 144° 85' E) と真龍干潟 (43° 05' N, 144° 84' E) の2か

所の干潟地帯においてコドラート法を用いた調査を行った。なお、アサリ島は厚岸湖内に位置する人工の潟湖干潟であり、真龍干潟は厚岸湾に面する前浜干潟である (水産庁 2008)。また、アサリ島がアサリ漁業のために人工的に造成され、定期的に山土による嵩上げが行われている干潟であるのに対して、真龍干潟は漁業が行われていない天然の干潟である。アサリ島では干潮時に 50 m のラインを 10 m 間隔で 4 本設定し、10 m 間隔で 50 cm 四方のコドラートを各ライン上に 5 か所ずつ設置した。真龍干潟では干潮時に北東側の岸を始点として 50 m のラインを 10 m 間隔で 6 本設定し、10 m 間隔で 50 cm 四方のコドラートを各ライン上に 5 か所ずつ設置した。

両地点においてコドラート内におけるアナジャコの新築穴数を目視により計数し記録した。アナジャコの新築穴数を計数後、コドラート内で表面に殻の一部が露出しているアサリの個体数を計数し、ノギスを用いて殻長を測定、記録した。残りの区画内のアサリについては、深さ 10 cm ほどまでの周辺の泥と一緒に目合い 1 cm のプラスチックの笊に投入し、ふるいにかけることで採集した。そして、採集された全個体の殻長をノギスで計測した。

アサリの潜砂行動に関する野外実験

2020 年の 9 月 1 日から 9 月 4 日の合計 4 日間で、真龍干潟においてアサリの潜砂行動を調べるための実験を行った。100 m のラインを海岸線とおおよそ平行になるように設定し、そのラインを中心として岸と沖の両側 1 m の範囲に 25 cm×25 cm のコドラートを配置することで、実験用の区画を設定した。この区画は実験に用いたアサリ 1 個体につき 1 つ設定し、4 日間で合計 20 区画を設定した。実験に用いたアサリは実験用の区画を設定した範囲と同様の範囲で採集し、採集直後にアサリがいた場所を中心に 25 cm×25 cm コドラートを設置して、その範囲内のアナジャコの新築穴の数を数えた。なお、今回の実験では、その新築穴の数が 0 個であった個体のみを使用した。実験用に設定した区画の中の新築穴の数が 0 個のものと 5 個のものをそれぞれ新築穴なし区画、新築穴あり区画として実験に使用した。実験前にアサリの殻長をノギスで測定し、区画の中心に殻の片側全体が上になるようにして区画に投入した。この潜砂実験では潜砂時間と 24 時間後の潜砂深度を計測した。

埋在性二枚貝の潜砂行動については Stanley (1970) により詳細に記載されている。一般に、潜砂行動は以下に示す4つのプロセスに要約される (竹内 2015)。

- (i) 二枚貝が底質表面上に横たわった状態にある。
- (ii) 斧足を使って底質中にアンカーを打ちこみ、殻を直立させる。
- (iii) 斧足の筋肉を収縮させ、底質中に殻を引き込む行動を繰り返す。
- (iv) 殻が砂に完全に埋没する。

本実験で扱った潜砂行動もこれと同様であった。本実験では殻が直立してから砂に完全に埋没するまでの時間を潜砂時間と定義し、ストップウォッチを用いて目視で計時した。24時間後の潜砂深度は、潜砂開始の翌日に、定規を用いて区画の中心にいるアサリの上を覆っている堆積物の厚さを計測した。潜砂の完了時点では埋没していたものの、翌日の潜砂深度測定時に堆積物から殻の一部が見えていた場合は0 mm と記録した。

アナジャコの巣穴構造に関する野外調査

2020年8月19日から9月4日にかけて巣穴構造の調査を真龍干潟で行った。1 m²の設定した区画内に、ポリエステル樹脂 (緑化学研究所製デンネスト 38A に硬化剤パーメック N を2%添加したもの) に海中用樹脂透明化剤 (緑化学研究所製シールドナー) を添加したものを巣穴内に流し込み、2~3日後に巣穴の鋳型を掘り出した。掘り出した鋳型は、Y字型の上部、すなわちU部のみを計測した。U部のうち、その深さ、2個の穴の距離、穴の平均直径 (Fig. 2) を、メジャー及びノギスを用いて計測した。

アナジャコの潜砂行動の野外調査

2020年8月19日から9月16日にかけて潜砂行動の調査を真龍干潟で行った。ヤビーポンプ (ポセイドン製 750 mm ヤビーポンプ) を用いてアナジャコを採集した後、ノギスで甲長を計測した。性別は Oka (1941) の判別手法に従って、第一胸脚の突起の有無、生殖孔の位置、第一腹肢の有無で判別した。

潜砂行動の観察は、アマモが低密度で他個体の巣穴が存在する場所を選んで行った。それらの場所に、甲長や性別を判別し終えたアナジャコを投入して、5分間の行動を観察した。そして、アナジャコが自力で穴を掘ったのか、あるいは他個体の巣穴に侵入したのか

を記録した。これらの行動をとらなかったアナジャコは、改めて他の場所に移して、他個体の巣穴のすぐそばに置き、巣穴に潜るのか否かを確認した。以上の野外潜砂実験で用いなかったアナジャコは室内潜砂実験に使用した。

室内潜砂実験は北海道大学北方生物圏フィールド科学センター厚岸臨海実験所の実験設備を利用して行った。まず、アナジャコ及び泥を入れたバケツを実験室に持ち帰った。次に、大水槽の中に泥を入れたバケツを置いて海水をかけ流しにした後、水槽内で懸濁した泥が沈降して海水が透明になるまで安置した。そして、バケツ1個に対してアナジャコ1個体を投入し、翌日にバケツの中に入れた泥にアナジャコが穴を掘っていたかどうか記録した。穴を掘らなかった個体は同じ実験を再度行った。

アナジャコの繁殖及び脱皮に関する野外調査

2020年3月17日と6月21日、23日にアサリ島で、2020年6月20日から9月16日にかけて真龍干潟で生活史の調査を行った。まず、巣穴の入口にヤビーポンプを押し当て、アナジャコを巣穴内の海水と一緒に吸い出すことによって採集した。採集した個体は、甲長、性別、卵の有無、卵の発生段階、脱皮状態を記録した。甲長はノギスを用いて0.1 mmの精度で測定した。卵の発生段階は、明るい黄色が眼点の無い Stage1、黒みがかかった黄色が眼点のある Stage2 として判別した。なお、本調査では6月、7月の抱卵個体において卵の発生段階を区別することができなかつたため、結果から除外した。外骨格が柔らかい個体を脱皮直後の個体として判別した。

統計解析

アサリの殻長や区画内の個体数と区画内のアナジャコの巣穴の数との関係を示すために、アサリの殻長、区画内のアサリ個体数をそれぞれ応答変数、区画内の巣穴の数を説明変数とした単回帰分析を用いて解析した。露出個体数と区画内の巣穴の数との関係を示すために、そのアサリが露出していたかどうか (露出していた場合 = 1, 埋没していた場合 = 0) を応答変数、区画内の巣穴の数を説明変数として、応答変数の誤差分布を二項分布とした一般化線形モデル (GLM; generalized linear model) を用いて解析した。

アサリの潜砂行動と区画内のアナジャコの巣穴の有無との関係については、応答変数に潜砂に要した時間、説明変数に区画内の巣穴の有無と実験個体の殻長を用いた、Cox の比例ハザードモデル (Cox's proportional hazard model) によって解析した。潜砂深度と区画内の巣穴の有無との関係については、応答変数を潜砂深度、説明変数を区画内の巣穴の有無として、Brunner-Munzel 検定を用いて解析した。

アナジャコの潜砂行動における体サイズの影響を検証するために、GLM による解析がおこなった。応答変数を他個体の巣穴に侵入したまま居続けることができたか (成功 = 1, 失敗 = 0) とし、誤差分布には二項分布を指定した。また、説明変数には甲長を用いた。また、抱卵率とメスの体サイズの関係についても、同様の解析手法を用いた。真龍干潟とアサリ島におけるアナジャコの平均体長の比較には Welch の t 検定を用いた。

本研究におけるすべての統計解析はフリーソフトウェア R (version 4.0.3) (R Core Team 2020) を用いて行い、Cox の比例ハザードモデルによる解析については survival パッケージ (version 3.2-7) (Therneau et al. 2020)、Brunner-Munzel 検定には lawstat パッケージ (version 3.4.) (Gastwirth et al. 2020) を用いた。

結果と考察

巣穴密度に伴うアサリの密度や殻長、露出アサリ個体数の変動

アサリ島では 4 ライン 20 か所にコドラートを設置し、合計で 1706 個体、真龍干潟では 6 ライン 30 か所にコドラートを設置し、合計 44 個体のアサリを採集した。ただし、アサリ島では 39 個体、真龍干潟では 7 個体は、採集時点で死亡していたことが測定時に確認されたため、解析からは省いた。アナジャコの巣穴の平均密度は、真龍干潟で 9.47 個/m² であったのに対して、アサリ島では 12.15 個/m² であった。

アサリ島では、アナジャコの巣穴数とアサリの殻長に有意な関係は認められなかったが、真龍干潟では、巣穴の数が多い区画でアサリのサイズが有意に大きい傾向がみられた (図 1, 表 1)。一方、両地点において、アナジャコの巣穴数とアサリの密度の間には有意な

関係は認められなかった (表 2)。露出していたアサリの個体数はアサリ島で 34 個体、真龍干潟で 1 個体であり、アサリ島、真龍干潟の両地点でアナジャコの巣穴数に伴って有意に増加しているというわけではなかった (表 3)。

これまでの研究では、アサリは珪藻類などの植物プランクトンを摂餌していることが示されており (Yokoyama et al. 2005a, 2005b)、アサリの成長の比較的良好な地点ではクロロフィル量とフェオ色素量が成長の良くない地点より多い傾向がみられている (井上 1980)。そういったことから、真龍干潟においてアナジャコが多いコドラートではアサリの平均殻長が大きくなるという結果は、アナジャコの多い地点ではアサリの餌となる珪藻類などの植物プランクトンが増加し、それによってアサリの成長がアナジャコが少ない地点よりも成長がよくなったことが原因である可能性がある。また、粒度組成とアサリ稚貝の生息量との間には関連性があり、泥分率が 30%を超えると定着量が激減する (井上 1980) ということを示した研究も存在する。このことから、真龍干潟のアナジャコが多い区画では粒度組成や泥分率がアサリの稚貝が生残しにくいものになり、小さいアサリが少なくなったことで、アサリの殻長の平均が大きくなったという結果が得られたということも考えられる。

巣穴の有無に伴う潜砂行動の変動

巣穴あり区画を 11 区画、巣穴なし区画を 9 区画設定し、その中でそれぞれ 1 個体ずつ実験を行った。ただし、巣穴あり区画のうちの 3 区画と、巣穴なし区画のうちの 1 区画では 24 時間後の潜砂深度の計測を行わなかったため、潜砂深度を計測したのはそれぞれ 8 区画ずつとなった。この実験では巣穴あり区画と巣穴なし区画との間で、アサリの潜砂時間と (表 4, 図 2)、24 時間後の潜砂深度における有意差は得られなかった (Brunner-Munzel test; *Brunner-Munzel statistic* = -0.87, *df* = 13.13, *p* = 0.4)。

これまでの研究では、アナジャコ類が巣穴を掘る際に周辺の堆積物を裏打ちすることで、周辺の堆積物が固くなることが知られており (Posey et al. 1991; Wynberg and Branch 1994; Nara & Kotake 1997; Kinoshita et al. 2003)、周辺の埋没性ベントスはその影響を受けることが示唆されていた (竹内 2015)。しかし、本研究ではアナジャコの巣穴が周辺で潜砂行動を行うアサリに対して影響を与えるという証拠は得られなかった。その第 1 の理由と

して、本研究のサンプル数が少なかったことが挙げられる。また、アナジャコによる巣穴内壁の裏打ちの範囲が限定的であるため、アサリの潜砂行動に及ぼす影響は軽微であった可能性もある。

アナジャコの巣穴の形態的特徴

本調査で巣穴の鋳型は合計 9 個採集でき、全て Y 字型構造であった。U-part の深さは 6.20~34.4 cm で平均 ± 標準偏差は 17.2 ± 8.18 cm, 穴の距離は 22.6~40.6 cm で平均±標準偏差は 33.2 ± 6.31 cm, 左右の穴の平均直径は 1.77~3.58 cm で平均 ± 標準偏差は 2.92 ± 0.54 cm であった。

ただし、形態が複雑であったために、未だに掘り出すことができていない鋳型が真龍干潟に残されており、2021 年春に掘り出すことを計画している。鋳型を作成することによる本種の巣穴構造の調査は、これまでも実施された例があるが (Kinoshita 2002, 2003)、Y 字型以外の巣穴が発見された例はない。

アナジャコの潜砂行動

野外におけるアナジャコの潜砂行動の観察は合計 30 個体行った。このうち、自力で穴を掘った個体が 1 個体、他個体の巣穴に侵入した個体が 22 個体、その他が 7 個体であった。その他とは、アマモなどに隠れて 5 分間動かなかった個体である。他個体の巣穴に侵入した 22 個体のうち、5 分間巣穴に侵入したまま居続けることができた個体は 10 個体、居続けることができずに表層に出てきた個体は 12 個体だった。全体として、甲長が大きくなるにつれて他個体の巣穴に侵入する成功率が減少する傾向があったものの、有意な結果ではなかった (表 5)。

室内潜砂実験では、全 6 個体のうち、甲長が 26 mm 未満の個体のみが自力で穴を掘り、26 mm 以上の個体は穴を掘らなかった。野外潜砂実験で自力で穴を掘った個体も甲長が 26 mm 未満の個体であったため、アナジャコの潜砂行動に体サイズが関与していることが示唆される。また、本結果は、大型個体よりもむしろ小型個体のほうが、新たに巣穴を形成する能力や巣穴を拡張する能力が高いことを示唆する。本種の底質改変作用は小型個体の方が強い可能性がある。

アナジャコの繁殖と脱皮

真龍干潟では合計 428 個体採集され、オスが 180 個体、メスが 248 個体であった。各採集時期の甲長組成を図 3 に示す。6 月中旬 (6/20)、6 月下旬 (6/22, 24) 及び 7 月上旬 (7/3) の調査をまとめた結果、92 個体のうち 52 個体が抱卵していた (57%)。雌雄ともに甲長 30~35 mm の個体が多く、また、抱卵個体の甲長も 30~35 mm の範囲で個体数が多かった。この期間には、脱皮直後の個体は 1 個体も観察されなかった。

一方、8 月上旬 (8/1, 2, 3) には抱卵率が低下し、68 個体のメスのうち 13 個体が抱卵していた (20%)。また、オスでは 52 個体中 12 個体 (23%)、メスでは 68 個体中 15 個体 (22%) が外骨格が非常に柔らかい脱皮直後の個体であった。8 月中旬 (8/19, 20) と 8 月下旬 (8/21, 22, 30, 31) をまとめた結果では、抱卵率は 29 個体のうち 1 個体のみとなり (3%)、脱皮直後の個体は、オスでは 27 個体中 2 個体 (3%) が脱皮直後の個体であったが、メスでは 29 個体のうち脱皮直後の個体は採集されなかった。

9 月上旬 (9/3, 4) と 9 月中旬 (9/15, 16) の調査をまとめた結果では、57 個体のうち 2 個体が抱卵していた (3%)。脱皮直後の個体については、オスで 29 個体のうち 1 個体観察されたものの (2%)、メスでは観察されなかった。なお、この時期に本種の幼体が 3 個体採集された。

アサリ島では合計 150 個体採集され、オスが 44 個体、メスが 106 個体であった (図 3)。3 月中旬 (3/17) では 9 個体中 2 個体 (22%)、6 月下旬 (6/21, 23) では 99 個体中 52 個体 (53%) が抱卵していた。また、3 月下旬、6 月下旬ともに甲長が 30~35 mm の範囲で個体数が多かった。脱皮直後の個体は採集されなかった。

真龍干潟とアサリ島の 6 月における甲長組成を比較した結果、真龍干潟のオスの平均甲長が 32.78 ± 2.14 (SD) mm (N = 43)、メスの平均甲長が 32.23 ± 2.31 mm (N = 58) であったのに対して、アサリ島では、オスの平均甲長が 28.73 ± 4.89 mm (N = 36)、メスでは 30.52 ± 3.12 mm (N = 90) であった。これらの結果、真龍干潟のアナジャコは雌雄ともにアサリ島に比べて有意に大きかった (Welch's t-test, Male; $t = 4.61$, $df = 46.11$, $p < 0.01$, Female; $t = 3.82$, $df = 143.18$, $p < 0.01$)。

抱卵個体が多く採集された3月、6月、7月、8月上旬のデータを用いて、抱卵率と甲長の関係を解析した結果、抱卵率は甲長が大きくなるにつれて有意に高くなった(図4, 表6)。

北海道厚岸町個体群と坂本ら(1984)の熊本県有明海個体群に加えて、Kinoshita et al. (2003)の千葉県新浜湖個体群における、それぞれの抱卵個体出現時期、抱卵サイズ範囲、抱卵平均サイズ、調査時期、最大最小出現時期及びその割合を表7にまとめた。抱卵個体出現時期は、厚岸町では3月及び6月から9月であり、新浜湖の12月から4月、有明海の12月から5月の出現時期と大きく異なっていた。抱卵サイズ範囲は、厚岸町が28.5~37.8 mm、新浜湖が25.1~34.4 mm、有明海が26.0~32.0 mmであった。従って、最小最大抱卵サイズは厚岸町が最も大きいことが分かった。抱卵平均サイズは、厚岸町では359個体で平均 ± 標準偏差が 32.1 ± 1.66 mm、有明海では45個体で 29.6 ± 1.10 mmであった。なお、新浜湖の抱卵平均サイズの記載はなかった。抱卵平均サイズも有明海より厚岸町の方が大きいことが分かった。抱卵個体の最大最小出現時期およびその割合は地域差が見られた。抱卵最大サイズが厚岸町、新浜湖、有明海の順に大きくなり、抱卵平均サイズも厚岸町個体群が有明海よりも大きかった。森下(2014)では、アナジャコの近縁種である *Upogebia yokoyai* が緯度の上昇に伴い甲長が大きくなる傾向があり、水温や底質の有機物量が関与している可能性があるとして示唆している。従って、アナジャコも同様に、緯度に伴う水温の変化や底質の有機物量が影響しているのではないかと考えられる。

アサリとアナジャコの種間関係

アサリとアナジャコが種間競争している可能性は、過去に多くの研究が示唆している(玉置 2004, Yokoyama et al. 2005a b, Tamaki et al. 2008, 竹内 2015, Toba 2017)。しかし、本研究の結果からは、強力な種間競争を裏付ける証拠は得られなかった。一方、アナジャコの巣穴密度が高いほどその場所に生息しているアサリの殻長が大型である傾向が示された。本研究の結果から、第1に、厚岸においては2種が競争関係にないことが示唆される。これまで2種の種間関係が示唆されていたのは、有明海の干潟においてであり、それ以外の地域で同様の研究はほとんど行われてこなかった。厚岸は有明海とは環境が大きく異なり、アサリの産卵期などの生活史が全く異なることが分かっている(Yasuda et al.

1945; Matsumoto et al. 2014)。本研究の結果は、アサリだけではなく、アナジャコの生活史にもまた明瞭な地理的変異があることも示しており、厚岸と有明海で2種の関係が大きく異なる可能性はある。ただし、コロナ禍の影響もあり、調査における制約が強かったこともあり、本研究の結果は断片的なものとなっている。とくに、アサリの浮遊幼生の着底や稚貝期の生存率、成長速度などに対するアナジャコの影響については全く調査できていない。厚岸における両種の調査を、今後も継続的におこなっていくことにより、その資源管理方策について検討を続けることが必要である。

謝辞

本研究を進めるにあたり、多くのご指導と有益な助言、ご協力をいただきました厚岸翔洋高校の鶴岡理教諭、調査にご協力いただいた厚岸翔洋高校の教員並びに生徒の皆様、宿泊をはじめとする調査中の活動拠点を提供してくださった厚岸水鳥観察館（厚岸町環境林務課）の澁谷辰生氏、北海道大学北方生物圏フィールド科学センター厚岸臨海実験所の皆様、そして、本調査にご協力いただいた厚岸町の木嶋久晶氏、厚岸漁業協同組合の埴見寛氏、厚岸漁業協同組合の皆様に心より感謝申し上げます。

引用文献

- Aller, R. C., J. Y. Yingst, and W. J. Ullman (1983). Comparative biogeochemistry of water in intertidal *Onuphis* (polychaeta) and *Upogebia* (Crustacea) burrows: temporal patterns and causes. *J Mar Res* 41: 571–604.
- Astall, C. M., A. C. Taylor, and R. J. A. Atkinson (1997). Behavioural and physiological implication of a burrowdwelling lifestyle for two species of upogebiid mudshrimp (Crustacea:Thalassinidea). *Est, Coast Shelf Sci* 44: 155–168.
- Atkinson, R. J. A, and Taylor, A. C (2005). Aspects of the physiology, biology and ecology of thalassinidean shrimps in relation to their burrow environment. *Oceanograph Mar Biol* 43: 1732-10.

- Cordero D, Delgado M, Liu B, Ruesink J, Saavedra C (2017) Population genetics of the Manila clam (*Ruditapes philippinarum*) introduced in North America and Europe. *Sci Rep* 7:1–13.
- Gastwirth JL, Gel YR, W. L. Wallace Hui, Vyacheslav Lyubchich, Miao W, Noguchi K (2020) Package ‘lawstat’.
- 井上泰 (1980) 山口、大海湾におけるアサリの生態と環境について. *水産土木* 16:29–35.
- Itani, G (2002). Two types of symbioses between grapsid crabs and a host thalassinidean shrimp. *Publ Seto Mar Biol Lab* 39: 129–137.
- 伊藤博, 飯泉仁 (2002) 厚岸湖の干潟におけるアサリの分布と底質の概況. 平成14年度日本水産工学会学術講演会:189-192.
- Kato, M and Itani, G (1995). Commensalism of a bivalve, *Peregrinamor ohshimai*, with a thalassinidean burrowing shrimp *Upogebia major*. *J Mar Biol Assoc UK* 75: 941–947.
- Kinoshita K (2002) Burrow Structure of the Mud Shrimp *Upogebia Major* (Decapoda: Thalassinidea: Upogebiidae). *J Crustac Biol* 22:474–480.
- Kinoshita K, Nakayama S, Furota T (2003) Life cycle characteristics of the deep-burrowing mud shrimp *upogebia major* (Thalassinidea:Upogebidae) on a tidal flat along the northan coast of Tokyo Bay. *Jounal Crustac Biol* 23:318–327.
- マリンネット北海道 (2019) 水産現勢漁業生産高検索.
<https://www.hro.or.jp/list/fisheries/marine/h3mfcd000000ge0.html> (accessed 3 February 2021)
- Matsumoto T, Awaji M, Higano J, Hasegawa N, Yamamoto T, Shibata R, Hada Y, Sakurai I, Miyawaki D, Hirai A, Hodokawa K, Hanyu K, Ikushima N, Uchikawa J, Chow S (2014) 日本国内 6 地点におけるアサリの生殖周期 Reproductive cycle of the Manila clam *Ruditapes philippinarum* in Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi* (Japanese Ed 80:548–560.
- Nara M, Kotake N (1997) 中-上部更新統下総層群に産する"アナジャコ巢穴化石". *J Geol Soc Japan* 103:971–981.
- 農林水産省 (2021) 海面漁業生産統計調査
- 農林水産省 (2019) 海面漁業魚種別漁獲量累年統計(都道府県別) 全国～沖縄(1956年～2015年). http://www.maff.go.jp/j/tokei/kouhyou/kaimen_gyosei/index.html (accessed 3 February 2021)
- Oshima Y, Kishi M, Mukai H (2006) 厚岸湖における有用二枚貝を取り巻く物質循環モデル. *Japanese J Benthol* 日本ベントス学会誌 61:66–76.

- Ponurovsky SK, Yakovlev YM (1992) The reproductive biology of the Jaoanese littleneck, *Tapes philippinarum*. *J Shellfish Res* 11:265–277.
- Posey MH, Dumbauld BR, Armstrong DA (1991) Effects of a burrowing mud shrimp, *Upogebia pugettensis* (Dana), on abundances of macro-infauna. *J Exp Mar Bio Ecol* 148:283–294.
- R Core Team (2020) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/> (accessed 28 January 2021)
- 斉藤英俊, 丹羽信彰, 河合幸一郎, 今林博道 (2011) 西日本における釣り餌として流通される水生動物の現状 Current state of aquatic animals sold as sport fishing bait in Western Japan. *Bull Hiroshima Univ Museum* 3:45–57.
- 坂本 優, 河辺 博, 藤森 常生, 山本 スミエ, 岩村 征三郎, (1984). 貝類増養殖試験 (アナジャコ対策試験) , 熊本県のり研究所事業報告書, 180–194.
- 坂本 優, 山本 スミエ, 岩村 征三郎, (1987). 貝類増養殖試験 (アナジャコ対策試験) , 熊本県のり研究所事業報告書, 125–156.
- 佐々木正義 (2012) 北海道東部海域におけるアサリ漁業と漁業管理の実態. 北水試だより:1–5.
- Seike, K & Goto, R (2020). Trophic segregation in a burrow: the stable carbon and nitrogen isotope ratios of the burrowing shrimp *Upogebia major* and its commensal bivalve *Cryptomya busoensis*. *Plankton Benthos Res* 15(3), 220–227.
- 水産庁 (2008) 干潟生産力改善のためのガイドライン 3章 干潟環境及び二枚貝 (アサリ) の状態把握方法.
- 玉置昭夫 (2004) ベントスに関することとくにアサリ漁獲量激減に関連して. *J Japan Soc water Environ* 27:301–306.
- Tamaki A, Nakaoka A, Maekawa H, Yamada F (2008) Spatial partitioning between species of the phytoplankton-feeding guild on an estuarine intertidal sand flat and its implication on habitat carrying capacity. *Estuar Coast Shelf Sci* 78:727–738.
- Tamura R, Toda T, Takeshita F, Goshima S (2016) 潜砂制限がアサリの成長に及ぼす影響 Effects of restricted burrowing on growth of the short-necked clam *Ruditapes philippinarum*. *Japanese J Benthol* 70:83–90.
- Therneau TM, Lumley T, Elizabeth A, Cynthia C (2020) Package ‘survival’ Title Survival Analysis Priority recommended.

- Toba M (2017) アサリ資源の減少に関する議論への再訪. Nippon Suisan Gakkaishi.
- Wynberg RP, Branch GM (1994) Disturbance associated with bait-collection for sandprawns (*Callinassa kraussi*) and mudprawns (*Upogebia africana*): Long-term effects on the biota of intertidal sandflats. *J Mar Res* 52:523–558.
- Yasuda J, Hamai I, Hotta H (1945) アサリの産卵期について Not on the Spawning Season in *Venerupis philippinarum*. *Bull Japanese Society Sci Fish* 20:277–279.
- Yokoyama H, Tamaki A, Harada K, Shimoda K, Koyama K, Ishihi Y (2005a) Variability of diet-tissue isotopic fractionation in estuarine macrobenthos. *Mar Ecol Prog Ser* 296:115–128.
- Yokoyama H, Tamaki A, Koyama K, Ishihi Y, Shimoda K, Harada K (2005b) Isotopic evidence for phytoplankton as a major food source for macrobenthos on an intertidal sandflat in Ariake Sound, Japan. *Mar Ecol Prog Ser* 304:101–116.

表 1. 一般化線形モデルによるアナジャコの巣穴数がアサリの殻長に及ぼした影響の解析結果。

Site		Estimate	SE	Z	P
Asari-jima	Intercept	33.086	0.241	137.26	< 0.001
	Number of burrows	0.031	0.017	1.83	0.068
Shinryu	Intercept	39.806	1.567	25.396	< 0.001
	Number of burrows	0.230	0.108	2.124	0.041

表 2. 一般化線形モデルによるアナジャコの巣穴数がアサリの密度に及ぼした影響の解析結果。

Site		Estimate	SE	Z	P
Asari-jima	Intercept	94.939	15.248	6.226	< 0.001
	Number of burrows	-0.950	0.990	-0.960	0.350
Shinryu	Intercept	1.446	0.529	2.733	0.011
	Number of burrows	-0.023	0.033	-0.688	0.497

表 3. 一般化線形モデルによるアナジャコの巣穴数及びアサリの殻長がアサリの干潟表面への露出に及ぼした影響の解析結果。

Site		Estimate	SE	z	P
Asari	Intercept	-5.387	1.149	-4.690	< 0.001
	Number of burrows	0.027	0.018	1.505	0.132
	Shell length	0.035	0.032	1.086	0.277
Shinryu	Intercept	-731.8	< 0.001	-0.002	0.999
	Number of burrows	0.640	932.8	0.001	0.999
	Shell length	14.06	8815.0	0.002	0.999

表 4. Cox の比例ハザードモデルによるアサリの潜砂時間に対するアナジャコの巣穴数の影響の解析結果。

	Coefficient	SE	Z	P
Number of burrows	-0.047	0.095	-0.502	0.616
Shell length	-0.057	0.047	-1.231	0.218

表 5. 一般化線形モデルによるアナジャコの潜砂成功率に及ぼす甲長の影響の解析結果。

	Estimate	SE	Z	P
Intercept	4.567	4.982	0.917	0.359
Carapace Length	-0.146	0.150	-0.968	0.333

表 6. 一般化線形モデルによるアナジャコの抱卵率に及ぼす甲長の影響の解析結果。

	Estimate	SE	Z	P
Intercept	-3.730	1.719	-2.170	0.030
Carapace Length	0.116	0.054	2.153	0.031

表 7. 抱卵期、抱卵メスのサイズ範囲及び平均甲長の比較。新浜湖 (千葉県) 及び有明海 (熊本県) の結果は坂本ら (1987) 及び Kinoshita (2003) から引用した。

Study Site	Ovigerous month	Size of ovigerous females	Mean size of ovigerous females
Akkeshi	3, 6-9	28.5-37.8 mm	32.1 mm (N=108)
Shinhama lake	12-4	25.1-34.4 mm	NA (N=73)
Ariake sea	11-5	26.0-32.0 mm	29.6 mm (N=45)

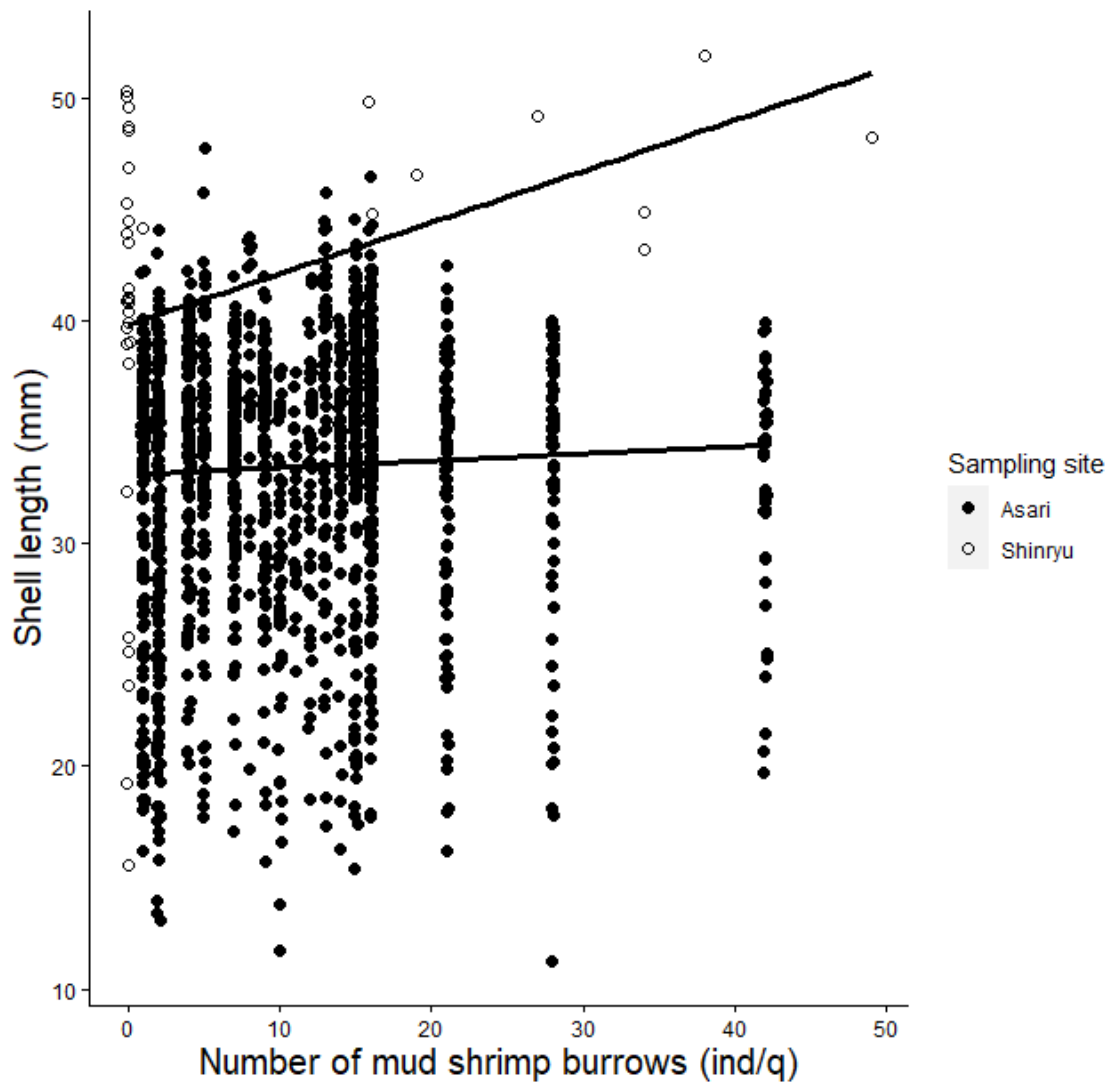


図1. アナジャコの巣穴密度とアサリの殻長の関係

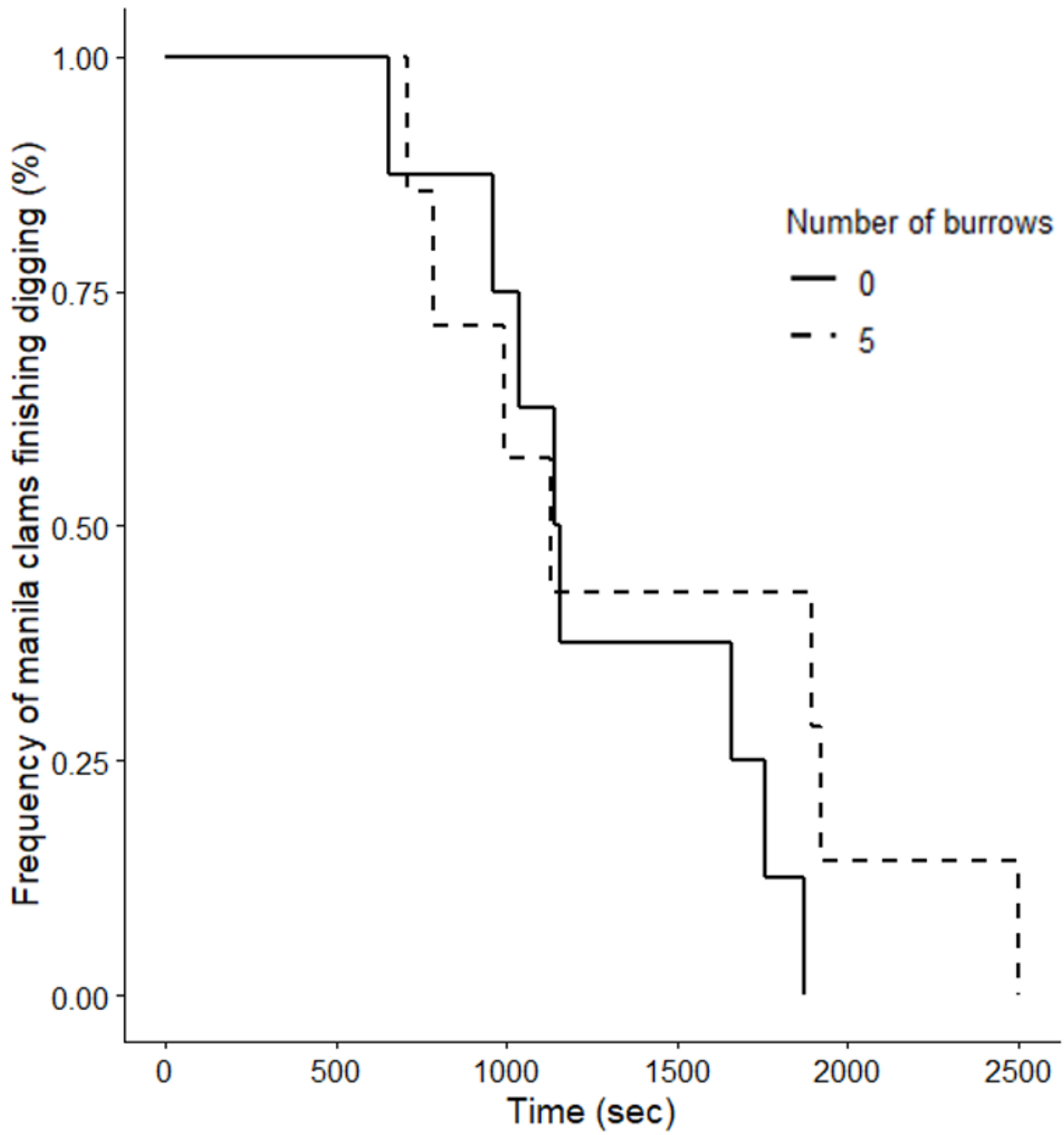


図2. アナジャコの巣穴の有無がアサリの潜砂時間に及ぼす影響

Shinryu

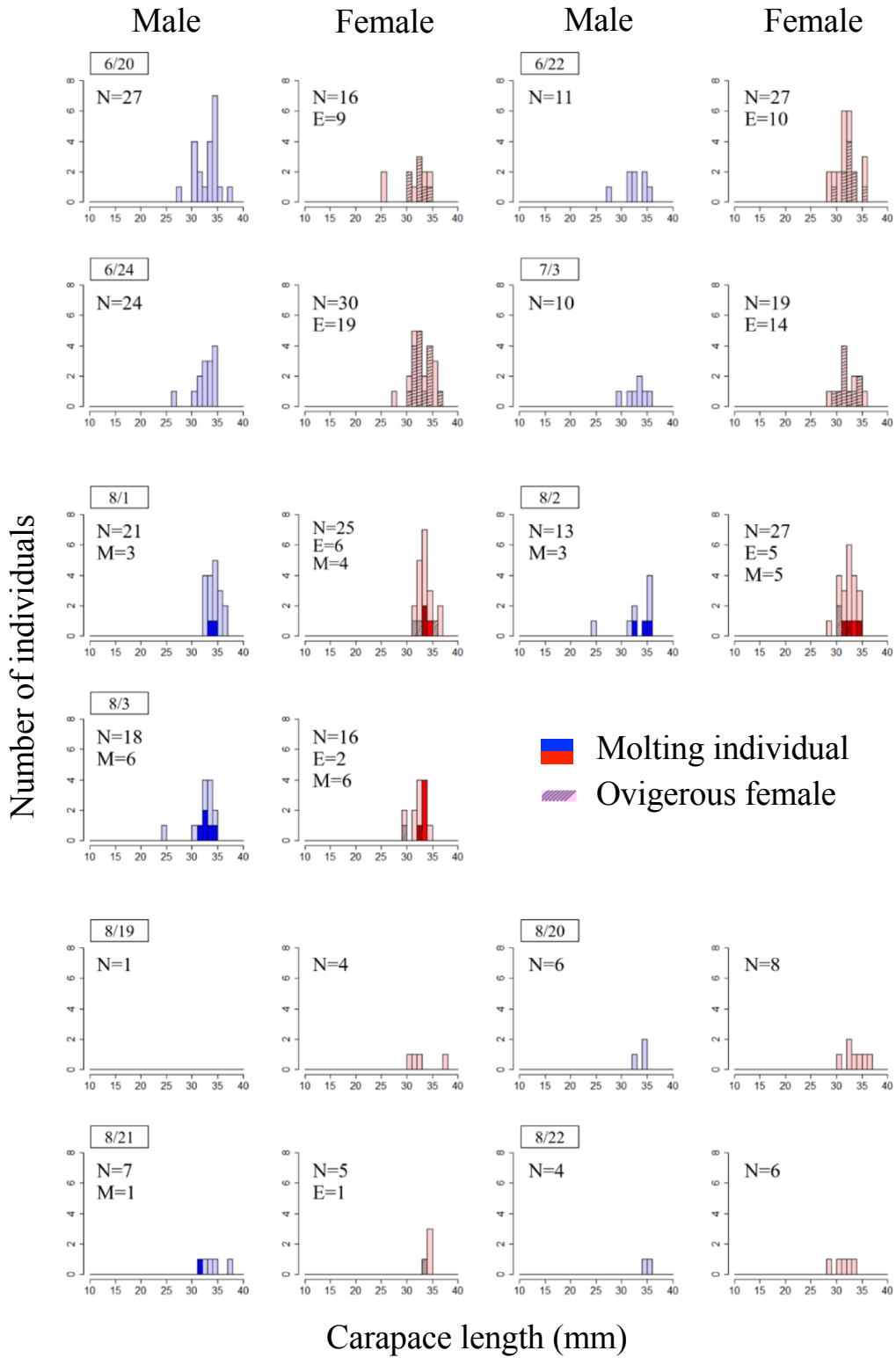
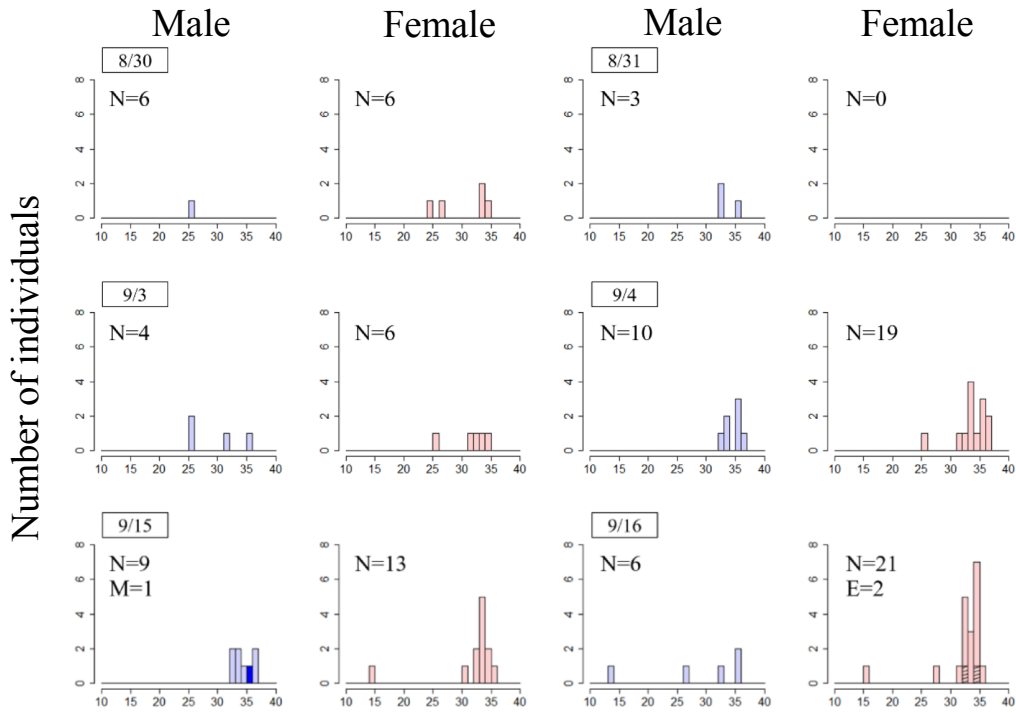


図3. 調査日ごとのアナジャコのサイズ組成と抱卵、脱皮状況。(次ページに続く)

前ページからの続き

Shinryu



Asari-jima

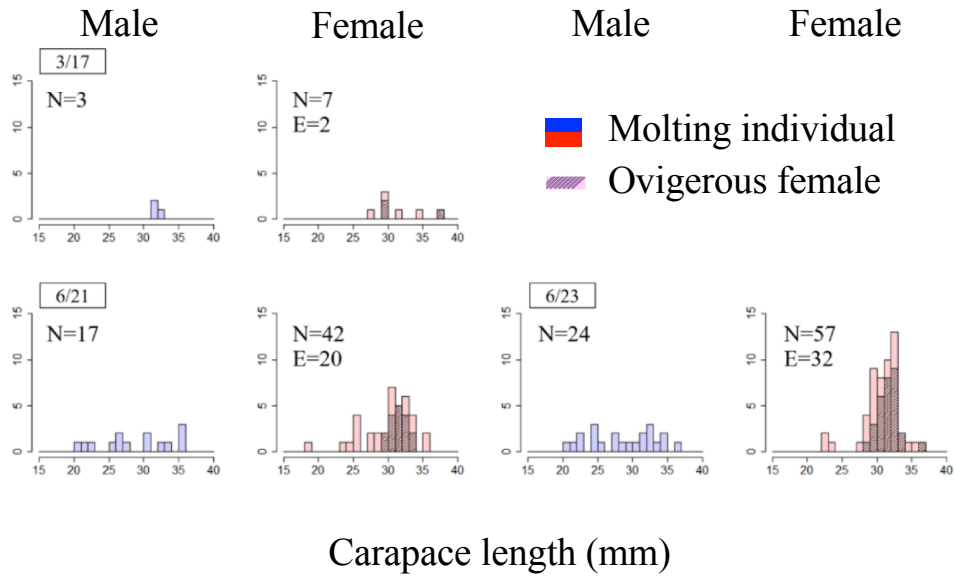


図3. 調査日ごとのアナジャコ サイズ組成と抱卵、脱皮状況。

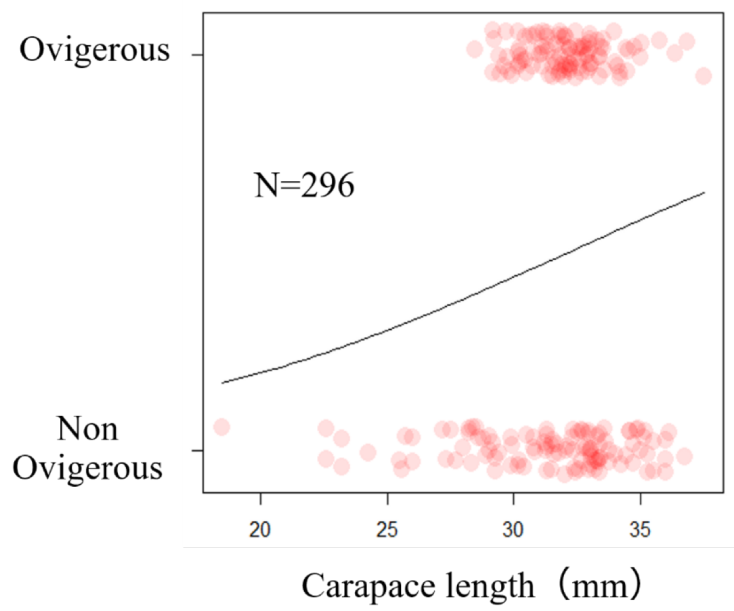


図4. アナジャコの甲長と抱卵率の関係。