

博士論文

生物攪拌者ヤマトオサガニが
河口干潟の底質環境およびベントスにおよぼす影響

東京大学大学院農学生命科学研究科
生圏システム学専攻 水域保全学研究室

田中 裕一

2014

目次

第1章 序論	1
1-1 生態系エンジニアと生物攪拌者	1
1-2 野外操作実験	2
1-3 ヤマトオサガニ	3
1-4 本研究の目的と構成	4
第2章 ヤマトオサガニとベントスの分布の時間的空間的変動	8
2-1 緒言	8
2-2 材料と方法	8
2-2-1 調査地の概要	8
2-2-2 ヤマトオサガニの甲幅の推定	9
2-2-3 ヤマトオサガニの個体数密度と体サイズ組成の時空間分布	9
2-2-4 底質環境と底生微細藻類	10
2-2-5 マクロベントスおよびメイオベントス現存量	11
2-2-6 統計解析	11
2-3 結果	12
2-3-1 ヤマトオサガニの分布および体サイズ組成の時間的空間的変動	12
2-3-2 底生微細藻類の分布および底質環境傾斜	14
2-3-3 ヤマトオサガニの分布と底生微細藻類・底質環境の相関	14
2-3-4 マクロベントス個体群の時間的空間的変動	15
2-3-5 メイオベントス個体群の時間的空間的変動	16
2-3-6 マクロベントスおよび線虫の分布決定要因	17
2-4 考察	17
2-4-1 ヤマトオサガニの分布の時空間変動	17
2-4-2 マクロベントスの分布の時間的空間的変動	19
2-4-2-1 マクロベントスの分布の季節的変動	19
2-4-2-2 マクロベントスの分布の空間的変動	20
2-4-3 メイオベントスの分布の時間的空間的変動	21
2-5 結論	22
第3章 ヤマトオサガニが底質環境および底生微細藻類におよぼす影響	43
3-1 緒言	43
3-2 材料と方法	44
3-2-1 調査地	44

3-2-2 実験デザイン	44
3-2-3 サンプルング	44
3-2-4 統計解析	45
3-3 結果	45
3-3-1 ヤマトオサガニ個体数の調整	45
3-3-2 底質環境（層別）への影響	46
3-3-3 表層底質環境および底生微細藻類への影響	47
3-4 考察	48
3-4-1 実験デザイン	48
3-4-2 ヤマトオサガニによる底質環境の改変	48
第4章 ヤマトオサガニがベントスにおよぼす影響	60
4-1 緒言	60
4-2 材料と方法	60
4-2-1 サンプルング	60
4-2-2 ヤマトシジミの肥満度の測定	61
4-2-3 統計解析	61
4-3 結果	62
4-3-1 マクロベントスへの影響	62
4-3-2 ヤマトシジミの肥満度への影響	63
4-3-3 線虫への影響	63
4-4 考察	63
4-4-1 マクロベントスおよび線虫への影響	63
4-4-1-1 底生微細藻類の現存量を介した影響	64
4-4-1-2 底質の不安定化を介した影響	64
4-4-1-3 底質下層の酸化層拡大を介した影響	65
4-4-2 ヤマトオサガニの影響の干潟間での差異	65
第5章 総合考察	72
5-1 ヤマトオサガニが干潟の底質環境およびベントスにおよぼす影響	72
5-2 生態系エンジニアとしてのヤマトオサガニ	74
謝辞	77
引用文献	78

第1章 序論

1-1 生態系エンジニアと生物攪拌者

ある場所における生物群集の構造を支配する要因やメカニズムを理解することは、生態学の中心的なテーマの一つである。一般的に、周辺環境や捕食 - 被食関係をはじめとする生物間相互作用が、生物群集構造を支配すると考えられている。これらの要因の他に生物による生態系の物理的改変もまた、Jones et al. (1994) が「生物的、または非生物的環境の物理的状态を変化させることによって、他の生物の資源利用を変化させる」ことの重要性を指摘して以来、生物群集構造の決定要因の一つとして注目されてきた (Bouma et al. 2009)。

生態系の物理的改変を起こす生物を生態系エンジニアといい、干潟生態系においては、生物攪拌者がこれに当たると考えられる (Kristensen et al. 2012)。生物攪拌者とは、移動や摂餌、造巣によって底質を活発に攪拌する生物のことをいう。生物攪拌者は底質の攪拌を介して、底質の粒子・水の移動とそれに付随する底質の化学的性状変化を引き起こす (Kristensen et al. 2012)。生物攪拌者による底質環境の改変は、時に数 km のスケールで影響をおよぼす (Murray et al. 2002)。そのような生物攪拌による底質環境の改変は、同所的に存在する生物にも大きな影響をおよぼすことが知られており、その作用の重要性は捕食 - 被食関係にも匹敵すると考えられている (Reise 2002)。

生物攪拌が底質環境および他のベントス群集に与える影響については、これまで様々な生物攪拌者で研究がなされている (モクズガニ科の一種 *Neohelice granulata*, Botto & Iribarne 1999, Lomovasky et al. 2006 ; アナジャコ科の一種 *Upogebia pugettensis*, Posey et al. 1991 ; スナモグリ科の一種 *Trypaea australiensis*, Dittmann 1996, Webb & Eyre 2004)。中でも最も集中的に研究が行われてきた生物攪拌者として、Wadden Sea におけるタマシキゴカイ科の一種 *Arenicola marina* がいる。*Arenicola marina* は深さ 30 cm ほどの J 字型の巣穴の中で生息し、摂餌の際に巣穴の底の底質粒子を取り込み、消化しなかった大量の粒子を糞として底質表面に排泄する。このような底質の攪拌を通じて、この種は底質を砂質的な環境に保つこと (Volkenborn et al. 2007) や、底質表面に棲管を形成する小型多毛類を減少させること (Volkenborn & Reise 2007, Volkenborn et al. 2009) など

が報告されている。

国内の生物攪拌者に目を向けると、熊本県富岡湾干潟におけるハルマンスナモグリ *Nihonotrypaea harmandi* によるベントス相の改変に関する研究がある (e.g. 玉置 2001)。ハルマンスナモグリは深さ 60 cm 程度の Y 字型の巣穴を掘り、巣穴に溜まった砂を頻繁に排出することによって底質を不安定化させる (玉置 1995)。富岡湾干潟において、1979 年から 1983 年にかけてハルマンスナモグリの分布域が拡大したことに伴い、底質の不安定化が進んだため、同所的に生息していた腹足類イボキサゴとその利用者 (捕食者、空き殻利用者) の消失を引き起こした (玉置 1995)。

このように国内においても干潟生態系の生物群集の成立要因を考えるうえで、生物攪拌者の重要性は大きいと考えられるが、上述したハルマンスナモグリの例以外に干潟生態系における生物攪拌者が他の生物におよぼす影響を扱った研究はなく、国内では生物攪拌者の生態系エンジニアとしての役割が十分に理解されているとはいえない。

1-2 野外操作実験

ある種の個体数を操作する野外操作実験は、生物間相互作用を明らかにする上で有効な方法である。その理由として、未知の自然現象を意図的に作り出すことができること (Reise 1985)、定量的な野外調査のみでは偽相関を検出する可能性があること (宮下・野田 2003) が挙げられる。

生物攪拌者が底質環境および他の生物におよぼす影響を調べる際にも、生物攪拌者を排除する実験または個体数を増加させる実験が用いられてきた (e.g. Botto & Iribarne 1999, Volkenborn & Reise 2007)。特に Volkenborn らが 2002 年から 2004 年にかけて Wadden Sea において行った *A. marina* の排除実験は、一つの実験区の面積が 20 m×20 m と非常に大規模であり、*A. marina* による様々な作用を明らかにした (多毛類相の改変: Volkenborn & Reise 2006, 2007, メイオベントス群集の改変: Lei et al. 2010, 底質物理的・化学的性状の改変: Volkenborn et al. 2007 など)。

上述のように野外操作実験は生物攪拌者の干潟生態系における役割を明らかにする上で有用な手法であるが、その結果の解釈には慎重にならなければなら

ない。野外操作実験の結果は立地条件やベントス相が異なる他の場所や時期において同様の結果が得られる保証はないこと (Reise 1985, 宮下・野田 2003) に加えて, 生物攪拌者の作用は場所や時期により変化しうるためである (e.g. Volkenborn & Reise 2007) 。それゆえに, 野外操作実験によって生物攪拌者の作用を明らかにするには, 同じ場所で繰り返し実験を行うことに加え, 実験場所における生態学的な知見を野外調査によって得ることが必要である (Reise 1985) 。

1-3 ヤマトオサガニ

国内の干潟における造巣性ベントスの一つにヤマトオサガニ *Macrophthalmus japonicus* (甲殻亜門; スナガニ上科) がいる (Fig. 1-1)。本種は最大甲幅 4 cm 程度で (Henmi 1992a), 主として堆積物食者である (Kanaya et al. 2008a, 今村ら 2011)。本種の国内での分布は, 北海道と沖縄を除く日本全域の河口域の干潟で (Wada 1991), 干潟の普通種であり, 特に河口域の泥干潟では優占する (Fig. 1-2) : 福岡県多々良川河口では 1 m²あたり 50 個体 (Henmi 1992a), 徳島県勝浦川河口では 1 m²あたり 30 個体 (Otani et al. 2010) が観察されている。本種は深さ 30 cm 程度の, 漏斗型の入り口を持つ J 字型の巣穴を掘り (Fig. 1-3), 頻繁に巣穴を更新する (2~4 日/回; 大谷ら 2009)。生息密度の高さと底質攪拌頻度の高さから, 本種は国内の泥干潟における強力な生物攪拌者の一種だと考えられる。先行研究によって, 本種の生態情報の多くは明らかになっており (地理的分布: Wada 1991, 求愛行動: Kitaura et al. 2002, 生活史: Henmi 1989a, 1992a, 2000, 巣穴構造: 大谷ら 2009), また少ないながらも, 本種の摂餌や造巣活動によって底質環境が改変されることが報告されている (底質表層のクロロフィル a 量の減少: 大谷ら 2007, 干潟の炭素循環速度の促進: Otani et al. 2010)。ヤマトオサガニは, このような環境改変を介して, 同所的に生息するベントス群集にも影響をおよぼす生態系エンジニアであると予想され, 本種はこれまで考えられていた以上に干潟生態系において重要な役割を担っている可能性がある。ヤマトオサガニの干潟生態系における役割を明らかにすることは, 国内の干潟における生物群集成立のメカニズムの理解を深め, 干潟生態系の保全に役立つ知見を提供することが期待される。

1-4 本研究の目的と構成

以上のことより，本研究は，ヤマトオサガニが干潟生態系において生態系エンジニアとしての役割を有するかどうかを検討することを目的として，多摩川河口に位置する二つの干潟において定期的な野外調査と夏季の野外操作実験を繰り返し行った．2章では野外調査の結果に基づき，干潟における本種と他のベントスの分布との時空間変動の関係を明らかにする．3章では2章と同じ干潟で行った野外操作実験により，本種による底質環境の改変について明らかにする．4章では3章と同じ野外操作実験により，本種による同所的に存在するベントスの個体数への影響について明らかにする．5章では2章から4章で得られた結果から，本種が干潟生態系において有する役割を考察する．



Fig. 1-1. A picture of *Macrophthalmus japonicus* at an intertidal mudflat of Tama River Estuary.



Fig. 1-2. A picture of a population of *Macrophthalmus japonicus* distributing dominantly at an intertidal mudflat of Tama River Estuary.



Fig. 1-3. A picture of a burrow cast of *Macrophthalmus japonicus*. Plastic object at the center of the picture is a prop.

第2章 ヤマトオサガニとベントスの分布の時間的・空間的変動

2-1 緒言

干潟におけるベントス群集の構造は、底質の環境傾度と生物間相互作用によって支配されると考えられている（向井 2003）。底質環境のうち、特に底質の粒子サイズ（Teske & Wooldridge 2003, Nanami et al. 2005）、酸化還元状態（Gamenick et al. 1996, Kanaya & Kikuchi 2008）、塩分（Sanders et al. 1965, Yamamuro et al. 1990, Teske & Wooldridge 2003）がベントスの分布に影響を与えることが先行研究により指摘されている。一方で、Peterson（1977）がアメリカ合衆国カリフォルニア州南部の Mugu lagoon で行った野外操作実験で示したように、生物間相互作用もまたベントスの分布を決定する重要な要因である。生物間相互作用のうち、特に栄養的な関係（餌をめぐる競争や捕食 - 被食関係）が最も重要であるが（Gray & Elliot 2009a）、底質環境の改変を招く生物攪拌も重要であることが近年指摘されている（Bouma et al. 2009）。

本研究の研究対象種であるヤマトオサガニは泥質な底質を好んで分布することが知られている（Henmi 1992b）。また、春から秋にかけて日中の干潮時に活発に活動するが、冬は活動しない（Henmi 1989a）。これらのことから、ヤマトオサガニの生物攪拌による底質環境改変は、空間的・季節的に変化すると考えられる。

以上のことから、本章では多摩川河口に位置する二つの干潟において、ヤマトオサガニの分布および体長組成、底質環境、ベントスの分布を調べ、次のことを明らかにすることを目的とした：

- (1) ヤマトオサガニの個体群構造および生物攪拌の大きさが、季節的・空間的にどのように変化するか？
- (2) ベントスの分布の季節的・空間的変動は底質環境およびヤマトオサガニによる生物攪拌とどのような相関を有するか？

2-2 材料と方法

2-2-1 調査地の概要

本章を含む本研究の全ての調査は、多摩川河口に位置する二つの干潟で行っ

た (Fig. 2-1). 二つの干潟のうち、北側の干潟を“干潟 A” (面積: 約 2 ha), 南側の干潟を“干潟 B” (約 0.5 ha) と呼ぶことにする. どちらの干潟も周囲をアシ原に囲まれており, 潮間帯上部から下部にかけて底質が泥質から砂泥質へと変化する. 干潟 B は干潟 A よりも潮間帯上部の地盤高が 50 cm ほど高く, 1 回の干出時間が 2 時間ほど長い (干潟 B: 約 8 時間, 干潟 A: 約 6 時間). ヤマトオサガニはどちらの干潟においても最も優占する甲殻類である (田中 pers. obs.).

2-2-2 ヤマトオサガニの甲幅の推定

ヤマトオサガニの個体群構造を明らかにするには, ヤマトオサガニの体長組成を明らかにする必要がある. 一般に, カニ類の体長の指標には甲幅が用いられる. ヤマトオサガニの甲幅の測定は, 本種を捕獲して直接測るのが最も正確であるが, 本種は警戒心が強く, 捕獲しようとするくと素早く巣穴に潜ってしまうため, 直接計測は困難である. ヤマトオサガニの甲幅は巣穴の深さや容積と相関があることが知られている (大谷ら 2009, Otani et al. 2010) が, 巣穴の深さあるいは容積を野外で計測することは難しい. そこで, 野外での計測が容易な巣穴の入口直径から本種の甲幅を推定するために, 両者の関係式の推定を試みた. 2009 年 6 月の大潮干潮時に, 干潟 A において, 巣穴入口直径と, その巣穴内から捕獲した個体の甲幅を計測し, 記録した.

2-2-3 ヤマトオサガニの個体数密度と体サイズ組成の時空間分布

ヤマトオサガニの個体群構造とその時空間変動を把握することを目的に, 調査地においてヤマトオサガニの分布調査を行った. 調査は 2009 年 9 月, 2010 年 5 月, 7 月, 9 月, 11 月, 2012 年 4 月, 7 月, 10 月, 2013 年 1 月, 4 月, 7 月, 10 月, 2014 年 1 月の計 13 回行った. 全ての調査は大潮干潮時に行った. 2009 年 9 月~2010 年 11 月は, 干潟 A において河川流軸に対して垂直の調査ラインを 3 本設け, 各ラインに潮間帯上部・中部・下部の 3 地点を設けた (Fig. 2-2a). 2012 年 4 月~2014 年 1 月は両方の干潟において, 河川流軸に対して垂直の調査ラインを一本設け, 各ラインに上述の 3 地点およびアシ原際と汀線付近の計 5 地点を設定した (Fig. 2-2a, b). 各調査地点に方形のコドラート (2009 年・2010 年: 60 × 60 cm, 2012 年~2014 年: 50 × 50 cm) を無作為に三ヶ所設置し, コド

ラート内のヤマトオサガニの巣穴数を計数し、巣穴開口部の直径を計測した。計数した巣穴の数からヤマトオサガニの個体数密度を推定した。計測した巣穴開口部の直径と前節より得られた近似式から個体の甲幅を推定し、体サイズ頻度分布を算出した。

2-2-4 底質環境と底生微細藻類

前節のヤマトオサガニの調査と同じ調査地点および調査時期に、底生微細藻類および底質環境の調査を行った。底生微細藻類は、内径 2 cm のプラスチック製コアを用いて表層 1 cm の底質を採取し、研究室に持ち帰って-20°C で冷凍保存した。全てのサンプリングは、各地点で無作為に選んだ三ヶ所で行い、地点ごとに底質をプールした。底質環境の測定項目は、全有機炭素量 (TOC)、全窒素量 (TN)、粒度組成、含水率とした。TOC、TN、粒度組成、含水率のサンプルは、各調査地点で内径 5 cm のプラスチック製コアを用いて表層 10 cm の底質を採取し、0-1 cm、1-5 cm、5-10 cm の三層に分割した。底質は研究室に持ち帰り、TOC、TN、含水率用の試料は-20°C で冷凍保存し、粒度組成用のサンプルは常温で保存した。

各試料の分析は次のように行った。底生微細藻類の現存量は底質中のクロロフィル a 量 (chl-*a*) およびフェオ色素量 (phaeo) を指標とした。chl-*a* および phaeo の測定は青木ら (2011) に準じた。また、底生微細藻類の回転率の指標として、chl-*a*/phaeo 比 (chl-*a*/phaeo) を算出した (Carman et al. 1997)。TOC および TN の測定は青木ら (2011) に準じた。粒度組成は湿式ふるい法と乾式ふるい法を組み合わせ分析した。湿重量で約 150 g の試料に水道水を加えて攪拌し、静置後上澄みを捨てて脱塩をした。次に過酸化水素水を加えて試料中の有機物を分解した後、乾燥機で試料を乾燥させた (60°C, 48 h)。乾燥させた試料は、重量を計測した後、目合い 63 μm の篩を用いて流水中でふるい、再び乾燥機で乾燥させた (60°C, 48 h)。その後、試料を目合い 2, 1, 0.5, 0.25, 0.125, 0.063 mm の篩を重ねたものでふるい、中央粒径値 (μm) と含泥率 (%) を求めた。含水率 (%) は、湿重量 10 g 程度の試料を乾燥機で十分に乾燥させた後 (60°C, 48 h)、再度重量を計測し、乾燥前の重量との重量差から算出した。

2-2-5 マクロベントスおよびメイオベントス現存量

2-2-3 で述べた調査地点において、マクロベントスとメイオベントスの現存量の調査を行った。調査はヤマトオサガニの調査および底生微細藻類・底質環境の調査と同時に行った。ただし、メイオベントスの調査は2012年4月以降のみ実施した。マクロベントスは、プラスチック製コアを用いて表層10 cmの底質700 cm²を採取し、現場で目合い0.5 mmの篩でふるって採集した。メイオベントスの採集では、内径2 cmのプラスチック製コアを用いて、無作為に選んだ三ヶ所から表層5 cmの底質を採取し1つにプールした。マクロベントスおよびメイオベントスの試料は研究室に持ち帰った後、5%ホルマリン・0.1%ローズベンガル溶液で固定・染色した。

マクロベントスの試料は、双眼実体顕微鏡下で種あるいはそれ以上の分類群に同定し、分類群ごとに個体数の計数を行った。メイオベントスの試料は目合い63 μmの篩でふるい、残渣を双眼実体顕微鏡下で分類群ごとの個体数を計数した。

2-2-6 統計解析

ヤマトオサガニの巣穴開口部直径と甲幅の近似式は単回帰分析（最小二乗法）によって得た。

ヤマトオサガニ個体群の時空間変動の傾向を明らかにするために、一般化線形混合モデル（GLMM）を用いて、ヤマトオサガニ個体数密度の季節間、地点間の違いを干潟ごとに調べた。季節はヤマトオサガニの活動時期に合わせて、以下のように定義した：春：3～5月、夏：6～8月、秋：9～10月、冬：11～2月。目的変数にはヤマトオサガニの個体数密度を、説明要因には地点、季節を、ランダム変数には調査年をそれぞれ指定した。誤差分布は正規分布に従うと仮定し、link関数は一次関数とした。各説明要因について、有意差（ $p < 0.05$ ）がみられた場合には、多重比較をHolm-Bonferroni testにより行った。

ヤマトオサガニの分布の時間的空間的変動を説明する要因を調べるために、GLMMを用いて、ヤマトオサガニの個体数密度と底生微細藻類量・底質環境との相関を調べた。目的変数にはヤマトオサガニの個体数密度を、説明変数には季節と各調査項目を、ランダム変数には調査年をそれぞれ指定した。ただし、

ヤマトオサガニの巣穴がみられなかった冬のデータは除いた。誤差分布は正規分布に従うと仮定し、link 関数は一次関数とした。説明変数を取捨選択し、赤池情報量基準 (AIC) が最も小さいモデルをベストモデルとし、ベストモデルとの AIC の差が 2 以下のモデルを選択した。

マクロベントス群集の種組成の季節変動を明らかにするために、採集されたマクロベントス各分類群の個体数に基づいて類似度を各サンプリング回・各干潟ごとに求め、クラスター分析を行った。類似度には Bray-Curtis 類似度指数を、クラスター連結には群平均法を用いた。

マクロベントス群集の分布と底生微細藻類、底質環境、ヤマトオサガニ個体数密度との相関を調べるために、解析ソフトウェア CANOCO for Windows ver. 4.5 を用いて、冗長性分析 (redundancy analysis, RDA) を行った。解析対象種はのべ 125 サンプルのうち、4 割に当たる 50 サンプル以上で出現した分類群とした。また、解析対象種のデータは、出現個体数 (x) を対数変換 ($\log(x + 1)$) したものを解析に用いた。説明変数 (底生微細藻類、底質環境ヤマトオサガニ密度) は forward selection によって、解析対象種群の分散に対する寄与の有意水準が $p < 0.05$ の変数を有意な変数とし選択した。

線虫の分布の時間的空間的変動を説明する要因を調べるために、GLMM を用いて、線虫の個体数密度と底生微細藻類量・底質環境との相関を調べた。目的変数には線虫の個体数密度を、説明変数には季節と各調査項目を、ランダム変数には調査年をそれぞれ指定した。誤差分布は正規分布に従うと仮定し、link 関数は一次関数とした。説明変数を取捨選択し、赤池情報量基準 (AIC) が最も小さいモデルをベストモデルとし、ベストモデルとの AIC の差が 2 以下のモデルを選択した。

単回帰分析、GLMM、クラスター分析は、R 3.0.2 for Windows (R Development Core Team 2013) により実行した。

2-3 結果

2-3-1 ヤマトオサガニの分布および体サイズ組成の時間的空間的変動

2009 年 6 月の調査において、ヤマトオサガニ 33 個体分の巣穴開口部直径と甲幅のデータを得た。両者の間には、強い正の相関関係がみられた ($R^2 = 0.74$, df

= 31, $F = 88.09$, $p < 0.0001$; Fig. 2-3). ここから,

$$CW = 0.66 \times BE + 3.62$$

の近似式を得た. ここで, CW はヤマトオサガニの甲幅 (mm), BE はヤマトオサガニの巣穴開口部直径 (mm) である.

この式を用いて, 各調査地点におけるヤマトオサガニの個体数密度と平均甲幅および甲幅組成を得た (Table 2-1, Fig. 2-4). 冬の調査 (2010年11月, 2013年1月, 2014年1月) では, ヤマトオサガニの巣穴は確認できなかった.

干潟 A では, 季節では夏に, 地点ではアシ原際や潮間帯上部でヤマトオサガニの個体数密度が高かった (Table 2-1a, Fig. 2-4a). 特に2012年7月の潮間帯上部では, 64.0 indiv./m^2 と最も高い個体数密度が観察された. また下部では 10 indiv./m^2 未満という低密度がほとんどであり, 汀線付近においては一個体も観察されなかった. 干潟 B でも干潟 A と同様に夏および岸側の地点で高い個体数密度が, 川側の地点で低い個体数密度が観察された (Table 2-1b, Fig. 2-4b). 干潟 B における個体数密度の最大値は2013年7月のアシ原際における 78.7 indiv./m^2 であり, 汀線付近では一個体も観察されなかった. GLMM および Holm-Bonferroni test の結果, どちらの干潟も岸側の地点 (アシ原際・潮間帯上部) の方が川側の地点 (潮間帯下部・汀線付近) よりも有意に本種の個体数密度が高かった (Table 2-2). 干潟 A では季節による差はみられなかった. 干潟 B では夏に他の季節よりも個体数密度が高まる傾向が得られたが, 水準間に有意な差がみられなかった.

干潟 A における平均甲幅は, 潮間帯下部で最も大きく, 岸側の地点で小さい傾向が得られた (Table 2-1a). これは, 岸側の地点でのピークである甲幅 15~20 mm よりも小さい個体が, 多くの季節において潮間帯下部ではほとんどみられなかったことによる (Fig. 2-4a). 一方干潟 B においては, 地点間で平均甲幅に大きな差がみられなかった (Table 2-1b). これは, 干潟 B では個体数密度の低い潮間帯中部および下部の地点においても小型の個体がみられたことによる (Fig. 2-4b). また, 平均甲幅の季節的な変化は, どちらの干潟においても明瞭な傾向は得られなかった.

2-3-2 底生微細藻類の分布および底質環境傾斜

底生微細藻類および底質環境の調査の結果を Table 2-3 に示した。なお、有機物量 (TOC・TN)、含泥率、中央粒径値、含水率は、深さによって有意差がなかったので ($p > 0.05$, GLMM)、10 cm 分の平均を算出した。

底生微細藻類の分布の傾向は、干潟間で異なった。干潟 A では、chl-*a* と phaeo は春に高く、chl-*a*/phaeo は春と夏において秋・冬よりもやや高かった。また、chl-*a* と chl-*a*/phaeo は潮間帯下部で高かったが、phaeo は地点間で明瞭な差がみられなかった。干潟 B では、chl-*a* では明瞭な季節的変動がみられなかったが、phaeo は秋と冬で高く、chl-*a*/phaeo は春に高かった。地点間では、潮間帯中部で chl-*a* と phaeo が他の地点に比べて低かった。chl-*a*/phaeo は地点間で明瞭な差はみられなかった。また干潟間では、干潟 A で干潟 B より phaeo が高く、chl-*a*/phaeo が低い傾向がみられた。

底質環境の季節的変動および傾斜は干潟間で同様の傾向がみられた。どちらの干潟においても、底質環境の明瞭な季節的変動はみられなかったが、岸側から川側にかけて明瞭な環境傾斜がみられた。岸側の地点 (アシ原際・潮間帯上部) では他の地点に比べて、有機物量 (TOC・TN)、C/N 比、含泥率、含水率が高く、中央粒径値が低かった。汀線付近では、有機物量、C/N 比、含泥率、含水率が最も低く、中央粒径値は最も高かった。干潟間で底質環境を比べると、干潟 A の方が干潟 B より岸側の地点での有機物量、含泥率、含水率が高く、川側の地点での同項目が低かった。そのため、底質環境の傾斜は干潟 A の方が干潟 B よりも明瞭だった。

2-3-3 ヤマトオサガニの分布と底生微細藻類・底質環境の相関

GLMM によるモデル選択の結果、五つのモデルがヤマトオサガニの分布を説明するモデルとして選ばれた (Table 2-4)。季節は全てのモデルで選択され、春および夏は秋よりも個体数密度が高くなる傾向が得られた。底生微細藻類は chl-*a*/phaeo が全てのモデルで選択され、ヤマトオサガニの個体数密度と負の相関を示した。底質環境では有機物量 (TOC・TN) と含泥率が全てのモデルで選択され、共に正の相関を示した。

2-3-4 マクロベントス個体群の時間的空間的変動

本調査において、二つの干潟合計で 20 分類群、41704 個体のマクロベントスが採集された (Table 2-5). 干潟 A と干潟 B とで出現種に大きな違いはなかった. 多毛類が多く出現し、中でもヤマトカワゴカイ *Hediste diadroma*, ヤマトスピオ *Prionospio japonica*, ヘテロマス属の一種 *Heteromastus* sp. の 3 種が優占し、全出現個体数の 8 割弱を占めた (干潟 A : 76.9%, 干潟 B : 78.7%). 二枚貝では、干潟 A ではヤマトシジミ *Corbicula japonica* が優占したが、干潟 B ではヤマトシジミの個体数密度が干潟 A に比べて低く、代わりにソトオリガイ *Laternula marilina* が多く出現した. 甲殻類は、計 4 分類群が採集され、干潟 A ではムロミスナウミナナフシ *Cyathura muromiensis* が、干潟 B ではドロクダムシ科の一種 *Corophium* sp. が、それぞれ特徴的な出現種であった.

クラスター分析の結果、類似度 50% 付近で 4 つのグループ (A~D) に分かれた (Fig. 2-5). グループ D は最も多くのサンプルからなり、主に春と夏のサンプルが含まれた. グループ A~C はそれぞれ少数ないし一サンプルからなり、主に冬のサンプルが含まれた. 干潟 A と干潟 B では分かれず、干潟間でマクロベントス群集の種組成に大きな違いがなかったことが示唆された.

ベントス各種の空間分布を把握するために、ベントス各種の各地点における個体数密度の平均値を算出し (解析対象: 干潟 A の潮間帯上部・中部・下部は 2009 年 9 月~2014 年 1 月のサンプル; それ以外の地点は 2012 年 4 月~2014 年 1 月のサンプル), Fig. 2-6 に示した. その際、クラスター解析により、ベントス群集に季節的変動がみられたので、春・夏と秋・冬とでそれぞれまとめた. 二枚貝のヤマトシジミはどちらの干潟においても潮間帯下部で最も個体数密度が高かったが、ソトオリガイは個体数密度のピークが干潟間で異なり、干潟 A では潮間帯下部、干潟 B では潮間帯中部だった (Fig. 2-6a). どちらの種においても、季節間で密度に明瞭な差はなかった (Fig. 2-6a). 多毛類のうち、肉食性のホソミサンバは干潟 A では潮間帯下部に、干潟 B では潮間帯上部に、それぞれ個体数密度のピークを有していた (Fig. 2-6a). ヤマトカワゴカイはどちらの干潟でも潮間帯下部に個体数密度のピークがあり、特に干潟 B では 411 ± 315 indiv./700 cm² (平均 \pm 1SD) と非常に高い個体数密度だった (Fig. 2-6a). ヤマ

トスピオは干潟 A では季節に関係なく潮間帯下部に個体数密度のピークがあったが、干潟 B では季節で個体数密度のピークが異なり、春・夏にはアシ原際、潮間帯下部、汀線付近の三地点で、秋・冬では潮間帯下部で、それぞれ高い個体数密度を示した (Fig. 2-6a). *Pseudopolydora* sp. cf. *reticulata* は個体数密度の明瞭なピークを示さなかった (Fig. 2-6b). これら 4 種の多毛類は、春・夏から秋・冬にかけて個体数密度の低下がみられた (Fig. 2-6a, b). イトゴカイ科 3 種 (キャピテラ属の一種 *Capitella* sp., ヘテロマス属の一種, ノトマス属の一種 *Notomastus* sp.) は、個体数密度のピークが干潟 A では季節に関係なく一定なのに対し、干潟 B では季節により異なった (Fig. 2-6b): キャピテラ属の一種では、干潟 A では潮間帯下部、干潟 B では春・夏に潮間帯下部、秋・冬に潮間帯中部に個体数密度のピークがあった; ヘテロマス属の一種では、干潟 A では潮間帯上部、干潟 B では春・夏にアシ原際および汀線付近、秋・冬に潮間帯上部に個体数密度のピークがあった; ノトマス属の一種では、干潟 A では潮間帯中部、干潟 B では春・夏に潮間帯下部、秋・冬に潮間帯中部に個体数密度のピークがあった. また、これらイトゴカイ科 3 種は、季節間で個体数密度の変動がみられなかった (Fig. 2-6b). 甲殻類のニホンドロソコエビ *Grandidierella japonica*, ドロクダムシ科の一種, ムロミスナウミナナフシ, クーマ類 *Cumacea* はどちらの干潟でも個体数密度の明瞭なピークを示さず、干潟全体にほぼ均等に分布していた (Fig. 2-6c). ムロミスナウミナナフシは春・夏に、ニホンドロソコエビ, ドロクダムシ科の一種, クーマ類は秋・冬にそれぞれ個体数密度が高かった (Fig. 2-6c).

2-3-5 メイオベントス個体群の時間的空間的変動

メイオベントスは出現個体数の 95.8% を線虫が占め、それ以外にはカイアシ類がわずかに出現しただけであった (Table 2-6). 線虫の個体数密度は、どちらの干潟においても地点では潮間帯下部および汀線付近で高く、季節では春および冬に高かった. 線虫の個体数密度が最も高かったのは 2013 年 4 月の干潟 B の汀線付近における $1940.8 \text{ indiv./cm}^2$ で、最も低かったのは 2012 年 10 月の干潟 A の潮間帯上部における 6.9 indiv./cm^2 であった. GLMM により地点間、季節間での違いを干潟ごとにみたところ、干潟 B でのみ地点間で線虫の個体数密度に有意

な差があったが、Holm-Bonferroni test では水準間で有意な差はみられなかった (Table 2-7).

2-3-6 マクロベントスおよび線虫の分布決定要因

RDA によるマクロベントス各種と底生微細藻類, 底質環境, ヤマトオサガニ 個体数密度との相関を Fig. 2-7 に示す. 出現した全 20 分類群のうち, 解析には ヤマトシジミ, ソトオリガイ, ホソミサシバ, ヤマトカワゴカイ, ヤマトスピオ, *Pseudopolydora* sp. cf. *reticulata*, イトゴカイ科 3 種, ニホンドロソコエビ, クーマ類の 11 分類群を用いた (Table 2-5). 選択された説明変数は *phaeo*, *chl-a/phaeo*, C/N 比, 含泥率, 含水率, ヤマトオサガニ個体数密度の 6 つであった. 第 1 軸は含泥率, ヤマトオサガニ個体数密度と正の相関を, *phaeo*, *chl-a/phaeo* と負の相関を有し, ベントスの分散の 12.1% を説明した (Table 2-8). 第 2 軸は *chl-a/phaeo*, ヤマトオサガニ密度と正の相関を, *phaeo* と負の相関を有しベントスの分散の 7.4% を説明した (Table 2-8). ヘテロマス属の一種は含泥率および含水率と正の相関を示し, 泥質な環境に多く分布することが示唆された. 反対に, ヤマトシジミ, ヤマトスピオ, キャピテラ属の一種は含泥率および含水率と負の相関を示したことから, 砂質的な環境に多く分布することが示唆された. また, ヤマトカワゴカイ, *Pseudopolydora* sp. cf. *reticulata*, ノトマス属の一種は *chl-a/phaeo* と正の相関を有していたことから, 底生微細藻類がこれらの種の分布に影響をおよぼすことが示唆された. ムロミスナウミナナフシはヤマトオサガニと正の分布相関を, ソトオリガイおよびホソミサシバはヤマトオサガニと負の分布相関を, それぞれ有していた.

GLMM によるモデル選択の結果, 線虫の分布を説明するモデルとして全ての説明変数が含まれたモデルのみが選択された (Table 2-9).

2-4 考察

2-4-1 ヤマトオサガニの分布の時空間変動

本調査地におけるヤマトオサガニ個体群の個体数密度は夏に高まる傾向があることが示唆された (Table 2-1, 2-4, Fig. 2-4). Henmi (1992a, 2000) が福岡県博多湾に注ぐ多々良川, 宇美川の河口干潟で行ったヤマトオサガニの個体群動

態の研究では、稚ガニの加入は7~8月に盛んであることが報告されている。本調査地においても夏に稚ガニの加入が起り、その結果、個体数密度が増加したと考えられる。また Henmi (1992a) は、博多湾の泥干潟のヤマトオサガニ個体群について月に一度の頻度でサンプリングを行い、甲幅組成に緩やかな季節変動があることを報告している。しかしながら、本研究では甲幅組成については季節間で明瞭な差がみられなかった (Fig. 2-4)。季節ごとに一度という本研究の調査頻度は、ヤマトオサガニ個体群の季節変動を検出するには低かったと考えられる。

ヤマトオサガニ個体群の空間的変動は統計的に有意な差が得られ、ヤマトオサガニが岸側の地点 (アシ原際・潮間帯上部) に集中して分布していたことが明らかになった (Table 2-2)。本調査地の潮間帯上部の底質は泥質で、有機物量が多かった (Table 2-3)。ヤマトオサガニは有機物量の多い泥質の場所に多く分布することが知られている (Henmi 1989b, 1992b)。本研究の GLMM の結果でも、どちらの干潟でも含泥率が高く、有機物量が多い場所でヤマトオサガニの密度が高かったことが示されており (Table 2-4)、先行研究の結果と一致する。また、ヤマトオサガニと chl-*a*, chl-*a*/phaeo とは負の相関が得られた (Table 2-4)。chl-*a* は底生微細藻類の現存量の、chl-*a*/phaeo は底生微細藻類の回転率のそれぞれ指標であることから、本調査地においてヤマトオサガニは底生微細藻類が少ない場所に多く分布していたと考えられる。しかしながらヤマトオサガニは主に底生微細藻類を摂食することが安定同位体比の解析から知られており (大谷ら 2006, Kanaya et al. 2008a, 今村ら 2012)、本調査地ではヤマトオサガニは餌である底生微細藻類が少ない場所に多く分布していたことが示された。このようなヤマトオサガニの分布傾向に対する説明として、二つの可能性が考えられた。一つは、ヤマトオサガニにとっては底質粒度の方が餌環境よりも重要だという可能性である。ヤマトオサガニの口器は餌選別能力が低く、粒径の粗い底質では摂餌効率が低下するため (Ono 1965)、たとえ底生微細藻類の現存量が少なくとも泥質の場所を好んで分布するという仮説である。もう一つは、他の生物攪拌者においてみられる生物攪拌による底生微細藻類への負の影響が (タマシキゴカイ科の一種 *Arenicola marina*, Volkenborn et al. 2007; スナモグリ科 *Trypaea australiensis*, Webb & Eyre 2004)、ヤマトオサガニと底生微細藻類の間に

も存在する可能性である。底生微細藻類の現存量は含泥率が高い場所で多くなるが (Delgado 1989), 本調査地では含泥率の高い岸側の地点よりも, 含泥率の低い川側の地点で chl-*a* が高かった。岸側の地点ではヤマトオサガニの個体数密度が高く, 生物攪拌の影響が強いため, 底生微細藻類の現存量が低くなったという仮説である。

甲幅組成から, 潮間帯下部には大型個体はいるが小型個体が少ないことが示唆された (Fig. 2-2)。Henmi (1992b) は生息地選択実験により, 大型個体は小型個体に比べて生存能力が高いため, 過密で餌をめぐる競争が激しい泥質の場所よりも, 競争が少ない砂泥質の場所を選択することを報告した。本調査地においても, 餌をめぐる競争を回避した大型個体が生息に不適な砂泥質の潮間帯下部を選択した結果, 潮間帯下部では大型個体の割合が高くなった可能性がある。

2-4-2 マクロベントスの分布の時間的・空間的変動

本調査地のマクロベントス個体群は季節的, 空間的に変動しており (Fig. 2-6), RDA の結果から, その変動は底質粒度, 底生微細藻類, ヤマトオサガニの個体数密度によって支配されることが示唆された (Fig. 2-7, Table 2-8)。以下, 季節的変動と空間的変動がいかんにして生じたかをそれぞれ考察する。

2-4-2-1 マクロベントスの分布の季節的変動

出現したマクロベントスのうち, ホソミサシバ, ヤマトカワゴカイ, ヤマトスピオ, *Pseudopolydora* sp. cf. *reticulata*, ムロミスナウミナナフシは春・夏に多く, ニホンドロソコエビ, クーマ類, ドロクダムシ科の一種は秋・冬に多かった (Fig. 2-6)。

幼生・幼体の加入はマクロベントス個体群の季節的変動の重要な要因の一つである。たとえばヤマトカワゴカイの幼生は春から夏に着底のピークがあることが知られており (Kikuchi & Yasuda 2006), 本研究でもヤマトカワゴカイの個体数密度が春・夏に高かった (Fig. 2-6a) のは幼生加入のためだと考えられる。ムロミスナウミナナフシは春に幼体が個体群に加入するため (堀越 2012), 春・夏に個体数密度が高かったと考えられる (Fig. 2-6c)。しかしながら, 近縁種において春に幼生加入が起こること (*Heteromastus filiformis*, Shaffer 1983) が知ら

れているヘテロマス属の一種では、明瞭な季節的変動がみられなかった。このことは、幼生加入だけではマクロベントス個体群の季節的変動を説明できないことを示唆する。

ヤマトカワゴカイの主要な餌料源は底生微細藻類であり (Kanaya et al. 2008b, 2013), RDA においてもヤマトカワゴカイは chl-a/phaeo と正の相関がみられた (Fig. 2-7). Chl-a/phaeo は春に高い傾向がみられ, 同じく春には chl-a も増加したことから (Table 2-3), 春は底生微細藻類の現存量が高かったと考えられる。以上のことから, 春にヤマトカワゴカイの個体数密度が高かったのは, 餌である底生微細藻類の現存量が高かったことも要因だと推察された。同様に, 春における底生微細藻類の高い現存量は, 一般に懸濁物食を行うとされる小型のスピオ科多毛類 (ヤマトスピオと *Pseudopolydora* sp. cf. *reticulata*) の春・夏における高い個体数密度 (Fig. 2-6b) を説明すると考えられる。さらに, ヤマトスピオと *Pseudopolydora* sp. cf. *reticulata* の個体数密度が高ったことにより, 肉食性であるホソミサシバの春・夏における個体数密度が高くなった可能性もある。ヤマトオサガニは冬に休眠するために (Henmi 1989a), ヤマトオサガニによる底質の攪乱の程度にも季節的変動がある。底質表層に微小な巣穴を形成するニホンドロソコエビとドロクダムシ科の一種は秋・冬の方が春・夏に比べ個体数密度が高かったが (Fig. 2-6c), これは秋・冬にはヤマトオサガニの底質攪乱による埋没死の影響が小さくなり, ヨコエビ類の生残率が高くなるためだと考えられる。表在性のクーマ類は, RDA においてヤマトオサガニの個体数密度と負の相関がみられたことから (Fig. 2-7), ヤマトオサガニによる底質攪乱がクーマ類の個体数密度の季節的変動を支配する要因の一つと考えられた。

2-4-2-2 マクロベントスの分布の空間的変動

本調査地においては二枚貝と多毛類では空間的変動がみられ, そのうちヘテロマス属の一種が潮間帯上部で多く, それ以外の種は主に潮間帯下部に多い傾向がみられた (Fig. 2-6)。

底質粒度はマクロベントスの幼生着底や摂餌効率に影響を与えるため (Rhoads & Young 1970), マクロベントスの空間的変動を支配する重要な要因であることが多くの研究で指摘されている (e.g. Teske & Wooldridge 2003, Nanami et

al. 2005). 本調査地の潮間帯下部は、潮間帯上部に比べて含泥率が低く、底質の水柱への巻上りが少なかったことから、浮遊幼生の着底後の生残率が高かったと考えられる。また、底質の巻上りの少なさは、懸濁物食者（ヤマトシジミ、ソトオリガイ、ヤマトスピオ、*Pseudopolydora* sp. cf. *reticulata*) の摂餌効率を高めると考えられる。多くのマクロベントスの主要な餌料源である底生微細藻類 (Kanaya et al. 2013) の現存量が潮間帯下部で高かったため、多くのマクロベントスの個体数密度が潮間帯下部で高くなったと考えられる。

ヤマトオサガニの個体数密度に空間的な変動があることから (Table 2-1, 2-2), 本種の生物攪拌による影響には空間的な変動があると考えられる。生物攪拌者は底質下層の酸化層を拡大することで、下層に生息するベントスの密度を高めることがある (Flint & Kalke 1986)。ヤマトオサガニの個体数密度が高い岸側の地点では、ヤマトオサガニの造巣活動により底質の酸化層が拡大していたために、底質下層で生息するヘテロマス属の一種の現存量が高かったかもしれない (Fig. 2-6)。RDA においてヤマトオサガニと正の相関が示されたムロミスナウミナナフシ (Fig. 2-7) も底質下層で生息するため、ヤマトオサガニの生物攪拌による底質の酸化層拡大がムロミスナウミナナフシに正の影響をおよぼしたと考えられる。また二枚貝（ヤマトシジミ、ソトオリガイ）および小型多毛類（ホソミサシバ、ヤマトスピオ、*Pseudopolydora* sp. cf. *reticulata*, キャピテラ属の一種）は、ヤマトオサガニとの間に負の相関があることが示唆された (Fig. 2-7)。ヤマトオサガニの生物攪拌は底質表層の不安定化を招き、濾過食者（ヤマトシジミ、ソトオリガイ）や懸濁物食者（ヤマトスピオ、*Pseudopolydora* p. cf. *reticulata*) の摂餌を阻害することで、あるいは小型のマクロベントスの埋没死を招くことで、これらの種に負の影響をおよぼし、岸側の地点におけるこれらの種の個体数密度を低下させた可能性がある。

2-4-3 メイオベントスの分布の時間的・空間的変動

本調査地のメイオベントスはほとんどが線虫で占められた (Table 2-6)。線虫の個体数密度は、季節では春および冬に高く、地点では川側の地点で高くなる傾向がみられた (Table 2-6)。線虫の分布は、底質粒度 (Steyaert et al. 2003, Gallucci et al. 2005), 餌である底生微細藻類の現存量 (Middelburg et al. 2000,

Rzeznik-Orignac et al. 2003, Van Colen et al. 2009) などによって支配される。本調査地では底生微細藻類の現存量は季節では春に、地点では潮間帯下部や汀線付近で高かったため (Table 2-3), それぞれの季節および地点で線虫の現存量が高かったと考えられる。また川側の地点は含泥率が低かったことも線虫の現存量が高くなった要因の一つと考えられる。生物攪拌者による底質の攪乱は線虫に対して負の影響をおよぼすことがある (Botto & Iribarne 1999)。冬および川側の地点ではヤマトオサガニの生物攪拌の影響が小さくなるため、線虫の個体数密度が高まった可能性がある。

線虫の分布を説明するモデルでは、全ての説明変数を含んだモデルのみが選択され (Table 2-9), 解析に用いたデータだけでは線虫の分布を十分に説明できないことが示唆された。野外調査では、底質環境のサンプリングをおよそ 10 m 間隔で行ったが、マクロベントスよりも体サイズが小さい線虫の分布を説明するためには、もっと狭いスケールでサンプリングを行う必要があったのかもしれない。また本研究では線虫を種レベルで分類しなかったことも、線虫の分布要因を明らかにできなかった要因の一つだと考えられる。

2-5 結論

本章では、調査地におけるヤマトオサガニの分布には、やや不明瞭な季節的変動と、明瞭な空間的変動があることが示唆された。このことから本種の生物攪拌は、夏季および潮間帯上部において盛んで、冬季および潮間帯下部ではほとんど行われないと考えられた。本調査地のマクロベントス各種個体群においても、時間的空間的変動がみられ、RDA によりヤマトオサガニはその変動を支配する要因の一つであることが示唆された。本調査地におけるメイオベントス相はほぼ線虫のみで構成された。ヤマトオサガニの生物攪拌は線虫の個体数密度の変動を支配する要因の一つであることが示唆されたが、そのことを支持する有力な統計解析結果は得られなかった。

Table 2-1. Density and mean carapace width (CW) (mean \pm SD) of *Macrophthalmus japonicus* (a) at A flat and (b) B flat.

(a) A flat		spring		summer		fall	
2009						September	
point	density (indiv./m ²)	mean CW (mm)	density (indiv./m ²)	mean CW (mm)	density (indiv./m ²)	mean CW (mm)	
upper					39.8 \pm 6.9	18.4 \pm 1.3	
middle	no data		no data		31.8 \pm 12.9	20.4 \pm 1.6	
lower					9.9 \pm 4.2	25.6 \pm 2.8	
2010		May		July		September	
point	density (indiv./m ²)	mean CW (mm)	density (indiv./m ²)	mean CW (mm)	density (indiv./m ²)	mean CW (mm)	
upper	36.1 \pm 10.6	17.7 \pm 2.4	33.3 \pm 8.9	16.9 \pm 2.0	41.4 \pm 10.2	10.3 \pm 0.6	
middle	21.0 \pm 13.9	20.0 \pm 6.4	21.6 \pm 13.5	18.5 \pm 2.5	26.5 \pm 3.7	12.2 \pm 2.7	
lower	6.8 \pm 7.6	25.2 \pm 6.6	7.4 \pm 8.3	25.2 \pm 5.8	3.7 \pm 5.7	13.0 \pm 20.4	
2012		April		July		October	
point	density (indiv./m ²)	mean CW (mm)	density (indiv./m ²)	mean CW (mm)	density (indiv./m ²)	mean CW (mm)	
reed edge	37.3 \pm 8.3	19.9 \pm 2.1	44.0 \pm 25.0	30.1 \pm 6.6	30.7 \pm 2.3	25.6 \pm 3.9	
upper	45.3 \pm 8.3	22.8 \pm 4.9	64.0 \pm 14.4	17.7 \pm 1.5	34.7 \pm 8.3	26.5 \pm 1.8	
middle	38.7 \pm 4.6	25.1 \pm 4.5	40.0 \pm 4.0	23.4 \pm 3.0	33.3 \pm 12.9	25.2 \pm 4.2	
lower	6.7 \pm 2.3	39.5 \pm 5.5	2.7 \pm 2.3	45.4 \pm 8.4	4.0 \pm 4.0	30.4 \pm 1.7	
river edge	no crab	no crab	no crab	no crab	no crab	no crab	
2013		April		July		October	
point	density (indiv./m ²)	mean CW (mm)	density (indiv./m ²)	mean CW (mm)	density (indiv./m ²)	mean CW (mm)	
reed edge	29.3 \pm 2.3	21.8 \pm 1.3	49.3 \pm 11.5	22.4 \pm 1.9	30.7 \pm 2.3	19.4 \pm 4.0	
upper	34.7 \pm 14.0	24.4 \pm 1.7	45.3 \pm 11.5	22.6 \pm 5.6	34.7 \pm 2.3	22.4 \pm 1.5	
middle	28.0 \pm 10.6	27.8 \pm 5.3	16.0 \pm 4.0	24.5 \pm 3.9	29.3 \pm 8.3	22.8 \pm 2.4	
lower	1.3 \pm 2.3	37.1 \pm NA	no crab	no crab	1.3 \pm 2.3	34.8 \pm NA	
river edge	no crab	no crab	no crab	no crab	no crab	no crab	

Table 2-1. Continued.

(b) B flat		spring		summer		fall	
2012	April		July		October		
point	density (indiv./m ²)	mean CW (mm)	density (indiv./m ²)	mean CW (mm)	density (indiv./m ²)	mean CW (mm)	
reed edge	53.3 ± 16.7	18.3 ± 2.8	65.3 ± 8.3	16.4 ± 1.7	26.7 ± 8.3	20.8 ± 2.2	
upper	49.3 ± 6.1	21.3 ± 6.9	44.0 ± 10.6	18.1 ± 3.4	45.3 ± 12.9	17.8 ± 0.6	
middle	5.3 ± 2.3	25.5 ± 4.4	21.3 ± 12.9	15.9 ± 2.2	10.7 ± 6.1	19.6 ± 2.4	
lower	36.0 ± 4.0	16.5 ± 2.7	29.3 ± 9.2	16.7 ± 1.0	29.3 ± 6.1	21.2 ± 1.8	
river edge	no crab	no crab	no crab	no crab	no crab	no crab	

2013	April		July		October	
point	density (indiv./m ²)	mean CW (mm)	density (indiv./m ²)	mean CW (mm)	density (indiv./m ²)	mean CW (mm)
reed edge	45.3 ± 8.3	19.8 ± 1.7	78.7 ± 14.0	13.8 ± 1.7	44.0 ± 8.0	18.6 ± 2.5
upper	29.3 ± 2.3	17.9 ± 2.2	61.3 ± 18.9	13.8 ± 1.7	28.0 ± 4.0	13.0 ± 3.3
middle	9.3 ± 2.3	25.2 ± 3.3	26.7 ± 6.1	13.2 ± 3.6	10.7 ± 8.3	17.1 ± 2.3
lower	2.7 ± 2.3	11.5 ± 5.0	16.0 ± 6.9	19.2 ± 2.2	17.3 ± 9.2	21.7 ± 3.1
river edge	no crab	no crab	no crab	no crab	no crab	no crab

Table 2-2. Results of generalized linear mixed model (GLMM) examining the effects of sampling point and season on crab density at A flat and B flat. Bold values indicate significant factor effects ($p < 0.05$). Holm-Bonferroni test (HBT) was conducted when GLMM indicate significant factor effects.

A flat	LR Chisq	df	<i>p</i>	HBT
point	212.96	4	<0.001	upper > reed edge = middle > lower = river edge
season	0.44	2	0.804	
point × season	4.98	8	0.760	

B flat	LR Chisq	df	<i>p</i>	HBT
point	156.01	4	<0.001	reed edge = upper > middle = lower > river edge
season	7.19	2	0.027	N.S.
point × season	4.90	8	0.768	

Table 2-3. Mean values of microphytobenthos (MPB) and sediment environment parameters at each point and in each season. The results of A flat were placed on the left and those of B flat were placed on the right.

	A flat				B flat			
	spring	summer	fall	winter	spring	summer	fall	winter
MPB								
chl- <i>a</i> (µg/g)								
reed edge	1.49	0.88	0.51	0.65	1.75	1.05	1.32	3.00
upper	2.51	0.71	1.00	1.56	3.21	1.55	1.76	1.94
middle	3.40	0.56	1.34	1.83	0.82	0.83	1.19	2.25
lower	9.06	2.34	2.17	2.99	6.29	5.70	1.68	2.14
river edge	5.94	3.24	1.66	1.31	3.85	2.56	2.42	1.83
phaeo (µg/g)								
reed edge	10.15	7.61	11.37	9.74	6.58	4.98	9.50	13.14
upper	20.72	5.15	9.42	10.55	6.63	6.06	8.61	9.66
middle	22.66	6.48	13.16	11.17	2.61	4.34	4.09	6.63
lower	16.60	4.72	11.19	13.32	8.17	5.63	7.67	9.46
river edge	24.12	17.35	16.35	7.88	8.34	6.80	22.10	19.31
chl- <i>a</i> /phaeo								
reed edge	0.17	0.18	0.05	0.07	0.27	0.21	0.14	0.23
upper	0.16	0.13	0.15	0.13	0.44	0.26	0.20	0.21
middle	0.18	0.15	0.18	0.14	0.37	0.24	0.27	0.41
lower	0.52	0.66	0.30	0.25	0.69	0.65	0.29	0.23
river edge	0.29	0.47	0.13	0.16	0.50	0.37	0.11	0.10
sediment environment								
TOC (%)								
reed edge	1.26	1.25	1.33	0.94	1.08	1.08	1.05	1.11
upper	1.20	1.25	1.31	1.27	0.83	0.75	0.78	0.76
middle	1.02	1.05	1.07	0.88	0.68	0.69	0.51	0.64
lower	0.62	0.55	0.69	0.48	1.02	0.55	0.58	0.71
river edge	0.26	0.20	0.46	0.30	0.52	0.47	0.61	0.61
TN(%)								
reed edge	0.102	0.075	0.102	0.075	0.085	0.084	0.082	0.081
upper	0.102	0.095	0.106	0.110	0.074	0.071	0.068	0.076
middle	0.090	0.080	0.090	0.086	0.067	0.061	0.048	0.062
lower	0.067	0.051	0.065	0.058	0.089	0.049	0.060	0.075
river edge	0.037	0.038	0.049	0.043	0.058	0.040	0.063	0.064
C/N ratio								
reed edge	12.52	17.73	13.09	12.43	12.8	12.7	12.7	13.7
upper	11.78	13.43	12.31	11.54	11.3	10.5	11.5	10.1
middle	11.34	13.60	11.83	10.07	10.2	11.4	10.6	10.3
lower	9.28	10.92	10.27	8.18	11.3	13.4	9.7	9.4
river edge	6.90	5.18	8.99	6.79	8.9	13.3	9.8	9.4
median grain size (µm)								
reed edge	66.3	71.0	89.4	116.9	29.9	36.3	39.8	33.6
upper	44.9	22.3	29.2	21.4	68.6	68.3	57.2	68.8
middle	70.9	70.0	68.0	68.8	97.0	120.1	102.2	95.0
lower	133.0	128.0	110.9	143.1	126.6	134.2	102.6	133.3
river edge	184.9	207.8	147.0	204.0	149.8	149.7	133.7	139.5
silt-clay content (%)								
reed edge	45.8	46.1	40.5	30.1	61.5	58.1	56.2	58.8
upper	54.5	67.8	67.2	68.6	44.4	46.4	50.0	44.8
middle	40.0	40.3	43.5	40.5	24.9	27.9	19.1	23.7
lower	14.6	14.4	20.0	10.4	23.1	19.9	26.9	19.7
river edge	5.7	3.7	14.3	5.4	14.7	20.9	20.2	19.6
water content (%)								
reed edge	31.0	31.7	31.6	29.2	31.0	28.7	31.2	31.3
upper	34.6	34.8	37.1	37.2	29.2	26.3	30.5	29.5
middle	32.7	32.3	35.1	32.7	25.4	26.9	30.2	26.8
lower	28.3	27.5	30.5	28.7	28.9	26.3	30.0	28.6
river edge	25.4	24.0	28.3	28.4	25.7	24.9	29.4	30.1

Table 2-4. Results of top models selection based on Akaike's information criterion (AIC) about crab density.

Model	Intercept	season			microphytobenthos			sediment environment					AIC	ΔAIC	
		spring	summer	fall	chl- <i>a</i> (μg/g)	phaeo (μg/g)	chl- <i>a</i> / phaeo	TOC (%)	TN (%)	C/N ratio	median grain size (μm)	silt-clay content (%)			water content (%)
1	-10.72	4.16	5.78	-			-5.78	12.81	36.79			0.45		674.63	0.00
2	-8.06	4.19	5.82	-			-5.58	16.69	-11.03	-0.23		0.45		674.79	0.16
3	-10.57	4.43	5.73	-	-0.33		-4.25	11.45	51.60			0.45		675.99	1.36
4	-9.55	4.44	5.75	-	-0.32		-4.20	12.95	33.11	-0.09		0.45		676.17	1.54
5	-6.27	3.99	5.50	-			-6.19	13.82	39.07			0.46	-0.17	676.53	1.90

Table 2-5. Individual density of macrobenthos (mean \pm SD 700 cm⁻²) and frequency (Freq.) in each flat. Density was calculated by taking the average of all sampling sites and times (n = 85 in A flat; n = 40 in B flat). Frequency is the number of times that a particular species occurred.

taxa	A flat			Freq.	B flat			Freq.
	mean	\pm	SD		mean	\pm	SD	
Bivalvia								
<i>Musculista senhousia</i>	0.09	\pm	0.43	5	0.03	\pm	0.16	1
<i>Macraa veneriformis</i>	0	\pm	0	0	0.03	\pm	0.16	1
<i>Corbicula japonica</i>	37	\pm	48	85	5	\pm	10	22
<i>Cyclina sinensis</i>	0	\pm	0	0	0.03	\pm	0.16	1
<i>Meretrix lusoria</i>	0.01	\pm	0.11	1	0	\pm	0	0
<i>Ruditapes philippinarum</i>	0.2	\pm	2.0	2	0.1	\pm	0.6	2
<i>Laternula marilina</i>	1	\pm	4	37	3	\pm	4	23
Polychaeta								
<i>Eteone</i> sp. cf. <i>longa</i>	6	\pm	8	72	6	\pm	12	29
<i>Hediste diadroma</i>	68	\pm	73	80	108	\pm	191	39
<i>Prionospio japonica</i>	161	\pm	147	85	49	\pm	133	33
<i>Pseudopolydora</i> sp. cf. <i>reticulata</i>	3	\pm	7	44	1	\pm	2	10
<i>Pseudopolydora paucibranchiata</i>	0.01	\pm	0.11	1	0	\pm	0	0
<i>Armandia amakusaensis</i>	1	\pm	3	6	0.1	\pm	0.5	2
<i>Capitella</i> sp.	16	\pm	21	73	5	\pm	8	29
<i>Heteromastus</i> sp.	57	\pm	46	85	39	\pm	31	40
<i>Notomastus</i> sp.	12	\pm	20	48	1	\pm	2	13
Crustacea								
<i>Grandidierella japonica</i>	2	\pm	3	53	3	\pm	7	19
<i>Corophium</i> sp.	0.2	\pm	0.6	10	20	\pm	58	17
<i>Cyathura muromiensis</i>	3	\pm	5	49	0.1	\pm	0.2	2
Cumacea	6	\pm	9	53	8	\pm	23	19

Table 2-6. Mean density (indiv./cm²) of meiobenthos (nematodes and copepods) at each point and in each season. The results of A flat were placed on the left and those of B flat were placed on the right.

	A flat				B flat			
	spring	summer	fall	winter	spring	summer	fall	winter
nematodes								
reed edge	258.7	92.6	17.1	533.8	226.6	121.3	188.4	667.4
upper	686.6	101.1	180.0	398.6	99.4	163.2	208.9	652.2
middle	353.7	190.4	412.9	373.4	201.2	119.6	151.6	347.4
lower	284.9	319.4	365.7	1106.8	792.4	329.0	215.7	1269.4
river edge	593.3	478.9	240.0	706.9	1067.8	620.2	316.7	808.1
copepods								
reed edge	1.0	0.0	0.0	68.9	0.0	0.0	0.0	70.7
upper	0.0	0.0	0.0	18.5	0.0	0.0	0.0	172.7
middle	0.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	16.4
lower	0.0	0.0	0.0	70.7	1.8	0.0	0.0	0.0
river edge	0.8	0.0	0.0	27.0	0.5	4.1	0.0	264.5

Table 2-7. Results of GLMM examining the effects of sampling point and season on nematode density at A flat and B flat. Bold values indicate significant factor effects ($p < 0.05$). Holm-Bonferroni test (HBT) was conducted when GLMM indicate significant factor effects.

A flat	LR Chisq	df	p	HBT
point	6.45	4	0.156	
season	6.65	3	0.092	
point \times season	12.41	12	0.413	

B flat	LR Chisq	df	p	HBT
point	16.57	4	0.002	N.S.
season	5.25	3	0.154	
point \times season	10.21	12	0.598	

Table 2-8. Summarized results of redundancy analysis. Inter-set correlations between the first two axes are shown. Significant correlations between each environmental variable and the axes are indicated with asterisks: ***, $p < 0.001$; **, $p < 0.01$; *, $p < 0.05$.

	Axis1	Axis2
Eignvalues	0.121	0.074
Species-environment correlations	0.672	0.631
Commulative percentage variance		
of species data	12.1	19.5
of species-environmental relation	45.2	72.8
Inter-set correlations of environmental variables with axes		
phaeo	-0.39 **	-0.56 ***
chl- <i>a</i> /phaeo	-0.34 *	0.66 ***
C/N ratio	0.47	0.56
silt-clay content	0.73 ***	-0.21
water content	0.16	-0.06
crab density	0.63 ***	0.29 *

Table 2-9. Results of top models selection based on Akaike's information criterion (AIC) about nematode density.

Model	Intercept	crab	season				microphytobenthos			sediment environment parameters						AIC
			spring	summer	fall	winter	chl- <i>a</i> ($\mu\text{g/g}$)	phaeo ($\mu\text{g/g}$)	chl- <i>a</i> / phaeo	TOC (%)	TN (%)	C/N ratio	median grain size (μm)	silt-clay content (%)	water content (%)	
1	-1191.43	2.09	153.21	-40.26	-	390.64	-9.09	11.96	286.37	-883.59	9147.51	48.14	5.00	7.32	0.62	1036.44

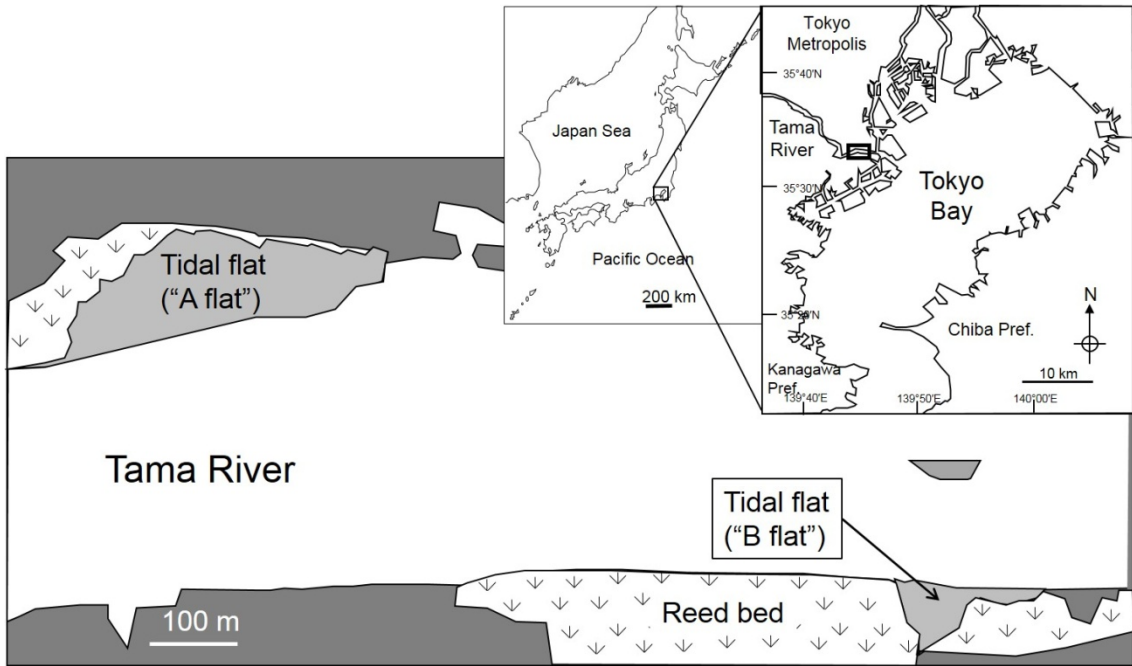


Fig. 2-1. Maps showing study sites at the Tama River Estuary in Tokyo Bay.

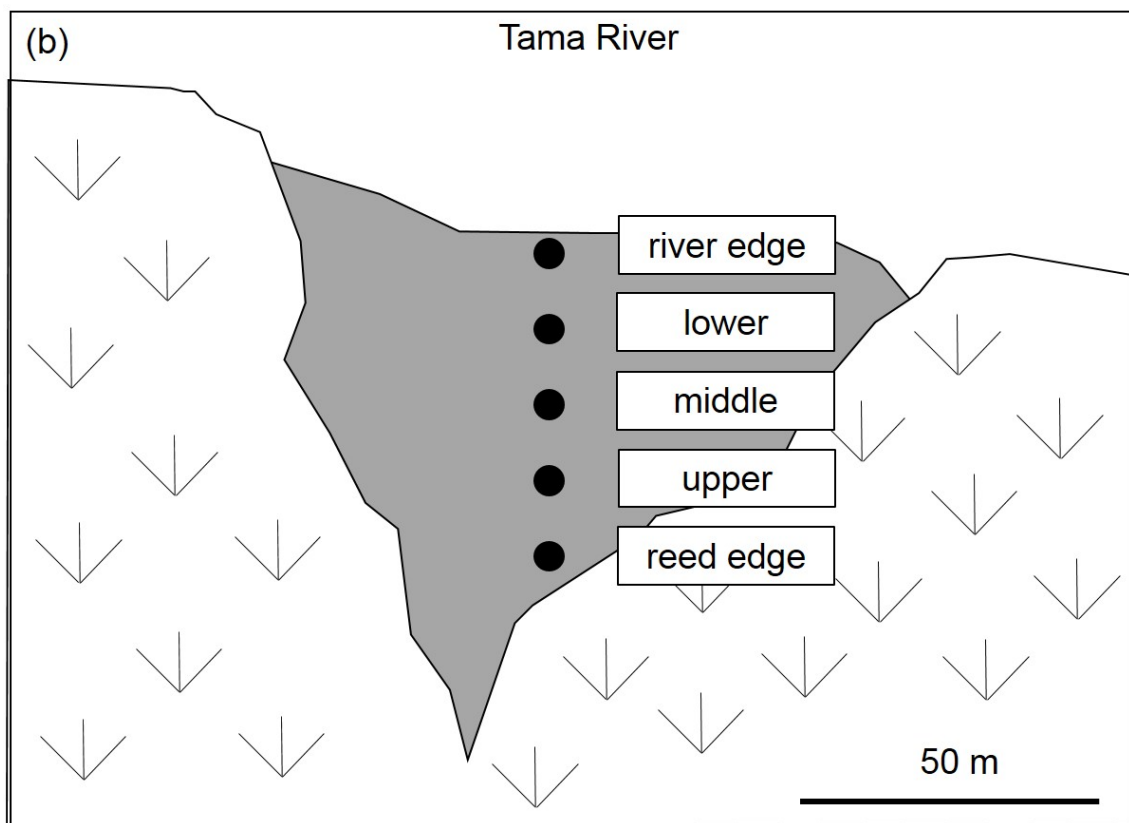
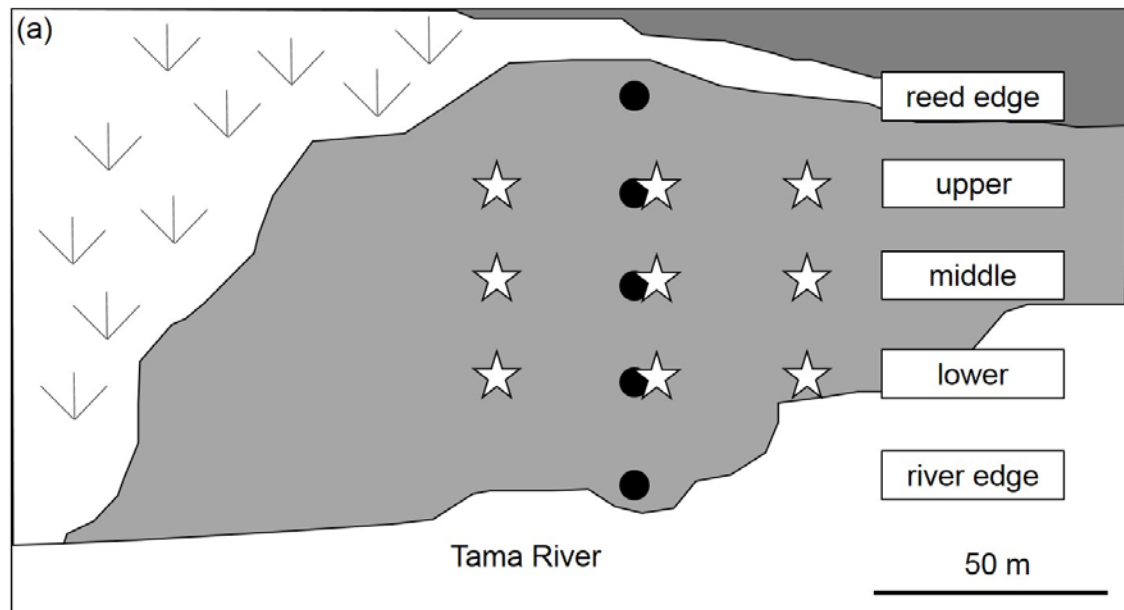


Fig. 2-2. Sampling stations (a) in A flat and (b) in B flat. White stars show sampling stations from September in 2009 to November in 2010 and black circles show sampling stations from April in 2012 to January in 2014. ♣ indicates reed bed.

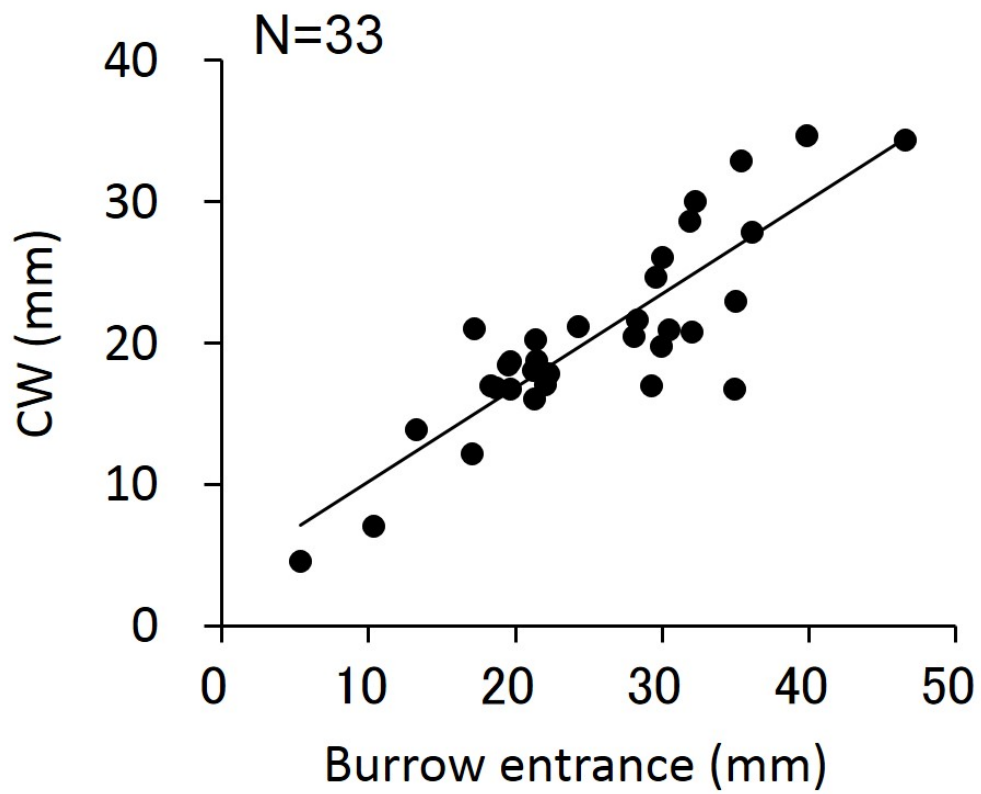


Fig. 2-3. Relationship between burrow entrance and carapace width of crab. The line shows a linear regression straight line.

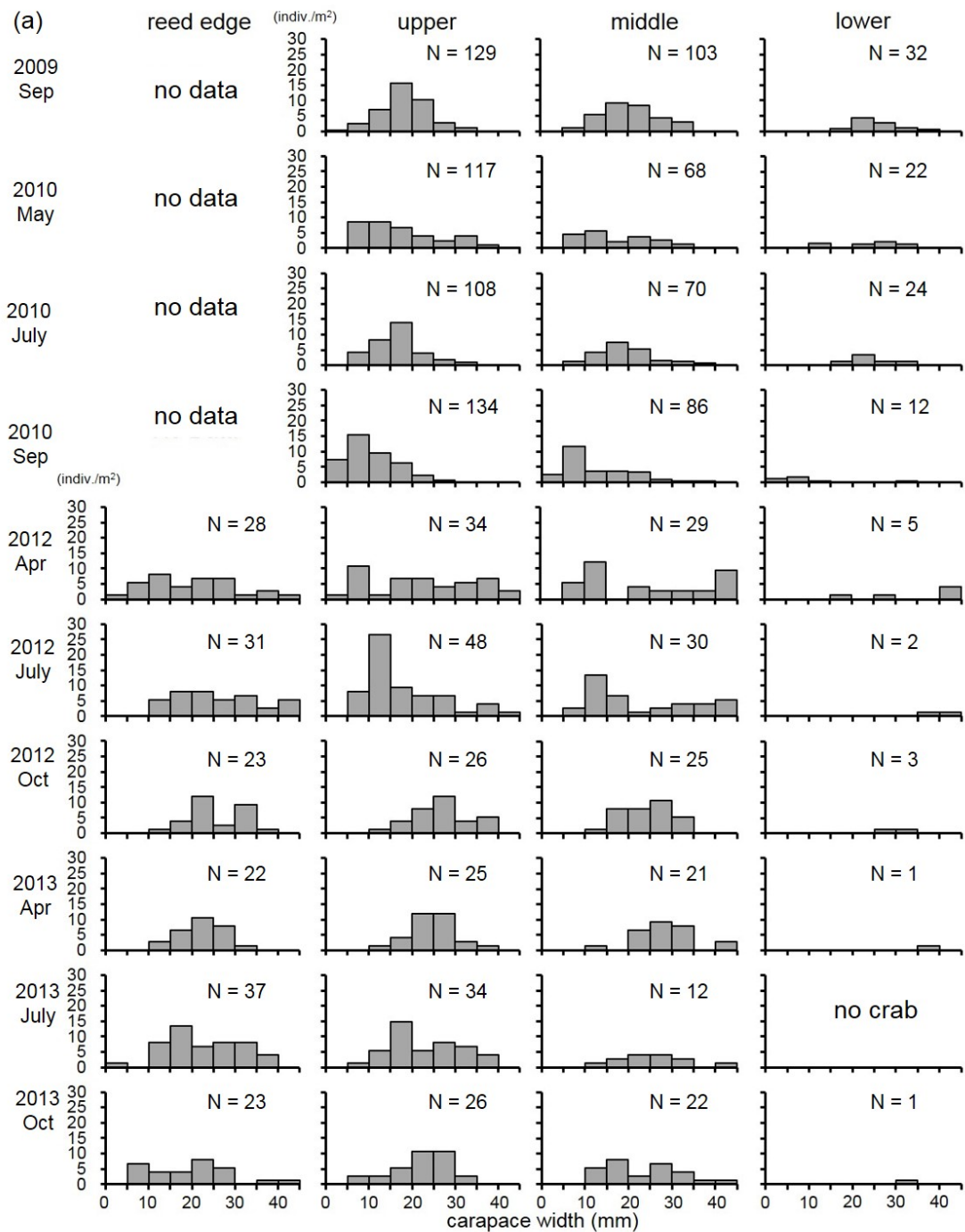


Fig. 2-4. Size-frequency distributions at each sampling station in each sampling season (a) from 2009 September to 2013 October in A flat and (b) from 2012 April to 2013 October in B flat. Data of river edge were not shown because no burrows were observed at river edge through this study.

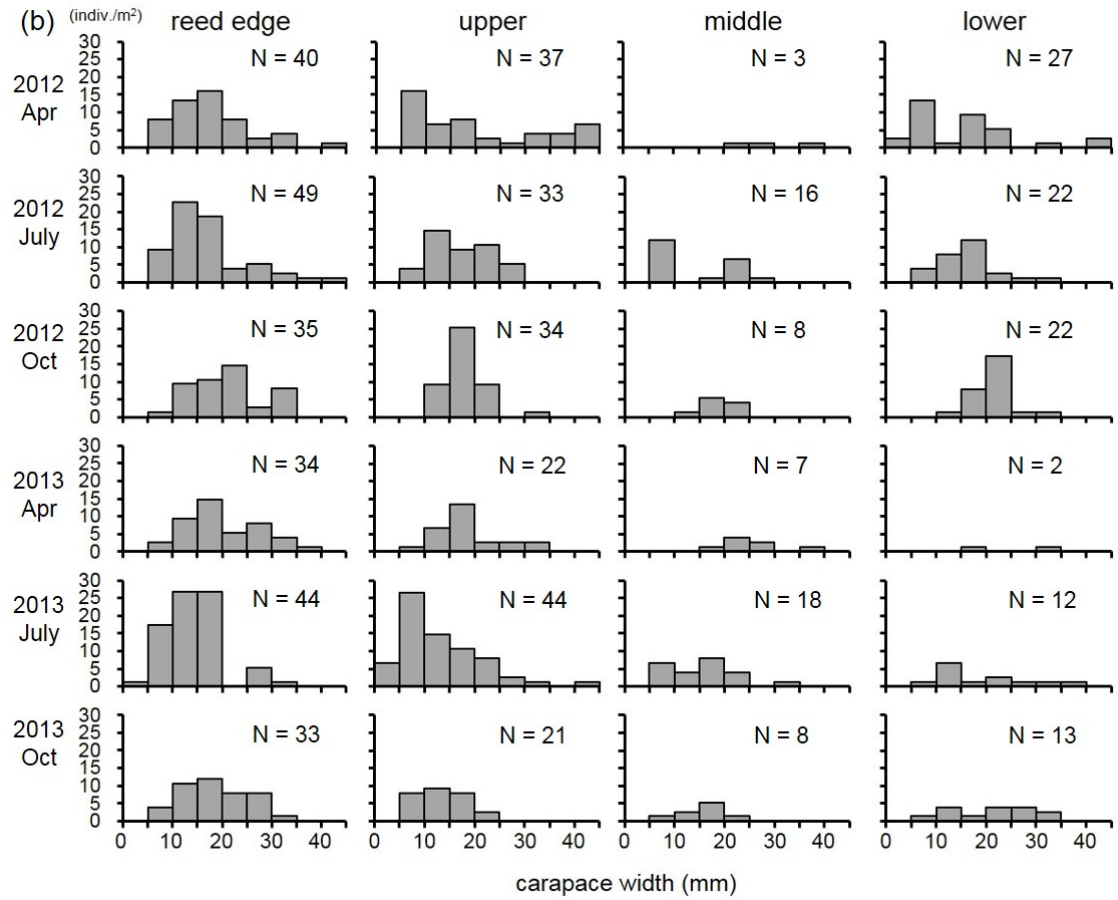


Fig. 2-4. Continued.

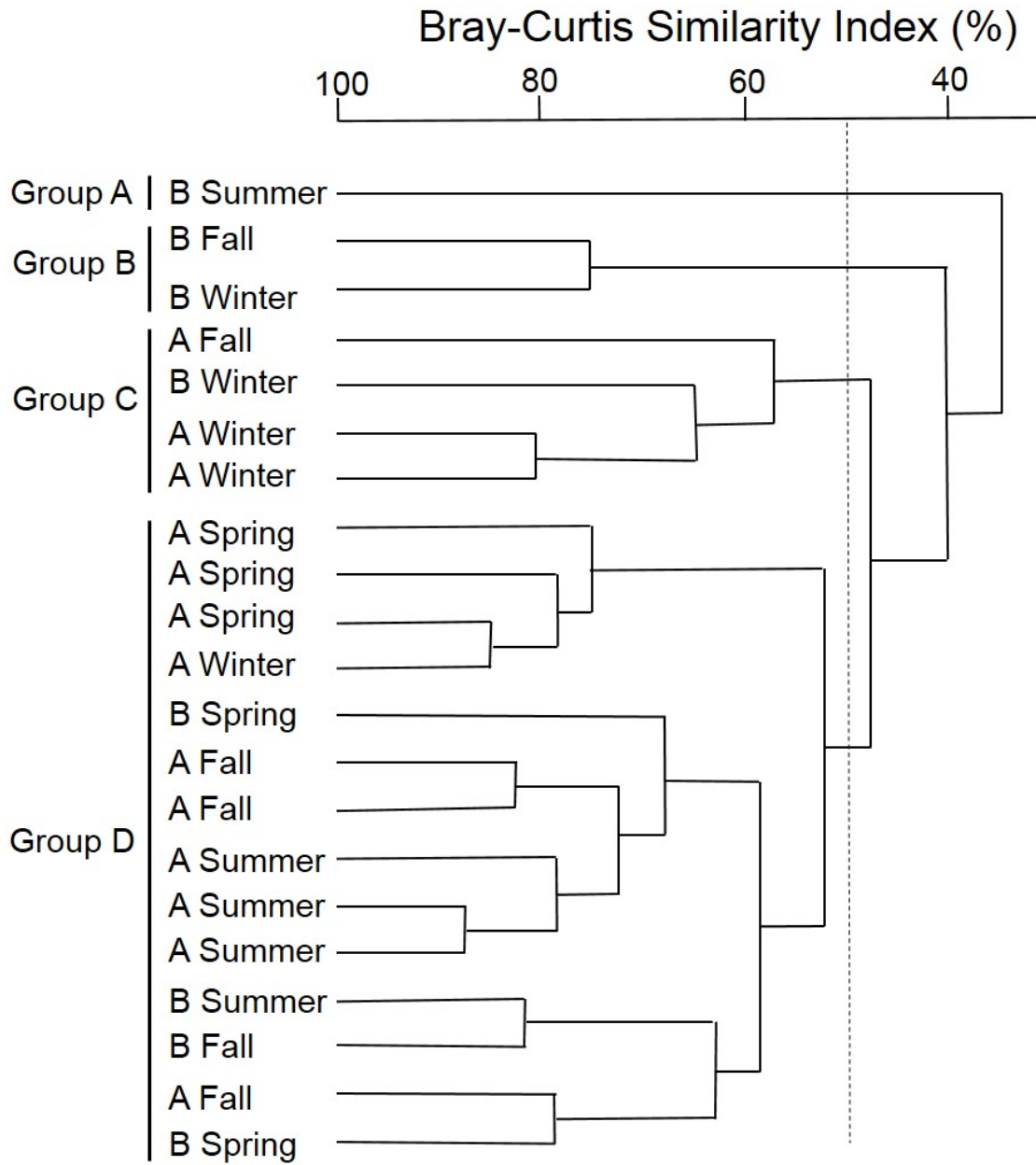


Fig. 2-5. Dendrogram of cluster analysis based on number of individuals of each macrobenthic species at each study site (A: A flat; B: B flat) in each season. Four groups (A-D) were delineated at a Bray-Curtis similarity index level of around 50% in the dendrogram.

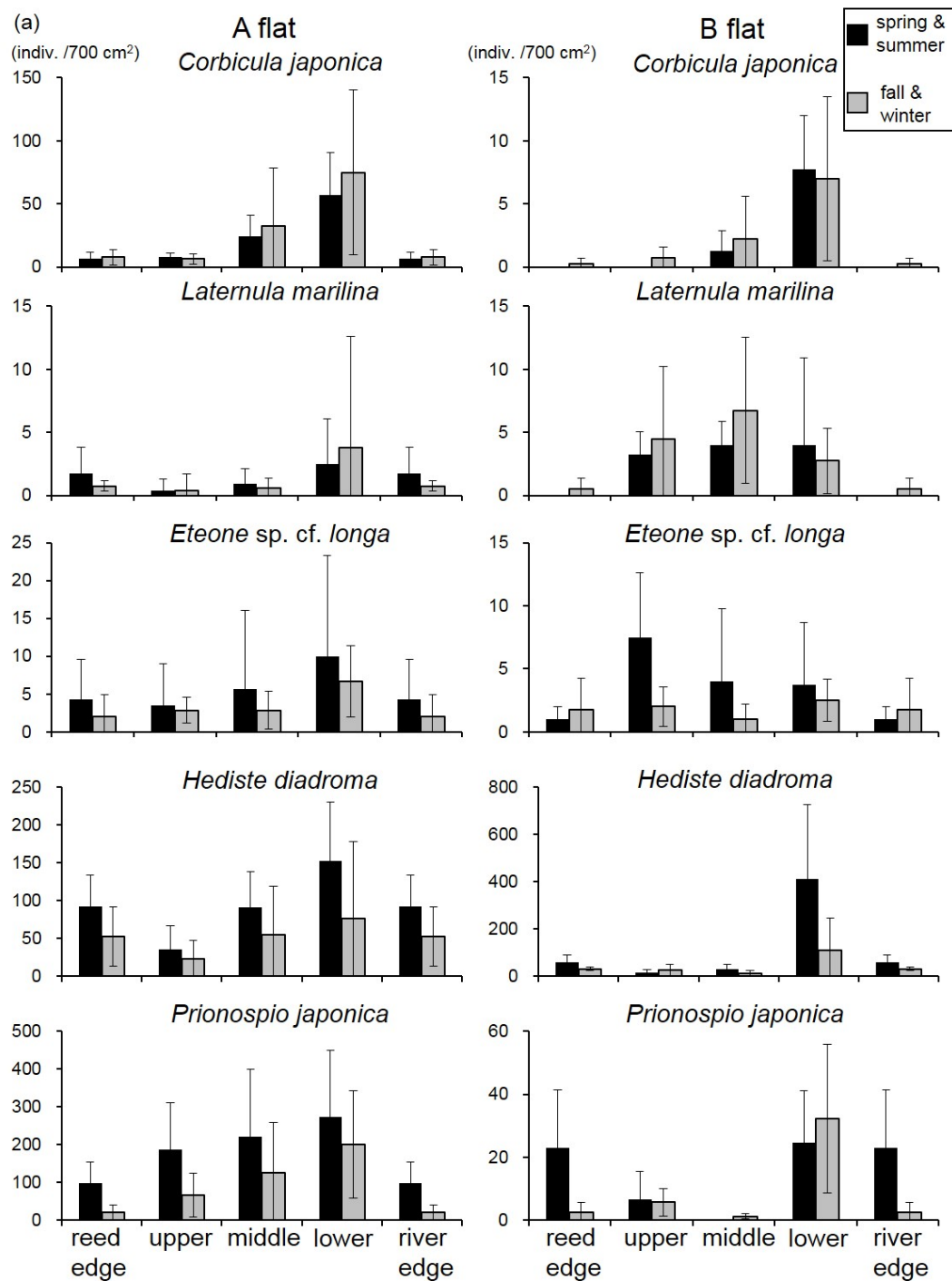


Fig. 2-6. Spatial distributions of the 13 major macrobenthic species at A flat (left) and B flat (right). Black bars indicate mean density (indiv. / 700 cm²) in spring and summer, while gray bars indicate that in fall and winter. Error bars show 1 SD.

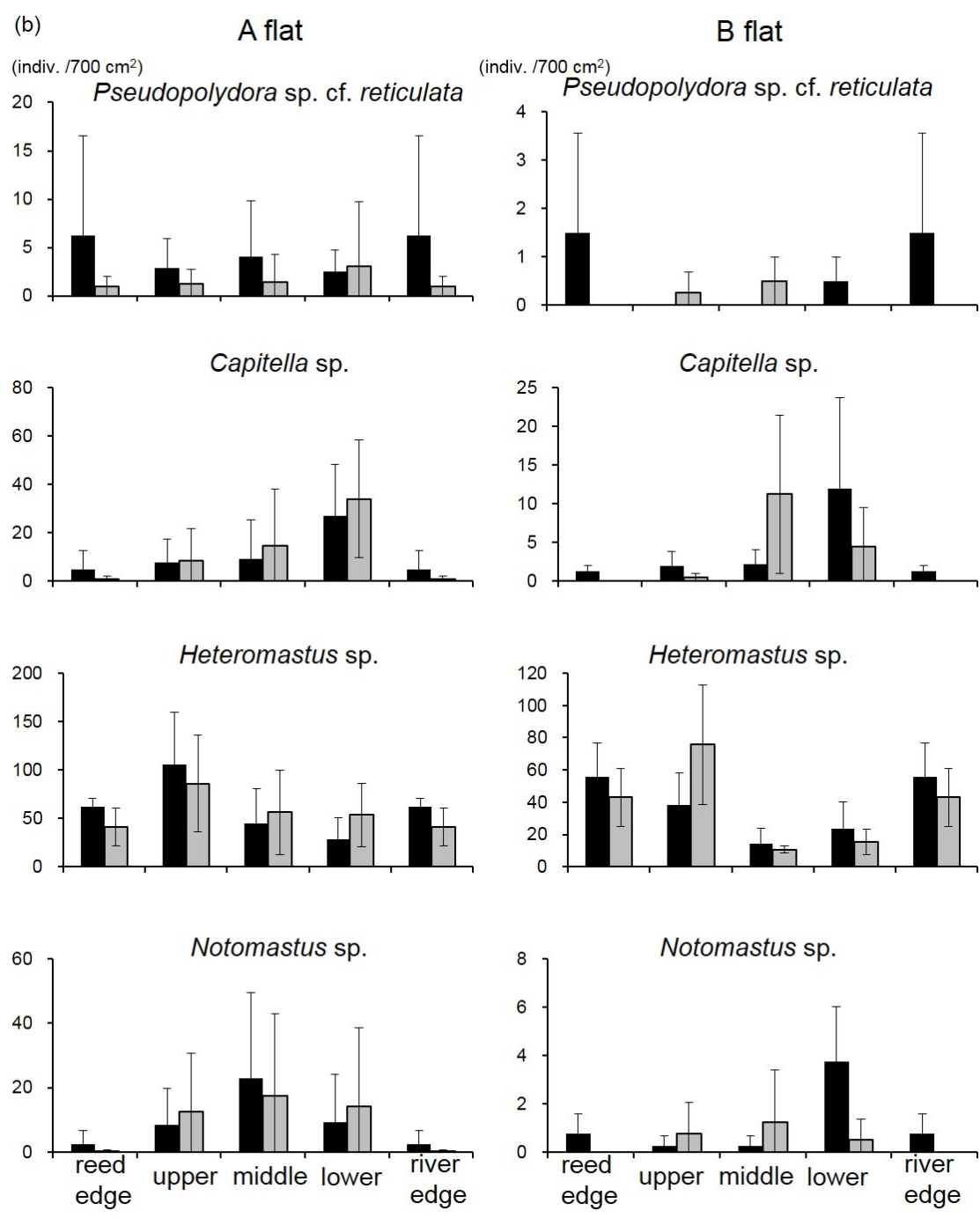


Fig. 2-6. Continued.

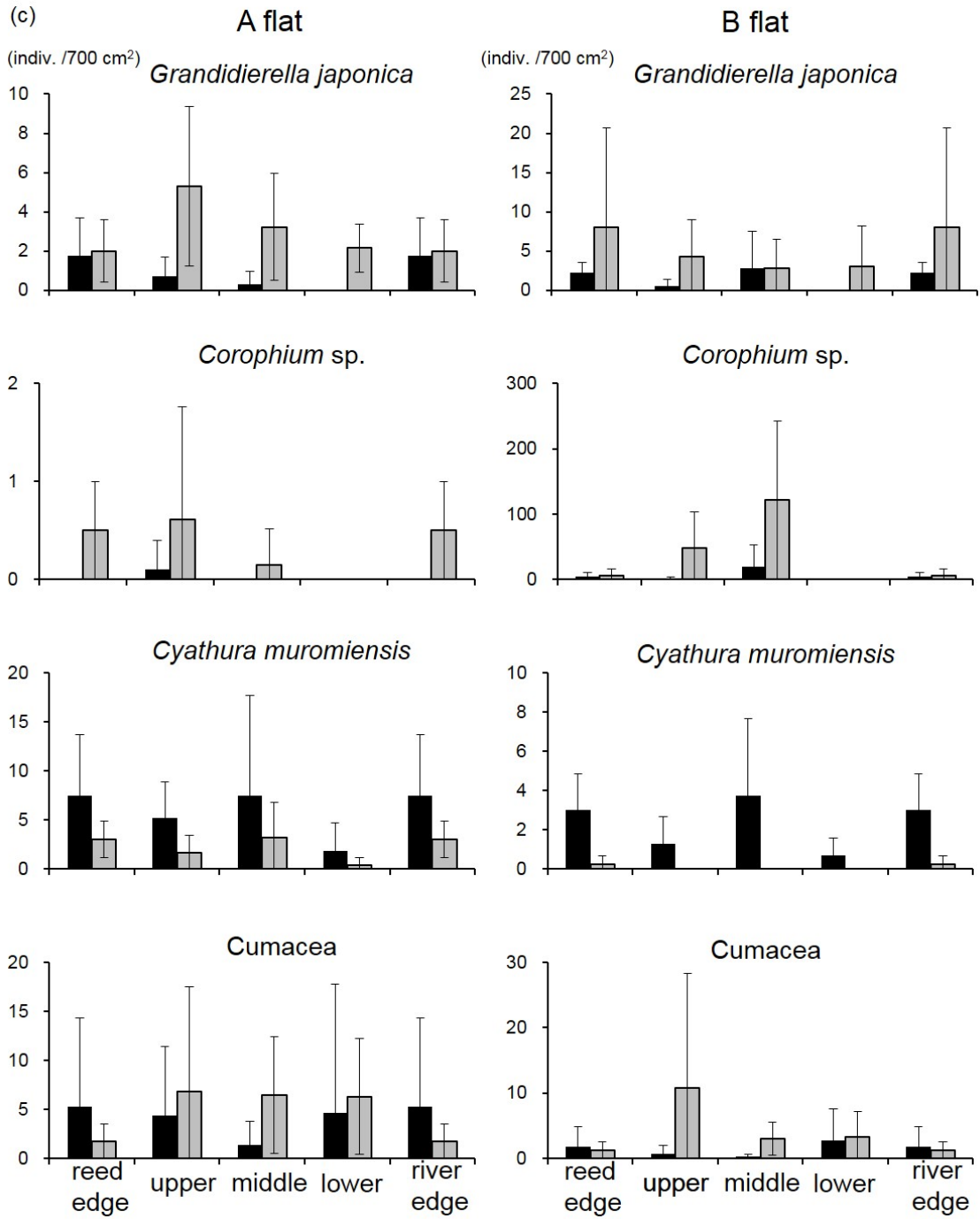


Fig. 2-6. Continued.

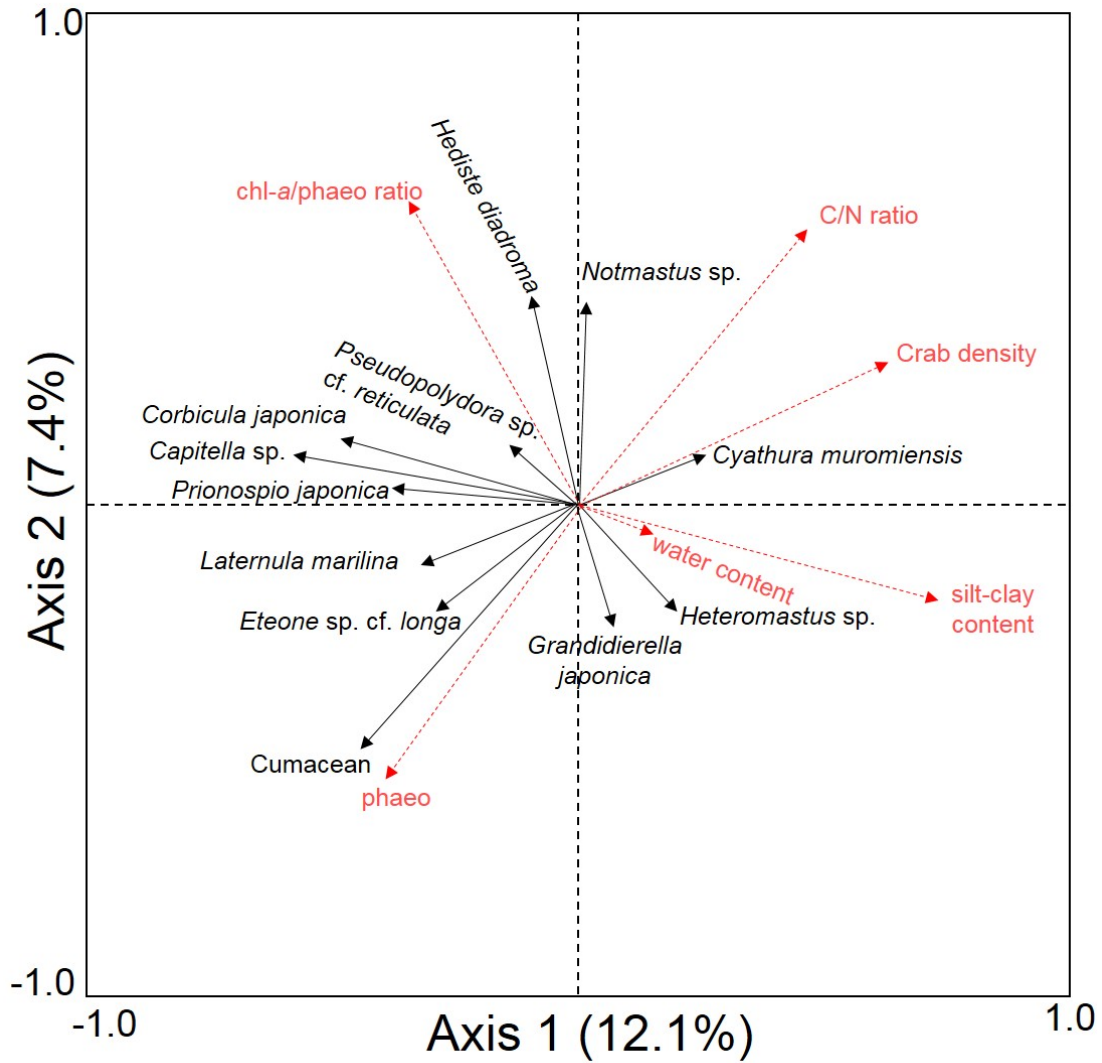


Fig. 2-7. Redundancy analysis (RDA) ordination diagram. Black line arrows indicate macrobenthic species and red dashed arrows indicate environmental variables.

第3章 ヤマトオサガニが底質環境および底生微細藻類におよぼす影響

3-1 緒言

生物攪拌者による底質環境の改変は、底質粒子の移動に伴うものと底質間隙水の移動に伴うもの到大別される (see review by Kristensen et al. 2012). 前者では、底質の粒度組成の改変や (Volkenborn et al. 2007), 底質の不安定化がおきる (Tamaki & Suzukawa 1991). 後者では、底質の酸化層の拡大 (Webb & Eyre 2004, Daleo & Iribarne 2006, Volkenborn et al. 2007) や有機物分解の促進 (Webb & Eyre 2004, Volkenborn et al. 2007) がおきる. また、生物攪拌者は底生微細藻類の現存量の低下を招くこともある (Lelieveld et al. 2004, Webb & Eyre 2004, Volkenborn et al. 2007). 底生微細藻類は干潟生態系における主要な一次生産者であり (Underwood & Kromkamp 1999), 多くのベントスの餌料源でもある (e.g. Kanaya et al. 2013). したがって生物攪拌者による底生微細藻類も含めた底質環境の改変は、干潟生態系に大きな影響を与えうる (see review by Meysman et al. 2006).

ヤマトオサガニが底質環境におよぼす影響としては、底質酸化層拡大による有機物分解促進 (矢持ら 1997) と物質循環速度の増大 (Otani et al. 2010), 摂餌による底生微細藻類の減少 (大谷ら 2006, 大谷ら 2007) などが報告されているが、これらは野外での定量調査あるいは室内実験による結果である. 序論でも触れたとおり、生物攪拌者の影響を明らかにするためには、野外における当該生物の個体数を操作した実験が有用である. 野外でヤマトオサガニの個体数を操作した実験を行った研究例は、本種の摂餌による chl-*a* の減少を示した大谷ら (2007) のみで、生物攪拌の影響の観点から干潟における本種の底質改変作用を研究した先行研究はない.

そこで本章では、ヤマトオサガニが底質環境および底生微細藻類におよぼす影響を明らかにするために、野外調査を行った多摩川河口の二ヶ所の泥干潟においてヤマトオサガニの排除実験を行った. 生物攪拌者による底質改変作用は多くの研究において報告されているが、その影響は年による変動があることが知られている (Volkenborn & Rise 2007). そこで 2011~2013 年の間、毎年実験を行って年差を考慮し、ヤマトオサガニの影響を明らかにできるようにした.

3-2 材料と方法

3-2-1 調査地

ヤマトオサガニ排除実験は 2011 年に干潟 A で、2012 年・2013 年に干潟 A と干潟 B で行った。実験はどちらの干潟においてもヤマトオサガニが多く分布する潮間帯上部において、ヤマトオサガニによる底質攪拌が活発になると考えられる夏に行った。隣接するアシ原にはアシハラガニなど他のカニ類が生息するが、干潟上にはあまり出てこないため、本実験の結果に影響をおよぼさなかったと考えられる。

3-2-2 実験デザイン

本実験は、各干潟で四つの実験ブロックを設定し、ブロック間の距離は 2011 年は約 30 m、2012 年および 2013 年は約 5 m とした (Fig. 3-1a)。各実験ブロックは以下の三つの操作区からなる (Fig. 3-1b, c) :

(1) カニ排除区 ; 金属製ケージ (50 × 50 cm, 高さ 40 cm, 目合い 12 mm) を底質上 20 cm の高さになるように干潟に埋設した。ケージの目合いでは小型個体の侵入を防げないため、目合い 2 mm のトリカルネット (タキロン製) をケージの底質上 10 cm, 底質中 10 cm の部分に巻きつけた。実験開始時に、ケージ内を掘り返してヤマトオサガニを可能な限り排除した。

(2) ケージ対照区 ; カニ排除区と同様に金属製ケージを干潟に埋設した。ヤマトオサガニの自由な出入りを保つために、ケージ底質表面から高さ 10 cm までの部分を切り取り、側面に開口部を作った。

(3) 周辺区 ; 何の操作も施さなかった。

各操作区の面積は $50 \text{ cm} \times 50 \text{ cm} = 2500 \text{ cm}^2$ とした。ケージの設置およびヤマトオサガニの排除は各年 7 月に行い、2011 年は 8 月まで、2012 年と 2013 年は 9 月まで実験を行った (Table 3-1)。

3-2-3 サンプルング

サンプルングは、2011 年は 8 月に 1 回、2012 年と 2013 年は 8 月から 9 月にかけて計 3 回、それぞれ日中の大潮干潮時に行った (Table 3-1)。サンプルング項目はヤマトオサガニ、底質環境、底生微細藻類とした。

ヤマトオサガニは各操作区内の個体数と各個体の甲幅を、巣穴から前章と同じ方法で推定した。

底質環境は有機物（TOC・TN）含量，底質粒度，含水率，酸化還元電位を調べた。有機物含量，底質粒度，含水率は内径 5 cm のプラスチック製コアを用いて，2011 年は表層 10 cm まで，2012 年と 2013 年は表層 1 cm までの底質を採取した。各項目の試料保存および分析の方法は前章に準じた。2011 年においては，採取した底質を 0-1，1-5，5-10 cm の 3 層に分割し，層ごとに分析を行った。酸化還元電位は 2011 年のみ測定を行い，ORP 電極（堀場製，9300-10D）を用いて，表層 5 cm の深さの酸化還元電位を現場で測定した。

底生微細藻類の試料採取および分析の方法は前章に準じた。

3-2-4 統計解析

2011 年のデータを用いて，底質環境各項目が操作区間および深度間で差があるかどうかを一般化線形モデル（GLM）に基づく尤度比検定によって調べた。また，ヤマトオサガニの個体数および平均甲幅，表層（0-1 cm）の底質環境各項目，底生微細藻類現存量が，操作区間および干潟間で差があるかどうかを，一般化線形混合モデル（GLMM）に基づく尤度比検定によって調べた。生物攪拌者の影響は年によって異なることから（Volkenborn & Reise 2007），変量効果には調査年を指定した。GLM および GLMM の誤差分布および link 関数については，各目的変数のデータの特徴により，以下のように指定した；ヤマトオサガニの個体数では Poisson 分布，対数関数を指定した；それ以外の目的変数では Gaussian 分布，一次関数を指定した。GLM および GLMM において説明要因に有意な差（ $p < 0.05$ ）が検出された場合，多重比較を Holm-Bonferroni test により行った。

全ての項目において，ケージ対照区と周辺区とで有意な差がなかったため，これら二つの操作区をあわせてカニ排除区に対する対照区とした。全ての解析は R 3.0.2 for Windows（R Development Core Team 2013）により実行した。

3-3 結果

3-3-1 ヤマトオサガニ個体数の調整

各操作区のヤマトオサガニの個体数と平均甲幅を Table 3-2 に示した。

いずれの年においても、両方の干潟でカニ排除区のうちいくつかのケージでヤマトオサガニが観察された (Table 3-2). ケージ対照区および周辺区のヤマトオサガニの密度は、干潟 A では 1 ケージ当たり約 7 個体、干潟 B では 1 ケージ当たり約 11 個体で、干潟 B の方がやや高かった (Table 3-2). GLMM の結果、ヤマトオサガニの個体数密度に対して操作区と干潟の交互作用が有意であることが示されたので、干潟ごとにヤマトオサガニの個体数密度に対する操作区の影響を調べたところ、いずれの干潟においてもカニ排除区におけるヤマトオサガニの個体数密度は対照区よりも有意に低かったことが示された (Table 3-3).

また、干潟 A のカニ排除区では、ヤマトオサガニの個体数が少なかったため、平均甲幅が対照区と大きく異なった；例えば 2012 年の結果では、平均甲幅がカニ排除区では 31.2 mm (n = 2) だったのに対して、ケージ対照区では 24.2 mm (n = 77), 周辺区では 25.6 mm (n = 96) だった (Table 3-2). 一方で、干潟 B ではいずれの操作区においても平均甲幅は約 20 mm で差はみられなかった (Table 3-2). 干潟間では、干潟 A の方が干潟 B よりも平均甲幅が大きかった (Table 3-2). それぞれの干潟において、ヤマトオサガニの個体数密度と平均甲幅の年による差はみられなかった (Table 3-2).

これらのことから、カニ排除区では、ヤマトオサガニの完全な排除はできなかったものの、ヤマトオサガニによる底質の攪拌は十分抑えることができたと考えられた.

3-3-2 底質環境（層別）への影響

2011 年における底質環境各項目の深度別の結果を Table 3-4 に示す. TOC はいずれの操作区においても表層 (0-1 cm) は中層 (1-5 cm)・下層 (5-10 cm) よりも高かった. TN はカニ排除区では表層が中層・下層よりも高かったが、ケージ対照区と周辺区では深度による差は小さかった. GLM の結果、TOC と TN の両方で操作区と深度の交互作用が有意であることが示されたので、深度ごとに操作区間の違いを調べたところ、表層においてカニ排除区で対照区より TOC・TN が有意に高いことが示された (Table 3-5). C/N 比は周辺区の表層において 15.9 と高かったが、それ以外では約 12 であり (Table 3-4), 操作区間および深度間で有意な差はみられなかった (Table 3-5). 含泥率は表層で高く、下層で低い傾向

が、中央粒径値は表層で小さく、下層で大きい傾向が得られた (e.g. 周辺区において含泥率は表層で 58.1%, 下層で 44.3%, Table 3-4). しかし、GLM において含泥率・中央粒径値のいずれも操作区間および深度間で有意な差はみられなかった (Table 3-5). 含水率は、カニ排除区の表層で 44.1%と最も高く、またいずれの操作区においても表層で高く下層で低い傾向が得られた (Table 3-4). GLM の結果、操作区と深度の交互作用が有意であることが示されたので、深度ごとに操作区間の違いを調べたところ、TOC・TN と同様に表層においてカニ排除区の含水率は対照区より有意に高いことが示された (Table 3-4).

3-3-3 表層底質環境および底生微細藻類への影響

各年・各操作区における表層の底質環境および底生微細藻類の結果を Table 3-6 に示す. 干潟 A では 2012 年は 2011 年, 2013 年と比べて底質の砂質化がみられ、含泥率、有機物含量、含水率が減少し、中央粒径値が上昇した (Table 3-6). 一方で、干潟 B は 2012 年と 2013 年とで底質環境に目立った変化はなかった (Table 3-6). 底生微細藻類の指標はどちらの干潟においても年により大きく変化し、特に 2012 年から 2013 年の変化が大きかった: chl-*a* は、排除区では 2013 年は 2012 年の約 5 倍、ケージ対照区と周辺区では約 7 倍に増加した; phaeo は、2013 年は 2012 年の約 2 倍に増加した; chl-*a*/phaeo は、干潟 A では 2013 年は 2012 年の約 2 倍に、干潟 B では約 3 倍に、それぞれ上昇した (Table 3-6).

GLMM の結果、カニ排除区では対照区と比較して、有機物含量 (TOC・TN) が有意に高いことが示された (Table 3-7). また、TOC は干潟間で有意差がみられなかったが、TN は干潟 A の方が干潟 B よりも有意に高いことが示された (Table 3-7). C/N 比は操作区間で有意差はみられなかったが、干潟 B の方が干潟 A よりも有意に高かった (Table 3-7). 中央粒径値と含泥率は操作区間では有意差がなかったが、干潟間では有意差がみられ、干潟 B は干潟 A よりも有意に泥質的 (中央粒径値が小さく、含泥率が高い環境) であることが示された (Table 3-7). 含水率と ORP においては、操作区間で有意差がみられ、カニ排除区では対照区に比べて含水率が有意に高く、ORP が有意に低いことが示された (Table 3-7). 底生微細藻類においては、カニ排除区は対照区と比べて底生微細藻類量が大きく増加していた様子が観察された (Fig. 3-2). GLMM の結果においても底

生微細藻類の指標全てがカニ排除区で対照区よりも有意に高く、特に chl-*a* においては、カニ排除区は対照区の 2 倍以上だった (Table 3-6, 3-7). また, phaeo と chl-*a*/phaeo においては、干潟間でも有意な差がみられ、干潟 A では干潟 B よりも phaeo が有意に多く、chl-*a*/phaeo が有意に低かった (Table 3-7).

3-4 考察

3-4-1 実験デザイン

本実験における調査項目全てにおいて、ケージ対照区と周辺区との間で有意な差がみられなかったことから、本実験に用いたケージは、実験結果に影響を与えなかったと考えられる。しかし、カニ排除区とケージ対照区では、それぞれケージに異なる改造を施した。カニ排除区では小型個体の出入りを防ぐためにケージに目合い 2 mm のトリカルネットを巻きつけており、ケージ対照区ではヤマトオサガニが操作区内へ自由に出入りできるようにケージの一部を切り取って開口部を設けた (Fig. 3-1b, c). この構造の違いにより、カニ排除区では水の流れが弱くなり、粒子の堆積を進行させた可能性はある。しかしながら、操作区間で含泥率に有意な差がなかったことから、上記の可能性は無視できる程度に小さいと考えた。

以上のことから、以降の考察では、本実験においてカニ排除区と対照区との間でみられた有意差はヤマトオサガニの在不在によるものと考えた。

3-4-2 ヤマトオサガニによる底質環境の改変

本実験の結果から、ヤマトオサガニは底生微細藻類を減少させることが示された。先行研究では、生物攪拌者は底質の攪乱により底生微細藻類に負の影響をおよぼすことが報告されている (Lelieveld et al. 2004, Webb & Eyre 2004, Armitage & Fong 2006, Volkenborn et al. 2007). また、ヤマトオサガニは堆積物食であり、主に底生微細藻類を摂食することから (大谷ら 2006, Kanaya et al. 2008a, 今村ら 2011), 本種は底質表層の攪乱だけでなく、摂食によっても底生微細藻類を減らすと考えられる。さらに、カニ排除区では chl-*a*/phaeo が対照区よりも有意に高かった (Table 3-7). Chl-*a*/phaeo は底生微細藻類の回転率の指標であり、chl-*a*/phaeo が小さいほど回転率が高いことから (Carman et al. 1997),

ケージ対照区と周辺区におけるヤマトオサガニの底質攪乱および摂食は、底生微細藻類を死亡させ、回転率を高めていると考えられる。底生微細藻類は細胞外高分子基質 (extracellular polymeric substances ; EPS) を分泌することで底質表層数 mm にマットを形成し、底質を安定化させる (Gray & Elliot 2009b)。底生微細藻類が減少すると底質が不安定化することが知られており (Lelieveld et al. 2004, Van Colen et al. 2008)、ヤマトオサガニの生物攪拌も、底質の不安定化を招くと考えられる。

カニ排除区で底質表層の TOC, TN, 含水率が対照区よりも有意に高かったことは (Table 3-5, 3-7)、カニ排除区における底生微細藻類の増加によって説明できる。TOC と TN の増加は底生微細藻類の一次生産量の増加に起因すると考えられる。また、底生微細藻類のマットは保水性が高く、底質表層の含水率を高める (Gray & Elliot 2009b)。これらのことから、ケージ対照区および周辺区において、ヤマトオサガニは底生微細藻類を減少させることで、間接的に底質表層の有機物量 (TOC・TN) と含水率を低下させたと考えられる。底質中層 (1-5 cm) および下層 (5-10 cm) では有機物量と含水率が操作区間で異ならなかったことは、ヤマトオサガニによる底質環境の改変が底生微細藻類を介したものであることを支持する。

ヤマトオサガニは底質を酸化的にすることも示された。生物攪拌者は底質の酸化層を拡大し、底質中の物質の酸化・分解を促進することが知られている (Webb & Eyre 2004, Volkenborn et al. 2007)。ヤマトオサガニにおいても、底質の酸化層を拡大することで底質中の有機物 (Otani et al. 2010) や硫化物 (大谷ら 2007) の分解速度を上げることが報告されているが、本実験においてはカニ排除区と対照区との間で、底質中層以深の有機物量に有意な差がみられなかった (Table 3-5)。このことは、本調査地においては、ヤマトオサガニの生物攪拌による底質酸化層拡大は底質中の有機物の分解促進に影響をおよぼさないことを示唆する。カニ排除区における表層から 5 cm の深さの ORP は平均で +111 mV であり (Table 3-6)、対照区に比べて有意に還元的是であるが (Table 3-7) 十分酸化的是であった。このため、カニ排除区においても底質中の有機物の分解は十分行われており、ヤマトオサガニによる底質酸化層拡大の影響がみられなかったと考えられる。

多くの先行研究において、生物攪拌者が底質の粒度組成を改変することが報告されているが (Tamaki 1984, Webb & Eyre 2004, Volkenborn et al. 2007), 本実験では含泥率および中央粒径値は操作区間で有意な差はみられなかった (Table 3-7). 加えて、前章の野外調査の結果から本調査地における底質の粒度組成は 10 cm の深さまでは均質であった (data not shown). これらのことから、ヤマトオサガニの生物攪拌は底質の粒度組成を改変しなかったと考えられる. ヤマトオサガニは、巣穴の維持のために下層から表層へと底質を運搬するが、その際に粒子による選別を行わない“regenerator” (Kristensen et al. 2012) であると考えられる. 底質を運搬する際に粒子の選別を行う“upward conveyor” (e.g. タマシキゴカイ科の一種 *Arenicola marina*) や“downward conveyor” (e.g. ミズヒキゴカイ科の一種 *Cirriiformia grandis*) とは異なり (Kristensen et al. 2012), “regenerator” の生物攪拌者は底質の粒度組成を変化させないことが報告されている (造巢性甲殻類 *Neohelice granulata*: Lomovasky et al. 2006, アナジャコ科の一種 *Trypaea australiensis*: Webb & Eyre 2004).

以上のことから、本種の場合は、底質の粒度組成の改変ではなく、底生微細藻類の現存量を減少させることにより、底質環境を改変することが本実験により示された. またこのヤマトオサガニによる底質改変作用は、調査地による影響を受けなかった (Table 3-7). 代表的な生物攪拌者である *A. marina* は底質中の泥分をハビタットから排除することにより、その他の底質環境 (e.g. 含水率, 有機物含量) を改変すると考えられている (e.g. Volkenborn et al. 2007). そのため、*A. marina* による底質環境改変作用は底質の粒度組成によって異なることが報告されている (Volkenborn et al. 2007). ヤマトオサガニによる底質環境の改変作用は底生微細藻類の減少を介するため、*A. marina* のような粒度組成の改変を介した底質環境改変とは異なり、干潟の粒度組成の影響を受けない可能性が高い. ただし、本研究を行った干潟はどちらも底生微細藻類の現存量が高かったことから、底生微細藻類の現存量が極端に低い干潟においては、ヤマトオサガニによる底質改変はみられない可能性はある.

Table 3-1. Schedules of the crab exclusion experiment. In 2011, sampling was conducted once.

year	cage setting	sampling		
		1st	2nd	3rd
2011	7/7	8/17	-	-
2012	7/20	8/17	8/30	9/13
2013	7/23	8/19	9/3	9/19

Table 3-2. Density and mean carapace width (CW) (mean \pm SE) of *Macrophthalmus japonicus* in the crab exclusion experiment from 2011 to 2013.

	A flat			B flat		
	exclusion	cage control	non-cage control	exclusion	cage control	non-cage control
2011						
density (indiv./cage)	0.5 \pm 1.0	5.8 \pm 1.2	7.3 \pm 1.3	-	-	-
carapace width (mm)	27.3 \pm NA	22.2 \pm 1.0	20.3 \pm 0.9	-	-	-
2012						
density (indiv./cage)	0.2 \pm 0.0	6.4 \pm 0.4	8.0 \pm 1.0	3.5 \pm 0.6	11.3 \pm 1.4	13.2 \pm 1.8
carapace width (mm)	31.2 \pm 0.4	24.2 \pm 1.1	25.6 \pm 0.9	19.5 \pm 1.0	21.0 \pm 0.6	20.7 \pm 0.5
2013						
density (indiv./cage)	0.9 \pm 0.4	7.5 \pm 1.0	8.2 \pm 1.2	2.7 \pm 1.3	11.0 \pm 2.1	10.3 \pm 1.6
carapace width (mm)	18.8 \pm 1.9	22.1 \pm 0.8	22.0 \pm 0.7	20.8 \pm 0.9	18.8 \pm 0.5	19.9 \pm 0.5

Table 3-3. Results of generalized linear mixed model (GLMM) examining the effects of treatment and tidal flat on crab density. Bold values indicate significant factor effects ($p < 0.05$). Holm-Bonferroni test (HBT) was conducted when GLMM indicated significant factor effects (Ex: exclusion; Co: control (cage control and non-cage control)).

	df	LR Chisq	<i>p</i>	HBT
Treatment	1	191.61	<0.001	
Tidal flat	1	63.68	<0.001	
Treatment×Tidal flat	1	20.31	<0.001	
A flat				
Treatment	1	99.53	<0.001	Co > Ex
B flat				
Treatment	1	112.35	<0.001	Co > Ex

Table 3-4. Mean values \pm SE of sediment environments in each treatments of each depth (surface, 0-1; middle, 1-5; bottom, 5-10 cm in depth) at the crab exclusion experiment in 2011.

	exclusion			cage control			non-cage control		
	surface	middle	bottom	surface	middle	bottom	surface	middle	bottom
TOC (%)	1.73 \pm 0.14	1.12 \pm 0.10	1.29 \pm 0.14	1.58 \pm 0.22	1.25 \pm 0.09	1.30 \pm 0.09	1.46 \pm 0.15	1.18 \pm 0.12	1.12 \pm 0.15
TN (%)	0.16 \pm 0.01	0.09 \pm 0.00	0.10 \pm 0.00	0.12 \pm 0.01	0.11 \pm 0.01	0.11 \pm 0.01	0.10 \pm 0.01	0.09 \pm 0.01	0.09 \pm 0.01
C/N ratio	11.0 \pm 0.5	12.5 \pm 1.2	12.5 \pm 1.2	12.6 \pm 1.2	11.8 \pm 0.9	12.6 \pm 1.0	15.9 \pm 4.0	12.4 \pm 1.1	13.2 \pm 0.9
median grain size (μ m)	38.2 \pm 14.2	44.1 \pm 11.3	35.3 \pm 13.5	32.8 \pm 8.2	58.9 \pm 14.5	43.6 \pm 14.6	38.3 \pm 15.2	42.3 \pm 15.8	66.6 \pm 15.6
silt-clay content (%)	61.2 \pm 8.4	56.4 \pm 4.4	60.5 \pm 6.5	62.1 \pm 5.5	50.7 \pm 7.4	58.2 \pm 6.9	58.1 \pm 8.1	56.8 \pm 8.8	44.3 \pm 8.0
water content (%)	44.1 \pm 2.3	34.9 \pm 3.2	32.8 \pm 1.3	39.0 \pm 0.7	35.2 \pm 0.9	33.7 \pm 1.1	35.8 \pm 1.7	34.0 \pm 1.0	30.2 \pm 1.2

Table 3-5. Results of generalized linear model (GLM) examining the effects of treatment and depth on sediment environments. Bold values indicate significant factor effects ($p < 0.05$). Holm-Bonferroni test (HBT) was conducted when GLM indicated significant factor effects (Ex: exclusion; Co: control (cage control and non-cage control)).

	df	TOC (%)			TN (%)			C/N ratio			median grain size (μm)			silt-clay content (%)			water content (%)		
		LR Chisq	<i>p</i>	HBT	LR Chisq	<i>p</i>	HBT	LR Chisq	<i>p</i>	HBT	LR Chisq	<i>p</i>	HBT	LR Chisq	<i>p</i>	HBT	LR Chisq	<i>p</i>	HBT
Treatment	1	4.00	0.045		4.19	0.041		0.02	0.890		0.72	0.396		0.67	0.414		8.13	0.004	
Depth	2	6.45	0.040		19.05	<0.001		4.43	0.109		1.40	0.497		1.55	0.462		17.01	0.000	
Treatment*Depth	2	9.47	0.009		11.93	0.003		0.24	0.887		0.48	0.785		0.91	0.633		11.42	0.003	
surface																			
Treatment	1	14.73	<0.001	Ex > Co	12.17	<0.001	Ex > Co										18.40	<0.001	Ex > Co
middle																			
Treatment	1	0.60	0.439		1.12	0.290											0.00	0.897	
bottom																			
Treatment	1	0.27	0.601		0.56	0.456											0.23	0.631	

Table 3-6. Mean values \pm SE of surface sediment environment and MPB in each treatment of the crab exclusion experiment (n = 4 in 2011, n = 12 in 2012 and 2013).

	A flat			B flat		
	exclusion	cage control	non-cage control	exclusion	cage control	non-cage control
2011						
sediment environment						
TOC (%)	1.73 \pm 0.14	1.58 \pm 0.22	1.46 \pm 0.09	-	-	-
TN (%)	0.16 \pm 0.01	0.12 \pm 0.01	0.10 \pm 0.01	-	-	-
C/N ratio	11.03 \pm 0.54	12.55 \pm 1.14	15.86 \pm 1.41	-	-	-
median grain size (μ m)	38.21 \pm 14.20	32.84 \pm 8.16	38.30 \pm 5.69	-	-	-
silt-clay content (%)	61.17 \pm 8.42	62.14 \pm 5.47	58.15 \pm 3.25	-	-	-
water content (%)	44.13 \pm 2.29	39.01 \pm 1.26	35.82 \pm 1.26	-	-	-
ORP (mV)	111 \pm 14	130 \pm 12	123 \pm 15	-	-	-
MPB						
chl- <i>a</i> (μ g/cm ²)	2.79 \pm 0.68	0.75 \pm 0.12	0.93 \pm 0.08	-	-	-
phaeo (μ g/cm ²)	18.70 \pm 2.08	9.34 \pm 1.09	9.43 \pm 0.56	-	-	-
chl- <i>a</i> /phaeo	0.15 \pm 0.03	0.08 \pm 0.01	0.10 \pm 0.01	-	-	-
2012						
sediment environment						
TOC (%)	0.73 \pm 0.07	0.74 \pm 0.05	0.67 \pm 0.07	1.22 \pm 0.07	1.09 \pm 0.05	1.02 \pm 0.11
TN (%)	0.07 \pm 0.01	0.07 \pm 0.00	0.06 \pm 0.01	0.09 \pm 0.00	0.08 \pm 0.00	0.08 \pm 0.00
C/N ratio	10.89 \pm 0.51	10.95 \pm 0.38	10.58 \pm 0.51	13.62 \pm 0.47	13.25 \pm 0.37	13.43 \pm 1.01
median grain size (μ m)	100.41 \pm 4.09	93.06 \pm 4.85	97.13 \pm 5.85	23.12 \pm 1.72	25.38 \pm 1.47	28.85 \pm 1.72
silt-clay content (%)	33.20 \pm 1.63	35.72 \pm 1.97	33.37 \pm 2.60	66.02 \pm 2.00	64.03 \pm 1.75	61.57 \pm 5.24
water content (%)	26.93 \pm 1.96	25.74 \pm 1.48	25.66 \pm 1.38	33.75 \pm 2.17	29.91 \pm 1.47	28.78 \pm 1.49
MPB						
chl- <i>a</i> (μ g/cm ²)	0.90 \pm 0.31	0.30 \pm 0.07	0.38 \pm 0.07	0.88 \pm 0.18	0.38 \pm 0.11	0.29 \pm 0.09
phaeo (μ g/cm ²)	10.02 \pm 1.57	7.89 \pm 1.00	7.56 \pm 1.06	7.80 \pm 1.53	5.47 \pm 1.58	5.01 \pm 1.10
chl- <i>a</i> /phaeo	0.09 \pm 0.02	0.04 \pm 0.01	0.05 \pm 0.01	0.12 \pm 0.01	0.07 \pm 0.01	0.06 \pm 0.01
2013						
sediment environment						
TOC (%)	1.52 \pm 0.12	1.22 \pm 0.10	1.21 \pm 0.10	1.18 \pm 0.13	0.99 \pm 0.12	0.85 \pm 0.08
TN (%)	0.13 \pm 0.01	0.10 \pm 0.01	0.10 \pm 0.01	0.09 \pm 0.01	0.08 \pm 0.01	0.07 \pm 0.01
C/N ratio	11.91 \pm 0.18	11.94 \pm 0.25	12.04 \pm 0.17	12.69 \pm 0.38	12.76 \pm 0.64	12.31 \pm 0.34
median grain size (μ m)	21.13 \pm 1.46	27.24 \pm 5.85	30.01 \pm 2.64	22.48 \pm 2.29	24.29 \pm 1.84	34.03 \pm 2.40
silt-clay content (%)	68.20 \pm 3.04	63.56 \pm 2.99	59.95 \pm 2.31	67.59 \pm 3.49	65.49 \pm 2.98	59.52 \pm 2.26
water content (%)	43.55 \pm 1.84	37.12 \pm 1.87	37.72 \pm 1.49	36.08 \pm 1.69	31.87 \pm 1.30	30.49 \pm 0.97
MPB						
chl- <i>a</i> (μ g/cm ²)	4.28 \pm 1.05	2.32 \pm 0.68	2.24 \pm 0.62	4.64 \pm 1.16	2.22 \pm 0.43	1.91 \pm 0.38
phaeo (μ g/cm ²)	28.18 \pm 2.56	24.23 \pm 3.20	19.70 \pm 2.58	15.35 \pm 1.82	11.03 \pm 1.67	10.54 \pm 1.61
chl- <i>a</i> /phaeo ratio	0.15 \pm 0.04	0.09 \pm 0.03	0.11 \pm 0.03	0.30 \pm 0.07	0.20 \pm 0.03	0.18 \pm 0.03

Table 3-7. Results of GLMM examining the effects of treatment and tidal flat on parameters of sediment environment and MPB abundance. Bold values indicate significant factor effects ($p < 0.05$). Holm-Bonferroni test (HBT) was conducted when GLMM indicated significant factor effects (Ex: exclusion; Co: control (cage control and non-cage control); A: A flat; B: B flat).

		sediment environment														
df	TOC (%)			TN (%)			C/N ratio			median grain size (μm)			silt-clay content (%)			
	LR Chisq	<i>p</i>	HBT	LR Chisq	<i>p</i>	HBT	LR Chisq	<i>p</i>	HBT	LR Chisq	<i>p</i>	HBT	LR Chisq	<i>p</i>	HBT	
Treatment	1	18.28	<0.001	Ex > Co	30.69	<0.001	Ex > Co	0.23	0.630	0.93	0.334		3.84	0.050		
Tidal flat	1	0.73	0.392		5.80	0.016	A > B	34.17	<0.001	B > A	100.31	<0.001	A > B	88.57	<0.001	B > A
Treatment×Tidal flat	1	0.21	0.651		0.25	0.617		1.39	0.239	0.20	0.654		0.31	0.576		
		sediment environment						MPB								
df	water content (%)			ORP (mV)			chl- <i>a</i> ($\mu\text{g}/\text{cm}^2$)			phaeo ($\mu\text{g}/\text{cm}^2$)			chl- <i>a</i> /phaeo			
	LR Chisq	<i>p</i>	HBT	LR Chisq	<i>p</i>	HBT	LR Chisq	<i>p</i>	HBT	LR Chisq	<i>p</i>	HBT	LR Chisq	<i>p</i>	HBT	
Treatment	1	33.88	<0.001	Ex > Co	3.87	0.049	Co > Ex	55.55	<0.001	Ex > Co	31.61	<0.001	Ex > Co	39.21	<0.001	Ex > Co
Tidal flat	1	1.90	0.168		-	-		0.00	0.989	89.26	<0.001	A > B	43.88	<0.001	B > A	
Treatment×Tidal flat	1	0.13	0.720		-	-		0.29	0.590	0.94	0.333		2.06	0.151		

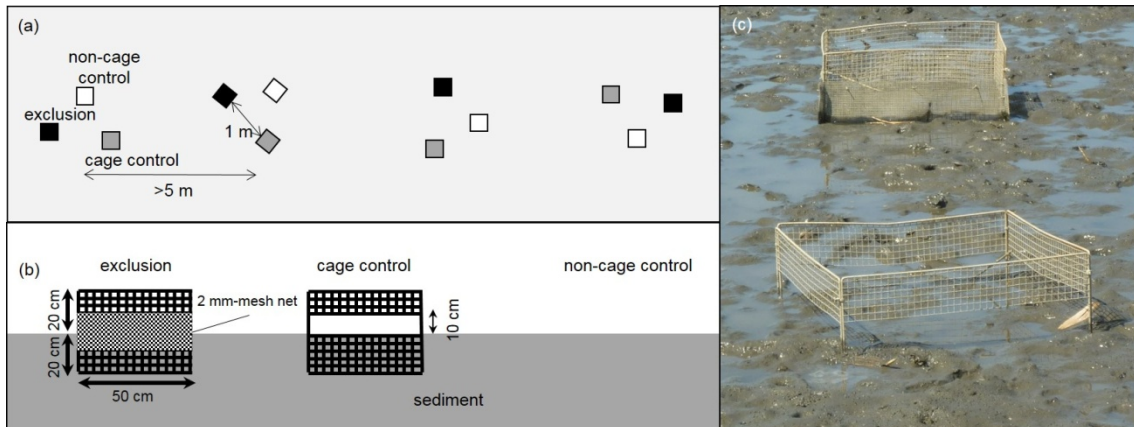


Fig. 3-1. Design of the crab exclusion experiment. (a) Arrangements of plots of the experiment in the study flat. (b) Design of the plots of each treatment. (c) Pictures of the cages set up at the study site. Back side of the picture is the cage for the exclusion treatment and front side of the picture is the cage for the cage control treatment.

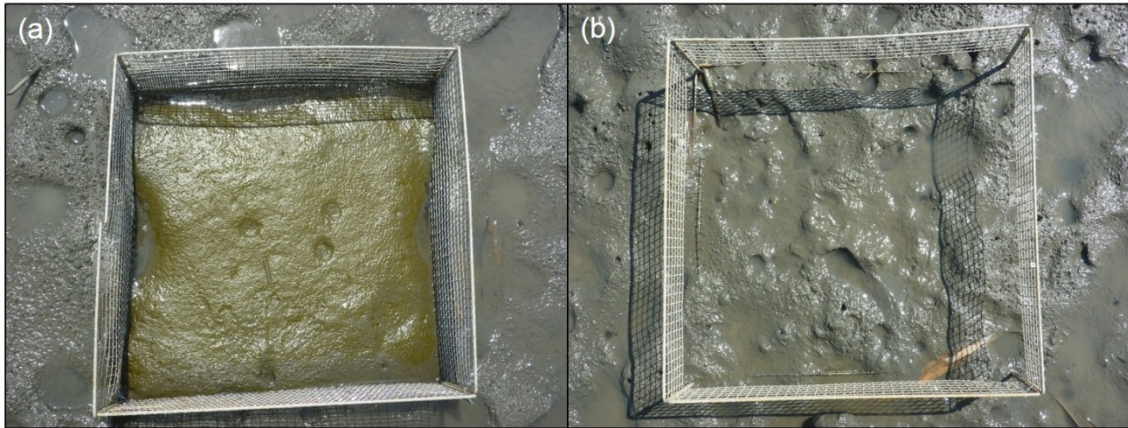


Fig. 3-2. Pictures of the plots at ca. 1 month after starting the experiment in 2013. (a) The plot of the exclusion treatment. The surface sediment was brownish for increased MPB. (b) The plot of the cage control treatment.

第4章 ヤマトオサガニがベントスにおよぼす影響

4-1 緒言

ある干潟におけるベントス群集を決定するうえで、生物攪拌者による底質環境の改変は、栄養的な種間関係と同様に重要な要因である (Reise 2002). 生物攪拌者が様々なベントスに対して与える影響について、以下のような例が知られている; 濾過食性二枚貝の摂餌阻害 (Rhose & Young 1970, Lomovasky et al. 2006); 表層堆積物食者および棲管性多毛類の排除 (Posey et al. 1991, Botto & Iribarne 1999, Volkenborn & Reise 2006, 2007, Volkenborn et al. 2009); 下層堆積物食者の増加 (Flint & Kalke 1986, Volkenborn & Reise 2007); 巣穴近傍でのメイオベントスの増加 (Reise & Ax 1979, Reise 1983, Dittmann 1996) または減少 (Botto & Iribarne 1999).

前章で明らかにしたとおり、ヤマトオサガニは底生微細藻類を減少させ、底質環境を改変する。そのため、ヤマトオサガニは同所的に生息する他のベントスに対しても影響をおよぼすと考えられるが、これまでそのことは調べられてこなかった。これを明らかにするために、本章では前章のヤマトオサガニを排除した野外操作実験において、ヤマトオサガニの在不在によるマクロベントス各種と、本調査地におけるメイオベントスの大部分を占める線虫について個体数の変化を調べた。

4-2 材料と方法

調査地および実験デザインは前章と同様である。

4-2-1 サンプリング

前章と同様に、2011年は8月に1回、2012年と2013年は8月から9月にかけて計3回、それぞれ日中の大潮干潮時にサンプリングを行った (Table 3-1). サンプリングはヤマトオサガニ、マクロベントス、線虫について行った。ヤマトオサガニの調査およびその結果は前章と同じである。また、2011年は線虫のサンプリングは行わなかった。

マクロベントスはプラスチック製コアを用いて、各操作区内から表層 10 cm

の底質 300 cm²を採取し、現場で目合い 0.5 mm の篩でふるって採集した。線虫の試料は、内径 2 cm のプラスチック製コアを用いて、各操作区内で無作為に選んだ三ヶ所から表層 5 cm の底質を採取し一つにプールした。マクロベントスの試料は研究室に持ち帰った後、2011 年および 2013 年は 5%ホルマリン・0.1%ローズベンガル溶液で固定・染色し、2012 年は-30°C で冷凍保存した。その後、双眼実体顕微鏡下で種あるいはそれ以上の分類群に同定し、分類群ごとに個体数の計数を行った。線虫の試料は研究室に持ち帰った後-30°C で冷凍保存した。解凍後、目合い 63 μm の篩でふるい、残渣を 5%ホルマリン・0.1%ローズベンガル溶液で固定・染色した上で、双眼実体顕微鏡下で個体数を計数した。

4-2-2 ヤマトシジミの肥満度の測定

ヤマトオサガニの生物攪拌により濾過食者であるヤマトシジミの摂餌が阻害されているかを明らかにするために、2012 年にヤマトシジミの肥満度 (Condition Index, C.I.) を計測した。肥満度は末光ら (2001) に従い、以下のように定義した；

$$\text{肥満度 (C.I.)} = (\text{SFDW} - \text{SFAW}) \div (\text{L} \times \text{H} \times \text{W})$$

ここで、SFDW は軟体部の乾燥重量 (g)、SFAW は軟体部の灰重量、L、H、W はそれぞれ殻長、殻高、殻幅 (cm) である。

肥満度の測定は、個体数が十分に得られた干潟 A のヤマトシジミについてのみ行った。

4-2-3 統計解析

出現したマクロベントスのうち、十分な個体数および出現頻度があったマクロベントスの 9 種と線虫を対象に、各分類群の個体数密度の操作区間および干潟間での差の有無を、一般化線形混合モデル (GLMM) による尤度比検定によって調べた。生物攪拌者の影響は年によって異なることから (Volkenborn & Reise 2007)、変量効果には調査年を指定した。GLMM の誤差分布は Poisson 分布を、link 関数は対数関数を指定した。また、ヤマトシジミの肥満度の操作区間での差

の有無を一般化線形モデル (GLM) による尤度比検定によって調べた。GLM の誤差分布は正規分布を、link 関数は一次関数を指定した。GLMM および GLM において説明要因に有意な差 ($p < 0.05$) が検出された場合、多重比較を Holm-Bonferroni test により行った。

全ての項目において、ケージ対照区と周辺区間で有意な差がなかったため、これら二つの操作区をあわせてカニ排除区に対する対照区とした。全ての解析は R 3.0.2 for Windows (R Development Core Team 2013) により実行した。

4-3 結果

4-3-1 マクロベントスへの影響

Table 4-1 に出現したマクロベントスの種または分類群とそれらの個体数密度を年度、干潟、操作区ごとに示した。3年間で合計 13 分類群 7809 個体が得られた。二枚貝ではヤマトシジミが最も多く出現し、ソトオリガイが次いで多く、ホトトギスガイ *Musculista senhousia* は 2012 年にわずかに出現しただけだった。また、ヤマトシジミとソトオリガイの個体数密度は干潟 A の方が干潟 B より高かった。多毛類では、ヤマトカワゴカイ、ヤマトスピオ、ヘテロマス属の一種の個体数密度が高かった。2011 年の干潟 A では、他の年度・干潟と比較して特にこれら 3 種の個体数密度が高かった。また、干潟 B では干潟 A に比べて 2012 年、2013 年ともヤマトスピオの個体数密度が低かった。甲殻類では、ニホンドロソコエビがどちらの干潟でも出現し、ムロミスナウミナナフシは干潟 A で、ドロクダムシ科の一種は干潟 B で多く出現した。クーマ類は 2013 年のみ出現した。

GLMM の結果、解析対象とした 9 種のうちホソミサシバを除く 8 種でヤマトオサガニ排除による有意な個体数密度の変化がみられた (Table 4-2)。ヤマトシジミ、ソトオリガイ、ヤマトカワゴカイ、ヤマトスピオ、ドロクダムシ科の一種はどちらの干潟においてもカニ排除区で対照区より有意に個体数密度が高く、ヘテロマス属の一種とムロミスナウミナナフシは両干潟においてカニ排除区で対照区より有意に個体数密度が低かった。ニホンドロソコエビは干潟 A ではカニ排除区で対照区より有意に個体数密度が高かったが、干潟 B では操作区間で個体数密度に有意な差がみられなかった。

4-3-2 ヤマトシジミの肥満度への影響

Table 4-3 に、干潟 A の各操作区におけるヤマトシジミの肥満度および GLM の結果を示す。肥満度は最大で 0.024，最小で 0.008 であり，各操作区での平均値は 0.012~0.013 だった。これらの値は末光ら（2001）が島根県神西湖に隣接する人工湿地で行ったヤマトシジミの飼育実験での 8 月・9 月の肥満度（0.017~0.02），山口ら（2008）が島根県宍道湖で 11 月に採集したヤマトシジミの肥満度（ 0.0085 ± 0.0013 ）と大きく異ならなかった。ヤマトシジミの肥満度はカニ排除区で対照区よりも有意に高かった。なお干潟 B のヤマトシジミは，得られた個体数が少なかったため，解析から外した。

4-3-3 線虫への影響

Table 4-4 に，各操作区における線虫の個体数密度を示した。干潟 A ではどの操作区においても，2013 年の線虫の個体数密度は 2012 年の約 2 倍であった。それに対して，干潟 B ではケージ対照区と周辺区では 2012 年から 2013 年にかけて干潟 A 同様に線虫の個体数密度が増加したが，カニ排除区では大きな変化はみられなかった。GLMM において操作区と干潟の交互作用が認められたので，干潟ごとに操作区の影響を GLMM に基づく尤度比検定で調べたところ，干潟 A でのみ操作区間で線虫の個体数密度の有意な差がみられた（Table 4-5）。干潟 A においては，どちらの年においてもカニ排除区は対照区に比べて線虫の個体数密度が 2 倍以上高かった（Table 4-4）。

4-4 考察

4-4-1 マクロベントスおよび線虫への影響

本実験により，ヤマトオサガニの存在がマクロベントス 8 種および線虫の個体数密度に影響をおよぼすことが明らかになった。前章では，ヤマトオサガニの生物攪拌による底質環境の改変は，（1）底生微細藻類の現存量の低下，（2）底質の不安定化，（3）底質下層の酸化層拡大の三つに大別できた。そこで本節においても，ヤマトオサガニによるこれら三つの底質環境改変を考慮してヤマトオサガニの生物攪拌がマクロベントスおよび線虫にどのように影響を与えた

かを考察する.

4-4-1-1 底生微細藻類の現存量を介した影響

底生微細藻類は干潟生態系における重要な餌料源であり, 堆積物食者だけでなく懸濁物食者も強く依存している (Kanaya et al. 2008a, Kanaya et al. 2013). 対照区では, ヤマトオサガニの生物攪拌により底生微細藻類が減少したため, 底生微細藻類を利用するヤマトシジミ (Kasai & Nakata 2005, Kanaya et al. 2013), ソトオリガイ (Kanaya et al. 2008b, Kanaya et al. 2013), ヤマトカワゴカイ (Kanaya et al. 2008b, Kanaya et al. 2013) の個体数密度がカニ排除区よりも低かったと考えられる.

また線虫の現存量は, 底生微細藻類や有機物含量といった餌の量と相関があることが知られている (Middelburg et al. 2000, Rzeznik-Orignac et al. 2003, Van Colen et al. 2009). 干潟 A のカニ排除区では chl-*a* と有機物含量が高かったため (Table 3-7), 線虫の個体数密度が高かった可能性がある.

4-4-1-2 底質の不安定化を介した影響

底生微細藻類の減少は底質表層の不安定化を招く (Lelieveld et al. 2004, Van Colen et al. 2008). 対照区においては, ヤマトオサガニによる底質の攪乱のために底生微細藻類の現存量が低く, カニ排除区と比べて底質表面が不安定だったと考えられる. 底質表面が不安定であると, 底質表面から水柱への底質粒子の巻上りが増大し, 懸濁物食者の摂餌および成育が阻害される (Rhoads & Young 1970). 本実験においても, ヤマトシジミの肥満度が対照区でカニ排除区よりも有意に低かったことから (Table 4-3), 対照区ではヤマトオサガニの底質攪乱によって底質の巻上りが増大し, ヤマトシジミの摂餌が阻害されたと考えられる. また, ヤマトオサガニによる活発な造巣は, ヤマトシジミの底質中の定位を阻害すると推定される. 二枚貝は底質中での定位が阻害されることで成育が悪くなることから (柴田ら 1997), このこともヤマトシジミの肥満度を低下させていた可能性がある. 肥満度を計測していないが, ソトオリガイも懸濁物食性の二枚貝であるため, 同様に摂餌阻害や定位の阻害があったと推定される.

生物攪拌者によって不安定化した底質では, 底質表層に棲管を形成する生物

が減少することがある (Volkenborn & Reise 2007, Volkenborn et al. 2009). *Prionospio* 属は底質表層に棲管を作ることが知られており (Foster 1971), ヤマトスピオも同様に棲管を作ると推定される. 本実験において, ヤマトスピオの個体数密度が対照区で低かったのは (Table 4-2), ヤマトオサガニにより不安定化した底質で棲管を形成できなかつたためである可能性がある. また, ヤマトスピオは冠水時に底質から水中に泳ぎだし移動することから (Hsieh & Hsu 1999), 対照区から底質の攪乱が少なく安定的なカニ排除区へ移動していた可能性もある.

底質表層に微小な巣穴を形成するニホンドロソコエビとドロクダムシ科の一種は対照区で個体数密度が低かった (Table 4-2). これらのヨコエビ類は, ヤマトオサガニによる底質の攪乱がある対照区よりも, 底生微細藻類のマットにより底質表面が安定したカニ排除区の方が好適な環境だったと考えられる.

4-4-1-3 底質下層の酸化層拡大を介した影響

底質下層に生息するヘテロマス属の一種とムロミスナウミナナフシは対照区でカニ排除区より有意に個体数密度が高かった (Table 4-2). 生物攪拌者によって底質下層の酸化層が拡大することで, 底質下層に生息する種の現存量が増加することがある (Flint & Kalke 1986). 対照区ではヤマトオサガニの造巣による底質下層への酸素供給量の増大により底質下層が酸化的になり, ヘテロマス属の一種とムロミスナウミナナフシにとって好適な環境が形成されたと考えられる.

4-4-2 ヤマトオサガニの影響の干潟間での差異

本実験で示されたヤマトオサガニが同所的に生息する他のベントスにおよぼす影響の多くは干潟間で一致したが, 干潟 A で観察されたニホンドロソコエビと線虫への負の影響は, 干潟 B ではみられなかった. このうちニホンドロソコエビは, 本実験期間中の干潟 B での個体数密度は平均で $0.7 \text{ indiv./300 cm}^2$ であり, 平均 $5.3 \text{ indiv./300 cm}^2$ であった干潟 A より有意に少なかった (Table 4-2). そのため, 干潟 B ではヤマトオサガニによるニホンドロソコエビへの負の影響が明瞭でなかったと考えられる. 線虫の個体数密度は底質の粒度とも相関を有し

(Steyaert et al. 2003, Gallucci et al. 2005), ある種の線虫は含泥率が高い場所では出現しないことが知られている (Gallucci et al. 2005). 干潟 B は干潟 A よりも底質の含泥率が高く, より泥質である (Table 3-7). そのため干潟 A よりも含泥率が高い干潟 B では, ヤマトオサガニによる負の影響が明瞭でなかったのかもしれない. また, 本実験においては線虫の種の分類を行わなかった. 干潟間で線虫の種組成が異なっていたために, 干潟間で実験結果が異なった可能性もある.

Table 4-1. Number of individuals (mean \pm SE 300 cm⁻²) of macrobenthos in each treatment, each tidal flat and each year.

	A flat			B flat		
	exclusion	cage control	non-cage control	exclusion	cage control	non-cage control
2011						
Bivalvia						
<i>Corbicula japonica</i>	9.0 \pm 2.3	8.3 \pm 2.3	6.0 \pm 2.4	-	-	-
<i>Laternula mrlina</i>	0.3 \pm 0.3	0.3 \pm 0.3	0.3 \pm 0.3	-	-	-
Polychaeta						
<i>Eteone</i> sp. cf. <i>longa</i>	0.5 \pm 0.3	0.0 \pm 0.0	0.5 \pm 0.3	-	-	-
<i>Hediste diadroma</i>	31.3 \pm 3.2	24.5 \pm 5.8	32.5 \pm 4.1	-	-	-
<i>Prionospio japonica</i>	40.0 \pm 6.0	35.3 \pm 4.2	34.5 \pm 7.4	-	-	-
<i>Pseudopolydora</i> sp. cf. <i>reticulata</i>	0.3 \pm 0.3	0.8 \pm 0.5	0.0 \pm 0.0	-	-	-
<i>Capitella</i> sp.	0.8 \pm 0.8	0.3 \pm 0.3	0.5 \pm 0.3	-	-	-
<i>Heteromastus</i> sp.	35.0 \pm 6.0	28.3 \pm 10.8	50.0 \pm 11.0	-	-	-
<i>Notomastus</i> sp.	1.0 \pm 0.4	0.5 \pm 0.5	1.3 \pm 0.8	-	-	-
Crustacea						
<i>Grandidierella japonica</i>	9.5 \pm 2.1	2.3 \pm 0.5	0.8 \pm 0.8	-	-	-
<i>Cyathura muromiensis</i>	5.3 \pm 1.1	5.0 \pm 2.1	6.5 \pm 2.9	-	-	-
2012						
Bivalvia						
<i>Musculista senhousia</i>	0.2 \pm 0.1	0.2 \pm 0.2	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0
<i>Corbicula japonica</i>	14.2 \pm 1.7	11.2 \pm 1.6	11.8 \pm 1.2	3.0 \pm 2.6	1.1 \pm 0.7	5.0 \pm 4.4
<i>Laternula mrlina</i>	3.1 \pm 0.8	1.9 \pm 0.6	1.8 \pm 0.4	0.2 \pm 0.1	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0
Polychaeta						
<i>Eteone</i> sp. cf. <i>longa</i>	0.3 \pm 0.3	0.8 \pm 0.4	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.4 \pm 0.2	0.3 \pm 0.1
<i>Hediste diadroma</i>	19.2 \pm 2.2	21.3 \pm 3.0	28.7 \pm 3.0	19.4 \pm 2.4	16.1 \pm 2.0	25.4 \pm 3.7
<i>Prionospio japonica</i>	4.6 \pm 1.4	7.4 \pm 2.1	4.3 \pm 1.0	0.3 \pm 0.1	0.4 \pm 0.2	0.3 \pm 0.1
<i>Pseudopolydora</i> sp. cf. <i>reticulata</i>	0.1 \pm 0.1	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0
<i>Capitella</i> sp.	0.1 \pm 0.1	0.1 \pm 0.1	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.1 \pm 0.1
<i>Heteromastus</i> sp.	6.9 \pm 1.4	10.4 \pm 2.0	12.3 \pm 1.5	2.7 \pm 0.6	3.3 \pm 0.7	7.1 \pm 2.1
<i>Notomastus</i> sp.	0.2 \pm 0.1	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.1 \pm 0.1
Crustacea						
<i>Grandidierella japonica</i>	15.0 \pm 7.2	4.3 \pm 1.8	8.3 \pm 1.8	1.3 \pm 0.4	0.3 \pm 0.2	1.1 \pm 0.3
<i>Corophium</i> sp.	0.0 \pm 0.0	0.1 \pm 0.1	0.0 \pm 0.0	2.8 \pm 0.9	3.0 \pm 1.1	3.3 \pm 0.9
<i>Cyathura muromiensis</i>	3.7 \pm 0.6	4.6 \pm 0.9	6.9 \pm 1.1	0.0 \pm 0.0	0.1 \pm 0.1	0.0 \pm 0.0
2013						
Bivalvia						
<i>Corbicula japonica</i>	2.8 \pm 1.4	2.5 \pm 0.4	1.4 \pm 0.3	0.2 \pm 0.1	0.3 \pm 0.1	0.5 \pm 0.3
<i>Laternula mrlina</i>	0.6 \pm 0.3	0.3 \pm 0.2	0.5 \pm 0.2	0.7 \pm 0.4	0.0 \pm 0.0	0.1 \pm 0.1
Polychaeta						
<i>Eteone</i> sp. cf. <i>longa</i>	0.6 \pm 0.2	0.2 \pm 0.1	0.3 \pm 0.2	0.6 \pm 0.2	0.3 \pm 0.2	0.5 \pm 0.3
<i>Hediste diadroma</i>	2.1 \pm 0.4	3.3 \pm 0.7	2.9 \pm 0.7	28.3 \pm 2.6	14.3 \pm 2.3	16.3 \pm 2.7
<i>Prionospio japonica</i>	13.0 \pm 3.4	6.7 \pm 1.7	6.6 \pm 1.8	0.8 \pm 0.2	0.6 \pm 0.3	0.6 \pm 0.3
<i>Pseudopolydora</i> sp. cf. <i>reticulata</i>	1.3 \pm 0.6	0.7 \pm 0.3	0.3 \pm 0.1	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.2 \pm 0.2
<i>Capitella</i> sp.	0.8 \pm 0.5	0.2 \pm 0.1	0.3 \pm 0.2	0.3 \pm 0.2	0.2 \pm 0.1	0.1 \pm 0.1
<i>Heteromastus</i> sp.	6.4 \pm 1.4	6.3 \pm 1.7	10.3 \pm 2.5	15.5 \pm 2.7	19.3 \pm 4.1	20.1 \pm 4.7
<i>Notomastus</i> sp.	0.5 \pm 0.3	0.0 \pm 0.0	0.2 \pm 0.1	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0
Crustacea						
<i>Grandidierella japonica</i>	0.4 \pm 0.2	0.7 \pm 0.3	4.5 \pm 1.5	0.8 \pm 0.3	0.1 \pm 0.1	0.4 \pm 0.2
<i>Corophium</i> sp.	0.1 \pm 0.1	0.2 \pm 0.1	0.0 \pm 0.0	4.2 \pm 1.6	2.8 \pm 0.8	2.7 \pm 0.6
<i>Cyathura muromiensis</i>	0.5 \pm 0.2	0.6 \pm 0.2	0.6 \pm 0.3	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0
Cumacea	0.0 \pm 0.0	0.1 \pm 0.1	0.2 \pm 0.1	0.0 \pm 0.0	0.2 \pm 0.1	0.3 \pm 0.2

Table 4-2. Results of generalized linear mixed model (GLMM) examining the effects of treatment and tidal flat on macrobenthos. Bold values indicate significant factor effects ($p < 0.05$). Holm-Bonferroni test (HBT) was conducted when GLMM indicated significant factor effects (Ex: exclusion; Co: control (cage control and non-cage control); A: A flat; B: B flat).

	df	<i>Corbicula japonica</i>			<i>Laternula marilina</i>			<i>Eteone</i> sp. cf. <i>longa</i>			<i>Hediste diadroma</i>			<i>Prionospio japonica</i>		
		LR Chisq	<i>p</i>	HBT	LR Chisq	<i>p</i>	HBT	LR Chisq	<i>p</i>	HBT	LR Chisq	<i>p</i>	HBT	LR Chisq	<i>p</i>	HBT
Treatment	1	6.06	0.014	Ex > Co	8.19	0.004		0.28	0.597		4.39	0.036		13.78	<0.001	Ex > Co
Tidal flat	1	211.64	<0.001	A > B	27.35	<0.001		0.01	0.941		104.73	<0.001		234.85	<0.001	A > B
Treatment×Tidal flat	1	2.12	0.146		5.57	0.018		1.37	0.242		30.84	<0.001		0.33	0.567	
A flat																
Treatment	1				5.61	0.018	Ex > Co				7.74	0.005	Ex > Co			
B flat																
Treatment	1				7.99	0.005	Ex > Co				27.49	<0.001	Ex > Co			
Heteromastus sp.																
	df	<i>Heteromastus</i> sp.			<i>Grandidierella japonica</i>			<i>Corophium</i> sp.			<i>Cyathura muromiensis</i>					
		LR Chisq	<i>p</i>	HBT	LR Chisq	<i>p</i>	HBT	LR Chisq	<i>p</i>	HBT	LR Chisq	<i>p</i>	HBT			
Treatment	1	31.09	<0.001	Co > Ex	41.03	<0.001		4.58	0.032	Ex > Co	5.11	0.024	Co > Ex			
Tidal flat	1	22.84	<0.001	A > B	89.56	<0.001		54.95	<0.001	B > A	26.98	<0.001	A > B			
Treatment×Tidal flat	1	0.20	0.654		11.98	<0.001		3.51	0.061		0.89	0.346				
A flat																
Treatment	1				52.99	<0.001	Ex > Co									
B flat																
Treatment	1				0.01	0.910										

Table 4-3. Mean values \pm SE of Condition Index (C.I.) of *Corbicula japonica* in each treatment of A flat in 2012. Results of generalized linear model (GLM) examining the effects of treatment on C.I. is also indicated.

treatment	exclusion (n = 142)	cage control (n = 105)	non-cage control (n = 115)	exclusion vs. control
C. I.	0.012814 \pm 0.000019	0.011686 \pm 0.000022	0.012243 \pm 0.000021	0.004

Table 4-4. Mean density \pm SE (cm^{-2}) of nematodes in each treatment.

	2012			
	A flat		B flat	
exclusion	31.7	\pm 4.7	33.2	\pm 5.8
cage control	18.5	\pm 3.6	19.8	\pm 3.6
non-cage control	16.0	\pm 3.2	23.8	\pm 2.8

	2013			
	A flat		B flat	
exclusion	62.2	\pm 14.4	38.4	\pm 10.0
cage control	28.9	\pm 3.1	37.2	\pm 4.9
non-cage control	43.6	\pm 7.5	43.1	\pm 5.4

Table 4-5. Results of GLMM examining the effects of treatment and tidal flat on nematodes. Bold values indicate significant factor effects ($p < 0.05$). Holm-Bonferroni test (HBT) was conducted when GLMM indicated significant factor effects (Ex: exclusion; Co: control (cage control and non-cage control)).

	df	LR Chisq	<i>p</i>	HBT
Treatment	1	13.50	<0.001	
Tidal flat	1	0.67	0.415	
Treatment×Tidal flat	1	7.29	0.007	
A flat				
Treatment	1	16.09	<0.001	Ex > Co
B flat				
Treatment	1	0.63	0.426	

第5章 総合考察

5-1 ヤマトオサガニが干潟の底質環境およびベントスにおよぼす影響

本研究により、干潟生態系においてヤマトオサガニの生物攪拌は、底生微細藻類の現存量を減らし、それにより底質表層の有機物含量と含水率を低下させることが示唆された（3章 Table 3-7）。調査地におけるヤマトオサガニの分布は chl-*a*/phaeo と負の相関を示し（2章 Table 2-4）、野外操作実験の結果（3章 Table 3-7）と一致した。このことから、調査地全体においても、ヤマトオサガニの生物攪拌および摂食による底生微細藻類に対する負の影響は現れていたと考えられた。底生微細藻類の場合とは反対に、底質の有機物含量はヤマトオサガニの分布と正の相関を示し（2章 Table 2-4）、野外操作実験の結果と逆の結果が得られた。一般に有機物含量は含泥率と強い相関を有することから、調査地における有機物含量の空間分布は含泥率によって主に支配されており、ヤマトオサガニが有機物含量の空間分布に与える影響は小さかったと考えられる。また野外操作実験から、ヤマトオサガニは底質表層を不安定化させること、底質の酸化状態を促進することも示された（3章 Table 3-7）。野外調査において底質の安定性および ORP は十分に測定を行わなかったが、これらの底質環境も調査地全体においてヤマトオサガニの影響を受けていた可能性がある。

本研究は、ヤマトオサガニの生物攪拌が同所的に生息する他のマクロベントスの分布にも影響を与えることを示唆した。野外操作実験より、ヤマトオサガニの生物攪拌はヘテロマスチス属の一種とムロミスナウミナナフシに正の影響を、ヤマトシジミ、ソトオリガイ、ヤマトカワゴカイ、ヤマトスピオ、ニホンドロソコエビ、ドロクダムシ科の一種に負の影響を与えることが示された（4章 Table 4-2）。RDA の結果から、これらのうち、二枚貝2種（ヤマトシジミ、ソトオリガイ）とヤマトスピオはとヤマトオサガニと負の分布相関が、ムロミスナウミナナフシはヤマトオサガニと正の分布相関がそれぞれみられ（2章 Fig. 2-7）、野外操作実験の結果と一致したことから、ヤマトオサガニはこれらのマクロベントスの分布を支配することが示唆された。ヤマトカワゴカイは、RDA においてヤマトオサガニとの相関はみられなかったが、chl-*a*/phaeo とは正の相関がみられた（2章 Fig. 2-7）。野外操作実験において、chl-*a*/phaeo が高かったカニ排除

区 (3 章 Table 3-7) ではヤマトカワゴカイの個体数密度は対照区と比べて高かった (4 章 Table 4-2). 野外調査と野外操作実験の両方で chl-*a*/phaeo とヤマトカワゴカイの相関関係が一致したことから, ヤマトオサガニは, 調査地におけるヤマトカワゴカイの分布を, ヤマトカワゴカイの餌である底生微細藻類 (Kanaya et al. 2008b) の現存量 (chl-*a*) またはその回転率 (chl-*a*/phaeo) を介して支配している可能性が考えられる. ヘテロマス属の一種もまた, RDA においてはヤマトオサガニとの相関がみられなかった (2 章 Fig. 2-7). ヘテロマス属の一種の空間分布は底質の酸化還元電位の影響を受けることから (Kanaya & Kikuchi 2008), ヤマトオサガニは底質の酸化還元電位を介して調査地におけるヘテロマス属の一種の分布を支配していた可能性が考えられる. 野外調査において ORP の測定を十分に行うことで, この可能性を検証できると思われる. 野外操作実験においてヤマトオサガニによる底質の不安定化の負の影響を受けたと推定されたニホンドロソコエビは RDA においてヤマトオサガニとの相関がみられなかった (2 章 Fig. 2-7). 野外調査において底質の安定性とニホンドロソコエビとの関連を調べることで, 底質の不安定化を介したヤマトオサガニによるニホンドロソコエビの空間分布の支配の可能性を検証できると考えられる. RDA においてヤマトオサガニとの負の相関がみられたホソミサシバは (2 章 Fig. 2-7), 野外操作実験ではヤマトオサガニの影響はみられなかった (3 章 Table 3-6). ホソミサシバの分布は C/N 比や含泥率とも相関がみられたことから, ヤマトオサガニとの分布相関は偽相関だった可能性がある. ドロクダムシ科の一種は野外調査において十分な量のサンプルが得られなかったため, ドロクダムシ科の一種の空間分布がヤマトオサガニによって支配されているかを検証できなかった. 両者の関係を明らかにするにはさらなる調査が必要である.

本調査地のメイオベントス相は大半が線虫で占められた (2 章 Table 2-6). 野外操作実験において線虫はヤマトオサガニによる負の作用がみられ (4 章 Table 4-4), 線虫はヤマトオサガニが少ない潮間帯の下部, あるいはヤマトオサガニの活動がみられない冬に個体数が高かった (2 章 Table 2-6). これらのことから, ヤマトオサガニの生物攪拌が調査地における線虫の分布を決定する要因の一つであると考えられた. しかしながら, ヤマトオサガニの線虫への負の作用が干潟間で異なったことから, 線虫の分布決定機構は複雑であると考えられ (4 章考

察), ヤマトオサガニの生物攪拌以外の要因 (e.g. マクロベントスによる捕食圧) も数多くあると考えられる。

5-2 生態系エンジニアとしてのヤマトオサガニ

野外調査および野外操作実験の結果をまとめ、調査地におけるヤマトオサガニを中心とした底質環境およびベントスの分布の関係を Fig. 5-1 に示した。ヤマトオサガニは底生微細藻類への負の影響をおよぼし、底質の不安定化を招く。底生微細藻類の減少はそれを利用する多くのベントスにとって餌の減少をもたらす。さらに、底質の不安定化により懸濁物食者の摂餌が阻害される。また、ヤマトオサガニの生物攪拌は底質下層を酸化性的にすることから、下層で生息するベントスにとって好適な環境が形成される。

このように、生物攪拌者ヤマトオサガニは干潟生態系の底質環境およびベントスの分布に対して、無視できない影響をおよぼし、泥干潟における生態系エンジニアであるといえる。冒頭でも述べた通り、ある場所における生物多様性の決定要因を明らかにすることは、生態学における主要な問題の一つであり、本研究は、ヤマトオサガニの生物攪拌は、泥干潟の生態系において生物多様性の決定要因の一つであることを示した。ヤマトオサガニは国内の泥干潟において普通に観察される種であり、本種が生息する干潟におけるベントスの分布要因を調べる際には、生態系エンジニアたる本種の存在を考慮する必要がある。

ヤマトオサガニによる底質環境の改変作用および同所的に生息する他のベントスにおよぼす影響の多くは、本研究を行った二ヶ所の干潟のどちらにおいてもみられたが、生物攪拌者がベントスにおよぼす影響を扱った先行研究の結果は、必ずしも一致していない。例えば線虫では、生物攪拌者による底質酸化層の拡大によって線虫に正の影響をおよぼすとした報告もあれば (*A. marina*: Reise 1983, *T. australiensis*: Dittmann 1996)、底質の攪乱により線虫に負の影響をおよぼすとした報告もある (*N. granulata*: Botto & Iribarne 1999)。生物攪拌者は底質環境の様々な性質を改変するが、それらの性質はそれぞれベントスの個体数密度に関わりを有する。例えば底質の安定性は幼生の着底に関わり、底生微細藻類量や有機物含量はベントスの餌利用に関わる。底質環境以外にもベントス種間の競争や捕食 - 被食関係といった生物間相互作用も存在する。そのため、一

般に生物攪拌者がベントスにおよぼす影響は、時間的空間的な条件によって変動しうるものとなる (Volkenborn & Reise 2007, Van Colen et al. 2009, Lei et al. 2010). ヤマトオサガニの生態系エンジニアとしての役割をより正確に理解するためには、本調査地とは立地条件の異なる干潟を調査地とした研究が今後必要であると考えらる.

ヤマトオサガニの主要な生息場所である河口干潟は、開発などによる消失のリスクに常にさらされており、河口干潟に分布するベントスの中には絶滅のおそれがあるものも少なくない (e.g. ムロミスナウミナナフシ: 風呂田 2007, 2011). そのようなベントスを保全する上で、河口域の干潟生態系を理解することは重要である. 本研究によって明らかにされたヤマトオサガニの生態系エンジニアとしての側面は、河口域の干潟生態系を理解する上で大きな意味をもつと考えらる.

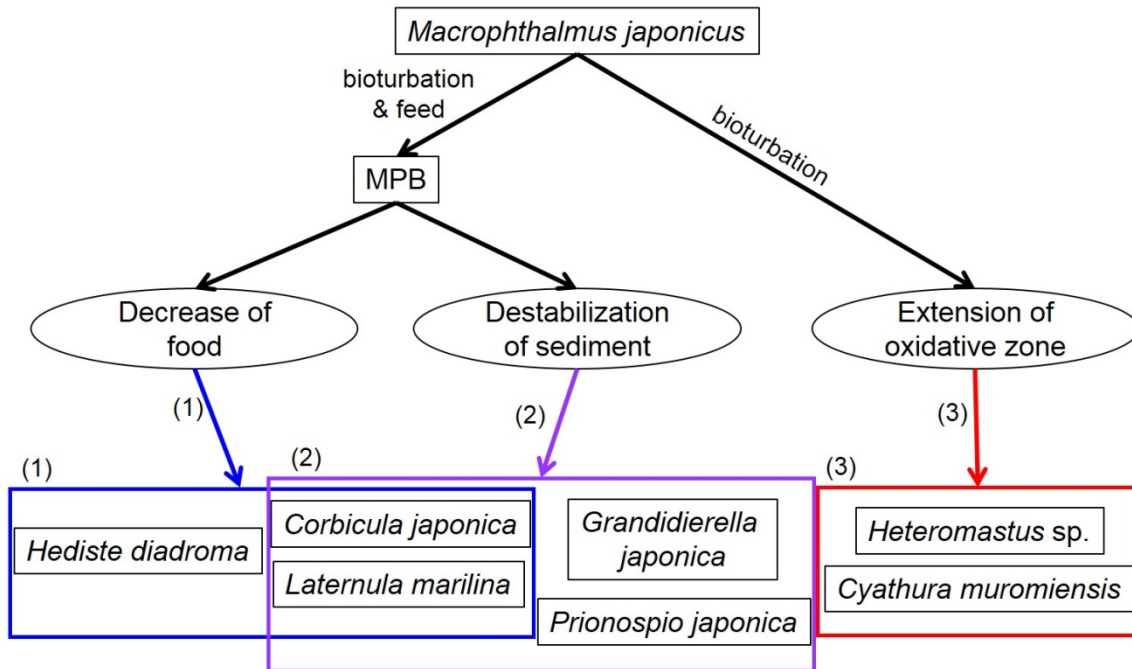


Fig. 5-1. Flow diagram showing the effects of *Macrophthalmus japonicus* on sediment environment and infauna. *Macrophthalmus japonicus* decrease MPB by sediment turbation and feeding. Decreased MPB leads to (1) decrease of food for surface deposit feeding polychaete (*Hediste diadroma*) and filter feeding bivalves (*Corbicula japonica* and *Laternula marilina*), (2) destabilization of sediment which affects negatively bivalves (*C. japonica* and *L. marilina*), tube-dwelling polychaete (*Prionospio japonica*) and epifaunal amphipod (*Grandidierella japonica*). Sediment turbation of *M. japonicus* leads to (3) extension of oxidative zone which affects positively subsurface deposit feeders (*Heteromastus* sp. and *Cyathura muromiensis*).

謝辞

本研究を行うにあたり，東京大学大学院農学生命科学研究科の岡本研准教授には私が水域保全学研究室に所属して以降現在に至るまで 6 年に渡り，終始丁寧なご指導をいただいた。同研究科の青木茂助教には研究背景やデータの解釈についての鋭い指摘をいただくと共に，多様な視点を与えていただいた。同研究科佐野光彦教授には本研究について多くの有益な助言をいただいた。

同研究科の堀越彩香氏（現・東北大学大学院農学研究科）には調査の多くに同行していただくとともに研究の基礎に関して丁寧なご指導をいただいた。同研究科の金井貴弘氏には，誰よりも多くの調査に同行していただくとともに，野外操作実験のケージの作成にご協力いただいた。同研究科の石原孝氏（現・神戸市立須磨海浜水族園），南條楠土氏（現・東京大学大気海洋研究所），木塚智洋氏（現・東電環境エンジニアリング（株）），碓井星二氏，佐藤允昭氏（現・北海道大学大学院環境科学院），瀧ヶ崎一弥氏（現・土浦市役所），夫勝裕氏（現・日本航空），立松沙織氏（現・東京大学），藤森健氏，山本正岳氏には野外潮調査あるいは野外操作実験時の作業補助をしていただいた。国土交通省関東地方整備局京浜河川事務所には野外操作実験を行うにあたりそのご許可をいただいた。同研究科の杉原奈央子氏（現・東京大学大気海洋研究所）をはじめ，水域保全学研究室に在籍された諸先輩方，諸後輩には激励の言葉を数多く頂いた。

最後に，家族，とりわけ父・伸一，母・貴子には長年に渡る学生生活を支えていただいた。

以上を記して謝意を表す。

引用文献

青木 茂, 柳内 健, 水野 佑亮, 岡本 研, 日野 明德 (2011) 東京湾内における人工および天然干潟の二枚貝相とその生態系サービス. *日本水産学会誌*, 77: 606-615.

Armitage, A. R., P. Fong (2006) Predation and physical disturbance by crabs reduce the relative impacts of nutrients in a tidal mudflat. *Marine Ecology Progress Series*, 313: 205-213.

Botto, F., O. Iribarne (1999) Effects of the burrowing crab *Chasmagnathus granulata* (Dana) on the benthic community of a SW Atlantic coastal lagoon. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 241: 263-284.

Bouma, T. J., S. Olenin, K. Reise, T. Ysebaert (2009) Ecosystem engineering and biodiversity in coastal sediments: posing hypotheses. *Helgoland Marine Research*, 63: 95-106.

Carman, K. R., J. W. Fleeger, S. M. Pomarico (1997) Response of a benthic food web to hydrocarbon contamination. *Limnology and Oceanography*, 42: 561-571.

Daleo, P., O. Iribarne (2006) The burrowing crab *Neohelice granulata* affects the root strategies of the cordgrass *Spartina densiflora* in SW Atlantic salt marshes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 373: 66-71.

Delgado, M. (1989) Abundance and distribution of microphytobenthos in the bays of Ebro delta (Spain). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 229: 183-194.

Dittmann, S. (1996) Effects of macrobenthic burrows on infaunal communities in tropical tidal flats. *Marine Ecology Progress Series*, 134: 119-130.

Flint, R. W., R. D. Kalke (1986) Biological enhancement of estuarine benthic community structure. *Marine Ecology Progress Series*, 31: 23-33.

Foster, N. M. (1971). Spionidae (Polychaeta) of the gulf of Mexico and the Caribbean Sea. *Studies on the Fauna of Curaçao and other Caribbean Islands*, 36: 1-183.

風呂田 利夫 (2007) 東京湾. 飯島 明子 (編), 浅海域生態系調査 (干潟調査) 報告書. 環境省自然環境局生物多様性センター, 山梨, pp. 39-47.

風呂田 利夫 (2011) 底生生物とその生息環境. 東京湾海洋環境研究委員会 (編), 東京湾 - 人と自然とのかかわりの再生. 恒星社厚生閣, 東京, pp. 136-143.

Gallucci, F., M. Steyaert, T. Moens (2005) Can field distributions of marine predacious nematodes be explained by sediment constraints on their foraging success? *Marine Ecology Progress Series*, 304: 167-178.

Gamenick I., A. Jahn, K. Vopel, O. Giere (1996) Hypoxia and sulphide as structuring factors in macrozoobenthic community on the Baltic Sea shore: colonization studies and tolerance experiments. *Marine Ecology Progress Series*, 144: 73-85.

Gray J. S., M. Elliott (2009a) Biological interactions causing disturbances. In: *Ecology of Marine Sediments: From Science to Management: second edition*. Oxford University Press, Oxford, pp. 97-103.

Gray J. S., M. Elliott (2009b) Other important environmental variables. In: *Ecology of Marine Sediments: From Science to Management: second edition*. Oxford University Press, Oxford, pp. 25-30.

Henmi Y. (1989a) Life-history patterns in two forms of *Macrophthalmus japonicus*

(Crustacea: Brachyura). *Marine Biology*, 101: 53-60.

Henmi Y. (1989b) Factors influencing drove formation and foraging efficiency in *Macrophthalmus japonicus* (De Haan) (Crustacea: Ocypodidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 131: 255-265.

Henmi Y. (1992a) Annual fluctuation of life-history traits in the mud crab *Macrophthalmus japonicus*. *Marine Biology*, 113: 569-577.

Henmi Y. (1992b) Mechanisms of cross-shore distribution pattern of the intertidal mud crab *Macrophthalmus japonicus*. *Ecological Research*, 7: 71-78.

Henmi Y. (2000) Comparisons of life history traits among populations of the ocypodidi crab *Macrophthalmus japonicus* in habitats with contrasting food availability. *Crustacean Research*, 29: 109-120.

Hsieh, H. L., C. F. Hsu (1999) Differential recruitment of annelids onto tidal elevations in an estuarine mud flat. *Marine Ecology Progress Series*, 177: 93-102.

今村 陽一郎, 小関 祥子, 宮島 利宏, 風呂田 利夫, 小島 茂明 (2011) 多摩川河口干潟に優占する十脚甲殻類3種の生息場所による食性の変化. *日本ベントス学会誌*, 66: 40-47.

Jones, C. G., J. H. Lawton, M. Shachak (1994) Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69: 373-386.

Kanaya, G., E. Kikuchi (2008) Spatial changes in a macrozoobenthic community along environmental gradients in a shallow brackish lagoon facing Sendai Bay, Japan. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 78: 674-684.

Kanaya, G., Y. Nakamura, T. Koizumi, K. Yamada, H. Koshikawa, A. Kohzu, H. Maki (2013) Temporal changes in carbon and nitrogen stable isotope ratios of macrozoobenthos on an artificial tidal flat facing a hypertrophic canal, inner Tokyo Bay. *Marine Pollution Bulletin*, 71: 179-189.

Kanaya, G., S. Takagi, E. Kikuchi (2008a) Dietary contribution of the microphytobenthos to infaunal deposit feeders in an estuarine mudflat in Japan. *Marine Biology*, 155: 543-553.

Kanaya, G., S. Takagi, E. Kikuchi (2008b) Spatial dietary variations in *Laternula marilina* (Bivalva) and *Hediste* spp. (Polychaeta) along environmental gradients in two brackish lagoons. *Marine Ecology Progress Series*, 359: 133-144.

Kasai, A., A. Nakata (2005) Utilization of terrestrial organic matter by the bivalve *Corbicula japonica* estimated from stable isotope analysis. *Fisheries Science*, 71: 151-158.

Kikuchi, E., K. Yasuda (2006) Comparison of the life cycles of two sympatric estuarine polychaetes, *Hediste diadroma* and *H. atoka* (Polychaeta: Nereididae), in the Nanakita River estuary, northeastern Japan. *Limnology*, 7: 103-115.

Kitaura, J., M. Nishida, K. Wada (2002) Genetic and behavioral diversity in the *Macrophthalmus japonicus* species complex (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae). *Marine Biology*, 140: 1-8.

Kristensen, E., G. Penha-Lopes, M. Delefosse, T. Valdemarsen, C. O. Quintana, G. T. Banta (2012) What is bioturbation? The need for a precise definition for fauna in aquatic sciences. *Marine Ecology Progress Series*, 446: 285-302.

Lei, Y., K. Stummi, N. Volkenborn, S. A. Wickham, U. G. Berninger (2010) Impact of

Arenicola marina (Polychaeta) on the microbial assemblages and meiobenthos in a marine intertidal flat. *Marine Biology*, 157: 1271-1282.

Lelieveld S. D., C. A. Pilditch, M. O. Green (2004) Effects of deposit-feeding bivalve (*Macomona liliana*) density on intertidal sediment stability. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 38: 115-128.

Lomovasky, B. J., A. M. Casariego, T. Brey, O. Iribarne (2006) The effect of the SW Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* on the intertidal razor clam *Tagelus plebeius*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 337: 19-29.

Meysman, F. J. R., J. J. Middelburg, C. H. R. Heip (2006) Bioturbation: a fresh look at Darwin's last idea. *Trends in Ecology and Evolution*, 21: 688-695.

Middelburg, J. J., C. Barranguet, H. T. S. Boschker, P. M. J. Herman, T. Moens, C. H. R. Heip (2000) The fate of intertidal microphytobenthos carbon: An in situ ¹³C-labeling study. *Limnology and Oceanography*, 45: 1224-1234.

宮下 直, 野田 隆史 (2003) 野外における競争の証拠. 群集生態学. 東京大学出版会, 東京, pp. 23-26.

向井 宏 (2003) 群集の構造と動態. 日本ベントス学会 (編), 海洋ベントスの生態学. 東海大学出版会, 神奈川, pp. 195-244.

Murray, J. M., A. Meadows, P. S. Meadows (2002). Biogeomorphological implications of microscale interactions between sediment geotechnics and marine benthos: a review. *Geomorphology*, 47: 15-30.

Nanami, A., H. Saito, T. Akita, K. Motomatsu, H. Kuwahara (2005) Spatial distribution and assemblage structure of macrobenthic invertebrates in a brackish lake in relation to environmental variables. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 63: 167-176.

Ono, Y. (1965) On the ecological distribution of ocyroid crabs in the estuary. *Memoirs of the Faculty of Science of Kyushu University, Series E (Biology)*, 4: 1-60.

大谷 壮介, 上月 康則, 仲井 薫史, 石山 哲, 村上 仁士 (2006) 干潟の底生微細藻類量の季節変動に及ぼすヤマトオサガニの摂餌圧の影響に関する考察. *海岸工学論文集*, 53: 1056-1060.

大谷 壮介, 上月 康則, 酒井 孟, 石山 哲, 笹岡 宏光, 澳津 賀仁, 安葉 映宏, 村上 仁士 (2007) 干潟底質環境に及ぼすヤマトオサガニの生物攪拌作用に関する基礎的実験. *海岸工学論文集*, 54: 1191-1195.

大谷 壮介, 上月 康則, 山中 亮一, 酒井 孟, 藤木 洋二, 斎藤 梓, 岩雲 貴俊 (2009) ヤマトオサガニの造巣活動に伴う物理的生物攪拌作用の定量評価. *海岸工学論文集*, 56: 1086-1090.

Otani, S., Y. Kozuki, R. Yamanaka, H. Sasaoka, T. Ishiyama, Y. Okitsu, H. Sakai, Y. Fujiki (2010) The role of crabs (*Macrophthalmus japonicus*) burrows on organic carbon cycle in estuarine tidal flat, Japan. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 86: 434-440.

Peterson, C. H. (1977) Competitive organization of the soft-bottom macrobenthic communities of southern California lagoons. *Marine Biology*, 43: 343-359.

Posey, M. H., B. R. Dumbauld, D. A. Armstrong (1991) Effects of a burrowing mud shrimp, *Upogebia pugettensis* (Dana), on abundances of macro-infauna. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 148: 283-294.

R Development Core Team (2013) R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Australia: R Foundation for Statistical Computing.

Reise, K. (1983) Experimental removal of lugworms from marine sand affects small zoobenthos. *Marine Biology*, 74: 327-332.

Reise, K. (1985) Tidal Flat Ecology. An Approach to Species Interactions, Springer-Verlag, Berlin. (ライゼ, K., 倉田博 (訳) (2000) 干潟の実験生態学. 生物研究社, 東京, pp. 3-4.)

Reise, K. (2002) Sediment mediated species interactions in coastal waters. *Journal of Sea Research*, 48: 127-141.

Reise, K., P. Ax (1979). A meiofaunal “thiobios” limited to the anaerobic sulfide system of marine sand does not exist. *Marine biology*, 54: 225-237.

Rhoads, D. C., D. K. Young (1970) The Influence of deposit-feeding organisms on sediment stability and community trophic structure. *Journal of Marine Research*, 28: 150-178.

Rzeznik-Orignac, J., D. Fichet, G. Boucher (2003) Spatio-temporal structure of the nematode assemblage of the Brouage mudflat (Marennes Oléron, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 58: 77-88.

Sanders, H. L., P. C. J. Mangelsdorf, G. R. Hampson (1965) Salinity and faunal distribution in the Pocasset River, Massachusetts. *Limnology and Oceanography*, 3: 245–258.

Shaffer, P. L. (1983) Population ecology of *Heteromastus filiformis* (Polychaeta: Capitellidae). *Netherlands Journal of Sea Research*, 17: 106-125.

柴田 輝和, 柿野 純, 村上 亜希子 (1997) 冬季の漁場における砂の流動に対するアサリの定位性ならびに摂餌量・運動量とアサリの活力との関係. *水産工学*, 33: 231-235.

Steyaert, M., J. Vanaverbeke, A. Vanreusel, C. Barranguet, C. Lucas, M. Vincx (2003) The importance of fine-scale, vertical profiles in characterizing nematode community structure. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 58: 353-366.

末光 健治, 山口 啓子, 相崎 守弘 (2001) ヤマトシジミの大量斃死機構に関する基礎的研究Ⅱ. *LAGUNA (汽水域研究)*, 8: 39-46.

Tamaki, A. (1984) Structural characteristics of an intertidal sand flat in Tomioka Bay, Amakusa, west Kyushu. *Publications of the Amakusa Marine Biological Laboratory, Kyushu University*, 7: 125-150.

玉置 昭夫 (1995) スナモグリ類による棲み場所の性状改変とベントス群集への影響. 竹門 康弘 (編). *棲み場所の生態学*. 平凡社, 東京, pp. 129-171.

玉置 昭夫 (2001) メタ群集の構築過程と時空間スケールの重要性—砂質干潟ベントス群集. 佐藤 宏明・山本 智子・安田 弘法 (編), *群集生態学の現在*. 京都大学出版会, 京都, pp. 301-325.

Tamaki, A., K. Suzukawa (1991) Co-occurrence of the cirrolanid isopod *Eurydice nipponica* Bruce & Jones and the ghost shrimp *Callinassa japonica* Ortmann on an intertidal sand flat. *Ecological Research*, 6: 87-100.

Teske, P. R., T. H. Wooldridge (2003) What limits the distribution of subtidal macrobenthos in permanently open and temporarily open/closed South African estuaries? Salinity vs. sediment particle size. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 57:

225–238.

Underwood, G. J. C., J. Kromkamp (1999) Primary production by phytoplankton and microphytobenthos in estuaries. *Advances in ecological research*, 29: 93-153.

Van Colen, C., F. Montserrat, K. Verbist, M. Vincx, M. Steyaert, J. Vanaverbeke, P. M. J. Herman, S. Degraer, T. Ysebaert (2009) Tidal flat nematode responses to hypoxia and subsequent macrofauna-mediated alterations of sediment properties. *Marine Ecology Progress Series*, 381: 189-197.

Van Colen, C., F. Montserrat, M. Vincx, P. M. J. Herman, T. Ysebaert, S. Degraer (2008) Macrobenthic recovery from hypoxia in an estuarine tidal mudflat. *Marine Ecology Progress Series*, 372: 31-42.

Volkenborn, N., S. I. C. Hedtkamp, J. E. E. van Beusekom, K. Reise (2007) Effects of bioturbation and bioirrigation by lugworms (*Arenicola marina*) on physical and chemical sediment properties and implications for intertidal habitat succession. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 74: 331-343.

Volkenborn, N., K. Reise (2006) Lugworm exclusion experiment: Responses by deposit feeding worms to biogenic habitat transformations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 330: 169-179.

Volkenborn, N., K. Reise (2007) Effects of *Arenicola marina* on polychaete functional diversity revealed by large-scale experimental lugworm exclusion. *Journal of Sea Research*, 57: 78-88.

Volkenborn, N., D. M. Robertson, K. Reise (2009) Sediment destabilizing and stabilizing bio-engineers on tidal flats: cascading effects of experimental exclusion. *Helgoland Marine Research*, 63: 27-35.

Wada, K. (1991) Biogeographic patterns in waving display, and body size and properties of *Macrophthalmus japonicus* species complex (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae). *Zoological Science*, 8: 135-146.

Webb, A. P., B. D. Eyre (2004) Effect of natural populations of burrowing thalassinidean shrimp on sediment irrigation, benthic metabolism, nutrient fluxes and denitrification. *Marine Ecology Progress Series*, 268: 205-220.

山口 啓子, 幸内 綾子, 藤岡 克己 (2008) ヤマトシジミへの給餌と軟体部増加に関する実験. *LAGUNA (汽水域研究)*, 15: 49-55.

Yamamuro, M., M. Nakamura, M. Nishimura (1990) A method for detecting and identifying the lethal environment factor on a dominant macrobenthos and its application to Lake Shinji, Japan. *Marine Biology*, 107: 479-483.

矢持 進, 岡本 庄市, 小田 一紀 (1997) 砂浜や泥浜に優先する底生生物の底質浄化能力—ニホンスナモグリとヤマトオサガニー—. *海岸工学論文集*, 44: 1176-1180.