諫早湾奥部締め切り後の有明海潮下帯ヨコエビ群集構造の変化

Change in the Structure of Sublittoral Gammaridean Amphipod Assemblages in Ariake Sound Subsequent to the Artificial Closure of Innermost Isahaya Bay

松尾匡敏^{1),*}・首藤宏幸²⁾・東 幹夫³⁾・近藤 寛⁴⁾・玉置昭夫⁵⁾

¹⁾ 長崎大学大学院生産科学研究科, 〒852-8521 長崎市文教町 1-14

²⁾ 独立行政法人水産総合研究センター養殖研究所, 〒516-0913 三重県度会郡南伊勢町中津浜浦 422-1

³⁾ 元・長崎大学教育学部, 〒020-0556 岩手県岩手郡雫石町名子 216-7

⁴⁾ 長崎大学教育学部, 〒852-8521 長崎市文教町 1-14

⁵⁾ 長崎大学水産学部, 〒852-8521 長崎市文教町 1-14

Masatoshi MATSUO^{1),*}, Hiroyuki SUDO²⁾, Mikio AZUMA³⁾, Hiroshi KONDO⁴⁾
and Akio TAMAKI⁵⁾

¹⁾ Graduate School of Science and Technology, Nagasaki University, 1-14 Bunkyo-machi, Nagasaki 852-8521, Japan

²⁾ Research Institute of Aquaculture, Fisheries Research Agency, 422-1 Minami-Ise, Mie 516-0193, Japan

³⁾ 216-7 Shizukuishi-cho, Iwate 020-0556, Japan

⁴⁾ Faculty of Education, Nagasaki University, 1-14 Bunkyo-machi, Nagasaki 852-8521, Japan

⁵⁾ Faculty of Fisheries, Nagasaki University, 1-14 Bunkyo-machi, Nagasaki 852-8521, Japan

Abstract: In April, 1997, construction of a dike in the inner part of Ariake Sound to close off the innermost area of Isahaya Bay was completed. In June of both 1997 and 2002, benthic surveys were conducted using a Smith-McIntyre grab sampler at 88 stations over the entire sublittoral area of Ariake Sound. The structure of the gammaridean amphipod assemblage was compared between 1997 and 2002 with regard to any change in grain-size composition of the substrates and dissolved oxygen concentration of the bottom waters. No noticeable changes were observed in the distribution of the median particle diameter and silt-clay content, nor in the spatial arrangement of the sediment types of the substrates. Hypoxic water masses were observed in the bottom waters in 1997 in and around Isahaya Bay and in the southern part of Ariake Sound. Other studies also recorded hypoxic water masses in the former area in 1999 and 2001. For the amphipod assemblage, a total of 12,434 individuals of 94 species belonging to 24 families was collected in 1997; the most dominant species was *Photis longicaudata* (family Isaeidae). In 2002, those values had changed to 37,649 individuals, 89 species, and 27 families, with the most dominant species being *Corophium* sp. A (family Corophiidae). In both years, the amphipod assemblage was dominated by six families, including Isaeidae, Ampeliscidae, Corophiidae, Priscimilitaridae, Melitidae, and Aoridae, although the dominance order changed partially. The amphipod assemblage in both years inclusive was divided into eight groups using group-averaged clustering and non-metric multidimensional scaling. The group with the highest number of stations occupied the largest bottom area, composed of poorly-sorted medium to coarse sand along the longitudinal axis of Ariake Sound; the number of stations in this group increased from 41 in 1997 to 57 in 2002. Increase in individual density and expansion of distribution range of seven species of the superfamily Corophioidea (Corophiidae, Isaeidae, Priscimilitaridae), which occurred around the two hypoxic areas, contributed most to the range extension. For the above-mentioned six most dominant families, density of individuals and proportional composition of number of individuals in each of the two hypoxic areas and other, non-hypoxic areas were compared between the two years. In particular, both values remarkably increased for several members of the Corophiidae, including *Corophium* sp. A and *C. crassicornis*, in 2002; the exception was the value for density of individuals in the southern hypoxic area. The Shannon-Wiener species diversity index values were lower in 2002 for both the two hypoxic areas and the combined non-hypoxic areas, and for the three main groups of the amphipod assemblage.

Key Words: Corophioidea, hypoxic water mass, multivariate analysis, species diversity, species dominance, substrate grain-size composition

Received 16 Oct. 2006 Accepted 8 Feb. 2007

* Corresponding author

はじめに

有明海は九州西部に位置し、南北長 96 km、東西の平均幅 18 km、平均水深 20 m、水域面積 1,700 km² の内湾である (日本海洋学会沿岸海洋研究部会 1985)。湾奥部の潮汐差は 6~7 m に及び、日本国内で最大である。これをもたらす第 1 のしくみとして、有明海の平均水深がほかの内湾に比べて浅く (例えば東京湾は 45 m)、湾軸部が長い形状によって固有振動周期が約 7.8 時間と、日本国内の他の内湾よりも長くなっており (例えば東京湾は 6 時間)、外洋からの潮汐振動周期 (約 12.4 時間) に近いために共振の効果が大きくなっていることが挙げられる (井上 1980; 宇野木 2001)。また、第 2 のしくみとして、日本南方の太平洋を西進してきた潮汐波が東シナ海に進入したのちに発達するので、有明海の湾口潮汐振幅が東京湾や伊勢湾などに比べて大きくなっていることが挙げられる (宇野木 2001)。有明海湾奥部では潮汐差が大きいと、広大な軟泥の干潟が発達すると同時に、強い潮流による泥粒子の巻き上がりがあり、常に海水が濁っている。この特有な環境が有明海の

特異な生物相と高い生物生産力を維持する基盤となっている (佐藤・田北 2000; 佐藤ら 2001)。

有明海奥部に位置する支湾、諫早湾では、1997 年 4 月に全長 7,050 m の潮受け堤防によって約 35 km² の干潟・浅海域が締め切られた (Fig. 1)。この締め切り以降、有明海の固有振動周期が 20 分短くなり (滝川・田淵 2002; 滝川ら 2002)、これにより外洋の潮汐振動周期との差が広がり、潮汐振幅の共振効果が弱まった (灘岡・花田 2002)。潮汐振幅の減少は、潮流振幅の減少、干潟からの泥粒子の巻き上がりの減少、透明度の上昇などを引き起こす (柳・塚本 2004)。特に、締め切り堤防の近傍では、潮流速度の減少が顕著に生じている (灘岡・花田 2002; 宇野木 2002, 2004)。潮流振幅が減少することにより、海水の鉛直混合機能が低下し (武岡 2003)、成層が発達しやすくなった結果 (塚本・柳 2002)、赤潮や貧酸素水塊の発生など、様々な環境変化につながったと考えられている (佐藤ら 2001; 堤ら 2003)。

諫早湾締め切り以降にみられたこれら有明海の物理環境の変化は、ベントス群集構造に変化をもたらしたと予測される。諫早湾締め切り前の有明海全体の潮下帯ベントス群集に関する研究は少なく、菊池 (1978) によって 24 地点における採泥の結果が高次分類群レベルで報告されているのみである。近年、有明海北部の潮間帯・潮下帯の底質とベントス群集の関係についての報告が出された (陶山ら 2003)。しかし、これも高次分類群レベルでの解析にとどまっている。本論文の第 3 著者である東を中心とする諫早湾保全生態学研究グループは、諫早湾締め切り直後の 1997 年 6 月から 2002 年 6 月にかけて有明海全域あるいは諫早湾を含む有明海奥部 3 分の 1 の海域で採泥調査を行い、底質とマクロベントス群集の変化を追跡してきた (東 2000a, b, 2003, 2005a, b; 佐藤ら 2001; 近藤ら 2003; 佐藤・金澤 2004; 金澤ら 2005)。その中の二枚貝類について、諫早湾締め切り以降、諫早湾を含む有明海 3 分の 1 海域では、特定の種だけが急激な個体数の増加と減少を繰り返しながら、全体の傾向として個体数密度と種多様度が低下していることが報告されている (佐藤・金澤 2004; 金澤ら 2005)。

ヨコエビ類は海洋マクロベントス群集の中で量的にも種多様度のうえでも重要な分類群であり (Jacobi 1987; Conlan 1994)、海洋生態系の主要な第 1 次、2 次消費者である (Marques & Bellan-Santini 1993)。ヨコエビ類の種レベルでの分布と底質や水深との関係については、これまで多くの研究が行われてきた (Jones 1948; Duhig 1960; Fincham 1969, 1971, 1973; Biernbaum 1979; Parker 1984; 東ら 1985; Marques & Bellan-Santini 1993; Matsumasa 1994; Bachelet *et al.* 1996; Conradi *et al.* 1997; Conradi & López-González 1999; Valério-Berardo *et al.* 2000a, b, c)。また、ヨコエビ類に限らず一般に動物ベントスの群集構造や種数、個体数と無機環境要因との関係については、貧酸素水塊や硫化物の発生と関連した研究も数多く行われてきた (Falkowski *et al.* 1980; Rosenberg & Loo 1988; Harper *et al.* 1991;

Fig. 1. Locations of 88 sampling stations for the survey of sublittoral benthic fauna and substrates in Ariake Sound, western Kyushu, Japan, conducted in June of 1997 and 2002. Stns 23, 24, 33, and 34 were surveyed only in 1997 and are not shown here. The dark-gray area, light-gray area, and broken lines represent land, tidal flats, and depth contours (m), respectively. Place names on land that are mentioned in the text are shown on this map.

Stachowitsch 1991; Diaz & Rosenberg 1995; Gamenick *et al.* 1996; Lu & Wu 2000; Gray *et al.* 2002; Wu 2002; 金澤ら 2005).

本研究は、諫早湾保全生態学研究グループが1997年6月と2002年6月に有明海潮下帯全域88定点で行った採泥調査で得られた試料の中で、垂目レベルまで同定され、保存されていたヨコエビ類試料を対象とし、種レベルでの群集構造の変化を明らかにすることを目的とした。松尾ら(2007)は、本研究の一環として採取された1997年と2002年の堆積物に関して、粒度組成の分析結果を用いて地点間の類似度を計算し、群平均法によるクラスター解析と非計量的多次元尺度構成法分析から底質グループを区分し、両年間の比較を行った。その結果、有明海潮下帯の底質は大きく3つのグループに分けられたが(「材料と方法」参照)、全体としては1997年と2002年との間で大きな変化は見出されなかった。さらに松尾ら(2007)は、両年でのヨコエビ群集の種と個体数の組成表を与え、それぞれの年に累積個体数密度70%以上を占める優占度上位11種に関して、3つに区分された底質グループとの対応、および分布と個体数密度の変化を記載した。また、上記11種のほかに特定の底質グループに対応した従属種3種に関しても、個体数密度と分布域の変化について記載した。その結果、特にドロクダムシ科Corophiidaeとイシクヨコエビ科Isaeidaeに属する6種が1997年に比べ2002年に大きく個体数密度と分布域を増大させたことが明らかになった。しかし、ヨコエビ群集構造変化の詳細な解析は行われていない。また、粒度組成からみた底質条件に両年間で大きな違いが検出されなかったにもかかわらず、ヨコエビ群集優占種の組成や分布が大きく変化した点についても検討が行われていない。そこで本研究では、多変量解析法によってヨコエビ群集構造の解析を行い、底質区分との関連をさらに吟味するとともに、貧酸素水塊の配置にも着目し、ヨコエビ群集の変化との関連を検討した。

材料と方法

調査船によるサンプル採集

採泥調査は、長崎大学水産学部の実習船、鶴水(27.8 t)により、1997年6月3～5日と、2002年6月5～6日および19～20日に干潟域を除く有明海の潮下帯全域において、それぞれ92定点と88定点で行った。定点間の距離は約3 kmである。このうち、データの解析には共通する88定点のデータを使用した(Fig. 1; 図中の地名については、主要な場所に便宜的な地名を配置した)。ただし、いくつかの定点で採泥がうまくいかなかった場合には、場所を若干ずらして(100 m以内)採泥を行った。

各定点の位置はGPS(Sony製IPS-760; 誤差30 m以内)で決定し、Smith-McIntyre型採泥器(採泥面積0.05 m²)を用いて、各点1回ずつの採泥を行った。得られた底質試料

から粒度分析用に一部を取り除き(後述)、泥温を測定した後に1 mm目合いの篩にかけ、篩に残ったすべての底生生物を10%中性ホルマリン海水で固定した。さらに、各定点で多項目水質計(アレック電子製ADR-1000)を船上から下ろし、底層水(海底から高さ0.3～2.5 mの範囲)の水温(°C)、塩分、溶存酸素濃度(DO)を測定した。また、バンドン型採水器を用いて、底層(海底から高さ0.5～1.5 mまでの範囲)の海水を採取し、ウィンクラー法で溶存酸素濃度を測定した後、この測定値と多項目水質計の測定値との相関をとり、その結果得られた回帰式に多項目水質計の測定値を入力し補正した。本研究では、Wu(2002)に従い、DO < 2.8 mg/lを貧酸素と定義した。Diaz & Rosenberg(1995)によれば、塩分20、水温25 °C、1気圧下において、溶存酸素濃度が2.8 mg/lのとき酸素飽和度は28%である。そこで、他の研究報告において酸素飽和度で示してある場合には、28%未満を貧酸素として扱った。なお、本研究で観測した塩分はすべて実用塩分(practical salinity unit)であり、論文中には単位を表記していない。

堆積物の粒度分析

底質堆積物の粒度分析用試料を得るため、採泥器で得られた堆積物の最下部まで、長さ12 cm、内径2.6 cmの塩化ビニールパイプを垂直に差し込んだ。差し込んだ位置は、採泥器中央部の最も深い部分(12 cm)の中で、採泥器の縁から約5 cmのところである。1997年には1定点で、2002年には2定点で底質が岩盤のため、粒度分析用試料が得られなかった。1997年の試料については、採取試料の全部を粒度分析に供した(近藤ら2003)。2002年の試料については、パイプ内の試料を表層から2～3 cmまでとそれ以深に分け、それぞれについて粒度分析を行った後、各粒径区分の重量を足し合わせて1997年の結果と比較した。

粒度分析は、砂質部を0.5 φ 間隔の篩分法、泥質部を1 φ 間隔のピペット法によって行った。また、礫質部のφ ≤ -3はひとまとめとし、-3 < φ ≤ -2は1 φ 間隔で分析した。泥質部は10 φ までを分析し、その残存物は10 < φ としてひとまとめにした。この処理によって各定点で採取された堆積物は全部で21個の画分に分けられた。

得られたデータより各粒径区分の重量頻度値(%)を求め、PRIMERソフトウェア ver. 5 (Clarke 1993; Clarke & Gorley 2001; Clarke & Warwick 2001)を用いて以下の解析を行った。すなわち、各重量頻度値の4乗根を求めた後、Bray-Curtis類似度指数(Bray & Curtis 1957)を用いて定点間の類似度を求めた。得られた類似度の値から、群平均法クラスター解析によりデンドログラムを1997年と2002年を込みにして作成した。さらに、非計量的多次元尺度構成法分析(Clarke 1993)を行い、デンドログラムと多次元尺度構成法分析の結果を併用して底質のグループ分けを行った。すなわち、多次元尺度構成法分析のプロット上で、デンドログラムの類似度のより高いクラスターごとに定点を

選り出し、同一のグループとした。多次元尺度構成法のプロット上でグループどうしが重なる場合は、同一のグループに加えていき、グループどうしが重ならなくなるまで各グループを拡大した。

ヨコエビ類サンプルの処理

生物サンプルについては、実験室ですべての動物ベントスを取り出し、その中のヨコエビ類について実体顕微鏡を使って種レベルでの同定と個体数の計数を行った。その際、種によっては口器を解剖し、生物顕微鏡下で観察して同定した。ただし、ユンボソコエビ科 *Aoridae* のユンボソコエビ属 *Aoroides* については、Ariyama (2004) によってオスに基づいて種の記載がなされているため、メスの種レベルでの同定が困難であった。そのため、誤同定を防ぐために属レベルでの同定にとどめた。また、ホソツツムシ *Cerapus tubularis* とドロノミ *Podocerus inconspicuus* は、従来それぞれ単一種とみなされてきたが、複数種が含まれているとの見解もある (平山 1995) ため、種小名は spp. で表記した。その後、同定結果を集計し、同定不能であった個体 (1997 年: 2.72%, 2002 年: 0.04%) を除いて、後述する群集構造の解析を行った。なお本論文ではヨコエビ類の種名やそれぞれの種が属する上位分類群は Ishimaru (1994) に従って表記した。

先行研究の結果

以下に、松尾ら (2007) に従い、底質とヨコエビ群集についてすでに得られている知見を要約して示す。

底質に関しては、1997 年と 2002 年のコア試料全体の比較の結果、中央粒径値および泥分率の水平分布に大体的な変化は検出されなかった (松尾ら 2007: figs. 2, 3)。また、クラスター解析と多次元尺度構成法分析から、底質は大きく 3 つのグループに区分された (Table 1, Fig. 2)。3 つのグループの特徴と分布域は次のとおりである。グループ A は淘汰が悪い、シルトを主体とする泥質堆積物であり、有明海の湾奥部から西側沿岸を経て諫早湾に至る海域と有明海中央部東側の熊本県沿岸に分布していた。グループ B は淘汰が悪い、中粒砂を主体とする砂質堆積物であり、北有馬と三角を結ぶラインよりも北側の有明海中央部から、筑後川河口沖まで南北方向に分布していた。グループ C は淘

汰が悪い、粗粒砂を主体とする砂質堆積物であり、北有馬と三角を結ぶラインよりも有明海湾口側、および有明海中央部西側の島原の沖合に分布していた。これら 3 つのグループの範囲と配置に両年間で大きな違いは見出されなかった。

ヨコエビ群集に関しては、1997 年 6 月には 24 科 94 種 12,434 個体が採集され、最優占種はイシクヨコエビ科ソコエビ属のクダオソコエビ *Photis longicaudata* であったのに対し、2002 年 6 月には 27 科 89 種 37,649 個体が採集され、最優占種はドロクダムシ科ドロクダムシ属の *Corophium* sp. A であった (Table 2, 3; 全種の組成表は松尾ら (2007: appendix table) を参照)。両年を比較すると、ヨコエビ類の総個体数は 3.0 倍に増加していた。なかでも、*Corophium* sp. A は 394 個体から 7,368 個体へと 18.7 倍に増加していた。さらに優占種の累積個体数比率を比較すると、1997 年には優占度上位 11 種で 71.7% を占めていたのに対し、2002 年には優占度上位 6 種で 70.9% を、上位 11 種で 85.6% を占めていた。

また、科レベルでの個体数優占度上位 6 科までを挙げると、1997 年にはイシクヨコエビ科、スガメソコエビ科 *Ampeleiscidae*、ドロクダムシ科、キシドウヨコエビ科 *Priscomilitaridae*、メリタヨコエビ科 *Melitidae*、ユンボソコエビ科であったのに対し、2002 年には、上位 6 科の構成は変わらなかったものの、スガメソコエビ科とドロクダムシ科、およびメリタヨコエビ科とユンボソコエビ科の順位がそれぞれ入れ替わっていた。これら上位 6 科の累積個体数比率は、1997 年と 2002 年それぞれの群集全体の 89.4% と 95.2% を占めていた。

ヨコエビ群集構造の解析

本研究におけるヨコエビ群集構造の解析は、PRIMER ソフトウェア ver. 5 (Clarke 1993; Clarke & Gorley 2001; Clarke & Warwick 2001) を用いて行った。まず、群集を分類するために、1997 年 6 月と 2002 年 6 月のそれぞれの定点で得られた個体数の 4 乗根を求めた後、Bray-Curtis 類似度指数 (Bray & Curtis 1957) を用いて 1997 年と 2002 年のすべての定点間の類似度を計算し、群平均法クラスター解析により両年を込みにしてデンドログラムを作成した。また Bray-Curtis 類似度指数を用いて計算された定点間の

Table 1. The three sediment groups in sublittoral Ariake Sound in June of 1997 and 2002 inclusive (Fig. 2), with the number of stations and range of eight sediment parameters (adapted from table 1 in Matsuo *et al.* 2007). Mdφ: median phi, Mz: mean diameter, σ_1 : inclusive graphic standard deviation, S_{K1} : skewness, K_G : kurtosis (last four *sensu* Folk & Ward 1957). For mud, sand, and gravel, the percentage weight content values are given.

Group	No. of sampling stns.	Mdφ	Mz	σ_1	S_{K1}	K_G	Mud (%)	Sand (%)	Gravel (%)
A	50	3.00–9.30	3.32–9.28	1.70–4.17	–0.37–0.72	0.61–3.08	18.70–99.29	0.71–80.92	0.00–7.22
B	78	–0.18–3.65	–0.01–4.80	0.66–4.16	–0.48–0.99	0.79–7.68	1.91–46.48	48.50–95.72	0.09–30.60
C	45	–2.00–1.98	–1.80–1.83	0.55–1.93	–0.68–0.20	0.53–2.08	0.00–2.05	29.20–99.36	0.00–70.80

Fig. 2. Spatial arrangement of the sublittoral sediment groups in Ariake Sound in June, 1997 (left), and June, 2002 (right) (adapted from Matsuo *et al.* 2007: fig. 6), classified based on group-averaged clustering (*ibid.*: fig. 4) and non-metric multidimensional scaling (*ibid.*: fig. 5). The boundary lines between the groups are set to connect the mid points between each adjacent pair of sampling stations. Group A: poorly sorted, mud to very fine sand; Group B: poorly sorted, very fine to very coarse sand; Group C: poorly sorted, medium sand to granules.

Table 2. The 20 most dominant species of gammaridean amphipods in sublittoral Ariake Sound in June, 1997, with their families and number of collected individuals.

Species (standard Japanese name)	Family (Japanese family name)	No. of inds.
<i>Photis longicaudata</i> (クダオソコエビ)	Isaeidae (イシクヨコエビ科)	1,812
<i>Gammaropsis japonica</i> (ニホンソコエビ)	Isaeidae (イシクヨコエビ科)	1,467
<i>Priscomilitaris tenuis</i> (キシドウヨコエビ)	Priscomilitaridae (キシドウヨコエビ科)	1,123
<i>Gammaropsis utinomii</i> (ボウアシソコエビ)	Isaeidae (イシクヨコエビ科)	850
<i>Photis reinhardi</i> (キタクダオソコエビ)	Isaeidae (イシクヨコエビ科)	768
<i>Aoroides</i> spp. (エンボソコエビ属)	Aoridae (エンボソコエビ科)	755
<i>Byblis japonicus</i> (ニッポンソガメ)	Ampeliscaidae (スガメソコエビ科)	580
<i>Ampelisca bocki</i> (コブスガメ)	Ampeliscaidae (スガメソコエビ科)	454
<i>Maera serratipalma</i> (スナナリヨコエビ)	Melitidae (メリタヨコエビ科)	434
<i>Corophium</i> sp. A (ドロクダムシ属の種 A)	Corophiidae (ドロクダムシ科)	394
<i>Gammaropsis longipropodi</i> (コユビソコエビ)	Isaeidae (イシクヨコエビ科)	283
<i>Nippopisella nagatai</i> (ドロヨコエビ)	Melitidae (メリタヨコエビ科)	242
<i>Parapleustes filialis</i> (ニセドングリテングヨコエビ)	Pleustidae (テングヨコエビ科)	222
<i>Ampelisca miyakeensis</i> (ヒゲナガソガメ)	Ampeliscaidae (スガメソコエビ科)	217
<i>Podocerus</i> spp. (ドロノミおよび同属種)	Podoceridae (ドロノミ科)	210
<i>Ampelisca naikaiensis</i> (フクロソガメ)	Ampeliscaidae (スガメソコエビ科)	205
<i>Erichthonius pugnax</i> (ホソヨコエビ)	Corophiidae (ドロクダムシ科)	203
<i>Corophium crassicornis</i> (トゲドロクダムシ)	Corophiidae (ドロクダムシ科)	187
<i>Cerapus</i> spp. (ホソツツムシおよび同属種)	Corophiidae (ドロクダムシ科)	168
<i>Gammaropsis atlanticus varius</i> (ツリメソコエビ)	Isaeidae (イシクヨコエビ科)	164
others	—	1,696
Total no. of individuals	—	12,434

類似度を用いて非計量的多次元尺度構成法分析 (Clarke 1993) を行った。その後、底質のグループ分けにおけるのと同様に、デンドログラムと多次元尺度構成法分析の結果を併用してヨコエビ群集のグループ分けを行った (Lasiak 1998; Kevrekidis 2004)。以後、これらをヨコエビ群集グループと呼ぶ。また、PRIMER ソフトウェア ver. 5 の SIMPER (Similarity Percentage) プログラムを用いて、ヨ

コエビ群集グループごとに「典型種」 (= typical species: Clarke & Gorley 2001: 66) を求めた。この場合の典型種の定義は、「グループ内における任意の 2 地点間の Bray-Curtis 類似度指数の中で、あるひとつの種が寄与する割合を求め、これをすべての 2 地点間の組み合わせにつき平均した値が最も大きい種」である。この結果に加え、優占種も提示して、底質グループ (Fig. 2) とヨコエビ群集グルー

Table 3. The 20 most dominant species of gammaridean amphipods in sublittoral Ariake Sound in June, 2002, with their families and number of collected individuals.

Species (standard Japanese name)	Family (Japanese family name)	No. of inds.
<i>Corophium</i> sp. A (ドクロダムシ属の種 A)	Corophiidae (ドクロダムシ科)	7,368
<i>Photis reinhardi</i> (キタクダオソコエビ)	Isaeidae (イシクヨコエビ科)	6,212
<i>Gammaropsis utinomii</i> (ボウアシソコエビ)	Isaeidae (イシクヨコエビ科)	4,878
<i>Corophium crassicorne</i> (トゲドクロダムシ)	Corophiidae (ドクロダムシ科)	4,586
<i>Photis longicaudata</i> (クダオソコエビ)	Isaeidae (イシクヨコエビ科)	2,053
<i>Gammaropsis japonica</i> (ニホンソコエビ)	Isaeidae (イシクヨコエビ科)	1,604
<i>Erichthonius pugnax</i> (ホソヨコエビ)	Corophiidae (ドクロダムシ科)	1,496
<i>Priscomilitaris tenuis</i> (キシドウヨコエビ)	Priscomilitaridae (キシドウヨコエビ科)	1,296
<i>Byblis japonicus</i> (ニッボンスガメ)	Ampeliscidae (スガメソコエビ科)	1,115
<i>Aoroides</i> spp. (ユンボソコエビ属)	Aoridae (ユンボソコエビ科)	821
<i>Gammaropsis longipropodi</i> (コユビソコエビ)	Isaeidae (イシクヨコエビ科)	792
<i>Ampelisca bocki</i> (コブスガメ)	Ampeliscidae (スガメソコエビ科)	579
<i>Corophium</i> sp. B (ドクロダムシ属の種 B)	Corophiidae (ドクロダムシ科)	539
<i>Ampelisca miharaensis</i> (ヒゲナガスガメ)	Ampeliscidae (スガメソコエビ科)	496
<i>Ampelisca naikaiensis</i> (フクロスガメ)	Ampeliscidae (スガメソコエビ科)	437
<i>Podocerus</i> spp. (ドロノミおよび同属種)	Podoceridae (ドロノミ科)	370
<i>Parapleustes filialis</i> (ニセドンギリテングヨコエビ)	Pleustidae (テングヨコエビ科)	208
<i>Synchelidium lenorostratum</i> (ボンタソコエビ)	Oedicerotidae (クチバシソコエビ科)	187
<i>Corophium simile</i> (ドクロダムシ属の標準和名未定種)	Corophiidae (ドクロダムシ科)	177
<i>Lembos clavatus</i> (ノゾキコンビラソコエビ)	Aoridae (ユンボソコエビ科)	152
others	—	2,283
Total no. of individuals	—	37,649

ブとの対応, また, 貧酸素水塊の発生状況とヨコエビ群集グループの変化の関連性について検討した。ここで優占種の定義は, 「各グループ内で最も数多く生息していた種」である。さらに, PRIMER ソフトウェア ver. 5 の DIVERSE プログラムによって, ヨコエビ群集の 1997 年と 2002 年の種多様度指数 Shannon-Wiener's H' (Shannon & Weaver 1949) をヨコエビ群集ごとに, また, 貧酸素水塊の発生に基づいた海域区分(「結果」参照)ごとに求め, 1997 年と 2002 年間で比較した。

結 果

水温・塩分と溶存酸素濃度

1997 年の底層水温は 18.7~20.5℃であり, 底層塩分は 30.1~33.5 であった。また 2002 年の底層水温は 19.9~22.6℃であり, 底層塩分は 30.0~33.9 であった。

1997 年には, 小長井と国見に挟まれた諫早湾内, および荒尾と長洲の沖, 宇土半島の沿岸海域, 大矢野と北有馬に挟まれた海域, 五和の沿岸海域において $DO < 2.8 \text{ mg/l}$ の貧酸素水塊が観測された (Fig. 3)。しかし 2002 年には, すべての定点で $DO > 4.5 \text{ mg/l}$ であった。有明海に関するいくつかの先行研究では, 2001 年に諫早湾周辺で貧酸素水塊が発生したことが記録されている。そこで以下では, 有明海の海域区分をつぎのように行う。すなわち, (1) 有明海奥部で 1997 年 6 月 (Fig. 3), および 2001 年 6 月から 9 月にかけて貧酸素水塊が観測された海域 (堤ら 2003; 鯉淵ら 2002; 金澤ら 2005; 佐々木 2005; Hodoki & Murakami 2006)

Fig. 3. Distribution of dissolved oxygen concentration (mg/l) in the sublittoral bottom waters in Ariake Sound in June, 1997. The area circled with a dash-dot line is the hypoxic area in and around Isahaya Bay recorded in June, 2001 (adapted from Kanazawa *et al.* 2005). There was no region where the DO was from 2.00 to less than 2.80 mg/l.

Fig. 4. Dendrogram showing the similarities of the gammaridean amphipod samples collected from the 88 sublittoral stations in Ariake Sound in June of 1997 and 2002 inclusive, based on Clarke & Warwick (2001). The bold numbers and thinner italic numbers are the sampling station numbers in 1997 and 2002, respectively. Similarly, the solid and broken lines pertain to 1997 and 2002, respectively.

Fig. 5. Non-metric multidimensional scaling for the 88 sublittoral stations in Ariake Sound in June of 1997 and 2002 inclusive, based on Clarke (1993). The bold numbers and thinner italic numbers are as in Fig. 4. Groups 1 to 8 correspond to those given in Fig. 4, with Group 1 composed of only Stn 3 in 1997 excluded here (see text).

を「諫早湾周辺海域」(Stns 12~31 の 18 定点), (2) 本研究の 1997 年 6 月に有明海南部で貧酸素水塊が観測された海域を「南部貧酸素海域」(Stns 63~66, 70, 73~74, 79~81, 86~87 の 12 定点), (3) (1), (2) 以外の定点からなる海域を「その他の海域」(58 定点), と定義する。

ヨコエビ群集構造

1. 群集のグループ区分

1997 年と 2002 年の全定点を込みにしたヨコエビ群集の定点間類似度を表すデンドログラムを Fig. 4 に示す。多次元尺度構成法分析を行った結果, 1997 年の Stn 3 のみが全体から離れた場所に位置していた。このとき, 1997 年の Stn 3 以外の 171 定点集団の次元 1 に沿った平均値座標は

0.07, 標準偏差は 0.15, 座標値幅は 0.88 であった。1997 年の Stn 3 の次元 1 の座標値は -12.63 であった。全定点に対応するストレス値は 0.11 であった。そこで, 1997 年の Stn 3 だけを除いて再度, 多次元尺度構成法分析を行った (Fig. 5)。さらに, デンドログラムと多次元尺度構成法分析の結果からヨコエビ群集を区分したところ, 8 つのグループに分けられた (Group 1~8)。これら 8 グループそれぞれに含まれる定点数, 総個体数 (N), 種数 (S), 典型種, 優占度上位 2 種を Table 4 に示す。この中でグループ 1, 2, 3 については, それぞれに含まれる定点数が 1 個であったために, 第 1 位の優占種を典型種とした。Fig. 5 から除かれた Stn 3 はグループ 1 に属する。有明海における 8 グループの水平分布を Fig. 6 に示す。ここで, グループ間の境界は, 2 定点間の中点を結合することにより設定した。

まず, ヨコエビ群集グループ 1 は底質グループ A (Fig. 2) に含まれていた。グループ 2 は底質グループ B に含まれていた。グループ 3 は底質グループ A に含まれていた。グループ 4 は底質グループ A と C に含まれる 4 定点からなっていた。グループ 5 は底質グループ A と B に含まれる 30 定点からなっていた。グループ 6 は底質グループ A, B, C のすべてに含まれる 14 定点からなっていた。グループ 7 は底質グループ B と C に含まれる 98 定点からなり, 最大の分布範囲を占めていた。本グループには 1997 年と 2002 年に採集されたヨコエビ類総個体数の 97.1% が含まれていた。最後に, グループ 8 は底質グループ A と B に含まれる 20 定点からなっていた。また, 本グループの分布域はグループ 5 の周囲に位置していた。底質グループとヨコエビ群集グループの両年間の配置を比較すると, 底質グループには違いが検出されなかったにもかかわらず, ヨコエビ群集グループには違いが検出された。

Table 4. The eight gammaridean amphipod assemblage groups in sublittoral Ariake Sound in June of 1997 and 2002 inclusive (Fig. 6), with the number of sampling stations, total number of individuals, number of species, typical species (*sensu* Clarke & Gorley 2001), 1st dominant species, and 2nd dominant species.

Group	No. of sampling stns.	Total no. of inds	No. of species	Typical species (standard Japanese name)	1st dominant species (standard Japanese name)	2nd dominant species (standard Japanese name)
1	1	1	1	Oedicerotidae sp. (クチバシソコエビ科)	Oedicerotidae sp. (クチバシソコエビ科)	—
2	1	6	3	<i>Urothoe gelasina ambigua</i> (ヒラタマルソコエビ)	<i>Urothoe gelasina ambigua</i> (ヒラタマルソコエビ)	Phoxocephalidae sp. (ヒサシソコエビ科) <i>Urothoe grimaldii japonica</i> (マルソコエビ)
3	1	1	1	<i>Corophium</i> sp. B (ドロクダムシ属の種 B)	<i>Corophium</i> sp. B (ドロクダムシ属の種 B)	—
4	4	9	2	<i>Melita longidactyla</i> (ツメナガメリタヨコエビ)	<i>Melita longidactyla</i> (ツメナガメリタヨコエビ)	<i>Ampelisca brevicornis</i> (クビナガスガメ)
5	30	463	25	<i>Ampelisca brevicornis</i> (クビナガスガメ)	<i>Ampelisca brevicornis</i> (クビナガスガメ)	<i>Cerapus</i> spp. (ホソツツムシおよび同属種)
6	14	176	33	<i>Gammaropsis utinomii</i> (ボウアシソコエビ)	<i>Aoroides</i> spp. (ユンボソコエビ属)	<i>Ceradocus inermis</i> (ノコギリヨコエビ)
7	98	48,615	98	<i>Photis reinhardi</i> (キタクダオソコエビ)	<i>Corophium</i> sp. A (ドロクダムシ属の種 A)	<i>Photis reinhardi</i> (キタクダオソコエビ)
8	20	812	36	<i>Ampelisca bocki</i> (コブスガメ)	<i>Nippopisella nagatai</i> (ドロコエビ)	<i>Photis longicaudata</i> (クダオソコエビ)

Fig. 6. Spatial arrangement of the gammaridean amphipod assemblage groups in sublittoral Ariake Sound in June, 1997 (left), and June, 2002 (right), classified based on group-averaged clustering (Fig. 4) and non-metric multidimensional scaling (Fig. 5). The boundary lines between the groups are set to connect the mid points between each adjacent pair of sampling stations.

2. 群集の最大グループの特徴

ヨコエビ群集のグループ区分の中で、グループ7は1997年と比べて2002年に分布域を拡大していた (Fig. 6)。そこで、グループ7に含まれる1997年と2002年の定点で採集されたヨコエビ類の優占種をそれぞれ検出した (Table 5)。その結果、1997年のグループ7の優占度上位10種の順位は、1997年の有明海全体での優占種の順位とすべて同じであった。また、2002年のグループ7の第1位、2位の優占種と典型種は両年を込みにした場合におけるのと同じであ

り、2002年の群集組成が両年込みの結果により強く反映されていた。また、群集デンドログラムにおけるグループ7の中での群集類似度の結合関係は、両年間で異なっていた (Fig. 4)。すなわち、1997年の定点と2002年の定点はおおむねそれぞれ別のサブグループとして結合していた。

そこでグループ7に含まれる定点群について、1997年と2002年それぞれの優占種に基づき、種レベルでの分布範囲と個体数密度を比較した。その結果、本グループの分布範囲を拡大させるのに寄与した種は7種あり、重複を含んで

Table 5. The 10 most dominant species of gammaridean amphipods in amphipod assemblage group 7 in sublittoral Ariake Sound (Fig. 6) in June of 1997 and 2002, with the number of individuals and cumulative numerical proportions among all species.

June, 1997			June, 2002		
Species (standard Japanese name)	No. of inds.	Cumulative proportions (%)	Species (standard Japanese name)	No. of inds.	Cumulative proportions (%)
<i>Photis longicaudata</i> (クダオソコエビ)	1,770	15.3	<i>Corophium</i> sp. A (ドロクダムシ属の種 A)	7,340	19.9
<i>Gammaropsis japonica</i> (ニホンソコエビ)	1,443	27.8	<i>Photis reinhardi</i> (キタクダオソコエビ)	6,128	36.5
<i>Priscomilitaris tenuis</i> (キシドウヨコエビ)	1,102	37.3	<i>Gammaropsis utinomii</i> (ボウアシソコエビ)	4,859	49.6
<i>Gammaropsis utinomii</i> (ボウアシソコエビ)	834	44.5	<i>Corophium crassicornes</i> (トゲドロクダムシ)	4,539	61.9
<i>Photis reinhardi</i> (キタクダオソコエビ)	733	50.9	<i>Photis longicaudata</i> (クダオソコエビ)	1,977	67.2
<i>Aoroides</i> spp. (ユンボソコエビ属)	727	57.2	<i>Gammaropsis japonica</i> (ニホンソコエビ)	1,599	71.6
<i>Byblis japonicus</i> (ニッポンスガメ)	568	62.1	<i>Erichthonius pugnax</i> (ホソヨコエビ)	1,485	75.6
<i>Ampelisca bocki</i> (コブスガメ)	427	65.8	<i>Priscomilitaris tenuis</i> (キシドウヨコエビ)	1,245	78.9
<i>Maera serratipalma</i> (スナナリヨコエビ)	414	69.4	<i>Byblis japonicus</i> (ニッポンスガメ)	1,111	81.9
<i>Corophium</i> sp. A (ドロクダムシ属の種 A)	382	72.7	<i>Aoroides</i> spp. (ユンボソコエビ属)	814	84.2
others	3,159	100.0	others	5,857	100.0
Total no. of individuals	11,559	100.0	Total no. of individuals	36,954	100.0

Fig. 7. Distribution of individual density (no./0.05 m³) of the isopod amphipod *Photis reinhardi* in sublittoral Ariake Sound in June of 1997 (left) and 2002 (right). The areas circled with dash-dot lines are the hypoxic areas recorded in June, 1997 (left panel), and June, 2001 (right panel); adapted from Kanazawa *et al.* 2005).

つぎの3つのタイプに分けることができた。すなわち、(1) 有明海奥部の筑後川沖合でグループの分布域を北西方向に拡大させるのに寄与した種 (2 種)、(2) 諫早湾湾口部東側の海域でグループの分布域を西側に拡大させるのに寄与した種 (4 種)、(3) 島原から深江にかけての有明海中央部西側の海域でグループの分布域を南北に連結させるのに寄与した種 (7 種)、である。このうち、上記のタイプ (1) に属する種として、キタクダオソコエビ *Photis reinhardi* (Fig. 7) とボウアシソコエビ *Gammaropsis utinomii* (Fig. 8) が挙げられる。これら2種は2002年に、Stn 6, 10, 11を中心とした高-中密度分布域を有していた。上記タイプ (2) に属する種として、キタクダオソコエビ (Fig. 7), *Corophium* sp. A (Fig. 9), トゲドロクダムシ *C. crassicornes* (松尾ら 2007:

fig. 14), クダオソコエビ (松尾ら 2007: fig. 9) が挙げられる。これら4種は2002年に、Stn 26を中心とした海域で高密度分布域を有していた。上記タイプ (3) に属する種として、キタクダオソコエビ (Fig. 7), ボウアシソコエビ (Fig. 8), *Corophium* sp. A (Fig. 9), トゲドロクダムシ, クダオソコエビ, ニホンソコエビ *Gammaropsis japonica* (松尾ら 2007: fig. 16), キシドウヨコエビ *Priscomilitaris tenuis* (松尾ら 2007: fig. 11) が挙げられる。これら7種では、2002年に島原から深江にかけての海域で分布範囲が連続していた。これら7種の中で、特に *Corophium* sp. A とトゲドロクダムシは、高密度の定点の分布範囲も拡大させていた (Fig. 9; 松尾ら 2007: fig. 14)。2002年にこれら2種が高密度で採集された定点は、2001年6月に貧酸素水塊が観測された周

Fig. 8. Distribution of individual density (no./0.05 m²) of the isaeid amphipod *Gammaropsis utinomii* in sublittoral Ariake Sound in June of 1997 (left) and 2002 (right). The areas circled with dash-dot lines are the hypoxic areas recorded in June, 1997 (left panel), and June, 2001 (right panel; adapted from Kanazawa *et al.* 2005).

Fig. 9. Distribution of individual density (no./0.05 m²) of the corophiid amphipod *Corophium* sp. A in sublittoral Ariake Sound in June of 1997 (left) and 2002 (right). The areas circled with dash-dot lines are the hypoxic areas recorded in June, 1997 (left panel), and June, 2001 (right panel; adapted from Kanazawa *et al.* 2005).

囲に集中していた。これらの種の最高密度はともに Stn 16 で記録され、42,500 個体 / m² (*Corophium* sp. A) と 20,440 個体 / m² (トゲドロクダムシ) であった。

3. 群集と貧酸素水塊の関連

1997 年 6 月以降の貧酸素水塊の発生とヨコエビ群集の変化の対応関係を調べるため、貧酸素水塊の観測結果から定義された有明海の 3 海域それぞれに含まれる定点で採集された 1997 年と 2002 年のヨコエビ群集組成を比較した。有明海全体で採集されたヨコエビ類総個体数の優占度上位

6 科が両年間で共通していたため (「材料と方法」), まず、それぞれの海域で採集されたヨコエビ類の個体数密度について、科レベルで 1997 年と 2002 年の値を Mann-Whitney の *U* 検定 (片側) により比較した (SPSS 2002; Fig. 10)。

その結果、「諫早湾周辺海域」ではドロクダムシ科が 17.0 倍に、イシクヨコエビ科が 4.2 倍に有意に増加していた ($p < 0.01$)。他の 4 科のうち、キシドウヨコエビ科のみで個体数密度が 0.7 倍に減少し、残りの 3 科では、スガメソコエビ科が 1.4 倍に、メリタヨコエビ科が 1.1 倍に、ユンボソコエビ科が 1.1 倍にそれぞれ個体数密度が上昇していた。

Fig. 10. Composition of the mean individual densities of all species belonging to each of the six most dominant families of the sublittoral gammaridean amphipod assemblages in Ariake Sound for the 'Isahaya hypoxic area', 'Southern hypoxic area', and 'Other, combined non-hypoxic areas' in June of 1997 and 2002. For definitions of the three areas, see text. The six most dominant families were the same in both years.

Fig. 11. Proportional composition in June of 1997 and 2002 of the total number of individuals for the six most dominant families of the sublittoral gammaridean amphipod assemblages in Ariake Sound in the three areas defined according to the occurrence of hypoxic water masses. For definitions of the three areas, see text. The six most dominant families were the same in both years. The area of each circle is expressed in proportion to $\log_{10}$ (total number of individuals collected from each area).

しかし、これら 4 科の個体数密度の変化に有意差はなかった（それぞれ $p=0.23, 0.29, 0.15, 0.18$ ）。「南部貧酸素海域」では、スガメソコエビ科とメリタヨコエビ科がともに、0.7 倍に減少していた。他の 4 科では、ドロクダムシ科が 6.4 倍に、イシクヨコエビ科が 1.5 倍に、キシドウヨコエビ科が 1.6 倍に、ユンボソコエビ科が 1.4 倍に、それぞれ増加していた。しかし、すべての科でそれぞれの増減に有意差はなかった（それぞれ $p=0.33, 0.43, 0.16, 0.23, 0.23, 0.29$ ）。

「その他の海域」では、メリタヨコエビ科だけが 0.5 倍に減少し、他の 5 科では、スガメソコエビ科が 2.7 倍に、ドロクダムシ科が 8.2 倍に、イシクヨコエビ科が 2.3 倍に、キシドウヨコエビ科が 7.2 倍に、ユンボソコエビ科が 1.3 倍に、それぞれ増加していた。増加した 5 科のうち、スガメソコエビ科、ドロクダムシ科、イシクヨコエビ科、キシドウヨコエビ科の増加が有意であった（それぞれ $p < 0.05, < 0.001, < 0.001, < 0.05$ ）。しかし、メリタヨコエビ科、および増加した 5 科のうちのユンボソコエビ科では、増減に有意差はなかった（それぞれ $p=0.07, 0.24$ ）。

さらに、上段落におけるのと同じ 3 つの海域ごとに、それぞれの科の個体数構成比率を 1997 年と 2002 年について求め、両年間の差について検定（片側）を行った（Zar 1999; Fig. 11）。その際の、連続性を補正した統計量 Z_c はつぎのとおりである。

$$Z_c = \{ |p_i - p_j| - 1/2(1/n_i + 1/n_j) \} \times \{ p_{ij}(1-p_{ij})/n_i + p_{ij}(1-p_{ij})/n_j \}^{-1/2}$$

ここで i と j は比較される 2 群（1997 年、2002 年）を表す。 n_i と n_j は 1997 年と 2002 年に各海域で採集されたヨコエビ類の総個体数を表す。 p_i と p_j は、比較される 2 群それぞれの中で、対象とする科の個体数構成比率を表す。 p_{ij} は、比較される 2 群を足し合わせた全標本の中で、対象とする科の個体数構成比率を表す。また、 $|p_i - p_j| - 1/2(1/n_i + 1/n_j) \leq 0$ のとき、 $Z_c = 0$ とする。

その結果、1997 年から 2002 年にかけて、ドロクダムシ科はすべての海域で有意に増加していた（ $p < 0.001$ ）。しかし、イシクヨコエビ科の構成比率の変化にはすべての海域で有意差がなかった（それぞれ $p=0.36, 0.06, 0.41$ ）。これらとは対照的に、スガメソコエビ科は「諫早湾周辺海域」と「南部貧酸素海域」で有意に減少していた（ $p < 0.001$ ）。ただし、「その他の海域」では有意に増加していた（ $p < 0.001$ ）。キシドウヨコエビ科は「諫早湾周辺海域」で有意に減少していた（ $p < 0.001$ ）のに対し、「その他の海域」では有意に増加していた（ $p < 0.001$ ）。しかし、「南部貧酸素海域」では有意な変化はみられなかった（ $p=0.57$ ）。ユンボソコエビ科は、「諫早湾周辺海域」と「その他の海域」で有意に減少していた（ $p < 0.001$ ）。しかし、「南部貧酸素海域」では両年間で有意な変化はみられなかった（ $p=0.11$ ）。また、メリタヨコエビ科は、3 海域すべてで有意に減少していた（すべて $p < 0.001$ ）。

直前の 2 段落で記した結果を総合すると、有明海全域で採集されたヨコエビ類の個体数優占度上位 6 科のうち、メリタヨコエビ科を除く 5 科は、2002 年には有明海の広い海域でおおむね個体数密度を増加させていたといえる。そのなかでも、特にドロクダムシ科は、「諫早湾周辺海域」で個体数密度と個体数構成比率を増加させており、優占度が上昇していた。これに対し、メリタヨコエビ科は個体数構成比率を減少させており、有明海の広い海域で優占度が低下していた。

Table 6. Shannon Wiener's H' values, with the total numbers of species and individuals in parentheses, for the gammaridean amphipod assemblages in sublittoral Ariake Sound in June of 1997 and 2002. The values are given for the three areas defined according to the occurrence of hypoxic water masses between 1997 and 2001 (see text) and for the eight amphipod assemblage groups (Fig. 6). Bars indicate the absence of the relevant groups.

Area or amphipod assemblage group	June, 1997	June, 2002
Isahaya hypoxic area	2.36 (43; 5,187)	2.27 (50; 21,811)
Southern hypoxic area	3.03 (57; 1,450)	2.96 (58; 2,217)
Other, non-hypoxic areas	3.17 (89; 5,797)	2.93 (84; 13,567)
Amphipod assemblage group	1 0.00 (1; 1)	— (—)
	2 0.87 (3; 6)	— (—)
	3 — (—)	0.00 (1; 1)
	4 0.35 (2; 9)	— (—)
	5 2.03 (24; 366)	1.89 (14; 97)
	6 1.77 (10; 72)	2.84 (28; 104)
	7 3.12 (85; 11,480)	2.68 (87; 37,135)
	8 2.71 (32; 500)	2.56 (25; 312)

4. 群集の種多様度

ヨコエビ群集の種多様度の変化と貧酸素水塊の関連性をさらに検討するため、「諫早湾周辺海域」、「南部貧酸素海域」、「その他の海域」に含まれる定点について、1997年と2002年における種多様度指数を求め、比較した (Table 6)。その結果、3海域すべてで種多様度が低下していることが明らかになった。さらに、Fig. 6に示すヨコエビ群集グループそれぞれの種多様度指数を1997年と2002年間で比較した (Table 6)。ただし、両年ともグループ1からグループ4までは、少数種・少数個体のみで構成されていたため、 H' 値に実質的な意味はない。残りのグループでは、グループ6を除き、いずれも種多様度が2002年に減少していた。

議 論

底質の変化

本研究と同じ著者らによる先行研究では、1997年と2002年に採取された有明海潮下帯88定点における堆積物柱状コア試料全体の比較を行った (松尾ら 2007)。その結果、底質のグループ区分、中央粒径値、泥分率について、全体として大きな変化を見出すことはできなかった (Fig. 2; 松尾ら 2007; figs. 2, 3)。

しかし、底質の分析対象として表層2~3 cmのみの堆積物に着目すると、1997年から2002年までの間に諫早湾周辺の海域で、底質の変化が起こったことが報告されている (金澤ら 2005)。ただし、ここでも1997年にのみ、コア試料全体が分析に供されていた。小長井、国見、長洲、荒尾に囲まれた諫早湾周辺海域での底質中央粒径値の経年変化をFig. 12に示す (金澤ら (2005) に記述されている諫早湾周辺海域は、本論文で海域区分された「諫早湾周辺海域」の

Fig. 12. Yearly change in the distribution of median phi ($Md\phi$) values of the sediment grain size in and around Isahaya Bay from 1997 to 2002 (adapted from Kanazawa *et al.* 2005; fig. 2). The sampling stations were the same as those in the present study. The results for the 20 stations marked by triangles and surrounded by a box in Panel A are shown in Panels B to F. The whole sediment core was used for the analysis of the June, 1997 sample (see Materials and Methods in text), while only the uppermost 2–3 cm of the sediment was used in the subsequent years. Data from several stations were lacking in 1999.

定点のほかに Stn 35, 36 (Fig. 1) を含んでいる。本論文では、1997年6月から2002年6月までの間に貧酸素水塊が発生し、その影響が及んだと推測される海域を「諫早湾周辺海域」として定義したため、金澤ら (2005) に記述されている諫早湾周辺海域とは区別して、カッコを付して表記した。この海域では、底質の細粒化と粗粒化がともに起こっていた。すなわち、国見と長洲、荒尾に囲まれた海域に2001年6月まで分布していた $Md\phi \leq 1$ の分布が、2002年には $Md\phi = 1-4$ の分布へと変化したのに対し、諫早湾口北側の小長井沿岸海域で1997年6月に分布していた $Md\phi > 8$ の分布は、1999年6月には $Md\phi = 4-8$ の分布に変化していた。

諫早湾の締め切り以降、諫早湾の近傍では潮流速度の減少と潮汐振幅の減衰が起こったことが指摘されており (佐藤・田北 2000; 宇野木 2001, 2002, 2003a, b, 2004; 灘岡・花田 2002; 藤原ら 2004; 西ノ首ら 2004)、これが諫早湾の東方海域での底質の細粒化の原因のひとつになったと考えられる。逆に、小長井沿岸域においては、諫早湾締め切りに伴う地形変化の局所的な影響として潮流の増加が起こったことが指摘されており (宇野木 2001, 2002; 灘岡・花田 2002)、これが底質の粗粒化に影響を及ぼした可能性がある。

貧酸素水塊の分布

1997年6月には小長井と国見の間の諫早湾とその東側、

宇土半島の沿岸海域、および大矢野と北有馬の間の海域、五和の沿岸海域で $DO < 2.0 \text{ mg/l}$ の貧酸素水塊が観測された (Fig. 3; 東 2000a, b; 佐藤ら 2001; 佐藤・金澤 2004; 金澤ら 2005)。このうち、諫早湾周辺部での貧酸素水塊の発生については、小長井と国見を結んだ諫早湾湾口部の中間付近で諫早湾干拓の堤防建設に伴って海砂が採取されたこととの関連がこれまでに指摘されている (東 2000b; 佐藤ら 2001; 中村ら 2002, 2003; 多田ら 2004)。それらをまとめると、採取地跡にできた約 1.5 km^2 の海域内に、幅約 15 m 、深さ $3 \sim 4 \text{ m}$ 、長さ数百 m の溝が南西方向に複数個残され (Fig. 3)、これらが諫早湾を含む有明海湾奥部3分の1における貧酸素水塊の発生源であると考えられている。

この海砂採取地付近では、1999年6月に底層の貧酸素水塊 ($DO < 2.8 \text{ mg/l}$) が観測されたほか、2001年6月にも、諫早湾内の広範囲の定点で底層の貧酸素水塊 ($DO < 2.0 \text{ mg/l}$) が観測された (Fig. 3; 東 2000a, b; 佐藤ら 2001; 佐藤・金澤 2004; 金澤ら 2005)。さらに、2001年7月には小長井沖の観測点で溶存酸素濃度が約 3.0 mg/l まで低下した低酸素水が観測された (鯉淵ら 2002; 磯部・鯉淵 2004)。その後8月初旬にも太良と大牟田の中間と国見と長洲の中間を南北方向に結んだ湾軸ラインに設定した4定点において、水温と塩分による成層構造が発達した結果として、底層の溶存酸素濃度が $3.4 \sim 4.0 \text{ mg/l}$ に低下したことが報告されている (堤ら 2003)。また、同時期には諫早湾から佐賀県太良町沿岸までの広範囲の海域で、底層溶存酸素濃度が 3.0 mg/l 以下 (最低値 0.61 mg/l) であったことが報告されている (Hodoki & Murakami 2006)。佐々木 (2005) は諫早湾湾口部に設置された溶存酸素連続記録計の観測結果を示し、2001年7月中旬から8月上旬まで潮位にかかわらず酸素飽和度20%以下の値が継続したこと、および同じような状態が同年9月上旬にも発生したことを指摘している。

これらの観測結果をまとめると、諫早湾を含む有明海湾奥部3分の1では、2001年6月から9月にかけて広範囲の海域で貧酸素水塊が断続的に発生したことになる。この大規模な貧酸素水塊の発生は、ヨコエビ類を含め底生動物の生残や分布に多大な影響を及ぼしたと推測される。

なお、本研究では、有明海南部海域における貧酸素水塊は1997年に観測されたのみで、2002年には観測されなかった。現在の有明海における継続的な水質の観測は、諫早湾を中心とした有明海湾奥部3分の1の海域に集中して行われている。長年にわたって継続的に有明海沿岸4県によって毎月1回行われている浅海定線調査は大潮時に行われるため、貧酸素水塊の発生が十分には検出されないとの指摘もある (佐々木 2005)。三角と北有馬を結んだラインから有明海湾口部までの海域では、水質観測の例がほとんどないのが現状である。

ヨコエビ群集グループの変化

有明海全域における1997年と2002年のヨコエビ群集グ

ループの水平分布を比較すると、大きく2つの特徴が見出される (Table 4, Fig. 6)。まず両年に共通する特徴として、ヨコエビ群集グループ5の分布域が底質グループAに対応し、典型種はクビナガスガメ *Ampelisca brevicornis* であったことが挙げられる (本種の分布図は松尾ら 2007: fig. 20)。クビナガスガメは泥分率23%以上の細粒砂、もしくは粗粒シルトの底質を好むと報告されている (Parker 1984)。ヨコエビ群集グループ5に含まれる定点では、2定点 (1997年のStn 26, 87) を除いて底質泥分率が23%を超えており (松尾ら 2007: fig. 3)、底質への選択傾向がParker (1984) の知見と一致していた。クビナガスガメが典型種として分布する海域は、有明海の中では海水流動が比較的弱い場所である (鎌田 1967)。また、ヨコエビ群集グループ5が分布する周囲にはグループ8が分布しており (Fig. 6)、グループ8の典型種はスガメソコエビ属 *Ampelisca* の1種、コブスガメ *A. bocki* であった (Table 4; 本種の分布図は松尾ら 2007: fig. 12)。スガメソコエビ属の種は微細粒子の堆積が進むような潮汐エネルギーの弱い場所に対して、摂食様式の点から適応していると考えられている (Parker 1984)。

一方、有明海における1997年と2002年のヨコエビ群集間で最も大きく異なっていた特徴として、グループ7の優占種の順位の変化 (Table 5) と分布域の拡大 (Fig. 6) が挙げられる。グループ7の分布域の拡大に最も寄与した7種のうち、*Corophium* sp. A とトゲドロクダムシを含むドロクダムシ科は、2002年に個体数密度と優占度を最も大きく増加させたグループである (Figs. 10, 11)。

ヨコエビ類の種レベルでの生態学的特性

Corophium sp. A とトゲドロクダムシが属するドロクダムシ属は、ヨコエビ類のなかでも生物学的・生態学的研究例の多い分類群である。本属の種はしばしば高い個体数密度を達成することが知られている。例えば、*C. multisetosum* では、ポルトガル北西部のアヴェイロ川にあるミラ運河で最高密度が $199,549 \text{ 個体/m}^2$ (Cunha et al. 2000a, b)、*C. volutator* ではスウェーデン西部にある泥質底のBassoholmで $120,000 \text{ 個体/m}^2$ 、同じくスウェーデン西部にあるシルト-砂質底のGullmarsvikで $75,000 \text{ 個体/m}^2$ (Möller & Rosenberg 1982)、という報告がある。本研究で2002年6月に記録された最高密度 (ドロクダムシ属の種全体で $634,60 \text{ 個体/m}^2$) は、Gullmaesvikでの最高密度に匹敵していた。

Gamenick et al. (1996) は、バルト海南西部のビスマール湾において1カ月間ポリ塩化ビニル製フェイルで堆積物を覆い、ベントス群集の除去と貧酸素状態の維持を行った後、優占度上位6種について回復過程を追跡した。その結果、優占種のひとつである *Corophium volutator* は他の優占動物である環形動物 (セイヨウカワゴカイ *Hedistodiversicolor*, *Heterochaeta costata*, *Paranais litoralis*) や巻貝類 (*Hy-*

drobia spp.), 介形類の1種 (*Cyprideis torosa*) と比べて再移入までの時間が長かった。これらすべての優占動物は貧酸素水塊や硫化水素に対する反応の違いや、再移入までの時間の違いがあるものの、再移入の潜在能力が高いことから、環境が不安定な状態によく適応した日和見な種であるとみなされた。*C. volutator* は貧酸素や硫化水素に対していち早く反応し、その移動力の高さから貧酸素や硫化水素の影響が及ばない場所に移出する。このような高い移動力が再移入の潜在性を高めていると考えられている。また、Gamenick *et al.* (1996) は、室内実験の結果からも、*C. volutator* が貧酸素や硫化水素に対して耐性が低いことを示した。例えば、平均死亡時間は貧酸素下では4時間、貧酸素に $90 \mu\text{mol/l}$ の硫化物を加えた条件下では2時間であった。有明海産ドロクダムシ属2種 (*Corophium* sp. A とトゲドロクダムシ) も、*C. volutator* と同様に貧酸素や硫化水素に対して敏感であるかもしれない。

また、*Corophium volutator* は酸素飽和度が30%未満になると堆積物表面から垂直に突き出した泥の棲管を形成し、その先端は酸素が十分にある水中へと伸びている (Eriksson & Weeks 1994)。この棲管は、'amphipod silk' と呼ばれる分泌物と堆積物や有機物を混ぜ合わせて造られている (Barnard *et al.* 1988; Dixon & Moore 1997)。2002年の有明海においてもドロクダムシ属の種が長い泥の棲管 (最大約2~3 cm) を形成し、大量に密集しているところが採泥器で捕捉された。このことから、「諫早湾周辺海域」において、ドロクダムシ属の種は高い移動能力により、貧酸素水塊を避けるかたちで日和見的に大增殖したと考えられる。さらに、貧酸素水塊を避けるために泥の棲管を伸長させたのかもしれない。このとき、諫早湾周辺海域における底質の細粒化 (金澤ら 2005; Fig. 12) が、本属の種がシルト-粘土質の棲管を造ることを助長した可能性がある。また、*C. volutator* はシルト-粘土粒子を選択的に摂食することも報告されている (Fenchel *et al.* 1975)。この点でも、諫早湾周辺海域での底質の細粒化が本属の種個体群の増大に寄与した可能性がある。

さらに、本研究でみられたような高い個体数密度下 (約 $63,500$ 個体 $/\text{m}^2$) におかれたドロクダムシ属の種は、激しい種内競争にさらされ (Wilson 1989; Jensen & Kristensen 1990)、その後、未成熟個体の死亡率の上昇、もしくは個体の遊泳活性が高まる結果、移出率の上昇が起こりうる (Jensen & Kristensen 1990)。このような移出率の上昇は、2002年の有明海における全域的な個体数密度と個体数構成比率の増大をもたらした可能性がある (Fig. 10, 11)。

ドロクダムシ属を含むドロクダムシ科のほか、クダオソコエビ属 *Photis* とソコエビ属 *Gammaropsis* を含むイシクヨコエビ科、キシドウヨコエビを含むキシドウヨコエビ科も1997年に比べて2002年に「その他の海域」で個体数密度を有意に増加させていた (Fig. 10)。これらの科は、ユンボソコエビ科、ドロノミ科 *Podoceridae* とともにドロクダ

ムシ上科 *Corophioidea* に属している (Ishimaru 1994)。ドロクダムシ上科は他の上科に属するヨコエビ類と比べて、再生産の潜在性を高める特性である年間の多回出産を低・中緯度海域のみならず高緯度海域でも維持している特徴的なグループである (Sainte-Marie 1991)。このことから、ドロクダムシ上科の優占種は、ドロクダムシ属の種個体群と同様なしくみによって広域的な密度増大を達成したのかもしれない。

ドロクダムシ上科の種の生態学的特性に関しては、このほかにいくつかの報告がある。それによると、クダオソコエビ (分布図は松尾ら 2007: fig. 9) については、北アイルランド北東部のベルファスト湾とストラングフォード湾、およびアイリッシュ海で研究が行われている (Jones 1948; Duhig 1960; Parker 1984)。本種はシルト混じりの砂質底や細粒砂、粗粒砂からも (Jones 1948)、泥質底や貝殻質堆積物からも (Duhig 1960) 採集されていることから、底質の選択性はほとんどないと考えられている (Parker 1984)。有明海でも最も大きなグループであるヨコエビ群集グループ7の典型種が両年ともキタクダオソコエビ (Fig. 7) であり (Table 4)、底質への選択性の広さはクダオソコエビ属に共通した特性であると考えられる。この底質選択性の広さにより、有明海の広い海域で典型種として分布することが可能になっていると推測される。ボウアシソコエビ (Fig. 8) とニホンソコエビ (分布図は松尾ら 2007: fig. 16) が属するソコエビ属の種については、一部の種がヒドロ虫やカニ類と同所的に採集されることが報告されている (Parker 1984)。また、分泌物と堆積物を混ぜ合わせて棲管を造り、その中で摂食行動を示すことも報告されている (Dixon & Moore 1997)。しかし、底質への選択性を含めて、生物学的・生態学的知見は著しく不足している。キシドウヨコエビ (分布図は松尾ら 2007: fig. 11) についての生物学的・生態学的研究は、これまでまったく行われていない。以上で概観したドロクダムシ上科の種の分布域拡大のしくみと生態学的特性を明らかにすることは今後の研究課題である。

メリタヨコエビ科は、貧酸素水塊に基づいて区分された3つの海域すべてで個体数密度は変わらなかったものの (Fig. 10)、構成比率を有意に減少させていた (Fig. 11)。これは、上記のドロクダムシ上科の種が広範囲に個体数密度を上昇させたためであると考えられる。

貧酸素水塊の発生とベントス群集の関係

貧酸素水塊の発生とベントス群集構造の変化を関連づける研究は世界各地で行われてきた。それらをまとめると、溶存酸素濃度が 2.8 mg/l を下回ると底生動物の多くが死滅し (Wu 2002)、それに代わって日和見な種の個体数が急激に増加した後、1年程度で死滅する型が典型的にみられる (Falkowski *et al.* 1980; Diaz & Rosenberg 1995)。貧酸素水塊発生に伴う大量死滅後の底生動物群集の回復は、メ

キシコ湾では 1~2 年 (Harper *et al.* 1991), カテガット海峡では 2 年 (Rosenberg & Loo 1988), アドリア海では 3~4 年 (Stachowitsch 1991), 香港では 15 カ月であった (Lu & Wu 2000).

有明海においても, 本研究と同一サンプルに含まれる二枚貝群集について, 諫早湾締め切り後の 1997 年以降, 諫早湾周辺海域での貧酸素水塊の発生と群集構造の経年的変化との関連について研究が行われてきた (佐藤・金澤 2004; 金澤ら 2005). それらをまとめると, 二枚貝類では, 諫早湾周辺海域において 1997 年から年を追って 2000 年 6 月まで個体数密度の減少が続いた. その後, 2000 年 11 月にはツヤガラス *Modiolus (Modiolus) nitidus* とヤマホトトギス *Musculista japonica* が, 2001 年 6 月にはチヨノハナ *Raetella pulchella* がそれぞれ急激に増加した. その後, 2001 年 6 月から 9 月にかけて諫早湾周辺海域で貧酸素水塊もしくは低酸素水塊が発生し (本論文の「議論」), 2001 年 11 月には二枚貝群集の個体数密度が激減していた. その後, 2002 年 6 月と 2003 年 11 月には, いくつかの定点でピロードマクラ *Modiolus (Modiolus) comptus* が互いに足糸をからませてマウンドを造っている状態で採集された. ヤマホトトギスやチヨノハナなどが 1997 年以降に個体数密度を減少させたのは, 諫早湾締め切り後に頻繁に発生した貧酸素水塊と珪藻赤潮や渦鞭毛藻赤潮のほかに, 貧酸素水塊の発生下で活発化する硫酸還元菌による硫化水素の発生が原因であると考えられている. それに対し, ピロードマクラは 1997 年の貧酸素水塊の発生範囲からやや離れた海域に分布していたことから, 貧酸素水塊の影響をあまり受けることがなかったと考えられている. また, ピロードマクラと同じイガイ科 *Mytilidae* に属し, 貧酸素水塊の影響を受け個体数密度を減少させたヤマホトトギスと, ピロードマクラの分布範囲の比較から, 諫早湾周辺海域, 特に国見沿岸部と長洲沿岸部において 2002 年に分布範囲が拡大した中央粒径値 1.5~2.0 ϕ の底質が, ピロードマクラ幼生個体の定着と個体群のパッチ状の増大にとって必要であったと推測されている.

以上の事象の結果として, 諫早湾周辺海域の二枚貝群集では 1997 年以降, 経年的に種多様度が減少していた (金澤ら 2005). 本研究で対象としたヨコエビ群集についても, 2002 年に種多様度が減少していた (Table 6). このことは, ヨコエビ群集の種多様度が高い海域で貧酸素水塊が発生した結果, ドロクダムシ属に代表される特定のヨコエビ類のみが増加し, 「諫早湾周辺海域」の群集種多様度の低下がもたらされ, さらにこれが広範囲に波及していったことを示唆している.

ま と め

有明海では, 1997 年の諫早湾締め切り以降, 諫早湾を中心として潮汐振幅や潮流速度が減少したこと (佐藤・田北

2000; 宇野木 2001, 2002, 2003a, b, 2004; 灘岡・花田 2002; 藤原ら 2004; 西ノ首ら 2004) や, 諫早湾口部に残された海砂採取跡地が原因となって (佐藤ら 2001; 中村ら 2002; 多田ら 2004), 諫早湾周辺海域での貧酸素水塊や低酸素水の発生が助長されてきたと考えられている (東 2000a; 佐藤ら 2001; 鯉淵ら 2002, 2003; 中村ら 2003; 堤ら 2003; 佐藤・金澤 2004; 金澤ら 2005; 佐々木 2005; Hodoki & Murakami 2006). さらに, これが諫早湾周辺海域の二枚貝群集の回復を遅らせている原因であると考えられている. これらの環境変化に対しては根本的な解決がなされていないため, 諫早湾周辺海域の二枚貝群集は, 今後も特定の種だけが急激な増加と消滅を繰り返しながら, 全体としては個体数密度と種多様度の低下が継続すると予測されている (金澤ら 2005). 本海域のヨコエビ群集においても, ドロクダムシ属を中心とした特定の種が増加した状態は不安定である. 長期的には, 二枚貝群集におけるのと同様に, ドロクダムシ属のような特有の生活史や生態的特性をもつグループのヨコエビ類が急激な個体数増加と減少を繰り返しながら, 群集の種多様度が低下していくことが予測される. さらに, ヨコエビ群集グループ 7 の分布域が 2002 年に拡大したことにみられたように (Fig. 6), 諫早湾周辺海域における変化の影響が有明海の広い範囲に及ぶことにより, 群集の均質化が進むことも予測される.

謝 辞: 長崎大学水産学部実習船「鶴水」の古川素直船長をはじめ乗組員の皆さん, 元長崎大学水産学部教授の西ノ首英之博士, 長崎大学教育学部および水産学部の学生・大学院生には調査にご協力いただいた. 東北大学総合学術博物館の佐藤慎一博士には, 文献の提供をしていただいた. 大阪府立水産試験場の有山啓之博士には, ヨコエビ類に関する文献や情報を提供していただいた. 岩手医科大学教養部生物学科の松政正俊博士, および匿名の 2 名の査読者には, 本論文を改善するための建設的な助言をいただいた. これらの方々に厚くお礼申し上げます. なお, 本研究費の一部として, (財)自然保護助成基金創立 10 周年記念事業の特別助成金『諫早湾干拓事業に伴う「有明海異変」に関する保全生態学的研究 (代表: 東幹夫)』を使用した. 記して感謝の意を表します.

引用文献

- Ariyama, H. 2004. Nine species of the genus *Aoroides* (Crustacea: Amphipoda: Aoridae) from Osaka Bay, central Japan. *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory*, 40: 1-66.
- 東 幹夫 2000a. 諫早湾潮止め後の水質環境の変化. *日本の科学者*, 35: 37-41.
- 東 幹夫 2000b. 諫早湾干拓事業の影響. 佐藤正典 (編) 有明海の生き物たち: 干潟・河口域の生物多様性. 海游舎, 東京, pp. 320-337.
- 東 幹夫 2003. 諫早湾干拓事業と「有明海異変」—再生への提言. *陸水学雑誌*, 64: 209-217.
- 東 幹夫 2005a. 底質の変化. 日本海洋学会 (編) 有明海の生態系再生をめざして. 恒星社厚生閣, 東京, pp. 94-104.
- 東 幹夫 2005b. 底生動物相の経年変化. 日本海洋学会 (編) 有明海の生態系再生をめざして. 恒星社厚生閣, 東京, pp. 118-128.
- 東 幹夫・把野義博・把野裕子 1985. 平戸島志々伎湾の底生動物群

- 集-II ヨコエビ類と堆積型による生息場所分析. 日本ベントス研究会誌, 28: 1-11.
- Bachelet, G., X. de Montaudouin and J.-C. Dauvin 1996. The quantitative distribution of subtidal macrozoobenthic assemblages in Arcachon Bay in relation to environmental factors: a multivariate analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 42: 371-391.
- Barnard, J. L., J. D. Thomas and K. Sandved 1988. Behavior of gammaridean Amphipoda: *Corophium*, *Grandidierella*, *Podocerus*, and *Gibberosus* (American Megaluropus) in Florida. *Crustaceana, Supplement*, 13: 234-244.
- Biernbaum, C. K. 1979. Influence of sedimentary factors on the distribution of benthic amphipods of Fishers Island Sound, Connecticut. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 38: 201-223.
- Bray, J. R. and J. T. Curtis 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, 27: 325-349.
- Clarke, K. R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18: 117-143.
- Clarke, K. R. and R. N. Gorley 2001. *PRIMER v5: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E Ltd., Plymouth, UK, 91 pp.
- Clarke, K. R. and R. M. Warwick 2001. *Change in Marine Communities: an Approach to Statistical Analysis and Interpretation, 2nd Edition*. PRIMER-E Ltd., Plymouth, UK, 172 pp.
- Conlan, K. E. 1994. Amphipod crustaceans and environmental disturbance: a review. *Journal of Natural History*, 28: 519-554.
- Conradi, M., P. J. López-González and C. García-Gómez 1997. The amphipod community as a bioindicator in Algeciras Bay (southern Iberian Peninsula) based on a spatio-temporal distribution. *Marine Ecology*, 18: 97-111.
- Conradi, M. and P. J. López-González 1999. The benthic Gammaridea (Crustacea, Amphipoda) fauna of Algeciras Bay (Strait of Gibraltar): distributional ecology and some biogeographical considerations. *Helgolander Marine Research*, 53: 2-8.
- Cunha, M. R., J. C. Sorbe and M. H. Moreira 2000a. The amphipod *Corophium multisetosum* (Corophiidae) in Ria de Aveiro (NW Portugal). I. Life history and aspects of reproductive biology. *Marine Biology*, 137: 637-650.
- Cunha, M. R., M. H. Moreira and J. C. Sorbe 2000b. The amphipod *Corophium multisetosum* (Corophiidae) in Ria de Aveiro (NW Portugal). II. Abundance, biomass and production. *Marine Biology*, 137: 651-660.
- Diaz, R. J. and R. Rosenberg 1995. Marine benthic hypoxia: a review of its ecological effects and the behavioural responses of benthic macrofauna. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*, 33: 245-303.
- Dixon, I. M. T. and P. G. Moore 1997. A comparative study on the tubes and feeding behaviour of eight species of corophioid Amphipoda and their bearing on phylogenetic relationships within the Corophioidea. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Science*, 352: 93-112.
- Duhig, M. 1960. The Amphipoda of Dalkey Island and its neighbouring waters. *Proceedings of the Royal Irish Academy. Section B: Biological, Geological, and Chemical Science*, 61: 59-77.
- Eriksson, S. P. and J. M. Weeks 1994. Effects of copper and hypoxia on two populations of the benthic amphipod *Corophium volutator* (Pallas). *Aquatic Toxicology*, 29: 73-81.
- Falkowski, P. G., T. S. Hopkins and J. J. Walsh 1980. An analysis of factors affecting oxygen depletion in the New York Bight. *Journal of Marine Research*, 38: 479-506.
- Fenchel, T., L. H. Kofoed and A. Lappalainen 1975. Particle size-selection of two deposit feeders: the amphipod *Corophium volutator* and prosobranch *Hydrobia ulvae*. *Marine Biology*, 30: 119-128.
- Fincham, A. A. 1969. Amphipods of the shallow-water sand community in the northern Irish Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 49: 1003-1024.
- Fincham, A. A. 1971. Ecology and population studies of some intertidal and sublittoral sand-dwelling amphipods. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 51: 471-488.
- Fincham, A. A. 1973. The association of amphipods in the shallow-water sand habitat of Strangford Lough, Co. Down. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 53: 119-185.
- Folk, R. L. and W. C. Ward 1957. Brazos River bar: a study in the significance of grain size parameters. *Journal of Sedimentary Petrology*, 27: 3-26.
- 藤原考道・経塚雄策・濱田孝治 2004. 有明海における潮汐・潮流減少の原因について. 海の研究, 13: 403-411.
- Gamenick, I., A. Jahn, K. Vopel and O. Giere 1996. Hypoxia and sulphide as structuring factors in a macrozoobenthic community on the Baltic Sea shore: colonization studies and tolerance experiments. *Marine Ecology Progress Series*, 144: 73-85.
- Gray, J. S., R. S. S. Wu and Y. Y. Or 2002. Effects of hypoxia and organic enrichment on the coastal marine environment. *Marine Ecology Progress Series*, 238: 249-279.
- Harper, D. E. Jr., L. D. McKinney, J. M. Nance and R. R. Salzer 1991. Recovery responses of two benthic assemblages following an acute hypoxic event on the Texas continental shelf, northwestern Gulf of Mexico. In *Modern and Ancient Continental Shelf Anoxia*, Tyson, R. V. and T. H. Pearson (eds.), Geological Society Special Publication 58, London, pp. 49-64.
- 平山 明 1995. ヨコエビ亜目. 西村三郎(編著) 原色検索日本海岸動物図鑑II. 保育社, 大阪, pp. 173-193.
- Hodoki, Y. and T. Murakami 2006. Effects of tidal flat reclamation on sediment quality and hypoxia in Isahaya Bay. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 16: 555-567.
- 井上尚文 1980. 有明海の物理環境. 沿岸海洋研究ノート, 17: 151-165.
- Ishimaru, S. 1994. A catalogue of gammaridean and ingolfiellidean Amphipoda recorded from the vicinity of Japan. *Report of the Sado Marine Biological Station, Niigata University*, 24: 29-86.
- 磯部雅彦・鯉淵幸生 2004. 連続観測による有明海の水環境の現状把握. 沿岸海洋研究, 42: 27-33.
- Jacobi, C. M. 1987. Spatial and temporal distribution of Amphipoda associated with mussel beds from the Bay of Santos (Brazil). *Marine Ecology Progress Series*, 35: 51-58.
- Jensen, K. T. and L. D. Kristensen 1990. A field experiment on competition between *Corophium volutator* (Pallas) and *Corophium arenarium* Crawford (Crustacea: Amphipoda): effects on survival, reproduction and recruitment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 137: 1-24.
- Jones, N. S. 1948. The ecology of the Amphipoda of the south of the Isle of Man. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 27: 400-439.
- 鎌田泰彦 1967. 有明海の海底堆積物. 長崎大学教育学部自然科学研究報告, 18: 71-82.
- 金澤 拓・佐藤慎一・東 幹夫・近藤 寛・西ノ首英之・松尾匡敏 2005. 諫早湾潮止め後の有明海における二枚貝群集の変化. 日本ベントス学会誌, 60: 30-42.
- Kevrekidis, T. 2004. Seasonal variation of the macrozoobenthic community structure at low salinities in a Mediterranean lagoon (Monolimni Lagoon, northern Aegean). *International Review of Hydro-*

- biology, 89: 407-425.
- 菊池泰二 1978. 内湾ベントス相に対する汚染の影響. 堀部純男 (編) 環境科学としての海洋学 2. 東京大学出版会, 東京, pp. 130-147.
- 鯉淵幸生・佐々木淳・磯部雅彦 2002. 2001年の有明海における水質の動態解明. 海岸工学論文集, 49: 1056-1060.
- 鯉淵幸生・佐々木淳・有田正光・磯部雅彦 2003. 有明海における水質変動の支配要因. 海岸工学論文集, 50: 971-975.
- 近藤 寛・東 幹夫・西ノ首英之 2003. 有明海における海底堆積物の粒度分布とCN組成. 長崎大学教育学部紀要—自然科学, 68: 1-14.
- Lasiak, T. 1998. Multivariate comparisons of rocky infratidal macrofaunal assemblages from replicate exploited and non-exploited localities on the Transkei coast of South Africa. *Marine Ecology Progress Series*, 167: 15-23.
- Lu, L. and R. S. S. Wu 2000. An experimental study on recolonization and succession of marine macrobenthos in defaunated sediment. *Marine Biology*, 136: 291-302.
- Marques, J. C. and D. Bellan-Santini 1993. Biodiversity in the ecosystem of the Portuguese continental shelf: distributional ecology and the role of benthic amphipods. *Marine Biology*, 115: 555-564.
- Matsumasa, M. 1994. Effect of secondary substrate on associated small crustaceans in a brackish lagoon. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 176: 245-256.
- 松尾匡敏・首藤宏幸・東 幹夫・近藤 寛・玉置昭夫 2007. 有明海潮下帯の底質区分とヨコエビ群集—1997年と2002年の比較. 長崎大学水産学部研究報告, 88: 1-42.
- Möller, P. and R. Rosenberg 1982. Production and abundance of the amphipod *Corophium volutator* on the west coast of Sweden. *Netherlands Journal of Sea Research*, 16: 127-140.
- 瀬岡和夫・花田 岳 2002. 有明海における潮汐振幅減少要因の解明と諫早堤防締め切りの影響. 海岸工学論文集, 49: 401-405.
- 中村武弘・矢野真一郎・多田彰秀・野中寛之・亀井雄一 2002. 諫早湾湾口部における流況の現地観測. 海岸工学論文集, 49: 396-400.
- 中村武弘・多田彰秀・矢野真一郎・武田 誠・野中寛之 2003. 諫早湾湾口部における夏季の流況観測. 海岸工学論文集, 50: 371-375.
- 日本海洋学会沿岸海洋研究部会 1985. 第21章 有明海. 日本全国沿岸海洋誌, 東海大学出版会, 東京, pp. 815-878.
- 西ノ首英之・小松利光・矢野真一郎・斎田倫範 2004. 諫早湾干拓事業が有明海の流動構造へ及ぼす影響の評価. 海岸工学論文集, 51: 336-340.
- Parker, J. G. 1984. The distribution of the subtidal Amphipoda in Belfast Lough in relation to sediment types. *Ophelia*, 23: 119-140.
- Rosenberg, R. and L. O. Loo 1988. Marine eutrophication induced oxygen deficiency: effects on soft bottom fauna, western Sweden. *Ophelia*, 29: 213-225.
- Sainte-Marie, B. 1991. A review of the reproductive bionomics of aquatic gammaridean amphipods: variation of life history traits with latitude, depth, salinity and superfamily. *Hydrobiologia*, 223: 189-227.
- 佐々木克之 2005. 水底質の変化—ノリ漁場栄養塩・調整池水質と諫早湾水底質・有明海奥部貧酸素. 日本海洋学会 (編) 有明海の生態系再生をめざして. 恒星社厚生閣, 東京, pp. 69-94.
- 佐藤正典・東 幹夫・佐藤慎一・加藤夏絵・市川敏弘 2001. 諫早湾・有明海で何が起きているのか? 科学, 71: 882-894.
- 佐藤正典・田北 徹 2000. 有明海の生物相と環境. 佐藤正典 (編) 有明海の生き物たち: 干潟・河口域の生物多様性. 海游舎, 東京, pp. 10-35.
- 佐藤慎一・金澤 拓 2004. 干拓堤防締め切り後の諫早湾および有明海中央部における二枚貝類の変化. 化石, 76: 90-99.
- Shannon, C. E. and W. Weaver 1949. *The Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois Press, Urbana, 117 pp.
- SPSS 2002. SPSS[®] Base 11.5J User's Guide. エス・ビー・エス・エス株式会社, 東京, 566 pp.
- Stachowitsch, M. 1991. Anoxia in the northern Adriatic Sea: rapid death, slow recovery. In *Modern and Ancient Continental Shelf Anoxia*, Tyson, R. V. and T. H. Pearson (eds.), Geological Society Special Publication, 58, London, pp. 119-129.
- 陶山典子・奥石裕一・須田有輔・村井武四 2003. 底質から見た有明海北部の海域区分とマクロベントスの分布. 水産大学校研究報告, 51: 105-114.
- 多田彰秀・中村武弘・矢野真一郎・武田 誠・藤本大志 2004. 諫早湾湾口部における潮流流速と溶存酸素濃度の現地観測. 海岸工学論文集, 51: 901-905.
- 武岡英隆 2003. 有明海におけるM₂潮汐の変化に関する論議へのコメント. 沿岸海洋研究, 41: 61-64.
- 滝川 清・田淵幹修 2002. 有明海の潮汐変動特性と沿岸構造物の影響. 海岸工学論文集, 49: 1061-1065.
- 滝川 清・田淵幹修・田中健路 2002. 有明海の潮流と物質輸送特性について. 海と空, 78: 73-76.
- 塚本秀史・柳 哲雄 2002. 有明海の潮汐・潮流. 海と空, 78: 31-38.
- 堤 裕昭・岡村絵美子・小川満代・高橋 徹・山口一岩・門谷茂・小橋乃子・安達貴浩・小松利光 2003. 有明海奥部海域における近年の貧酸素水塊および赤潮発生と海洋構造の関係. 海の研究, 12: 291-305.
- 宇野木早苗 2001. 湾域の環境を決める海水の流れ. 科学, 71: 912-920.
- 宇野木早苗 2002. 有明海における潮汐と流れの変化—諫早湾干拓事業の影響を中心にして. 海と空, 78: 19-30.
- 宇野木早苗 2003a. 有明海の潮汐と潮流はなぜ減少したか. 海の研究, 12: 85-96.
- 宇野木早苗 2003b. 有明海の潮汐減少の原因に関する観測データの再解析結果. 海の研究, 12: 307-313.
- 宇野木早苗 2004. 有明海の潮汐・潮流の変化に関わる科学的問題と社会的問題. 沿岸海洋研究, 42: 85-94.
- Valério-Berardo, M. T., M. N. Flynn and Y. Wakabara 2000a. Structure and dynamics of a shelf amphipod taxocenosis in southeastern Brazil. *Bulletin of Marine Science*, 66: 59-72.
- Valério-Berardo, M. T., M. N. Flynn and Y. Wakabara 2000b. Density and diversity patterns of a shelf Amphipoda taxocenosis in Ubatuba, southeastern Brazil. *Oceanides*, 15: 117-127.
- Valério-Berardo, M. T., M. N. Flynn and Y. Wakabara 2000c. Patterns of distribution based on the life style of amphipods from the sub-tropical shelf of Ubatuba, southeastern Brazil. *Polskie Archiwum Hydrobiologii*, 47: 533-539.
- Wilson, W. H. Jr. 1989. Predation and the mediation of intraspecific competition in an infaunal community in the Bay of Fundy. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 132: 221-245.
- Wu, R. S. S. 2002. Hypoxia: from molecular responses to ecosystem responses. *Marine Pollution Bulletin*, 45: 35-45.
- 柳 哲雄・塚本秀史 2004. 有明海における潮汐振幅の経年変動. 海の研究, 13: 295-300.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis. 4th Edition*. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey, 1031 pp.