東京湾における塩性湿地依存性の絶滅危惧ベントスの分布特性

Distribution and habitat condition of the endangered benthic animals associated with salt marsh in Tokyo Bay, Japan

柚原 剛^{1),4),*}・高木 俊^{2),5)}・風呂田利夫³⁾¹⁾ 東邦大学大学院理学研究科 〒274-8510 千葉県船橋市三山 2-2-1²⁾ 東邦大学理学部 〒274-8510 千葉県船橋市三山 2-2-1³⁾ 東邦大学理学部東京湾生態系研究センター 〒274-8510 千葉県船橋市三山 2-2-1⁴⁾ 現所属：東北大学大学院生命科学研究科 〒980-8578 宮城県仙台市青葉区荒巻字青葉 6-3⁵⁾ 現所属：兵庫県立人と自然の博物館 〒669-1546 兵庫県三田市弥生が丘 6Takeshi YUHARA^{1),4),*}, Shun TAKAGI^{2),5)} and Toshio FUROTA³⁾¹⁾ Graduate School of Science, Toho University, Miyama 2-2-1 Funabashi, Chiba 274-8510, Japan²⁾ Faculty of Science, Toho University, Miyama 2-2-1 Funabashi, Chiba 274-8510, Japan³⁾ Tokyo Bay Ecosystem Research Center, Toho University, Miyama 2-2-1 Funabashi, Chiba 274-8510, Japan⁴⁾ Graduate School of Life Science, Tohoku University, Aoba 6-3, Aramaki, Aoba-ku, Sendai, Miyagi 980-8578, Japan⁵⁾ Museum of Nature and Human Activities, Hyogo, Yayoigaoka 6, Sanda, Hyogo 669-1546, Japan

Abstract: We investigated the spatial distribution of macrobenthos in salt marshes along the coast of Tokyo Bay, with environmental factors that influence their distribution. The field survey was conducted at 31 sites along the entire coast of the bay, in which presence or absence of the salt marsh animals and environmental factors (salinity, ORP, median grain size, elevation, vegetation area) of the habitats were examined. Most of common species of mollusks and crustaceans were distributed on entire coast of the bay, but some of endangered species showed restricted distribution in the coast. The restricted distribution of endangered salt marsh crabs were explained by several environmental factors; higher salinity and lower elevation of the habitat were suitable for *Helicana japonica* and *Parasesarma affines*, which were distributed in eastern coast in the bay, and *Sesarmops intermedium*, that was distributed in western coast and inner part, tended to inhabit higher elevation sites. Since local populations of these salt marsh species in the bay may be consisted of bay scale metapopulation that are formed by connectivity between small local populations through larval dispersal, distributional restriction of the salt marsh crabs in the bay may indicate that these endangered species are regarded as being difficult to persist in the bay. New local populations of the salt marsh benthos animals could be restored by creation of salt marsh habitats along the bay, to increase of the connectivity between local populations in the bay.

Key Words: benthic invertebrates, endangered species, conservation, saltmarsh, Tokyo Bay

はじめに

塩性湿地の成立基盤である河口干潟生態系は、人間活動による過剰な開発、汚濁、埋立などにより消失や深刻な攪乱を受けており (Lotze 2006)、日本では、20 世紀後半で 40% 以上の干潟域が消失した (日本ベントス学会 2012)。中でも首都圏にある東京湾は工業化・都市化による沿岸開発が著しく、塩性湿地の成立基盤である干潟面積は、戦前 (1945 年以前) の 13,600 ha から一時約 1,000 ha まで減少した。近年ではその再生として人工的な干潟造成も行わ

れ、1997 年の時点で 1,640 ha とされる (古川 2011)。干潟の中の塩性湿地植生帯面積は、明治時代中期では湾奥部や河口部中心に約 810 ha (農業環境技術研究所・歴史的農業環境閲覧システム提供の迅速測図より判読) が認められたものの、現在は人工的に改変あるいは造成された干潟内の塩性湿地を含めても約 83 ha (Google map 提供の衛星画像より判読) と約 90% が消失した。塩性湿地に生息する主要なベントスは塩性湿地環境依存性が高く (風呂田 2011)、このような埋立による河口域の干潟や塩性湿地の消失により、ここに生息するベントス種の多くが地域的な絶滅の危機に瀕している (風呂田 2007; 千葉県レッドデータブック改訂委員会 2011; 柚原ら 2013)。このような塩性湿地に依存的なベントスの個体群の衰退は、日本全国規模で起こっており、生物多様性の保全と再生の課題となっている (Sato 2010)。

Received 2 February 2015 Accepted 2 October 2015

* Corresponding author

E-mail: yugo88@nifty.com

干潟や塩性湿地を含む沿岸環境の劣化による生物多様性の減少を食い止めるには、そこに生息する生物の分布とその生息環境の現状を正確に把握したうえで適切な保全策を実施することが必要とされる（プリマック・小堀 2008; 日本ベントス学会 2012）。塩性湿地に生息するベントス種の多くは、生活史の初期をプランクトン幼生として海域に分散し、ベントス生活場に着底して個体群を形成する、プランクトン幼生分散を前提とした局所個体群間の交流によるメタ個体群を形成しているとされる（風呂田 2000; Grimm et al. 2003; Kritzer & Sale 2006; Sale et al. 2006; Kumar et al. 2012）。そのため、ベントスの分布特性を明らかにする上では、メタ個体群の視点に基づいた局所個体群間の連結性および局所個体群内の生息環境の質を考慮した調査研究が求められる（Hanski 1999; Thomas et al. 2001; Fleishman et al. 2002）。内湾スケールで複数の塩性湿地を統合的に調査した例は、日本においては、三河湾および伊勢湾での腹足類相を報告した木村・木村（1999）、東京湾内湾の塩性湿地を含む干潟ベントス相を報告した柚原ら（2013）がある。柚原ら（2013）では、東京湾の塩性湿地を含む 26 カ所の干潟で調査を実施し、塩性湿地に絶滅危惧ベントスが多く生息していたことを明らかにした。また絶滅危惧ベントスの一部は、湾内で偏在分布を示す傾向にあり、その原因については今後の調査の進展に委ねていた。しかし、柚原ら（2013）でも、ベントスの分布特性と生息環境については評価を行っておらず、東京湾岸全域のスケールで塩性湿地性ベントスの分布特性、それに影響する生息環境選好性との対応を示した研究例はない。

そこで本研究では、東京湾内に残存する塩性湿地の存在状況を把握したうえで、そのほぼすべての塩性湿地を調査地として設定し、そこに生息するベントスの代表的生物群である腹足類と甲殻類の生息に要求される環境要因、ならびに分布の偏在化の原因を明らかにすることを目的とした。そのうえで、得られた知見をもとに、過去の東京湾ベントス相の記録を比較するとともに、東京湾岸における塩性湿地性絶滅危惧ベントスの保全策を検討した。

材料と方法

調査地

東京湾内湾部（富津岬一観音崎以北）におけるヨシ *Phragmites australis* やアイアシ *Phacelurus latifolius* からなる塩性湿地の存在場所を、Google map の衛星画像の判読、研究者からの情報、ならびに現地踏査から抽出した。31 カ所の塩性湿地を伴う干潟を調査地として選定し、東京湾における塩性湿地を含む干潟をほぼ網羅した。各調査地の位置を Fig. 1 に示し、その概況を Table 1 に記す。このうち 16 カ所の調査地のベントス出現種については、2008 年から 2011 年にかけて行った柚原ら（2013）の結果を用い、残りの 15 カ所の調査地においては、2011 年と 2012 年に

かけて調査を行った。各塩性湿地の地形的特徴は、日本ベントス学会（2012）に従い「河口干潟」、「河川干潟」、「潟湖干潟」の 3 区分に加え、調査地に特徴的に見られる人工水路内の干潟として「人工水路干潟」のいずれかに分類した（Table 1）。「河口干潟（River-mouth tidal flat）」は河口部周辺に形成された干潟、河川から運ばれた砂泥の沈降、堆積により形成されるもので、入江奥部に形成された河川開口部の干潟も含まれる。「河川干潟（River tidal flat）」は河口干潟の中で河川内の感潮域に形成された干潟である。「潟湖干潟（Lagoon tidal flat）」は砂州などにより形成された閉鎖的な潟湖内の干潟であるが、東京湾の場合は自然状態の潟湖はなく、ここでは埋立により形成された人工的な地形である。これらに加え、東京湾沿岸域、特に湾東岸を占める千葉県側では、戦後の埋立地造成に際して、既成市街地と工業地域を分離し後背地の排水機能を維持するために、旧海岸線と埋立地の境界部に幅 20~40 m の小規模な人工感潮水路が造成されており（伊藤・伊藤 1983; 永江 2006）、この水路内に二次的に形成された干潟を「人工水路干潟（Artificial channel tidal flat）」とした。

ベントス生息調査

調査は 2008~2011 年にかけて行われた柚原ら（2013）の結果を使用し、そこで調査していなかった箇所については、2012 年に 5~10 月にかけて行った。また多摩川河口干潟に関しては、2012 年 7 月~10 月にかけて行った柚原ら（2015）の結果も加えた。全ての調査は、干潟ベントスの種多様性ならびに希少種・絶滅危惧種の生息を把握するため、生息密度の低い種の発見効率が高い目視による定性調査法を採用した（環境省自然環境局 2007）。調査範囲は 50 m 方形内を原則とし、岸に沿った潮間帯幅が 50 m 未満の場合にでも一辺の長さを変えて 2500 m² 相当の調査範囲を確保した。各調査地を最低 3 回以上訪れ、打ち上げ物や植物堆積物中や下も含め生息するすべての表在性ベントスを採集し、各調査地でのベントス種の在・不在を記録した。得られたベントスの中から、風呂田（2007）、環境省自然環境局（2007）などの既存の知見を参照し、塩性湿地ならびにその周辺に生息する表在性ベントスを解析対象とした。

本研究における東京湾内での希少種および絶滅危惧干潟ベントスは、以下のように定義した。1) 千葉県レッドデータブック動物編 2011 年改訂版（千葉県レッドデータブック改訂委員会 2011）で「消息不明・絶滅生物」、「最重要保護生物」、「重要保護生物」と評価された種、2) 干潟の絶滅危惧動物図鑑（日本ベントス学会 2012）で掲載されている種で、東京湾において局所個体群の存在する生息地点数もしくは各局所個体群内での個体数の減少がみられる種とした。

Fig. 1. Maps of the survey sites. The black area indicates the reed marsh vegetation. See also Table 1 for further details.

環境要因

2012年10月にすべての調査地で、底質環境として間隙水塩分、酸化還元電位（ORP）、底質粒径中央値を測定した。以上の底質環境要因は河口域のベントス各種の分布域を決める主要因とされている（小林2000、楠田・森2008）。間隙水の塩分は各調査地の底質を小型スコップで掘り、滲出した間隙水をプラスチック容器で採取し、室内にて1/2標準海水で補正した塩分計（YK-31SA: FUSO社）で0.1 PSU精度で測定した。ORPは、ORP電極（RM-20P: 東亜ディーケー社）を用いて、表面から深さ1 cmで測定した。底質粒径中央値は各調査地の表面1 cmの底土を大きじ1杯分採集し、室内にてレーザー回折式粒度分析装置（島津製作所: SALD-3100）を用いて粒径の中央値を求めた。これらの環境要因は各調査地内で無作為に3カ所から測定し、その平均値を解析に使用した。

生息場の地盤高とヨシならびにアイアシからなる植生域の面積は塩性湿地の空間構造において基盤的要因である。地盤高は国土地理院基盤地図情報（数値標高モデル5 mメッシュ）より、10 cm単位で各調査地点における調査範囲の標高値の平均値を算出した。ヨシならびにアイアシからなる植生面積は、Google Maps 面積計算ツールを使用し

（<http://foonyan.sakura.ne.jp/>）、衛星写真をもとに調査地点を含むひとまとまりの植生面積を求めた。なお本研究は、2011年3月の東北地方太平洋沖地震を前後して実施され、東京湾沿岸域の干潟域にも、局所的に地盤沈下等の物理的改変が報告されている（風呂田ら2012）。しかし、本研究の調査箇所の塩性湿地では、風呂田ら（2012）で報告された新浜湖を除いて、地盤沈下等の物理的改変は報告されておらず、東北地方太平洋沖地震をまたいで環境への影響は少ないとした。

統計解析

測定した環境要因が絶滅危惧種を含む塩性湿地に生息するベントスの分布に及ぼす影響を検討するため、小幡ら（2012）に従い、全調査地中での出現頻度が20%以上の種を、統計解析を行うために十分なデータが存在する種として解析対象とした。ただし、クロベンケイガニ *Chiromantes dehaani* は全調査地で出現したため、解析対象外とした。各調査地でのベントスの在・不在を目的変数、環境要因として塩分、ORP、底質粒径中央値、地盤高、ヨシ・アイアシ植生面積、また空間自己相関項として緯度経度座標（1～3次項）（Lichstein et al. 2002）を説明変数とし、一般

Table 1. Environmental condition of the study sites.

Locality	Locality number	Topographic feature	Latitude	Longitude	Salinity (PSU)	ORP (mV)	Median grain size (μm)	Elevation (m)	Vegetation Area (m^2)
Shintomi Channel	1	Artificial channel tidalflat	35°19'39.467"	139°50'29.759"	28.0	365.5	297.5	1.12	953
Koito River	2	River tidalflat	35°20'04.919"	139°51'54.360"	14.7	311.6	194.9	1.21	71
Hatazawa River	3	Artificial channel tidalflat	35°21'00.252"	139°53'48.263"	26.3	233.5	102.6	0.9	983
Obitsu Estuary Central Creek	4	River-mouth tidalflat	35°24'45.143"	139°54'02.087"	17.4	336.9	41.8	0.79	3120
Obitsu Estuary Northern Creek	5	River-mouth tidalflat	35°24'56.916"	139°54'05.184"	31.3	301.5	45.7	0.86	1681
Kuranami River	6	Artificial channel tidalflat	35°27'02.843"	139°59'30.623"	22.2	357.4	239.2	0.48	123
Shizu River	7	Artificial channel tidalflat	35°28'18.012"	140°01'48.899"	23.1	311.1	132.6	0.63	845
Imazu River	8	Artificial channel tidalflat	35°29'44.123"	140°02'52.548"	20.9	349.0	221.8	1.02	196
Maekawa River	9	Artificial channel tidalflat	35°30'17.567"	140°03'26.603"	15.9	288.9	41.2	0.68	1822
Tamasaki	10	Artificial channel tidalflat	35°31'27.120"	140°03'54.720"	21.4	104.2	297.5	1.17	298
Yoro River 1	11	River-mouth tidalflat	35°31'52.932"	140°04'38.423"	28.7	255.3	131.6	1.01	1479
Yoro River 2	12	River tidalflat	35°30'42.660"	140°04'38.928"	8.6	195.5	122.6	1.13	7474
Yawata Canal	13	Artificial channel tidalflat	35°32'08.663"	140°06'41.507"	24.0	351.5	161.0	1.08	87
Yatsu Tidal flat	14	Lagoon tidalflat	35°40'52.643"	140°00'06.480"	22.3	167.6	16.2	0.91	19588
Edogawa River	15	Lagoon tidalflat	35°42'05.435"	139°55'26.615"	31.5	334.2	19.7	1.06	8437
Shinhama Lagoon	16	Lagoon tidalflat	35°40'17.939"	139°55'20.568"	26.4	292.5	108.7	1.18	969
Kyu-Edogawa River	17	River tidalflat	35°38'18.239"	139°52'34.248"	19.4	186.8	199.5	0.94	1084
Kasai Rinkai Park Lower Pond	18	Lagoon tidalflat	35°38'23.928"	139°52'09.840"	19.4	337.5	15.5	1.31	1732
Arakawa River Ojima	19	River tidalflat	35°41'31.560"	139°51'14.543"	17.9	136.2	70.0	1.24	3809
Arakawa River Yotsugi	20	River tidalflat	35°43'34.608"	139°50'12.408"	11.1	252.1	103.1	1.12	2772
Tokyo Port Wild Bird Park	21	Lagoon tidalflat	35°34'54.299"	139°46'01.235"	22.3	248.1	54.0	1.35	451
Tamagawa River 1	22	River-mouth tidalflat	35°32'16.152"	139°45'54.683"	19.9	251.0	249.3	1.11	5380
Tamagawa River 2	23	River-mouth tidalflat	35°32'24.791"	139°45'35.351"	19.6	182.2	199.4	0.92	7007
Tamagawa River 3	24	River-mouth tidalflat	35°32'27.131"	139°44'53.483"	17.8	134.7	23.9	1.26	8177
Tamagawa River 4	25	River-mouth tidalflat	35°32'42.396"	139°44'12.875"	15.2	267.6	213.6	1.34	11841
Tamagawa River 5	26	River-mouth tidalflat	35°32'39.695"	139°43'37.991"	7.8	223.2	75.2	1.06	1298
Tamagawa River 6	27	River tidalflat	35°32'15.072"	139°42'44.603"	5.7	192.6	24.7	1.63	1827
Tamagawa River 7	28	River tidalflat	35°33'06.119"	139°42'09.504"	0.0	311.5	88.5	0.86	2369
Tamagawa River 8	29	River tidalflat	35°33'49.967"	139°40'45.011"	0.0	155.8	167.2	1.36	305
Tsurumi River	30	River tidalflat	35°32'20.363"	139°39'20.843"	0.0	283.3	56.5	1.46	532
Yokohama Port	31	Artificial channel tidalflat	35°27'59.435"	139°37'43.680"	23.2	317.4	49.3	1.08	787

Fig. 2. Proportion of occurring sites of the macrobenthic species in Tokyo Bay. Bold species indicate endangered species.

化線形モデル（誤差構造：二項分布，リンク関数：ロジット）によって要因の効果を把握した．環境要因の寄与を比較するため，説明変数は標準化したのちに解析に用いた．すべての変数の組み合わせからなる候補モデルを作成し，赤池情報量規準（AIC）に基づくモデル選択を行った．経験的に AIC の差が 0～2 のモデルは考慮する価値のあるモデルとされる（Burnham & Anderson 2002）．またベストモデルとの AIC の差が 2 以内のモデルに関して，各モデルの相対的な重要性を示す Akaike weight を算出した．各変数の影響力はモデルアベレーシングを行い，係数の推定値をその標準誤差で割った値（Z 値）を Akaike weight で重み付け平均した値で評価した．Z 値の絶対値が 2 を超えるものは「影響力が強い変数」とされる（Burnham & Anderson 2002）．説明変数間の相関（多重共線性）の存在は，変数の影響力を判断するのを困難にするため，階層分割を行い，他の説明変数の効果と混同されない独立効果（independent effect）と，他の説明変数の効果と分離できない連結効果（joint effect）を計算した（MacNally 2000）．各説明変数の独立効果は，その変数をモデルに追加することによって改善するモデルの適合度を，可能なすべての組み合わせのモデルで計算し，その値を平均することによって計算される．連結効果は，その変数のみを説明変数としたモデルの適合度（Total effect）から，独立効果を差し引いた

値で定義される．本研究では，最大対数尤度をモデルの適合度の指標として使用した．独立効果の有意性は 1000 回の組み替えによる無作為化検定によって評価した．これらすべての解析には R.2.15.2（R Core Team 2012）を使用した．

結 果

全調査地で塩性湿地依存性の表在性腹足類と甲殻類は計 29 種が確認された（Table 2）．表在性ベントス各種の出現頻度，出現地を Fig. 2, Fig. 3 に示す．全調査地の 20% 以上で確認された種は，出現調査地点数の多い順に，クロベンケイガニ，アシハラガニ *Helice tridens*（Fig. 3A），カワザンショウガイ *Assiminea japonica*（Fig. 3B），クリイロカワザンショウ *Angustassiminea castanea*（Fig. 3C），タカノケフサイソガニ *Hemigrapsus takanoi*（Fig. 3D），ヤマトオサガニ *Macrophthalmus japonicus*（Fig. 3E），チゴガニ *Ilyoplax pusilla*（Fig. 3F），ウモレベンケイガニ *Clistoeloma sinense*（Fig. 3G），カクベンケイガニ *Parasesarma pictum*（Fig. 3H），コメツキガニ *Scopimera globosa*（Fig. 3I），ヒナタムシヤドリカワザンショウ *Assiminea parasitologica*（Fig. 3J），キタフナムシ *Ligia cinerascens*（Fig. 3K），クシテガニ *Parasesarma affine*（Fig. 3L），アカテガニ *Chiro-*

Table 2. Epifaunal macrobenthos species recorded from salt marsh in Tokyo Bay.

Scientific name/Study sites	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	Category of Red List			
<i>Paeloloda conulus</i>	○				○																○												NT ¹ , CR ²		
<i>Cerithidea rhizophorum</i>				○					○						○	○																	NT ¹ , CR ²		
<i>Cerithideopsis diaduriansis</i>	○				○			○	○	○																							NT ¹ , CR ²		
<i>Batillaria attramentaria</i>	○			○	○	○		○	○	○																									
<i>Batillaria multiformis</i>																																			
<i>Nozoba ziczac</i>																																			
<i>Angustassininea castanea</i>	○	○		○	○	○			○	○					○	○																	NT ¹ , CR ²		
<i>Angustassininea yoshidaiyukioi</i>	○									○																								NT ¹ , CR ²	
<i>Assininea japonica</i>		○			○				○	○					○	○																		NT ¹ , CR ²	
<i>Assininea parasitologica</i>					○																													NT ¹	
<i>Ligia cinerascens</i>	○	○							○	○																									
<i>Carcinus aestuarii</i>																																			
<i>Chironomus dehaani</i>	○	○			○				○	○																									
<i>Chironomus haematocheir</i>	○	○																																	
<i>Clitoceloma sinense</i>								○	○	○																									
<i>Parasacmaria affine</i>					○			○	○	○																									
<i>Parasacmaria pictum</i>	○				○			○	○	○																									
<i>Parasacmaria bidens</i>					○			○	○	○																									
<i>Sesarma intermedium</i>																																			
<i>Chasmagnathus convexus</i>				○																															
<i>Eriocheir japonica</i>						○																													
<i>Helicena japonica</i>					○				○	○																									NT ¹
<i>Helice tridens</i>		○			○				○	○																									
<i>Hemigrapsus penicillatus</i>					○			○	○	○																									
<i>Hemigrapsus takanoi</i>	○				○			○	○	○																									
<i>Deirtonotus cristatus</i>																																			
<i>Ilyoplax pusilla</i>	○	○			○				○	○																									
<i>Scopimera globosa</i>	○	○			○																														
<i>Macrophthalmus japonicus</i>	○				○																														

*Bold species indicate endangered species. EX: Extinct, CR: Critically Endangered, EN: Endangered, VU: Vulnerable, NT: Near Threatened. 1. Japanese Benthology of Association (2012), 2. Chiba Prefecture (2011)

Fig. 3. Distribution pattern of the macrobenthic species in Tokyo Bay. Closed circles are presence at the study sites. Open circles are absence at the study sites.

mantes haematocheir (Fig. 3M), ヨシダカワザンショウ *Angustassiminea yoshidayukioi* (Fig. 3N), ベンケイガニ *Sesarma intermedium* (Fig. 3O), ホソウミニナ *Batillaria attramentaria* (Fig. 3P), アリアケモドキ *Deiratonotus cristatus* (Fig. 3Q), フタバカクガニ *Perisesarma bidens* (Fig. 3R), ケフサイソガニ *Hemigrapsus penicillatus* (Fig. 3S), ウミニナ *Batillaria multiformis* (Fig. 3T), ヒメアシハラガニ *Helicana japonica* (Fig. 3U) の 22 種であった。残り 7 種のフトヘナタリ *Cerithidea rhizophorarum* (Fig. 3V), チチュウカイミドリガニ *Carcinus aestuarii*, モクズガニ *Eriocheir japonica*, カワアイ *Cerithideopsilla djadjariensis*, サザナミツボ *Nozema ziczac*, ツボミ *Patelloida conulus*, ハマガニ *Chasmagnathus convexus* は 20% 未満の調査地で確認された低頻度出現種であった。

高頻度出現種のなかで、クシテガニ、フトヘナタリ、アリアケモドキ、ヒメアシハラガニ、ウミニナは主に湾東岸を中心に出現し、クシテガニ、ホソウミニナ、アリアケモドキ、フタバカクガニ、ケフサイソガニはさらに湾奥で出

現した。一方、ヒナタムシヤドリカワザンショウ、ヨシダカワザンショウ、ベンケイガニは湾西岸を中心に湾奥でも出現した。

高頻度出現ベントス種を対象に、一般化線形モデルによるモデルアベレージングを行った結果を Fig. 4 に示す。なおフトヘナタリは出現頻度が 20% 未満であるが塩性湿地依存種とされているため解析に加えた。その結果、アシハラガニ、ウモレベンケイガニ、カクベンケイガニで、その出現と塩分との間に強い正の応答を示す関係が見られた。

階層分割による、希少種・絶滅危惧種の出現に対する各説明変数の独立効果の計算結果を Fig. 5 に示す。塩分はアシハラガニ、タカノケフサイソガニ、ヤマトオサガニ、チゴガニ、ウモレベンケイガニ、カクベンケイガニ、コメツキガニ、キタフナムシ、クシテガニの出現に対し有意な独立効果を示した。底質粒径中央値はウモレベンケイガニ、ヒナタムシヤドリカワザンショウの出現に対し有意な独立効果を示した。地盤高はベンケイガニ、ケフサイソガニ、

Fig. 3. continued

ヒメアシハラガニの出現に対し有意な独立効果を示した。ORP およびヨシ・アイアシ植生面積は、いずれのペントスの出現に対しても独立効果は有意ではなかった。空間自己相関項は、カワザンショウガイ、ヤマトオサガニ、チゴガニ、コメツキガニ、ウモレベンケイガニ、ケフサイソガニでは、1 から 3 次項のすべてにおいて有意な独立効果がなかったが、他のペントスの出現に対してはいずれかの項において有意な独立効果が示された。

Table 3 に一般化線形モデルの結果から得られた各種の出現に対する環境要因の正負の方向性および階層分割により有意な独立効果を示した変数の結果をまとめた。ほとんどのペントスでは有意な独立効果を示したのが塩分のみであり、すべて正の効果であった。それ以外の変数に有意な独立効果を示したペントスは、ウモレベンケイガニ、ヒナタムシヤドリカワザンショウ、ベンケイガニ、ケフサイソガニ、ヒメアシハラガニの 5 種であり、ケフサイソガニを除いて絶滅危惧種であった。分類群別にみると、腹足類に関しては、ヒナタムシヤドリカワザンショウの出現に対し

て底質粒径中央値が負の独立効果を示したのみで、他の腹足類の出現は環境要因では説明できなかった。甲殻類ではアリアケモドキ、アカテガニ、フタバカクガニを除いた種の出現は環境要因、特に塩分で説明された。湾東岸に偏在的に出現した希少種・絶滅危惧種では、クシテガニが塩分に対し正の応答を示し、ヒメアシハラガニは地盤高に対し負の応答を示した。一方、湾西岸に偏在的に出現した希少種・絶滅危惧種では、ヒナタムシヤドリカワザンショウが底質粒径中央値に対し負の応答を示し、ベンケイガニが地盤高に対し正の応答を示した。湾全域で出現したクリイロカワザンショウに関しては環境要因では説明できず、ウモレベンケイガニは塩分に対し正の応答および底質粒径に対し負の応答を示した。

考 察

本研究では、東京湾における 31 カ所の塩性湿地を伴う干潟において、腹足類と甲殻類を中心とした表在ペントス

Table 3. Effects of each environmental variable on occurrence of the macrobenthic species. +; represents positive effect. –; represents negative effect. Half-tone dot meshing represents crustacean species..

Species name	Salinity	ORP	Median grain size	Elevation	Vegetation area	Auto correlation
<i>Helice tridens</i>	+					*
<i>Assiminea japonica</i>						
<i>Angustassiminea castanea</i>						*
<i>Hemigrapsus takanoi</i>	+					*
<i>Macrophthalmus japonicus</i>	+					
<i>Ilyoplax pusilla</i>	+					
<i>Clistocoeloma sinense</i>	+		—			
<i>Parasesarma pictum</i>	+					*
<i>Scopimera globosa</i>	+					
<i>Assiminea parasitologica</i>			—			*
<i>Ligia cinerascens</i>	+					*
<i>Parasesarma affine</i>	+					*
<i>Chiromantes haematocheir</i>						*
<i>Angustassiminea yoshidayukioi</i>						*
<i>Sesarmops intermedium</i>				+		*
<i>Batillaria attramentaria</i>						*
<i>Deiratonotus cristatus</i>						*
<i>Perisesarma bidens</i>						*
<i>Hemigrapsus penicillatus</i>				—		
<i>Batillaria multififormis</i>						*
<i>Helicana japonica</i>				—		*
<i>Cerithidea rhizophorarum</i>						*

の在・不在とその生息環境要因を調査し、両者の関係を解析した。塩性湿地に生息する無脊椎動物の在・不在と環境要因との関係において、東京湾と同様の広域スケール（10～100 km）では塩分と地盤高が、局所スケール（10～100 m）では底質粒度や酸化還元電位などが、各種の分布を規定する環境要因として知られている（Levin & Talley 2002; Reiss et al. 2011）。本研究では東京湾という内湾全体の広域スケールでのベントスの分布と環境要因との対応を解析したので、底質粒度よりも塩分と地盤高にตอบสนองしやすかったと考えられる。また、地理的に偏在的な出現傾向を示したベントスとして、ホソウミナナ、ウミナナ、フトヘナタリ、クシテガニ、ヒメアシハラガニ、アリアケモドキは湾東岸域に、またヒナタムシヤドリカワザンショウ、ヨシダカワザンショウ、ベンケイガニは湾西岸域に出現した（Fig. 3）。これらの種の生息には塩分、底質粒度、地盤高などの環境要因が関係していることが示され、そのほとんどが塩性湿地に依存的に生息している希少種・絶滅危惧種であった。一方、湾岸全体にわたり生息が確認できたベントスは、主に塩分との関係が認められ、それらは塩性湿地内およびその周縁の干潟域でも生息できる甲殻類であった。

分類群ごとに見ると、腹足類の偏在的な出現傾向は環境要因では説明されず、主に空間的自己相関で説明された。一方、カニ類の属する甲殻類の偏在的な出現傾向は環境要

因で説明される傾向が強かった。これら偏在分布と環境要因の対応についての原因を以下で詳説する。

ベントス分布特性と塩性湿地内の環境

腹足類においては、カワザンショウ科のヒナタムシヤドリカワザンショウ（Fig. 3J）、ヨシダカワザンショウ（Fig. 3N）が湾西岸奥部に、またウミナナ科・フトヘナタリ科のホソウミナナ（Fig. 3P）、ウミナナ（Fig. 3T）、フトヘナタリ（Fig. 3V）が湾東岸にそれぞれ偏在的に出現した。一方、クリイロカワザンショウ（Fig. 3C）は湾岸全域に出現し偏在性はなかった。一般的にウミナナ科・フトヘナタリ科（山本・和田 1999; 真木ら 2002; 和田・西川 2005）やカワザンショウ科（木村・木村 1999; 田代ら 2001; 福田 2000; Kuroda et al. 2003）では、塩性湿地内の塩分勾配、底質粒度、潮位に関連した地盤高などの環境条件で出現種が異なることが報告されている。今回、腹足類ではヒナタムシヤドリカワザンショウのみで底質粒径中央値が負の独立効果、すなわち泥が多い塩性湿地で出現する傾向が示されたが、先行研究で本種は地盤高（木村・木村 1999）、塩分（Kuroda et al. 2003）が分布に影響するとされ、底質粒度は影響しないとされる。また、ヒナタムシヤドリカワザンショウおよび同様に湾内での偏在的な出現傾向がみられたヨシダカワザンショウの両種は、河口域中流および上流に分布すると報告されている（Kuroda et al. 2003）。東京湾

Fig. 4. Influence of each environmental variable on occurrence of the macrobenthic species.

内で最も広い河口域を持つ荒川と多摩川は湾西岸奥部に近接して位置しているため、これらの河川干潟に生息する絶滅危惧の腹足類各種の出現傾向に対して、偏在性を示す空間的自己相関が検出されたのは、底質環境要因より大河川存在による地理的環境の反映かもしれない。また、ウミナ、フトヘナタリの出現傾向は環境要因で説明されなかったが、有意な空間的自己相関がみられた。これらの種については、今回計測していない環境要因の影響もしくは、夏季に底層で貧酸素水塊が出現することに伴う底層貧酸素水による幼生分散の阻害（風呂田 2000；丸茂・横田 2012）、生息場での他のペントスとの競合などの、生物学的要因によって偏在的な出現傾向を示した可能性も考えられる。

河口域に生息する甲殻類の分布を規定する要因として、腹足類と同様に生息場の塩分、底質粒度、地盤高などが挙

げられている（Ono 1965; 橋口・三宅 1967; 和田・土屋 1975; Nakasone 1977; Frusher et al. 1994; 小林 2000, Diele et al. 2010; 戸田ら 2010; 大谷ら 2012）。湾東岸に偏在的に出現したヒメアシハラガニでは（Fig. 3U）、地盤高が本種の出現に負の影響を与えていた。本種は近縁種のアシハラガニよりも低潮位帯に生息することが示されており（Omori et al. 1998; Omori et al. 2006）、低潮位の干潟域までの連続的な環境を必要としている可能性がある。また湾東岸と湾奥部に偏在的に出現したクシテガニは（Fig. 3L）、塩分が本種の出現に正の影響を与えていた。クシテガニは淡水域には生息しないとされ（橋口・三宅 1967）、本研究でも淡水域を含み塩分が低い旧江戸川、荒川、多摩川など湾西岸域にある大型河川河口の塩性湿地には生息していなかった。一方東岸に偏在的に出現したアリアケモドキは（Fig. 3Q）、低塩分耐性が高く河口域上流部に生息するとされる

Fig. 4. continued

が (Ono 1965; 岸野ら 2010), 1952 年には本種の生息が報告されている比較的大型の河川である荒川, 多摩川, 鶴見川 (蒲生 1965) では今回生息は確認できなかった. 湾西岸・湾奥部に偏在的に出現したベンケイガニでは (Fig. 3O), 地盤高が本種の出現に正の影響を与えていた. ベンケイガニは半陸生ガニであり, 土手の斜面に巣穴を作ることが知られている (松田・上甫木 2004). 本種の生息が確認された新浜湖や多摩川では, 汀線から離れた樹林や樹林に隣接する草地でも多く見られ, 一方生息が確認されなかった湾東岸の水路干潟群は潮上帯がコンクリートで護岸されており, 本種の生息には塩性湿地とともに陸生植生帯が必要と考えられ, 湿地と陸生植生帯の物理的分断が本種の生息を抑制している可能性が高い.

湾岸全域で広く生息が確認されたウモレベンケイガニに関しては (Fig. 3G), 塩分が正, 底質中央粒径値が負の影響を与えており, 比較的高い塩分が泥質底に生息していた. ウモレベンケイガニは河口域の塩性湿地の高潮帯に依

存的に生息することが知られているが (橋口・三宅 1967), 生息場所が類似しているクシテガニと同様に, 低塩分条件が出現を抑制したのであろう. またウモレベンケイガニは甲幅に泥を付着させて周辺環境の泥質表面と同化させる行動をとるので (Hsueh & Huang 1996), 生息環境に泥質が必須とされ, 本解析結果でも泥底を選好する傾向が示された. さらに本種は通常は漂着木材などの下に隠れて生活し, その行動範囲は狭いことから (Yuhara & Furota 2014), 塩分低下が著しくない泥質を伴う小規模な塩性湿地が人工的な水路内に広く存在していることが, 東京湾での個体群の存続を支えていると考えられる.

また湾岸全域で広く生息が確認された甲殻類に対しては, 概ね塩分が正の影響を与えていた. コメツキガニ, ヤマトオサガニ, チゴガニなどのスナガニ類では, 河口域上流部の低塩分域では分布が制限されているとされ (Ono 1965), 東京湾でも低塩分の荒川や多摩川などの河口域上流部で出現しなかった結果と一致する. またケフサイ

Fig. 5. Results of hierarchical partitioning explaining spatial distribution of the macrobenthic species. Dark and gray bars indicate proportions of deviance (%) explained by independent and joint effects of each explanatory variable, respectively. The asterisk indicates a significant effect (* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$) of the independent contribution of each variable.

ソガニの出現に対しては地盤高が負の影響を与えていたが、本種は近縁種のタコノケフサイソガニと同様に、塩性湿地を含めたその周縁部の干潟域から低地盤高の潮間帯下部や潮下帯が、主な生息場（五嶋ら 1978; van den Brink et al. 2012）であることの反映であろう。

過去の東京湾ペントス相の記録との比較

1950 年代以前の東京湾をはじめ日本各地の内湾域には干潟が連続的に存在し、多くの河川で、河口開口部には規模の大小はあるものの塩性湿地を伴う泥干潟が付随していた（Sato 2010）。したがって当時は、湾内の各局所個体群から放出された塩性湿地依存性のペントス幼生がペントス生活の可能な場所へ到達し着底できる確率は、多くの干潟

や塩性湿地が消失した現在と比べ高かったことは確実である（風呂田 2000）。現在東京湾の湾奥部と東岸域に偏在的に分布している希少・絶滅危惧種の中に、20 世紀半ばの東京湾では湾西岸を含め湾岸全域に分布していた種がいる。例えば現在、湾東岸部の小櫃川河口干潟と東岸人工水路干潟群に分布しているウミニナ（Fig. 3T）は、1990 年代半ばまでは江戸川放水路や谷津干潟などの湾奥部の複数箇所や横浜など湾西岸を含め湾岸全域で生息していた（稲葉 1955; 磯野 1960; Fukuda 1994; Furota et al. 2002; 黒住 2003; 風呂田 2007）。またアリアケモドキは現在湾東岸人工水路干潟群および湾奥部で確認されているが（Fig. 3Q）、1950 年代までは湾西岸の荒川、多摩川、鶴見川で生息記録があり（蒲生 1965）、当時は東京湾全域に分布していたと推察

Fig. 5. continued

される。しかしながら、現在湾西岸域や湾奥に偏在的に分布するベンケイガニでは (Fig. 3O), 1979 年の調査において、湾東岸域の小櫃川河口干潟で確認されておらず (大嶋・風呂田 1980), もともと湾東岸には生息していなかった可能性もある。このように、現在湾内で偏在的な分布を示す種においても、一部を除いてかつては東京湾岸全域で分布しているとされており、分布の偏在性は 20 世紀後半以降の局所的個体群の生息地の減少と理解される。このことから、多くの種で生息場消失に伴う湾内での局所個体群間の連結性の低下により、東京湾内のベントス各種のメタ個体群の存続性が大きく低下していると推測される。

絶滅危惧種の保全のための適正な生息場とその配置

今回の東京湾内の調査で希少・絶滅危惧種の多くでその分布に地理的な偏在性がみられた。現在見られる塩性湿地

は小規模なものが多く、生息地内で塩性湿地性ベントス各種の底質環境選択性を満たす微環境の多様性が維持されていないことに、この偏在化の原因があると推察される。多くの生物種の地域的な絶滅過程では、生息地の減少と分断化による局所個体群規模の減少の進行を経て生じており、現在東京湾における塩性湿地を伴う干潟の大幅な減少と点在化、ならびにその中で生じている各種の分布域の偏在化は、これらの種が東京湾での地域的な絶滅の危険性が高いことを示している。これらの東京湾の塩性湿地依存性ベントス各種は、東京湾で幼生分散を通じたメタ個体群を形成していると考えられ (風呂田 2000; Yuhara et al. 2014), 局所個体群間の幼生分散による連結性の強化 (Hanski 1999; 堀 2012), と同時に局所個体群内の生息環境の質の多様性回復が求められる (Thomas et al. 2001; Fleishman et al. 2002)。

塩性湿地を伴う干潟は東京湾西岸つまり神奈川県海岸

と、湾奥千葉市海岸において大きく欠落しており、この地域での塩性湿地の再生は局所個体群間の連結性を増すのに効果的であろう。1950年代の鶴見川では、塩性湿地依存性のベンケイガニ、ウモレベンケイガニ、アリアケモドキの生息が報告されており（蒲生1965）、例えばその河口部に塩性湿地を造成することで、幼生の着底場および生息場となることが期待される。また生息場の質に関して、塩性湿地依存性ペントス各種の選好性を満たす環境の多様性確保には、基本的に陸域あるいは淡水域から海域への連続した緩やかな変化を可能にする空間的広さが求められる。湾東岸では塩性湿地のあるものの低地盤の人工水路干潟が中心で、陸域が護岸によって阻まれ、河川敷を伴う高地盤域に乏しくベンケイガニが生息していない可能性が示唆された。よって湾東岸では、生息場に潮間帯から潮上帯まで連続性を確保するなど環境異質性に配慮し、修復する必要があることが示された。また空間的限界がある場合においては、分布の偏在性が大きく、より絶滅の可能性の高い塩性湿地性ペントスの生息場選好性を考慮した塩性湿地環境の再生を優先することが求められる。

謝辞：本研究を行うにあたり、東邦大学の大越健嗣教授、鏡味麻衣子准教授、西廣淳准教授、および奈良女子大学の和田恵次教授には様々な有益にご助言を頂きました。ペントス各種の同定には東邦大学の多留聖典博士および多々良有紀氏のご助言を頂きました。本稿の改訂に際し、2名の匿名査読者より貴重なご意見を頂きました。以上を記して謝意を表します。

引用文献

- Burnham, K. P. and D. R. Anderson 2002. Model selection and multi-model inference: A practical information-theoretic approach, 2nd ed. Springer, New York.
- 千葉県レッドデータブック改訂委員会 2011. 千葉県の保護上重要な野生動物—千葉県レッドデータブック—動物編 2011年 改訂版, 千葉県環境生活部自然保護課, 千葉, 538 pp.
- Diele, K., V. Koch, F. A. Abrunhosa, J. F. Lima and S. D. J. Brito 2010. The brachyuran crab community of the Caeté estuary, north Brazil: Species richness, zonation and abundance. *Ecological Studies*, 211: 251–263.
- Fleishman, E., C. Ray, P. Sjögren-Gulve, C. L. Boggs, and D. D. Murphy 2002. Assessing the roles of patch quality, area, and isolation in predicting metapopulation dynamics. *Conservation Biology*, 16: 706–716.
- Frusher, S. D., R. L. Giddins and T. J. Smith III 1994. Distribution and abundance of grapsid crabs (Grapsidae) in a mangrove estuary: Effects of sediment characteristics, salinity tolerances, and osmoregulatory ability. *Estuaries*, 17: 647–654.
- Fukuda, H. 1994. Estuarine mollusks of the Edogawa Drain, central Honshu Japan. *Science Report of the Takao Museum of Natural History*, 16: 1–14.
- 福田 宏 2000. 巻貝類 I—総論. 佐藤正典 (編), 有明海の生きものたち, 海游舎, 東京, pp. 100–137.
- 風呂田利夫 2000. 内湾の貝類, 絶滅と保全—東京湾のウミナナ類衰退からの考察—. 月刊海洋号外, 20: 74–82.
- 風呂田利夫 2007. 東京湾. 飯島明子 (編), 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) 業務報告書, 環境省自然環境局生物多様性センター, 富士吉田, pp. 39–47.
- 風呂田利夫 2011. 小型底生動物. 東京湾海洋環境研究委員会 (編), 東京湾—人と自然のかかわりあいの再生—, 恒星社厚生閣, 東京, pp. 136–143.
- Furota, T., T. Sunobe and S. Arita 2002. Contrasting population status between the planktonic and direct-developing Batillariid snails *Batillaria multiformis* (Lischke) and *B. cumingi* (Crosse) on an isolated tidal flat in Tokyo Bay. *Venus*, 61: 15–23.
- 風呂田利夫・柚原 剛・中山聖子・多留聖典・加納光樹 2012. 地震と津波による東京湾干潟の地形変化と底質攪乱. 日本ペントス学会誌, 66: 126–129.
- 古川恵太 2011. 沿岸の埋立・干潟の消失や海岸部の立入禁止区域の拡大過程. 東京湾海洋環境研究委員会 (編), 東京湾—人と自然のかかわりあいの再生—, 恒星社厚生閣, 東京, pp. 44–46.
- 蒲生重男 1965. 河口産カニ類の種類と分布について. 甲殻類の研究, 2: 91–101.
- 五嶋聖治・伊沢雅子・小野勇一 1978. イワガニ類の生活場所と日周期活動 (予報). ペントス研究会連絡誌, 15/16: 28–33.
- Grimm, V., K. Reise and M. Strasser 2003. Marine metapopulation: A useful concept? *Helgolander Marine Research*, 56: 222–228.
- Hanski, I. 1999. Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulations in dynamic landscapes. *Oikos*, 87: 209–219.
- 橋口義久・三宅貞祥 1967. ベンケイガニの生態 II: 生息場所, 交尾および抱卵期. 九州大学農学部学藝雑誌, 23: 81–89.
- 堀 正和 2012. 海洋生態系の生態系サービス—閉鎖性水域の保全—. 加々美康彦, 松田裕之, 白山義久, 桜井泰憲, 古谷 研, 中原裕幸 (編), 海洋生態保全学, 講談社, 東京, pp. 80–92.
- 堀越増興 1962. 日本列島周辺の浅海系海域における底棲生物の海洋生物地理, 第四紀研究, 2: 117–124.
- Hsueh, P. W. and J. F. Huang 1996. A new record of *Clistocoeloma sinense* Shen, 1933, from Taiwan (Decapoda, Brachyura, Grapsidae, Sesarinae), with notes on its distribution and ecology. *Crustaceana*, 69: 63–70.
- 稲葉 亨 1955. ‘吸い上げ’の貝類. 千葉生物学会々報, 5: 6–7.
- 伊藤 忠・伊藤嘉久 1983. 運河の潮位干満差を利用した雨水排除計画. 下水道協会誌, 20: 40–48.
- 磯野 鮑 1960. 貝漫步 (I). ちりばたん, 1: 32–38.
- 環境省自然環境局 2007. 第7回自然環境保全基礎調査. 飯島明子 (編), 浅海域生態系 (干潟調査) 業務報告書. 環境省自然環境局生物多様性センター, 236 pp.
- 木村昭一・木村妙子 1999. 三河湾および伊勢湾河口域におけるアシ原湿地の腹足類相. 日本ペントス学会誌, 54: 44–56.
- 岸野 底・木邑聡美・唐澤恒夫・國里美樹・酒野光世・野元彰人・和田恵次 2010. 汽水性希少カニ類クマノエミオスジガニ *Deiratonotus kaoriae* とアリアケモドキ *D. cristatus* (ムツハアリアケガニ科) の三重県櫛田川河口域における出現状況. 日本ペントス学会誌, 65: 6–9.
- 小林 哲 2000. 河川環境におけるカニ類の分布様式と生態—生態系における役割と現状—. 応用生態工学, 3: 113–130.
- Krizer, J. P. and P. F. Sale 2006. *Marine Metapopulation*. Elsevier, California, 544 pp.
- Kumar, G., S. P. Kunal, M. R. Menezes and R. M. Meena 2012. Single genetic stock of kawakawa *Euthynnus affinis* (Cantor, 1849) along the Indian coast inferred from sequence analyses of mitochondrial DNA D-loop region. *Conservation Genetics*, 13: 1119–1131.
- Kuroda, M., K. Wada, M. Kamada, K. Suzuki, H. Fukuda 2003. Distribution patterns of assimineid species (Gastropoda: Rissooidea) in the salt marshes of the Yoshino River, Tokushima Prefecture, Japan. *The Yuriyagai*, 9: 21–31.
- 黒住耐二 2003. 多摩川水系の貝類から見た自然環境の現状把握と保全に関する研究. (財)とうきゅう環境浄化財団研究助成・学術研究, 31: 1–242.
- 楠田哲也・森 敬介 2008. 河川汽水域の生物種. 財団法人河川環境管理財団 (編), 河川汽水域—その環境特性と生態系の保

- 全・再生一, 技報堂出版, 東京, pp. 171-175.
- Levin, L. A. and T. S. Talley 2002. Natural and manipulated sources of heterogeneity controlling early faunal development of a salt marsh. *Ecological Applications*, 12: 1785-1802.
- Lichstein, H. K., T. R. Simons, S. A. Bourque, R. H. Bradbury and K. E. Franzreb 2002. Spatial autocorrelation and autoregressive models in ecology. *Ecological Monographs*, 72: 445-463.
- Lotze, H. K., H. S. Lenihan, B. J. Bourque, R. H. Bradbury, R. G. Cooke, M. C. Kay, S. M. Kidwell, M. X. Kirby, C. H. Peterson and J. B. C. Jackson 2006. Depletion, degradation, and recovery potential of estuaries and coastal seas. *Science*, 312: 1806-1809.
- MacNally, R. 2000. Regression and model-building in conservation biology, biogeography and ecology: the distinction between — and reconciliation of — 'predictive' and 'explanatory' models. *Biodiversity and Conservation*, 9: 655-671.
- 真木英子・大滝陽美・富山清升 2002. ウミナナ科1種とフトヘナタリ科3種の分布と底質選好性: 特にカワアイを中心にして. *Venus*, 61: 61-72.
- 丸茂恵右・横田瑞郎 2012. 貧酸素水塊の形成および貧酸素の生物影響に関する文献調査. 海生研研報, 15: 1-21.
- 松田朋子・上楠木昭春 2004. 大阪府泉南の海岸埋め立て部における陸ガニの生息状況と環境特性との関係に関する研究. ランドスケープ研究, 67: 537-542.
- Nakasone, Y. 1977. Crab zonation in the Yuhi River, Okinawa Island. *Japanese Journal of Ecology*, 27: 61-70.
- 永江雅和 2006. 長浦干拓地の工業転用問題. 千葉県史研究, 14: 50-67.
- 中瀬浩太・林 英子 2002. 埋立地に造成した人工干潟の環境変化と環境管理—東京港野鳥公園の事例—. 海洋開発論文集, 18: 31-36.
- 日本ベントス学会干潟RDB編集委員会 2012. 干潟の絶滅危惧動物図鑑—海岸ベントスのレッドデータブック, 東海大学出版会, 秦野, 306 pp.
- 農業環境技術研究所 歴史的環境閲覧システム <http://habs.dc.affrc.go.jp/> [2013年12月25日閲覧]
- 小幡智子・石井 潤・角谷 拓・鷲谷いづみ 2012. 渡良瀬遊水地における過去の掘削履歴が絶滅危惧植物の現在の分布に及ぼす影響と影響評価地図. 保全生態学研究, 17: 221-233.
- 大谷壮介・上月康則・倉田健悟・山中亮一 2012. 干潟の底質環境に対する底生生物群集予測モデルの提案. 応用生態工学, 15: 31-44.
- 岡本正豊 2005. いつまで棲息していたか小櫃川河口のヘナタリ類. ちりばたん, 35: 114-118.
- Omori, K., B. Irawan and Y. Kikutani 1998. Studies on the salinity and desiccation tolerances of *Helice tridens* and *Helice japonica* (Decapoda: Grapsidae). *Hydrobiologia*, 386: 27-36.
- Omori, K., Y. Kikutani, B. Irawan and Y. Goda 2006. Size-Dependent intraguild reciprocal predation between *Helice tridens* De Haan and *H. japonica* Sakai and Yatsuzuka (Decapoda: Grapsidae) as analyzed in field experiments. *Journal of Crustacean Biology*, 26: 148-153.
- Ono, Y. 1965. On the ecological distribution of ocyroid crabs in the estuary. *The Memoirs of the Faculty of Science, Kyushu University, Series E (Biology)*, 4: 1-60.
- 大嶋 剛・風呂田利夫 1980. 小櫃川河口干潟周辺における底生動物の分布. 千葉県木更津市小櫃川河口干潟の生態学的研究 I, 東邦大学理学部海洋生物研究室・千葉県生物学会共編, pp. 45-68.
- プリマック RB・小堀洋美 2008. 保全生物学のすすめ 改訂版—生物多様性保全のための学際的アプローチ, 文一総合出版, 東京, 396 pp.
- R Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>
- Reiss, H., S. Cunze, K. König, H. Neumann and I. Kröncke 2011. Species distribution modeling of marine benthos: A North Sea case study. *Marine Ecological Progress Series*, 442: 71-86.
- 酒井 恒 1976. 日本産蟹類, 講談社, 東京, 773 pp.
- Sale, P. F., I. Hanski and J. P. Kritzer 2006. The merging of metapopulation theory and marine ecology: establishing the historical context. In *Marine Metapopulations*, Kritzer, J. P. and P. F. Sale (eds), Elsevier academic press, Amsterdam, pp. 3-28.
- Sato, M. 2010. Anthropogenic decline of the peculiar fauna of estuarine mudflats in Japan. *Plankton and Benthos Research*, 5 (Supplement): 202-213.
- Takeda, S. and Y. Kurihara 1987. The effects of burrowing of *Helice tridens* (De Haan) on the soil of a salt-marsh habitat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 113: 79-89.
- 田代美穂・富山清升・森野 浩 2001. 瀬沼水系におけるカワザンショウガイの分布と各地域集団の個体群構造. *Venus*, 60: 81-93.
- Thomas, J. A., N. A. Bourn, R. T. Clarke, K. E. Stewart, D. J. Simcox, G. S. Pearman, R. Curtis and B. Goodger 2001. The quality and isolation of habitat patches both determine where butterflies persist in fragmented landscapes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268: 1791-1796.
- 戸田健太郎・中村彰宏・塩井景介・前中久行 2010. 男里川河口部における土壌および微地形の違いに対するカニ類3種の分布域に関する研究. ランドスケープ研究, 73: 441-446.
- van den Brink, A. M., S. Wijnhoven and C. L. McLay 2012. Competition and niche segregation following the arrival of *Hemigrapsus takanoi* in the formerly *Carcinus maenas* dominated Dutch delta. *Journal of Sea Research*, 73: 126-136.
- 和田恵次・西川知絵 2005. 河口域塩性湿地に生息する巻貝フトヘナタリ(腹足綱: フトヘナタリ科)の生息場所利用. 日本ベントス学会誌, 60: 23-29.
- 和田恵次・土屋 誠 1975. 蒲生干潟における潮位高と底質からみたスナガニ類の分布. 日本生態学会誌, 25: 235-238.
- 山本百合亜・和田恵次 1999. 干潟に生息するウミナナ科貝類4種の分布とその要因. 南紀生物, 41: 15-22.
- 柚原 剛・多留聖典・風呂田利夫 2013. 東京湾における干潟ベントスの分布と希少種を含む生物多様性保全における人工水路の重要性. 日本ベントス学会誌, 68: 16-27.
- Yuhara, T. and T. Furota 2014. Life history and stable regeneration of the endangered saltmarsh sesarimid crab *Clistoeloma sinense* in small populations of the isolated metapopulation of Tokyo Bay, Japan. *Plankton and Benthos Research*, 9: 114-121.
- Yuhara, T., M. Kawane and T. Furota 2014. Genetic population structure of local populations the endangered saltmarsh sesarimid crab *Clistoeloma sinense* in Japan. *PLOS ONE*, 9(1): e84720.
- 柚原 剛・田中正敦・阿部絢香・海上智央・多留聖典 2015. 多摩川河口の塩性湿地に生息する表在性ベントス相. 神奈川自然誌資料, 25-30.