

研究論文

浦戸湾における環境勾配に沿った 底生生物群集の空間構造

高木 響¹⁾・上野和真¹⁾・三浦 収²⁾*

要 旨

種多様性は生態系の安定性や生産性を決定する重要な要因であり、その空間的偏りの決定要因の解明は生態学における重要課題の一つである。生物の分布に影響を与える要因の中で特に重要だと考えられるのが環境要因である。本研究が対象とする干潟は、海と陸の境界線上の比較的小さな空間に様々な環境を有し、多様な生物が共存するため、生物の分布と環境要因との関連性を理解する上で理想的な研究フィールドである。高知県浦戸湾は、水深が浅く潮汐の影響を強く受けるため、湾内に多数の干潟が形成されている。また、湾内に注ぎこむ多数の河川の影響により干潟の環境も多様である。本研究では、浦戸湾の南部から北部にかけて20地点の干潟に70個の調査区を設けて生物調査及び環境調査を行った。本研究により、希少種を含む合計89種の生物が観察された。生物群集のクラスター解析の結果、浦戸湾の生物群集は塩分勾配に沿って湾奥部と湾中部の大きな2つのグループに分かれることが明らかとなった。また、正準相関分析の結果から浦戸湾の底生生物の空間分布は、塩分や土壌の粒度および酸化還元電位の影響を強く受けていることが示された。これらの結果は、浦戸湾の底生生物が種ごとに異なる生息環境を利用し、その生物と環境との強固な結びつきが生物群集の空間的偏りを生み出していることを示唆している。

キーワード：生物多様性、底生生物、干潟、浦戸湾

種多様性は生態系の安定性や生産性を決定する重要な要因であり、その維持機構及び決定要因の解明は生態学の重要課題の一つである (Yachi and Loreau 1999, McCann 2000, Tilman et al. 2001, Kéfi et al. 2019)。一般に、種多様性は空間的に不均一であり地域ごとに様々なパターンが認められる (Pianka 1966, Tews et al. 2004)。この空間分布パターンを詳細に記録することは、種多様性の空間的偏りを生み出すメカニズムを理解するための基盤になると考えられる。生物の分布に影響を与える要因の中でも特に重要だと考えられているのが環境要因である (Tews et al. 2004, Stein et al. 2014)。例えば、環境異質性と種数との間には正の相関があることが報告されている (Stein et al. 2014)。また、環境の安定性や生産性も生物群集の多様性及び構成種の空間分布パターンに大きな影響を与えていると考えられる (Pianka 1966)。

海と陸の境界線上の比較的小さな空間に様々な環境を有し、多様な生物が共存する干潟は、生物群集の空間分布と環境要因との関連性を理解する上で理想的な場所である (Holland 1985, Potter 1993)。干潟は、河川水や潮汐の影響を受けて運搬された土砂が堆積し形成される沿岸地形である。潮汐により満潮時は冠水し、干潮時は干出することを繰り返す特殊な環境であるが故に、干出時間の差異・地形・底質・淡水の流入等の物理条件が異なる多様な環境が形成される。さらに、これらの多様な環境を利用する様々な生物が生息することにより、種多様性に富んだ生態系が形づくられている (日本ベントス学会 2020)。

干潟の底生生物の分布は、環境に対する生理的耐性と関連があることが指摘されている。例えば、堆積物特性や塩分は干潟の底生生物の分布に影響を与える重要な要素として報告されている (Ysebaert et al. 1998, Ysebaert et al. 2002, Laine 2003, Nanami et al. 2005, Kanaya et al. 2008)。また、Kanaya et al. (2008) は、様々な環境変数と底生生物の分布パターンとの相関を宮城県井戸浦において検証し、土壌のシルトクレイ含有量と酸化還元電位及び塩分が底生

2021年5月18日受付；2022年1月19日受理

1) 高知大学大学院総合人間自然科学研究科

〒783-8502 高知県南国市物部乙200

2) 高知大学農林海洋科学部

〒783-8502 高知県南国市物部乙200

* 連絡責任者 e-mail: miurao@kochi-u.ac.jp*

生物の主要な構造化因子であることを報告している。

湾口部から湾奥部までの距離が短く、潮汐の影響を強く受ける高知県浦戸湾には、多数の干潟が形成されている。また、湾内に注ぎこむ多数の河川の影響を受けるため水環境も多様である(木村ら1996)。浦戸湾の干潟ではこれまでに様々な生物調査が行われてきた。例えば、宮地ら(1944)は浦戸湾内の干潟や潮間帯において貝類や甲殻類の分布パターンを報告している。また、三宅ら(2006)は浦戸湾広域において調査を行い27種のハゼ科魚類を報告した。さらに、三浦ら(2017)は、浦戸湾内に流れ込む国分川において22種の底生生物を報告している。しかし、浦戸湾広域において底生生物の広範な分類群を対象とした調査はなく、浦戸湾における底生生物の多様性を理解するためには更なる詳細な調査が必要である。そこで本研究では、高知県浦戸湾において干潟の生物相の広域調査を行うとともに、それらの群集構造を明らかにし、底生生物の空間分布と環境要因との関連性を検証する。

材料と方法

2020年6月から9月までの大潮干潮時、高知県浦戸湾内で生物相調査及び環境調査を行った。浦戸湾の広域を調査するために南部から北部にかけて20地点の調査地を設けた。比較的干潟面積の広い湾口部から中部にかけては4地点、浦戸湾に注ぐ河川である国分川・久万川・鏡川・江ノ口川・新川川には、

それぞれ6地点・6地点・2地点・1地点・1地点の調査地を設けた(Fig. 1)。それぞれの調査地には複数の調査ポイントを設置した(Table 1)。各地点における調査ポイントは最大で7ポイントで、全ての調査地における合計は70調査ポイントであった。

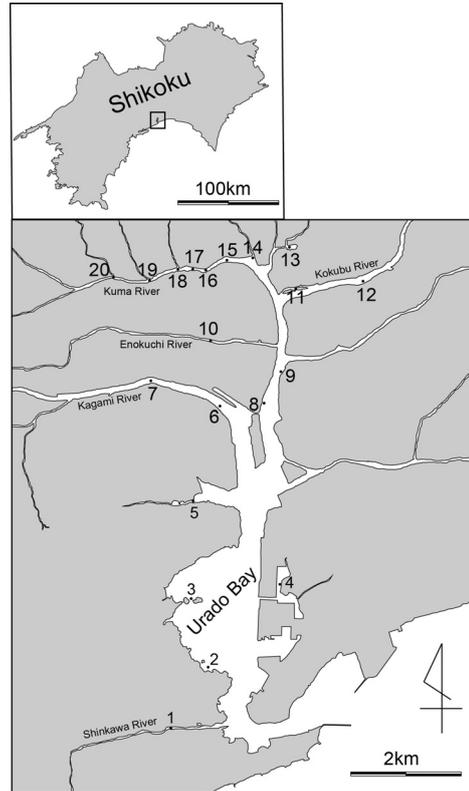


Fig. 1. The map of Urado Bay in Kochi. The numbers on the map indicate the sampling location in this study.

Table 1. Sampling localities in this study. Geographical coordinates, The number of research points in the sites, sampling date, and the number of species observed are shown in the table. The environmental data (salinity, ORP, and grain size) is also shown for each site.

Site	Latitude	Longitude	No. points	Date	Species	Salinity	ORP	Grain size
1	33°29'60.0"N	133°32'45.1"E	2	2020.9.4	9	1.29	-42.0	213.3
2	33°30'35.5"N	133°33'17.8"E	6	2020.6.22	34	0.75	-0.7	400.5
3	33°31'15.8"N	133°33'04.4"E	5	2020.7.20	21	0.65	142.8	322.5
4	33°31'23.4"N	133°34'09.1"E	2	2020.9.3	23	1.28	41.0	1096.8
5	33°32'11.9"N	133°32'59.4"E	5	2020.6.23	31	1.20	-31.8	557.4
6	33°33'03.2"N	133°33'32.8"E	7	2020.6.9	26	1.78	128.5	784.3
7	33°33'24.6"N	133°32'34.1"E	5	2020.6.24	23	0.47	98.2	889.3
8	33°32'44.6"N	133°33'58.8"E	4	2020.6.4	29	1.16	-113.3	40.4
9	33°33'27.9"N	133°34'10.3"E	1	2020.9.2	12	1.02	-86.0	205.4
10	33°33'49.4"N	133°32'57.1"E	1	2020.7.22	9	0.30	-277.0	197.6
11	33°34'17.5"N	133°34'23.3"E	7	2020.6.5	32	0.83	132.9	315.3
12	33°34'19.7"N	133°35'06.5"E	5	2020.7.21	23	0.34	9.6	288.4
13	33°34'41.1"N	133°34'15.7"E	2	2020.9.17	13	0.14	-50.0	96.8
14	33°34'34.5"N	133°33'49.6"E	7	2020.6.25	27	0.47	-27.4	482.7
15	33°34'28.6"N	133°33'20.2"E	2	2020.8.18	9	0.64	-154.5	129.6
16	33°34'28.0"N	133°33'11.1"E	3	2020.8.18	16	0.27	-74.0	308.8
17	33°34'27.1"N	133°33'02.4"E	1	2020.8.17	5	0.30	-184.0	253.4
18	33°34'28.7"N	133°32'55.4"E	2	2020.8.14	11	0.07	-68.0	906.7
19	33°34'21.7"N	133°32'35.0"E	1	2020.8.14	10	0.03	28.0	49.3
20	33°34'22.8"N	133°32'09.8"E	2	2020.9.2	8	0.18	-10.0	1037.7

生物相調査については環境省が平成14~18年度に行った第7回自然環境保全基礎調査・浅海域生態系調査(干潟調査)の手法に従った(環境省2007)。調査は、生物の観察・採集をする調査者2名と、時間の計測や採集した生物の固定を行うサポーター1名で行った。各調査地点において、岸から海側へ3本のライン(A・B・C)を引き、そのラインの中に潮間帯上部・中部・下部の3個の調査ポイント(U・M・L)を置いた。ただし、現場の地形や面積からポイントの数は増減させる場合もあった。干潟上部に塩性湿地がある場合は「植生」として追加調査を行った。各ポイントに5 m四方の方形枠を設置し、表在生物および埋在生物の種類、干潟表面に植生がある場合には主な構成植物を記録した。表在生物については、枠内の干潟表面の生物を5分間、隈なく歩き回り目視で出現した生物を記録した。埋在生物については、枠内の表層から深さ20 cm程度をスコップで10分間掘り返し、出現した生物を記録した。塩性湿地の追加調査の際は、枠内の調査時間を20分間とした。いずれの生物もなるべくその場で同定し、その場では判別できない多毛類などは99.5 %エタノールで固定し持ち帰ってから研究室で同定を行った。また、環境調査として、各調査枠内の干潟の間隙水の塩分を電気伝導度計(EcoSense EC300A、YSI社製)で計測し、さらに、底質の酸化還元電位(ORP)をORP計(EcoSense ORP15A、YSI社製)で測定した。また、底質については粒度組成についてふるい分け粒度測定を行い評価した。ふるいはタイラーの標準ふるい(2 mm、1 mm、0.5 mm、0.25 mm、0.125 mm、0.063 mm)を用い、0.063 mmのふるいを通り抜けたものはシルトクレイとした。GRADISTAT(Blott and Pye 2001)を用いて中央粒径値をFolk and Ward(1957)の計算式に従って算出した。

浦戸湾の底生生物の群集構造を把握するためにクラスター解析を行った。各調査地点における底生生物の出現パターンを在不在データとして扱い、Jaccard類似度指数を算出した。その類似度を基に非加重結合法により樹状図を作成した。また、干潟内の環境要因(底質・塩分・酸化還元電位)と底生生物の分布パターンとの関連性を見るために、多変量解析を用いた座標付けを行った。長谷川(2006)に従い、まず始めに観察データが線形分布または一山型分布になっているかを検討するために

Detrended Correspondence Analysis(DCA)を行いgradient length(傾度の長さ)を算出した。この値が4近くになり一山型分布をしていることを示唆したため、Canonical Correspondence Analysis(CCA)を座標付けの手法として選択した。CCAには5地点以上で現れた生物種の在不在データを用い、二次元平面で環境要因と底生生物の群集構造を評価した。これらの解析にはPC-ORD(McCune and Mefford 1999)を用いた。

結果

高知県浦戸湾内に設けた各調査地点において平均18.6種の底生生物が観察され、全体では89種が観察された(Table 2)。最も多くの生物種が観察されたのはSite 2で、合計34種の生物が観察された。最も生物が少なかった地点はSite 17で観察された種数は5種であった(Table 1)。本研究で特に種数が多かったのは節足動物と軟体動物であった。観察された生物の中で最も出現頻度の高かった生物はカノコガイ*Clithon faba*で、17地点(47調査ポイント)で観察された。次いで、ナミヒモムシ*Cerebratulus communis*(13地点、24調査ポイント)、マガキ*Crassostrea gigas*(12地点、33調査ポイント)、ヤマトカワゴカイ*Hediste diadroma*(12地点、22調査ポイント)が高い頻度で出現した。また、出現頻度は低かったが、高知県で絶滅危惧I類に指定されているオサガニ*Macrophthalmus abbreviatus*などの希少種も観察された。

クラスター解析を用いて、浦戸湾内の各調査地点の生物群集のグループ分けを行った結果、浦戸湾の生物群集は、A-Gの7つのグループに分類された(Fig. 2)。グループA・Bは湾口部に近い位置に多く見られ、そしてグループC-Gは、河川感潮域上流部に多く見られた。各地点における環境調査の結果を集計し(Table 1)、7つのグループ内の平均をまとめたのがFig. 3である。グループ間の環境要因を比較したところ、湾口に近いグループA・Bに分類される地点の平均塩分は、グループC-Gが見られる地点に比べて高い傾向がみられた(Fig. 3)。グループA・Bの間では、環境要因に明確な違いは見られなかった(Fig. 3)。グループA・Bの生物相は類似していたが、河川感潮域下流部に位置しているグループBには(Fig. 2)、コウロエンカワヒバリガイ

浦戸湾の底生生物群集

Table 2. The distribution of the benthic species in Urado Bay in Kochi. The detailed information on the sampling sites is shown in Table 1. The species observed in the sites were shown with “O.”

Phylum	Species	Japanese name	Sites																			
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Annelida	<i>Hediste atoka</i>	ヒメヤマトカワゴカイ		O	O	O	O	O											O		O	
	<i>Hediste diadroma</i>	ヤマトカワゴカイ		O	O		O	O	O		O	O	O		O	O		O			O	
	<i>Perinereis wilsoni</i>	イシイソゴカイ				O																
	<i>Perinereis mictodonta</i>	スナイソゴカイ				O																
	<i>Tylorhynchus osawai</i>	イトメ												O		O				O	O	
	Nereididae sp. 1	ゴカイ科の一種1		O		O												O	O			
	Nereididae sp. 2	ゴカイ科の一種2						O							O							
	<i>Goniada japonica</i>	ヤマトキョウスチロリ						O		O				O								
	<i>Laonome albicingillum</i>	ヒガタケヤリ												O								
	<i>Cirriformia comosa</i>	ミズヒキゴカイ						O	O	O	O											
	Capitellidae sp.	イトゴカイ科の一種		O	O	O	O	O	O					O								
	<i>Pontodrilus litoralis</i>	イソミミズ		O		O	O	O	O					O	O	O	O	O			O	
	Arthropoda	<i>Hemigrapsus takanoi</i>	タカノケフサイソゴニ		O	O	O	O	O		O	O		O								O
		<i>Hemigrapsus penicillatus</i>	ケフサイソゴニ					O		O	O			O	O							
		<i>Ptychognathus barbatus</i>	ケフサヒライソモドキ							O												
<i>Ptychognathus ishii</i>		タイワシヒライソモドキ			O																	
<i>Ptychognathus capillidigitatus</i>		ヒメヒライソモドキ												O								
<i>Helice tridens</i>		アシハラガニ												O		O					O	
<i>Varuna yui</i>		タイワンオオセラソゴニ								O												
Varunidae sp.		イソゴニ科の一種													O							
<i>Chasmagnathus convexus</i>		ハマガニ												O								
<i>Acmaeopleura parvula</i>		ヒメアカイソゴニ					O		O						O							
<i>Eriocheir japonica</i>		モクズガニ							O	O		O									O	
<i>Parasesarma tripeclinis</i>		ユビアカベンケイガニ												O								
<i>Parasesarma pictum</i>		カクベンケイガニ		O		O			O		O		O									
<i>Perisesarma bidens</i>		フタバカクガニ				O	O		O	O	O		O				O					
<i>Sesamops intermedius</i>		ベンケイガニ																			O	
<i>Chiromantes dehaani</i>		クロベンケイガニ							O					O	O	O	O			O	O	
Sesarmidae sp.		ベンケイガニ科の一種													O							
<i>Deiratonotus cristatum</i>		アリアケモドキ						O	O				O	O	O	O	O		O	O	O	
<i>Macrophthalmus abbreviatus</i>		オサガニ		O																		
<i>Macrophthalmus banzai</i>		ヒメヤマトオサガニ				O	O			O	O			O				O				
<i>Macrophthalmus japonicus</i>		ヤマトオサガニ				O	O				O				O							
<i>Ilyoplax pusilla</i>		チゴガニ		O		O							O	O	O	O				O	O	
<i>Deiratonotus japonicus</i>		カワスナガニ						O														
<i>Camptandrium sexdentatum</i>		ムツハアリアケガニ								O												
<i>Pilumnopeus makianus</i>		マキトラノオガニ		O																		
<i>Pyrhila pisum</i>		マメコブシガニ									O											
Hymenosomatidae sp.		ヤワラガニ科の一種			O		O			O												
<i>Pagurus minutus</i>		ユビナガホンヤドカリ			O	O		O	O													
<i>Upogebia issaeffi</i>		バルスアナジャコ			O																	
<i>Upogebia yokoyai</i>		ヨコヤアナジャコ			O					O												
<i>Upogebia major</i>		アナジャコ			O		O															
<i>Neotrypaea japonica</i>		ニホンスナモグリ			O			O														
<i>Alpheus lobidens</i>		イソテッポウエビ			O			O						O								
<i>Alpheus brevicristatus</i>		テッポウエビ			O	O				O												
<i>Laomedea astacina</i>		ハサミシヤコエビ				O																
<i>Palaemon macrodactylus</i>		ユビナガスジエビ			O																	
<i>Gnornomphaeroma</i> sp.		イソツツムシ属の一種						O	O													
<i>Sphaeroma wadai</i>		イワホリコツツムシ												O					O			
Isotopidae sp.		ヘラムシ科の一種				O																
<i>Gyge ovalis</i>		マドカアアナジャコヤドリムシ										O										
<i>Cyathura muroiensis</i>		ムロミスノウミナナフシ		O			O							O							O	
Gammaridea sp.		ヨコエビ亜目科の一種			O	O	O	O	O				O	O							O	
<i>Balanus trigonus</i>		サンカクフジツボ					O															
<i>Balanus kondakovi</i>		ドロフジツボ									O											
<i>Amphibalanus amphitrite</i>		タテジマフジツボ			O	O		O						O								
<i>Amphibalanus improvisus</i>	ヨーロッパフジツボ			O	O		O	O				O	O									
<i>Fistulobalanus albicostatus</i>	シロスジフジツボ			O	O	O	O	O														
Chordata	<i>Mugilogobius abei</i>	アベハゼ					O		O	O		O	O						O	O	O	
	<i>Acentrogobius virgatus</i>	スジハゼ					O															
	<i>Taenioides</i> sp.	チワラスボ属の一種		O	O				O				O									
	<i>Periophthalmus modestus</i>	トビハゼ			O								O			O						
	<i>Eutaenichthys gilli</i>	ヒモハゼ			O			O														
	<i>Hippichthys penicillus</i>	ガンテンイシヨウジ			O																	
	<i>Mytilopsis sallei</i>	イガイダマシ							O							O						
	<i>Trapezium liratum</i>	ウネナシトマヤガイ				O	O															
	<i>Cyclina sinensis</i>	オキシジミ		O	O	O	O	O	O		O		O	O	O	O	O	O	O	O	O	
	<i>Corbicula japonica</i>	ヤマトシジミ						O		O		O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	
	<i>Xenostrobus securis</i>	コウロエンカワヒバリガイ		O			O	O	O		O	O	O	O	O	O				O		
	<i>Laternula gracilis</i>	ソトオリガイ				O		O					O									
	<i>Crassostrea gigas</i>	マガキ		O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	
	<i>Mytilus galloprovincialis</i>	ムラサキイガイ			O	O	O	O					O									
	<i>Cliton retropictus</i>	イシマキ							O						O	O	O	O	O	O	O	
<i>Cliton faba</i>	カノコガイ		O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O		
<i>Phenacolepas</i> sp.	ヒナユキスズメ																					
<i>Brachyostoma bipyramidata</i>	カキウラクチキレモドキ						O															
<i>Assiminea japonica</i>	カクザンシヨウガイ							O					O		O		O		O			
<i>Stenomelania rufescens</i>	タケノコカワニナ								O				O	O	O	O	O	O	O	O		
Nemertea	<i>Cerebratulus communis</i>	ナミヒモムシ		O	O	O	O	O	O		O	O		O	O	O						
	Entoprocta	唇口目の一種						O														
	Magnoliophyta	<i>Phragmites australis</i>	ヨシ										O	O		O		O			O	
Chlorophyta	<i>Typha angustifolia</i>	ヒメガマ													O		O					
	<i>Bolboschoenus planiculmis</i>	イセウキヤガラ							O							O	O					
	<i>Eleocharis parvula</i>	チャボイ													O	O	O		O			
	<i>Zostera japonica</i>	コアマモ					O	O							O	O	O					
	<i>Ulva</i> sp.	アオサ属の一種								O												
	<i>Cladophora</i> sp.	シオグサ													O		O					
<i>Gelidium divaricatum</i>	ヒメテングサ									O												

*Xenostrobus securis*などの生物が高頻度で見られた。また、湾奥部に位置するグループC・E間では、浦戸湾に注ぎこむ河川の下流側に位置するグループCにおいて河川感潮域上流側のグループEよりも塩分が高い傾向が見られた (Fig. 3)。グループC-Gは湾奥部に位置するグループで、グループCには河川河口部の地点が含まれ、グループD-Gには河口感潮域上流部の地点が多く含まれた (Fig. 2)。グループC・Eは生物相が似通っていたものの、グループCではグループEには出現しないトビハゼ *Periophthalmus modestus* やヨコエビ亜目の一種 *Ganmmaridea* sp.などの生物が観察された。グループGを特徴づける生物としてベンケイガニ *Sesarmops intermedium* が観察された。D・F・Gはいずれも1地点のみで構成され、いずれも久万川の河川感潮域上流部の地点であった (Fig. 2)。

CCAを用いた座標付けの結果、塩分・酸化還元電位・粒度の3つの要因すべてが底生生物の分布に大きな影響を与えていることが明らかとなった (Table 3)。タテジマフジツボ *Amphibalanus amphitrite* やシロスジフジツボ *Fistulobalanus albicostatus* などのフジツボ類は塩分が高く粒度の大きい環境に多く出現し、逆に塩分の低い環境では、イトメ *Tylorrhynchus osawai* やタケノコカワニナ *Stenomelania rufescens* ・ヤマトシジミ *Corbicula japonica* が出現した (Fig. 4)。また、ヨシ *Phragmites australis* やチャボイ *Eleocharis parvula* などの植生が見られたのは塩分の低い環境であった。粒度が大きく、酸化還元電位の高い環境では、ケフサイソガニ *Hemigrapsus penicillatus* やモクズガニ

*Eriocheir japonica*などの甲殻類が出現する傾向が見られた。粒度の非常に小さい環境ではヒメヤマトオサガニ *Macrophthalmus banzai* やナミヒモムシが出現した (Fig. 4)。

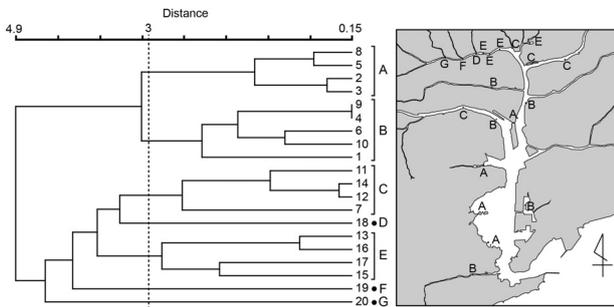


Fig. 2. The community structure of the benthic species in Urado Bay in Kochi. The result of the cluster analysis is shown on the left side of the figure. We detected seven groups (A-G) by dividing the clusters at 3 in the relative distance estimated from Jaccard index. The geographical locations of the groups in Urado Bay were visualized on the map on the right.

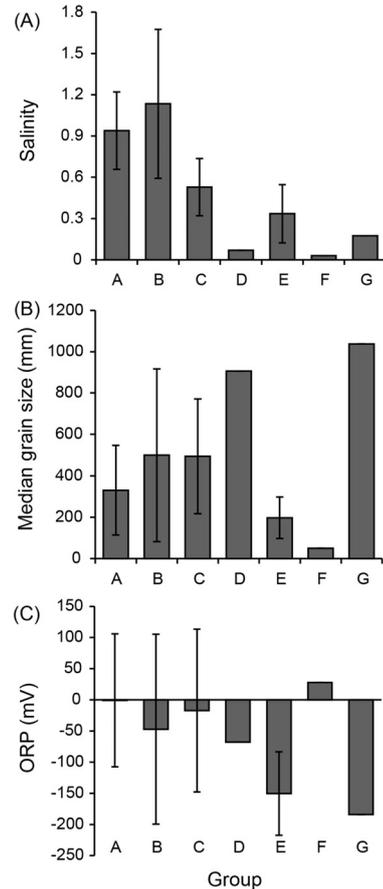


Fig. 3. The average values of the environmental variables in each group (A-G) that is identified by the cluster analysis. (A) Salinity (B) grain size (C) ORP. The error bars represent \pm SD.

Table 3. The results of the Canonical Correspondence Analysis. The eigenvalues indicate the amount of variance explained by each axis and the inter-set correlation with three environmental variables (salinity, ORP, and grain size) indicates the contribution of each environmental variable for each axis.

	Axis1	Axis2	Axis3
Eigenvalue	0.317	0.085	0.065
Species-environment correlation	0.812	0.673	0.602
Percentage of species variance	7.6	2	1.6
Inter-set correlation with environmental variables			
Salinity	0.807	-0.071	0.033
ORP	0.219	0.392	-0.461
Grain size	0.109	0.652	0.125

浦戸湾における生物群集は比較的塩分の高い湾中央部 (A・B) と塩分の低い湾奥部 (C-F) の2つのグループに分けられることが明らかとなった。湾中央部に位置するグループA・B間では、環境要因における明確な違いは見られなかったが (Fig. 3)、グループAは浦戸湾の湾口部に近い地点を多く含むのに対し、グループBは鏡川・江ノ口川・新川川などの河川感潮域下部の地点を多く含んでいた。おそらく、河川の流入に起因する底質粒度のわずかな違いや今回は計測していないその他の環境要因がグループA・Bの種構成に差異を作り出したものと考えられる。湾奥部に位置するグループC・E間では、グループCにおいて上流側のグループEよりも塩分が高い傾向が見られた (Fig. 3)。これらの2つのグループに出現した底生生物の種構成を比較したところ、グループCではトビハゼが複数地点で観察されたのに対して、グループEではトビハゼは観察されないことが分かった。トビハゼは塩分4~24%の地点に分布することが報告されている (玉上ら2004)。グループEの地点における平均塩分はこの値を下回るため、トビハゼの生息に適さなかった可能性が高い。本研究で調査を行った地点の中で最も上流に位置するグループGにのみ見られたベンケイガニは、河川の影響の強いヨシ原に生息する甲殻類であり (鈴木ら 2014)、グループGの環境的特徴と良く一致していた。これらの結果は浦戸湾内という小スケールな地理的範囲においても、海に近い湾口部や流入河川感潮域の上流側・下流側で生物群集が大きく異なることを示している。本研究の結果は、関東及び東北地方の干潟において湾口部からの距離や河川水の影響が底生生物群集の重要な決定要因であることを示したNanami et al. (2005) やKanaya et al. (2008) の研究結果とも一致する。

浦戸湾における底生生物の分布環境についてCCAを用いて検討したところ、塩分が高い地点にはフジツボ類が特異的に見られ、塩分の低い地点にはイトメヤマトシジミなどの感潮域上流部に分布する生物が多く見られることが分かった (Fig. 4)。一般に、成体の移動能力の低い底生生物においては、幼生時の拡散と定着が分布を決定する重要な要因になっている (Palmer et al. 1996)。例えば、野方ら (2011) は、低塩分においてフジツボ類の幼生の着底率が低下することを報告している。また、ヤマトシジミの幼生は、同じ二枚貝であるアサリ *Ruditapes*

philippinarum やシオフキ *Macra veneriformis* ・ホトトギスガイ *Musculista senhousia* よりも淡水の影響の強い場所に着底することが知られている (南部ら 2006)。したがって、このような環境と対応した幼生の移動及び定着が浦戸湾における環境勾配に沿った底生生物群集を形成する一因となっていることが考えられる。一方、クロベンケイガニ *Chiromantes dehaani* やケフサイソガニなどのイワガニ類は、CCAの結果に共通した傾向は見られなかった。これらの生物は様々な塩分環境に生息でき、また定住性が低く放浪生活を送るためだと考えられる (小林 2000)。また、イワガニ類は干潟の転石などを住処とするため、本研究で計測した環境要因だけでなく、構造物の有無がイワガニ類の分布に重要な役割を果たしていることが考えられる。

CCAの結果、底質の粒度も底生生物の分布に大きな影響を与えていることが明らかとなった。先行研究により、堆積物の粒径が大きい地点では懸濁物食者が見られ、堆積物の粒径の小さい地点においては堆積物食者が出現する傾向があることが指摘されている (Sanders 1958)。本研究においても、懸濁物食者であるフジツボ類の分布は比較的粒度の大きい地点に集中していた (Fig. 4)。堆積物の粒径の小さい場所では、フジツボ類などの付着性生物は舞い上がった底土に埋没してしまい、生育できないことが報告されている (Rhoads and Young 1970)。しかし、上記の傾向とは一致しない例もいくつか見出された。例えば、懸濁物食者であるオキシジミ *Cyclina sinensis* やソトオリガイ *Laternula gracilis* は比較的粒度の小さい環境において観察された。これらの二枚貝は懸濁物食者であるが、泥底の環境を好むことが報告されている (鈴木ら 2014)。酸化還元電位については、底生生物の分布に粒度と類似した影響を与えていることが分かった (Fig. 4)。これらのCCA解析の結果は、塩分・粒度・酸化還元電位等の環境要因が干潟の底生生物の空間分布を決定する重要な要因であることを示している。

本研究の結果は、陸と海の間位置し物理的・化学的変動が大きい干潟において、底生生物の至適な生息環境が種ごとに異なることが、地域内及び地域間の複雑な生物群集構造を作り出していることを示している。本研究により浦戸湾における底生生物の群集構造が明らかになり、さらに、その群集構造は個々の種の分布様式と環境要因との密接な繋がり

により形成されていることが示された。これらの結果は、生物多様性の空間的偏りを生み出すメカニズムの解明に寄与すると共に、高知県浦戸湾の底生生物の多様性を保全する上で重要な基礎情報を提供するものと考えられる。

謝辞

本研究を進めるにあたって、生物の分類にご協力頂いた鹿児島大学理学部の佐藤正典博士及び野外調査に関する多くの有用なアドバイスを下さった国立環境研究所の金谷弦博士に深く御礼申し上げます。また、研究の進め方やデータの解釈についてたくさんの有用な御意見を下さった高知大学の櫻井哲也博士に深く御礼申し上げます。さらに、本論文に対する有用な意見をくださった2名の査読者に御礼申し上げます。最後に、本稿に対し、多方面から意見をくださった上仲佑果氏、坂間将純氏、湯城智広氏、黒葛原伶人氏、松田祐人氏、山本尚輝氏にも感謝申し上げます。

引用文献

Blott S.J. and Pye K. 2001. GRADISTAT: a grain size distribution and statistics package for the analysis of unconsolidated sediments. *Earth surface processes and Landforms* 26: 1237-1248.

Folk R. L. and Ward W. C. 1957. A study in the significance of grain size parameters. *Journal of Sedimentary Research* 27: 3-26.

長谷川元洋. 2006. 土壌動物群集における座標付け手法の活用. *Edaphologia* 80: 35-64.

Holland A. 1985. Long-term variation of macrobenthos in a mesohaline region of Chesapeake Bay. *Estuaries* 8: 93-113.

細川恭史・堀江毅・三好英一・関根好幸. 1987. 沿岸部干潟におけるヨシ原の機能とヨシを利用した汚濁の浄化の可能性について. 第15回環境問題シンポジウム講演論文集: 54-59.

Kanaya G. and Kikuchi E. 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.

環境省. 2007. 「第7回自然環境保全基礎調査 浅海域

生態系調査(干潟調査)報告書」, 自然環境局生物多様性センター, 山梨.

Kéfi S., Domínguez-García V., Donohue I., Fontaine C., Thébault E. and Dakos V. 2019. Advancing our understanding of ecological stability. *Ecology Letters* 22: 1349-1356.

木村晴保・矢伏真悟・伴道一. 1996. 浦戸湾の環境改善のための河口域密度流に関する実験的研究. 日本水産工学会学術講演会学術講演論文集: 161-166.

小林哲. 2000. 河川環境におけるカニ類の分布様式と生態 生態系における現状と課題. *応用生体工学* 3: 113-130.

高知県レッドデータブック(動物編)改訂委員会. 2018. 「高知県レッドデータブック2018動物編」, 高知県林業振興・環境部環境共生課, 高知.

Laine A.O. 2003. Distribution of soft-bottom macrofauna in the deep open Baltic Sea in relation to environmental variability. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 57: 87-97.

Lercari D. and Defeo O. 2003. Variation of a sandy beach microbenthic community along a human-induced environmental gradient. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 58 Supplement: 17-24.

McCann K.S. 2000. The diversity-stability debate. *Nature* 405: 228-233.

McCune B. and Mefford M. J. 1999. PC-ORD: multivariate analysis of ecological data. MjM Software, Glendon Beach

三浦誠矢・森小菊・福田達哉・伊谷行・中井静子・三浦収. 2017. 四国沿岸の干潟における底生生物の多様性 黒潮圏科学 10:148-154.

宮地傳三郎・波部忠重・今泉正・天野宏・山根謹爾. 1944. 浦戸湾の内湾標識に就いて. *日本海洋学会誌* 4:15-21.

三宅崇智・佐竹直人・黒木広大・町田吉彦. 2006. 高知市浦戸湾南部に生息するハゼ科魚類. *四国自然史科学研究* 3:38-49.

Nanami A., Saito H., Akita T., Motomatsu K. and Kuwahara H. 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.

南部亮元・水野知巳・川上貴史・久保田薫・関口秀

- 夫. 2006. 木曾三川感潮域における二枚貝浮遊幼生の着底場所および着底時期. 日本水産学会誌 72: 681-694.
- 日本ベントス学会. 2020. 「海岸動物の生態学入門」, 海文堂出版, 東京.
- 野方靖行・時國菜実子・吉村えり奈・佐藤加奈・遠藤紀之・松村清隆・杉田治男. 2011. 日本沿岸産フジツボ類 4 種の幼生付着に与える塩分の影響. *Sessile Organisms* 28: 47-54.
- Palmer M.A., Allan J.D. and Butman C.A. 1996. Dispersal as a regional process affecting the local dynamics of marine and stream benthic invertebrates. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 322-326.
- Pianka E. R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *The American Naturalist* 100: 33-46.
- Potter I., Hyndes G. and Baronie, F. 1993. The fish fauna of a seasonally closed Australian estuary. Is the prevalence of estuarine-spawning species high? *Marine Biology* 116: 19-30.
- Rhoads D.C. and Young, D.K. 1970. The influence of deposit-feeding organisms on sediment stability and community trophic structure. *Journal of Marine Research* 28: 150-178.
- Sanders H.L. 1958. Benthic studies in Buzzards Bay. I. Animal sediment relationships. *Limnology and Oceanography* 3: 245-258.
- Stein A., Gerstner K. and Kreft H. 2014. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters* 17: 866-880.
- 鈴木孝男・木村昭一・木村妙子・森敬介・多留聖典. 2014. 「干潟ベントスフィールド図鑑」, 日本国際湿地保全連合, 東京.
- 玉上和範・五明美智男・杉浦琴. 2004. 人工的な泥質干潟の創出技術に関する基礎研究. *海洋開発論文集* 20: 995-1000.
- Tews J., Brose U., Grimm V., Tielbörger K., Wichmann M.C., Schwager M. and Jeltsch F. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31: 79-92.
- Tilman D., Reich P.B., Knops J., Wedin D. Mielke T. and Lehman C. 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* 294: 843-845.
- Yachi S. and Loreau M. 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 96: 1463-1468.
- 山室真澄. 1996. 「河川感潮域 その自然と変貌」, 名古屋大学出版会, 名古屋
- Ysebaert T., Meire P., Coosen J. and Essink K. 1998. Zonation of intertidal macrobenthos in the estuaries of Schelde and Ems. *Aquatic Ecology* 32: 53-71.
- Ysebaert T., Meire P., Herman P.M. and Verbeek, H. 2002. Macrobenthic species response surfaces along estuarine gradients: prediction by logistic regression. *Marine Ecology Progress Series* 225: 79-95.
- 和田恵次. 2000. 「干潟の自然史-砂と泥に生きる動物たち」, 京都大学学術出版会, 京都.

Spatial structure of benthic communities along the environmental gradient in Urado Bay

Kyo Takagi¹⁾, Kazuma Ueno¹⁾, and Osamu Miura²⁾

¹⁾ Graduate School of Integrated Arts and Sciences,

Kochi University, 200 Monobe-otsu, Nankoku, Kochi 783-8520, Japan

²⁾ Faculty of Agriculture and Marine Science, Kochi University, 200 Monobe-otsu, Nankoku, Kochi 783-8520, Japan

Abstract

Environmental factors are of particular importance in structuring species diversity that determines the stability and productivity of ecosystems. There are various environments in intertidal tide-flats, and many organisms with a broad taxonomic range co-occur in a relatively small spatial area in-between marine and terrestrial habitats. Thereby, the tide-flat provides an ideal system to study species diversity along environmental gradients.

浦戸湾の底生生物群集

Urado Bay in Kochi Prefecture, Japan, is a shallow bay with a number of tide-flats. We conducted the field research at 20 sampling sites, including 70 research points in Urado Bay. We found 89 species of benthic organisms, some of which are listed as threatened species. The cluster analysis based on species composition detected two main groups within the bay. One group was distributed in a high salinity region around the middle part of the bay, and the other was located in a low salinity region near the closed-off section of the bay. Canonical correspondence analysis

revealed that the distribution pattern of benthic organisms in Urado Bay was strongly affected by salinity, oxygen reduction potential, and sediment grain size. Our study demonstrated that these environmental factors are essential components to shape the spatial structure of benthic organisms in Urado Bay.

Key words: species diversity, benthic organisms, tide-flat, Urado Bay