

有明海奥部海域における密度躍層の発達が
底質の物理化学的環境ならびに底生生物群集へ及ぼす影響

平成 28 年 (2016 年)

熊本県立大学大学院 環境共生学研究科

折田 亮

—目次—

はじめに	1
材料と方法	
調査地	5
1. 2012 年～2015 年の水質調査, 底質環境の調査ならびに底生生物群集の定量調査	
調査方法	6
分析方法	6
統計解析	7
2. 有明海奥部海域における底生生物群集および環境要因の分布調査	
調査・分析方法	8
統計解析	8
3. 底質の粒度組成に関する分布調査ならびに懸濁粒子の沈降流束の測定	
底質の粒度組成に関する分布調査	
調査・分析方法	10
懸濁粒子の沈降流束の測定	
調査・分析方法	10
結果	
1. 2012 年～2015 年の水質調査, 底質環境の調査ならびに底生生物群集の定量調査	
水質の季節変化	12
成層期および鉛直混合期の水質の鉛直プロファイル	14
底質表層の物理化学的要因の季節変化	16
海底直上水の DO の季節変化に影響する環境要因	17

底生生物群集の季節変化	19
2. 有明海奥部海域における底生生物群集および環境要因の分布調査.	
底生生物群集の空間分布に影響を及ぼす環境要因ならびに空間構造変数	24
3. 底質の粒度組成に関する分布調査ならびに懸濁粒子の沈降流束の測定	
成層期および鉛直混合期における底質表層の泥分の分布	28
成層期および鉛直混合期における懸濁粒子の沈降特性	30
考察	
季節的な密度躍層の発達と貧酸素水発生の関係	33
季節的な密度躍層の発達に伴う水質および底質環境の変化に対する底生生物群集の応答 ..	34
海水の鉛直混合期および成層期における底生生物群集の空間分布の違い	36
季節的な密度躍層の発達に伴う堆積環境の変化	37
過去 25 年間の海底環境の変化から推察される密度躍層の発生海域の変遷と底生生物群集の 分布への影響.....	38
まとめ	41
謝辞	42
引用文献	43
付表	51

有明海奥部海域における密度躍層の発達が 底質の物理化学的環境ならびに底生生物群集に及ぼす影響

はじめに

閉鎖性の強い沿岸域では、海域の奥部に河川が集中し、海水の交換率が悪いいため、流入する河川水による塩分躍層 (halocline) および表層水の水温上昇に伴う水温躍層 (thermocline) が形成されやすい。沿岸域における海水の密度は、おもに水温および塩分により規定されるので (柳 1994)、塩分躍層および水温躍層の形成は、密度躍層 (pycnocline) の発達をもたらす。密度躍層が発達すると、海水の鉛直混合が起こりにくくなり、密度躍層より底層への酸素の供給が制限されることが知られている (Officer et al. 1984; Faganeli et al. 1985; Seliger et al. 1985; Turner et al. 1987; Wisema et al. 1997)。

このような地形の特徴を有する沿岸閉鎖性海域において、陸域からの栄養塩負荷量が増加すると、海域の富栄養化 (Eutrophication) が進行し (e.g., Larsson et al. 1985; Rosenberg 1992; Nixon 1995; Bonsdorff et al. 1997; Cloern 2001; Kemp et al. 2005; Karydis & Kitsiou 2014)、大規模な植物プランクトンの増殖 (ブルーム) が発生する (e.g., Carstensen et al. 2007; Anderson et al. 2008)。このブルームにより生産された有機物が海底に堆積することで (Skei et al. 2000; Rabalais et al. 2007; Gooday et al. 2009)、海底では底質中における易分解性有機物の含量が増加する現象 (organic enrichment) が進行する (e.g., Gray et al. 2002; HELCOM 2009)。底質中の易分解性有機物は、おもに好気性細菌により分解され、特に夏季の水温上昇時には、好気性細菌の活性が高まることで底層水中の酸素消費が増加する (Graf et al. 1982; Kemp et al. 1992; Dortch et al. 1994)。その結果、密度躍層の形成により酸素の供給が制限された底層水中では、酸素消費が卓越するようになり、溶存酸素濃度 (Dissolved oxygen: DO) が低下する現象 (貧酸素化) が発生する (Diaz & Rosenberg 1995、本研究では DO が 3.0 mg L^{-1} 未満の海水を貧酸素水と定義する)。

底質の organic enrichment の進行に伴って底層水が貧酸素化する過程においては、底質中の酸化層および還元層の境界面である RPD 層 (Redox potential discontinuity layer) が底質の表面に向けて上昇し、嫌気層が拡大する (Pearson & Rosenberg 1978; Nilsson & Rosenberg 2000)。この嫌気層の拡大は、細菌や原生動物の好気呼吸および還元物質の再酸化を減少させ、嫌気化の程度により、硝酸塩、酸化マンガン (IV)、酸化鉄 (III)、硫酸塩を利用する嫌気性細菌の代謝が活発になり、アンモニウムイオン、鉄イオン (II)、マンガンイオン (II)、硫化水素およびメタンなどの代謝産物が生成される (Middelburg & Levin 2009; Carstensen et al. 2007; 2014)。底層水の貧酸素化および硫化水素の発生は、底生生物に対して生理的ストレスとして強く作用し (e.g., Jørgensen 1980)、その耐性は動物分類群で異なる (Theede et al. 1969; 1973; Diaz & Rosenberg 1995;

Gray et al. 2002; Riedel et al. 2012, 2014). そのため、十分な溶存酸素が利用可能であり、酸化的環境が安定して形成されている場所では、底生生物群集は底生魚類や甲殻類、棘皮動物などを含む多様な大型生物で構成されているが、底層水の貧酸素化および底質の嫌気化による生理的ストレスが増加するに従い、底生生物群集の鉛直的な分布は溶存酸素の取り込みが容易な底質表層へと制限されるようになり (Dauer et al. 1992; Diaz et al. 1992; Montagna & Ritter 2006; Riedel et al. 2008; Baustian et al. 2009), 環境変動に対する適応能力の高い日和見的な生活史特性を有する小型の多毛類のみが卓越する単純な群集構造へと変化することが知られている (e.g., Pearson & Rosenberg 1976, 1978; Karlson et al. 2002; Levin et al. 2009).

上述のように、沿岸閉鎖性海域においては、海域への栄養塩負荷量の増加に端を発して、大規模な植物プランクトンのブルームの発生、底質の organic enrichment の進行、貧酸素水の発生、底生生物群集の衰退という一連の現象が、世界同時多発的に生じていることが報告されている (Diaz & Rosenberg 2008; Rabalais et al. 2014). 筆者が調査研究の対象域としている九州西岸の有明海奥部海域においても、1990年代後半より大規模な植物プランクトンのブルームが頻発するようになり (堤ら 2003; 2005), 2001年以降は毎年夏季に広い海域で貧酸素水が発生することが報じられてきた (堤ら 2007; 濱田ら 2008). しかしながら、この海域では、海域への栄養塩負荷量の増加が過去50年間にわたって認められない (有明海再生機構 2011, Fig. 1). 同海域において、富栄養化海域のように大規模な植物プランクトンのブルームおよび貧酸素水が発生していることを説明するためには、これらの現象に対する新たな発生メカニズムを提示する必要がある.

堤ら (2004; 2005) では、有明海奥部海域における大規模な植物プランクトンのブルームの発生メカニズムとして、梅雨や秋雨の降雨で大量の河川水が湾奥部へ流入し、塩分躍層が発達した時に、その表層が一時的に富栄養化した状態となることで、大規模な植物プランクトンのブルームが発生することを報告している. また、同海域の底層で発生する貧酸素水も、梅雨期に形成される塩分躍層に梅雨明け後の夏季に発達する水温躍層が重なり、強い密度躍層が形成された時に、その躍層より底層においてDOが著しく低下し、貧酸素水が発生している (筑紫・松井 2003; 堤ら 2003; 横内ら 2005; 堤ら 2007). したがって、近年の大規模な植物

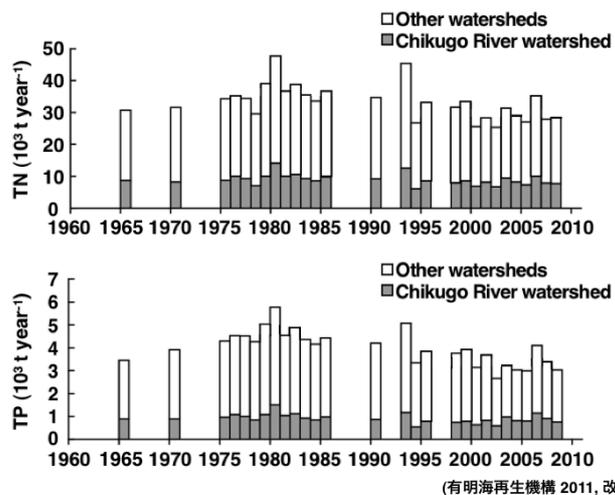


Fig. 1 有明海への全窒素 (TN) および全リン (TP) 流入負荷量の経年変化.
(有明海再生機構 2011, 改変)

プランクトンのブルームおよび貧酸素水の発生には、いずれも「密度躍層の発達」が強く関与しており、以前よりも密度躍層が長期的または広域的に発達するような海洋環境へと変化してきたことが示唆される。

この「密度躍層の発達」には、第一義的に降水に伴う大量の河川水の湾奥部への流入が不可欠となる。有明海沿岸の気象庁の観測所における結果によれば、1970年から2010年の約40年間において、6月～8月の3ヶ月間の降水量は2000年初頭が極小となっていた（松川ら 2014）。そのため、降水量の増加によって河川水の流入量が増加し、湾奥部で密度躍層がより発達するようになったとは考えにくい。「密度躍層の発達」に強く関与する別の要因としては、潮流速の変化が挙げられる。海水の鉛直混合力は、潮流速の変化に強く依存するため（Simpson & Hunter 1974）、有明海奥部海域における密度躍層の発達は、同海域における潮流速の減少を強く示唆している。しかしながら、有明海奥部海域における潮流速の過去の観測結果は非常に少なく（井上 1980）、実際にどのように潮流速が変化したかを検証することは困難である。水中における懸濁粒子の沈降・堆積ならびに再懸濁は、ストークスの法則に従うことから（Gray and Elliott 2009）、潮流速の減少は底質の泥分の増加として反映される可能性がある。したがって、有明海奥部海域において、密度躍層がより発達するようになる海洋環境の長期変化は、底質の粒度組成の空間分布や底質の質的变化に応答する底生生物群集の空間分布パターンの長期変化として捉えられる可能性が指摘される。

過去の底質の粒度組成ならびに底生生物群集の空間分布から密度躍層の発達する海域を推察する上で、密度躍層の形成、底質の物理化学的環境ならびに底生生物群集の相互間のプロセスを把握しておく必要がある。近年、季節的な密度躍層の発達に伴って大規模な植物プランクトンのブルームおよび貧酸素水が発生していることは、底質の酸化還元環境や底生生物群集の季節変化に強く作用していることが予測される。そこで、本研究では、有明海奥部海域における密度躍層の形成に焦点をあて、密度躍層が発達することで生じる底質の物理化学的環境ならびに底生生物群集の変化を明らかにするために、以下の調査を実施した。

1. 2012年3月～2015年4月に、水質および底質環境の調査ならびに底生生物群集の定量調査を実施した。これらの調査結果をもとに、季節的な密度躍層の発達と貧酸素水発生の関係、ならびにこれらの現象に対する底生生物群集の応答を明らかにする。
2. 2013年の4月および8月に、底生生物群集と環境要因の分布調査を実施した。これらの調査結果をもとに、海水の鉛直混合期および密度躍層が発達した成層期における底生生物群集の空間分布を制御している要因（環境要因および空間構造の特性）を明らかにする。
3. 2011年～2014年の密度躍層が発達した成層期および鉛直混合期に、底質の粒度組成の分布調査を実施するとともに、2014年には、それぞれの時期にセディメント・トラップを用い

て懸濁粒子の沈降流束を測定する調査を実施した。これらの調査結果をもとに、成層期および鉛直混合期における底質の粒度組成の分布の特徴ならびに懸濁粒子の沈降特性を明らかにする。

上述の研究結果の特徴をまとめて、以下の点について考察する。

- ・ 季節的な密度躍層の発達と貧酸素水発生の関係
- ・ 季節的な密度躍層の発達に伴う水質および底質環境の変化に対する底生生物群集の応答
- ・ 海水の鉛直混合期および成層期における底生生物群集の空間分布の違い
- ・ 季節的な密度躍層の発達に伴う堆積環境の変化
- ・ 過去 25 年間の海底環境の変化から推察される密度躍層の発生海域の変遷と底生生物群集の分布への影響

材料と方法

調査地

本研究の調査対象地である有明海は、九州西岸に位置している (Fig. 2). 海域の特徴としては、水域面積が約 1,700 km², 平均水深が約 20 m の閉鎖性の強い内湾で、日本最大の干満差 (大潮時、有明海湾口部において最大 4 m, 有明海奥部において最大 6 m ~ 7 m) を有しており、大潮時には 200 km² を超える広大な干潟が干出する (佐藤・田北 2000). また、有明海には 8 つの一級河川 (筑後川, 緑川, 菊池川, 矢部川, 白川, 嘉瀬川, 六角川, 本名川) が流入している (Fig. 2). これらの一級河川による流入水量は約 8,153,000,000 m³ year⁻¹ であり、このうち最奥部に位置する筑後川は、流入河川の総流域面積の約 35 %, 年総流出量の約 41 % を占め (環境省 2006), 梅雨期には大量の河川水が有明海湾奥部へ流入する. 本研究では、有明海の中でも河川水の影響を強く受け、近年、赤潮および貧酸素水の発生が多く報告されている諫早湾を含む有明海奥部海域を調査対象地とし (130° 10'E ~ 130° 23'E, 32° 51'N ~ 33° 07'N), 格子状に約 2.5 ~ 4.0 km ごとに合計 35 の調査地点を設定した (Fig. 2).

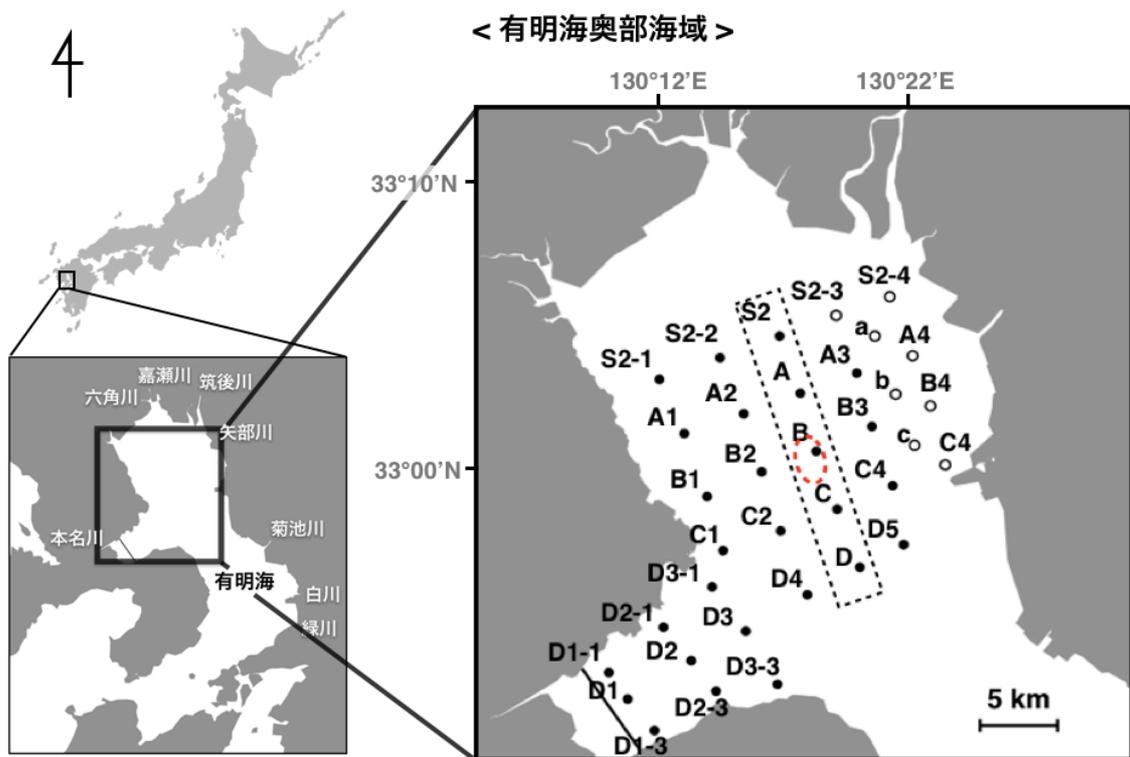


Fig. 2 調査海域および調査地点. 黒破線内の 5 地点: 2012 年 ~ 2015 年の調査地点. 黒丸: 2011 年 9 月 ~ 2013 年 8 月の分布調査地点. 白丸 (2014 年 9 月の調査時に追加した地点). 赤丸破線: セディメント・トラップの係留調査を実施した海域 (地点の詳細は Table 1 参照).

1. 2012年～2015年の水質調査，底質環境の調査ならびに底生生物群集の定量調査

調査方法

有明海奥部海域の中央を縦断する5調査地点(Stn S2, A, B, C, D)を水質観測地点として，Stn Dを除く4調査地点(Stn S2, A, B, C)を底質の物理化学的特性に関する調査地点ならびに底生生物の定量調査地点とした(Fig. 2)。これらの地点において，2012年3月～2015年4月に，原則として各月の小潮時に調査を実施した(実施日: 2012年3月14日, 4月15日, 5月13日, 7月28日, 8月17日(水質観測のみ), 9月11日, 10月25日, 2013年1月31日, 4月4日, 5月3日, 5月31日, 7月19日, 8月17日, 9月12日, 10月28日, 11月24日, 2014年1月24日, 27日, 4月11日, 5月23日, 7月21日, 8月17日, 9月18日, 10月18日, 2015年1月14日, 4月26日, 合計26回)。

水質観測は，船上から多項目水質計(YSI, Model 6600 / EXO2)を海中に降ろし，海水表面から水面下10 mまでを1 m間隔で，水面下10 mから海底までを2 m間隔で，水温，塩分，DO，蛍光値の項目について測定した。なお，多項目水質計のDO測定値は調査直前に空気校正を行った。さらに，バンドン型採水器を用いて各地点の海水表面，水面下2 m, 5 m, 10 m, 海底直上1 mで採水し，Chl-*a* (chlorophyll *a*)濃度測定用サンプルとして，それぞれ1 Lのプラスチックボトルに注水した。

底質の物理化学的特性および底生生物の定量調査は，エックマンバージ採泥器(20 cm × 20 cm)を用いて，底質の物理化学的特性分析用に1回，底生生物定量用に3回の計4回の底質サンプルを採取した。底質の物理化学的特性分析用のサンプルには，粒度分析用サンプルとして方形コアサンプラー(5 cm × 5 cm × 5 cm)を1個，化学分析用サンプルとして円形コアサンプラー(直径: 29 mm)を10個挿入して，それぞれ採取した。化学分析用サンプルは，各コアサンプラーから底質表層(0-1 cm)を採取し，よく混合して1つのサンプルとした。底生生物定量用のサンプルは，それぞれ目合1 mmの篩で篩い，残渣を袋に入れ，底生生物の定量サンプルとした。これらすべてのサンプルは，採集後直ちにクーラーボックスで冷温保管して，研究室に持ち帰った。

分析方法

水質観測で得られた水温および塩分のデータより，海水の密度(σ_t)を算出した(cf. 柳 1994)。Chl-*a*濃度測定用サンプルは，よく攪拌した後にそれぞれ200 mLのサンプル水をグラスファイバーフィルター(GF/F, Whatman)に吸引濾過した。濾過後のフィルターは，90%のアセトン10 mLが入ったガラス試験管に浸漬し，-20 °Cの暗所で12～24時間保管して光合成色素を抽出した。Chl-*a*の抽出物は，分光光度計(Turner Design, 10-AU)を用いて吸光度を測定し，Chl-*a*濃度を求めた(cf. Lorenzen 1967)。これらの各採水サンプルのChl-*a*濃度と，同じ層で多項目水質計を用いて測定した蛍光値との相関関係を求め，その関係式をもとに各層のChl-*a*濃度を算出し

た。本研究では、堤ら（2005）に従い、Chl-*a* 濃度が 10 ($\mu\text{g L}^{-1}$) を超える状況を赤潮と定義した。

粒度分析用サンプルは、ウェットシービング法により底質の粒度組成を分析し、63 μm 以下の粒径が占める重量百分率 (%) を泥分とした。化学分析用サンプルに関しては、含水率、光合成色素量 (Chl-*a* およびその誘導体であるフェオ色素)、酸揮発性硫化物量 (Acid-volatile sulfide: AVS, $\text{H}_2\text{S}+\text{FeS}$)、全有機炭素量 (Total organic carbon: TOC) を定量した。含水率は、底質サンプル (湿重量で約 5 g) の乾燥後 (60 $^{\circ}\text{C}$, 2 日間) の重量減少率から算出した。光合成色素含量は、各底質サンプルから約 0.2 g の湿泥を 3 つの試験管にそれぞれ取り出した後、各試験管に 10 mL の 90 %アセトンを加え、-20 $^{\circ}\text{C}$ の暗所で 12 ~ 24 時間保管して光合成色素を抽出した。抽出物は、水柱の Chl-*a* 濃度と同様の処理を行ない底質サンプルの Chl-*a* およびフェオ色素の含量を求めた。AVS は、底質サンプル (約 1.0 g) に 2N の H_2SO_4 (2 ml) を加えた後に、検知管 (Gastec, Hedorotec 201H, 201L) を用いて測定した。TOC は、底質サンプルを凍結乾燥後、粉碎し、2N の塩酸を用いて無機炭酸塩を除いた後、元素分析計 (Thermo Electron, EA1112) に接続した質量分析計 (DELTA Plus) により測定した。

底生生物の定量サンプルは、調査当日中にローズベンガルを入れた 10 %ホルマリン液で固定した。後日、すべてのサンプルより底生生物を選りだし、種を同定し、計数した。生物量は、余分な水分を除いた後、湿重量として電子天秤を用いて測定した。なお、軟体動物は殻付きで重さを測定した。

統計解析

海底直上水の DO の変動に影響する環境要因を特定するために、2012 年 3 月 ~ 2015 年 4 月 (2014 年 7 月から 8 月に関しては、台風の影響を考慮して除外) の 4 地点 (Stn S2, A, B, C) における、水質ならびに底質の物理化学的要因のうち、DO の変動への関与が想定される 7 要因 (海底直上の水温、海底直上水と表面水間の密度差 ($\Delta\sigma_t$)、水柱の平均 Chl-*a* 濃度、底質表層の Chl-*a* 含量、フェオ色素含量、TOC, AVS) を説明変数に、海底直上の DO を応答変数にした一般線形モデル (General linier model: GML) を作成し、ステップワイズ法 (stepAIC) によるモデル選択を行なった。説明変数の多重共線性については、VIF が 10 以下を基準とした。

2012 年 3 月 ~ 2015 年 4 月の全 4 地点 (Stn S2 ~ C) における底生生物群集の類似度については、 $\log(x+1)$ 変換を行なった各地点の個体数をもとに Bray-Curtis の類似度を算出し、非計量多次元尺度法 (Nonmetric multidimensional scaling: nMDS) により図示した。群集の類似度の違いを検討するために、調査年間 (4 水準: 2012 年, 2013 年, 2014 年, 2015 年)、貧酸素化現象が発生する前後の期間 (2 水準: 貧酸素化前 (1~6 月), 貧酸素化後 (7~12 月)), 地点間 (4 水準: Stn S2, A, B, C), 地点別かつ貧酸素化現象が発生する前後の期間 (8 水準: S2 の貧酸素化前, S2 の貧酸素化後,

A の貧酸素化前, A の貧酸素化後, B の貧酸素化前, B の貧酸素化後, C の貧酸素化前, C の貧酸素化後) の 4 要因に関して, 類似度行列分析 (Analysis of similarities: ANOSIM) を行なった. 地点別かつ貧酸素化現象が発生する前後の期間で類型化した群集グループについては, 密度, 湿重量および種数 (3 サンプル: 0.12 m² あたり) を算出した. これらの指標については, 正規性 (Kolmogorov-Smirnov 検定) および等分散性 (F 検定) を確認した後に, 各地点の貧酸素化現象が発生する前後の期間における群集グループ間に差があるかどうかについて検定を行なった (Student の t 検定, Welch の t 検定, Wilcoxon 検定). さらに, 各地点の貧酸素化現象が発生する前後の期間における群集グループの類似度の差異に寄与する種を検討するために, 類似度百分率分析 (Similarity percentages: SIMPER) を行い, 群集構造の違いに影響力のある種 (Influential species) を選出した.

2. 有明海奥部海域における底生生物群集および環境要因の分布調査

調査・分析方法

2013 年の海水の鉛直混合期 (4 月 4 日) および密度躍層の発達した成層期 (8 月 17 日) に, 水質観測, 底質の物理化学的特性に関する調査ならびに底生生物の定量調査を, 湾奥部の東側に位置する 8 地点 (Stn S2-3, S2-4, A4, B4, C4, a, b, c) を除く 27 調査地点で実施した (Fig. 2). 水質観測, 底質の物理化学的特性に関する調査ならびに底生生物の定量調査は, 上述の“1. 2012 年~2015 年の水質調査, 底質環境の調査ならびに底生生物群集の定量調査”と同様の調査方法ならびに分析方法で実施した. これらの調査より, 各地点の水深, 海底直上の水温, 塩分および DO, 底質表層の泥分, Chl-*a* 含量, フェオ色素含量, AVS, TOC および $\delta^{13}\text{C}$ の合計 10 項目を求め, 解析に用いる環境要因とした.

統計解析

海水の鉛直混合期および成層期において, 底生生物群集の空間分布を制御している要因 (環境要因および空間構造の特性) を明らかにするために, 冗長性解析 (Redundancy analysis: RDA) を行なった. 底生生物群集のデータは, サンプリングエラーを考慮し, 3 回の採泥サンプルから得られた各種の合計採集個体数のうち, 3 個体以下の底生生物を除いてデータセットを作成した (Appendix A). これらのデータセットについて, 個体数を Helinger 変換して, 類似度行列を作成した (Legendre & Gallagher 2001). 環境要因には, 前述の 10 項目を用い, 各項目の数値について標準化した後, 解析に使用した. 空間構造の説明変数には, 様々な空間スケールにおける空間構造の違いを表現するのに適した Maran's eigenvector maps (MEM) を用いた (Dray et al. 2006; Peres-Neto & Legendre 2010; 奥田ら 2010). MEM を作成するために, 調査地点の近隣を定義し,

各地点の GPS 座標をもとに、各地点間の距離行列を作成して、ドロネー三角形分割法に基づき調査地点間の距離を求めた (Fig. 3). 得られた距離行列をもとに、Dray (2008) に従い Maron の I 統計量において有意な 16 の固有値を選出し ($p < 0.05$), それぞれの固有値における各地点の固有ベクトルを MEM 変数とした. 得られた MEM 変数のうち, MEM 1~MEM 6 が有明海奥部海域内 (複数の地点間) で空間構造が異なるような大きな空間スケールを, MEM 16~MEM 26 が各地点間で空間構造が異なるような小さな空間スケールを想定した説明変数として, それぞれ解析に使用した (Fig. 3).

これらの環境要因 (10 変数) ならびに空間構造変数 (16 変数) のうち, 統計的に有意な変数を forward selection によりそれぞれ選出した (Monte Carlo permutation test, 5000 times, $p < 0.05$). 得られた変数群については, VIF (5 以下), tolerance 値 (0.2 以上) を基準に多重共線性の確認を行った. これらの操作で得られた環境要因ならびに MEM 変数を用いて, Variation partitioning (VP) を行い, 底生生物の群集構造に対する環境要因および空間構造 (MEM) 変数の説明力を評価した. さらに, forward selection により得られた環境要因および MEM 変数を用いて, 底生生物の群集構造に対する空間構造から独立した環境要因の説明力を明らかにするために, partial RDA (pRDA) を行った. これらのすべての数値解析は, 統計ソフト R (version 3.2.1, 2015 The R

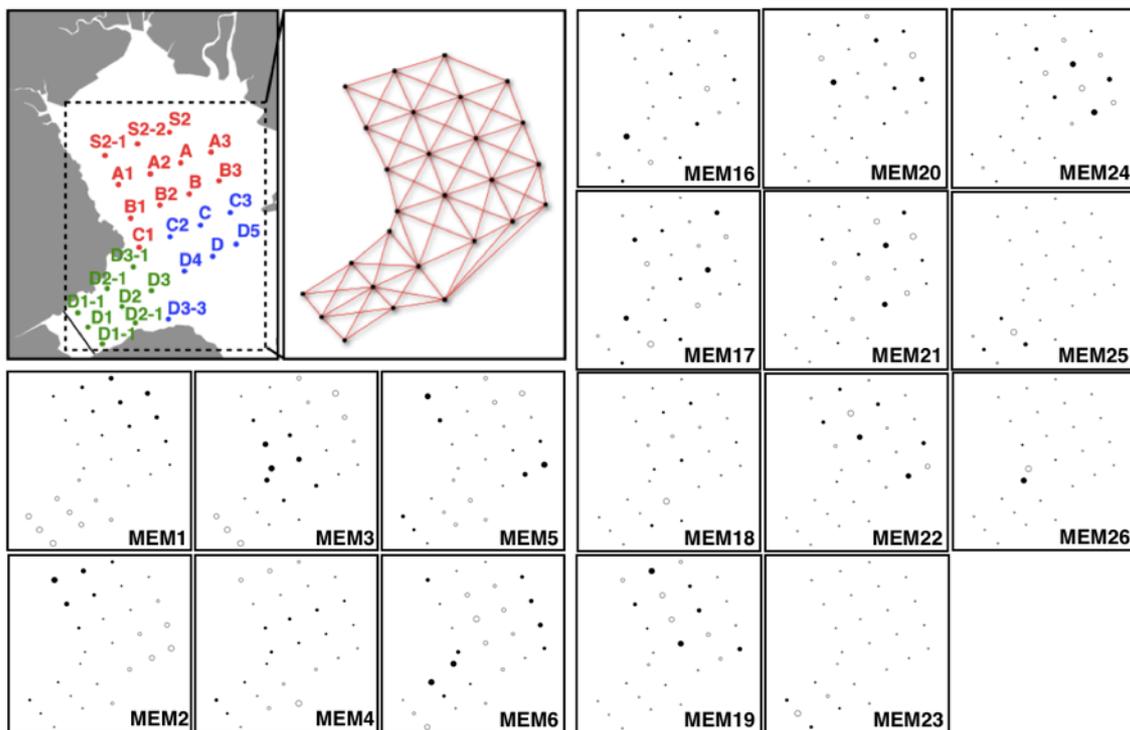


Fig. 3 地点間の距離と繋がり の定義および MEM 変数. 赤線: MEM の作成に使用した地点間の距離と繋がり を示す. MEM1-6: 大きな空間スケールにおける (複数の地点間の) 空間構造の違いを想定した変数. MEM16-26: 小さな空間スケールにおける (各地点間の) 空間構造の違いを想定した変数. なお, 統計的有意性 ($p > 0.05$) が認められなかった変数 (MEM7-15) の図示は割愛. 白丸は正の固有ベクトルを, 黒丸は負の固有ベクトルをそれぞれ表し, 丸の大きさは絶対値の大きさを示す. 調査地点の色は, 鉛直混合期の RDA の解析結果 (Fig. 15) により定義づけられたサブエリア (赤: 湾奥部, 青: 湾中部, 緑: 諫早湾) を示す.

Foundation for Statistical Computing) で実施した。

3. 底質の粒度組成に関する分布調査ならびに懸濁粒子の沈降流束の測定

底質の粒度組成に関する分布調査

調査・分析方法

2011年～2013年の成層期に3回(2011年9月7日: Stn S2-3, S2-4, A4, B4, C4, a, b, c, D2-3の9地点を除く26地点, 2012年9月11-12日, 2013年8月17日: Stn S2-3, S2-4, A4, B4, C4, a, b, cの8地点を除く27地点), 鉛直混合期に2回(2012年3月14-15日, 2013年4月4日: Stn S2-3, S2-4, A4, B4, C4, a, b, cの8地点を除く27地点), 有明海奥部海域において底質の粒度組成に関する分布調査を実施した(Fig. 2)。2014年9月17-18日には, 過去の研究例との比較をする上で調査海域を揃えるために, 湾奥部15調査地点(Stn S2-1, S2-2, S2, A1, A2, A, A3, B1, B2, B, B3, C1, C2, C, C3)に同海域東側の8調査地点(Stn S2-3, S2-4, A4, B4, C4, a, b, c)を加えた合計23の調査地点において, 底質の粒度組成に関する分布調査を実施した。

各地点では, エックマンバージ採泥器(20 cm × 20 cm)を用いて底質サンプルを採取し, 底質サンプルの表層を方形コアサンプラー(5 cm × 5 cm × 5 cm)により採取した。採取したサンプルは, ウェットシービング法により底質の粒度組成を分析し, 泥分を求めた。

懸濁粒子の沈降流束の測定

調査・分析方法

密度躍層の発達する成層期(2014年7月7-8日(中潮), 8月19-20日(小潮), 8月26-27日(大潮), 9月3-4日(小潮))および海水の鉛直混合期(2014年5月15-16日(大潮), 11月25-26日(大潮))に長崎大学水産学部の附属練習船鶴洋丸で, 鉛直混合期の2014年10月28-29日(中潮)に広島大学生物生産学部の附属練習船豊潮丸で, それぞれStn B周辺海域(約1.5 km圏内)に錨泊し, 水質観測ならびにセディメント・トラップを用いた懸濁粒子の沈降流束の測定を実施した(Fig. 2, Table 1)。

水質観測は, 調査開始時刻から1時間毎に, 船上から多項目水質計(YSI, Model 6600 / EXO2)を海中に降ろし, 海水表面から海底までを1 m間隔で, 水温, 塩分および蛍光値の項目について測定した。さらに, 調査開始時刻から2時間毎にバンドン型採水器を用いて, 5つの層から(海水表面, 水面下2 m, 5 m, 8 m, 海底直上1 m), それぞれ2 Lの海水を採水した。採水後のサンプルは, よく攪拌した後, 50 mLをChl-*a*濃度測定用サンプルとして, 150 mLを懸濁粒子(SS)測定用サンプルとして, それぞれグラスファイバーフィルター(GF/F, Whatman)に吸引濾過した。濾過後のフィルターは, Chl-*a*濃度測定用サンプルについてはN, N-ジメチルホルムアミド(DMF)

Table 1. 懸濁粒子の沈降流束に関する調査日およびセディメント・トラップの設置時間.

Observation time	Latitude	Longitude	Research vessel	Tide	Trap mooring period (min.)	Abbreviations
2014/5/15 (20:00) ~ 5/16 (12:00)	33 00.42 N	130 18.48 E	Kakuyo maru	Spring	Ebb tide (357)	May.S
					Flood tide (354)	
2014/7/7 (21:30) ~ 7/8 (12:00)	33 01.34 N	130 17.74 E	Kakuyo maru	Half	Flood tide (361)	Jul.H
					Ebb tide (398)	
2014/8/19 (19:30) ~ 8/20 (8:00)	33 01.39 N	130 17.72 E	Kakuyo maru	Neap	Flood tide (348)	Aug.N
2014/8/26 (20:00) ~ 8/27 (7:00)	33 01.40 N	130 17.64 E	Kakuyo maru	Spring	Ebb tide (336)	Aug.S
2014/9/3 (19:30) ~ 9/4 (12:00)	33 01.36 N	130 17.80 E	Kakuyo maru	Neap	Flood tide (349)	Sep.N
					Ebb tide (414)	
2014/10/28 (11:00) ~ 10/29 (13:00)	33 00.49 N	130 17.87 E	Toyoshio maru	Half	Ebb tide (355)	Oct.H
					Flood tide (347)	
					Ebb tide (377)	
					Flood tide (389)	
2014/11/25 (21:30) ~ 11/26 (13:00)	33 00.18 N	130 18.36 E	Kakuyo maru	Spring	Ebb tide (393)	Nov.S
					Flood tide (392)	

が 10 mL 入った褐色瓶に浸漬させて光合成色素を抽出し、SS 測定用サンプルについては凍結して保存した。

懸濁粒子の沈降流束の測定は、内径 7.5 cm、高さ 30 cm の 6 つの筒が円状に対角になるよう配列した M 型トラップを使用した (cf. Montani et al. 1988)。セディメント・トラップの係留前には、巻き上がりを防止するための格子 (1 cm × 1 cm × 5 cm) を筒の底に設置し、濾過海水を注いだ後、300 ml の高塩分水 (塩分 40) を筒の底に注入し、これらの海水で満たした状態で水深 5 m の位置に係留した。係留時間は、調査時間内における上げ潮・下げ潮の潮汐周期に合わせて設置した (Table 1)。回収後のセディメント・トラップは、各筒を 10 分間静置させた後、上澄みを取り除いた。これらのうち 3 つの筒について、それぞれ残った沈降粒子を、予め乾燥 (450 °C, 12 時間) させて重量を測定したガラスフィルター (Whatman GF/F, 0.7 μm) に吸引濾過し、吸引後の濾紙は凍結保存した。

水質観測で得られた水温および塩分のデータより、海水の密度 (σ_t) を算出した (cf. 柳 1994)。Chl-*a* の抽出物は、分光光度計 (Turner Design, 10-AU) を用いて吸光度を測定し、Chl-*a* 濃度を求めた (cf. Suzuki & Ishimaru 1990)。これらの各採水サンプルの Chl-*a* 濃度と、同じ層で多項目水質計を用いて測定した蛍光値との相関関係を求め、その関係式をもとに各層の Chl-*a* 濃度を算出した。SS ならびに沈降粒子を捕集し凍結保存した GF サンプルは、乾燥後、重量を測定した。また、沈降粒子を捕集した GF サンプルは、塩酸を用いて無機炭酸塩を除いた後、元素分析計 (Thermo Electron, EA1112) を用いて、沈降粒子の有機炭素含量を測定した。

結果

1. 2012年～2015年の水質調査，底質環境の調査ならびに底生生物群集の定量調査 水質の季節変化

Fig. 4には，2012年3月～2015年4月の有明海奥部海域の中央を縦断する5調査地点（Stn S2～Stn D）における海水表面の水温，塩分，密度，海底直上水と表面水間の密度差，海底直上水のDOおよび表層5mの平均Chl-*a*濃度の季節変化を示す。海水表面の水温は，いずれの年も全5地点で，7月から8月に最高水温に（2012年：28.0～31.3℃，2013年：28.1～32.5℃，2014年：25.8～29.1℃），翌年1月に最低水温に達する明瞭な季節変化を示した（2013年：9.7℃～10.4℃，2014年：8.6℃～9.7℃，2015年：8.7℃～10.0℃）。海水表面の塩分は，6月から7月の梅雨期に河川から大量の淡水が流入するので，いずれの年も全5地点で，梅雨明け直後の7月に年間でもっとも低塩分化した状態が発生し，塩分の低下は9月まで観測された。2012年には，その低塩分化した海域がもっとも広く分布し，7月には河口が集中する湾奥部の3地点（Stn S2, A, B）で15.9～19.1を，湾中央の2地点（Stn C, D）で19.4～21.2を記録した。2013年および2014年には，塩分の低い海域が湾奥の3地点を中心に分布し，7月にそれぞれ14.1～24.7および12.5～19.8が観測された。10月から翌年1月は，上述のように海水表面の水温が低下する時期に相当し，海水

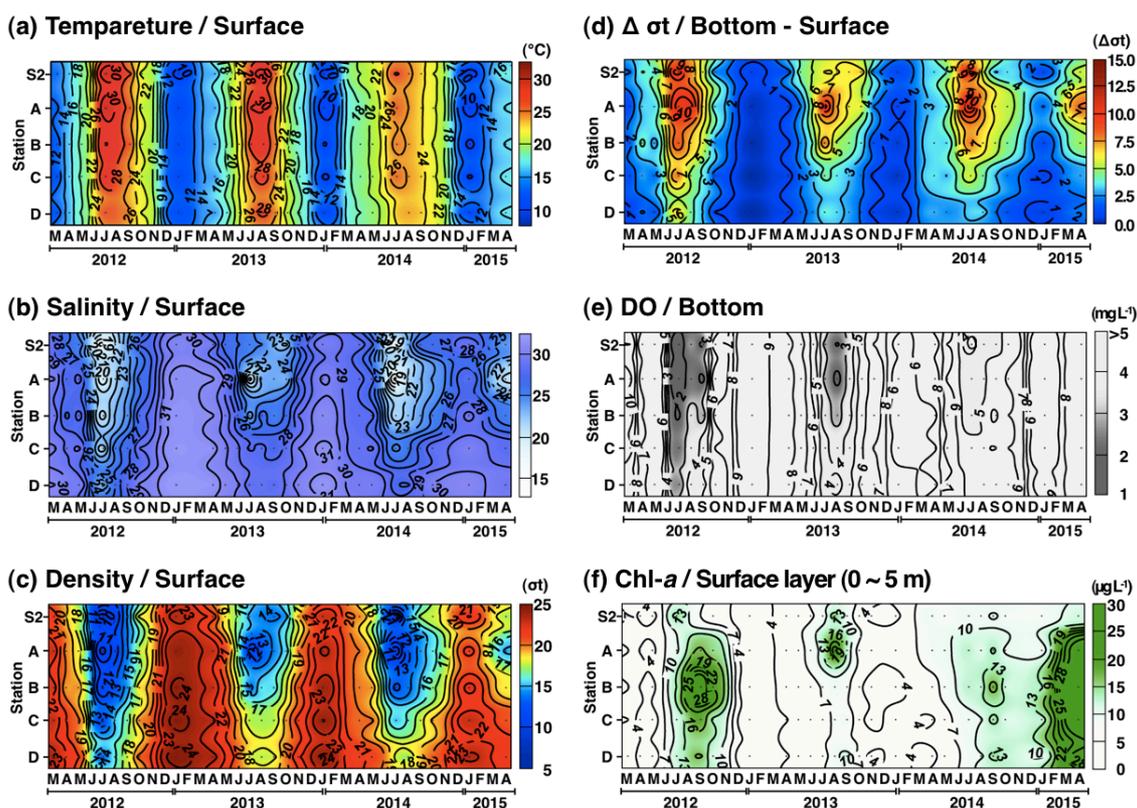


Fig. 4 水質項目の季節変化. (a) 海水表面の水温 (°C), (b) 海水表面の塩分, (c) 海水表面の密度 (σ_t), (d) 海底直上水と表面水間の密度差 ($\Delta\sigma_t$), (e) 海底直上水のDO (mg L^{-1}), 図中の黒色は貧酸素水 ($\text{DO} < 3 \text{ mg L}^{-1}$) を示す. (f) 表層5mの平均Chl-*a*濃度 ($\mu\text{g L}^{-1}$).

の鉛直混合が促進されるので、湾奥部の3地点においても海水表面の塩分の上昇が認められ、1月には全5地点で最高値を記録した(2013年: 30.4 ~ 32.0, 2014年: 30.0 ~ 31.7, 2015年: 28.6 ~ 30.7)。また、2015年4月には、例外的に、湾奥の3地点(Stn S2, A, B)において、海水表面の塩分の著しい低下が観測された。

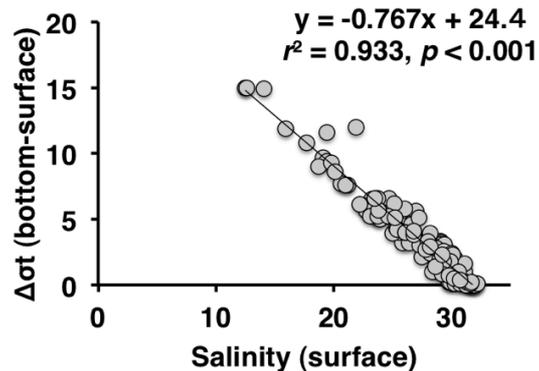


Fig. 5 海底直上水と表面水間の密度差および表面水の塩分の関係。

海水表面の密度は、各地点の塩分の季節変化を強く反映した分布パターンを示した。いずれ

の年も、全5地点で7月にもっとも低下し(2012年: 7.0 ~ 12.0 σ_t , 2013年: 5.5 ~ 16.5 σ_t , 2014年: 5.2 ~ 14.0 σ_t)、秋から冬にかけて上昇して、翌年1月には最高値に達した(2013年: 23.4 ~ 24.5 σ_t , 2014年: 23.2 ~ 24.5 σ_t , 2015年: 22.1 ~ 23.6 σ_t)。これに対して、海底直上水の密度は、年間を通して安定していたので(21.9 \pm 1.7 σ_t , 平均値 \pm 標準偏差)、海底直上水と表面水間の密度差は、海水表面の塩分の低下に依存して変化した($r^2 = 0.933, p < 0.001$, Fig. 5)。そのため、海水表面の塩分が低下した7月~9月には、全5地点における海底直上水と表面水間の密度差が、それぞれ2012年には7.4 \pm 2.9 σ_t (平均値 \pm 標準偏差)、2013年には5.1 \pm 3.2 σ_t 、2014年には6.2 \pm 4.3 σ_t に達し、成層期を迎えた。一方、10月~1月には、海水の鉛直混合による海水表面の塩分の上昇に伴い、全5地点における海底直上水と表面水間の密度差が縮小し(1.5 \pm 2.2 σ_t , 平均値 \pm 標準偏差)、海水の鉛直混合期を迎えた。

成層期においては、いずれの年も全5地点において海底直上水のDOが低下した。2012年には貧酸素水の発生が、7月に全5地点(Stn S2: 1.6, A: 1.4, B: 1.9, C: 2.2, D: 2.4, mg L^{-1})、8月に2地点(Stn S2: 2.6, A: 2.6, mg L^{-1})、9月に3地点(Stn S2: 1.6, A: 1.6, B: 2.5, mg L^{-1})で観測された。2013年も同様に、7月に2地点(Stn S2: 2.6, A: 2.6, mg L^{-1})ならびに8月に3地点(Stn S2: 1.8, A: 1.6, B: 2.6, mg L^{-1})で観測された。これに対して、2014年の夏季には、貧酸素水の発生が確認されず、7月~8月の全5地点におけるDOは、3.9 ~ 5.1 mg L^{-1} の範囲に留まった。10月以降、海水の鉛直混合期に入ると、いずれの年も海底直上のDOは上昇し、1月に最高値に達した(2013年: 9.3 ~ 9.6 mg L^{-1} , 2014年: 8.8 ~ 9.4 mg L^{-1} , 2015年: 9.2 ~ 10.0 mg L^{-1})。

表層5mの平均Chl-*a*濃度は、いずれの年も成層期(7月~9月)から10月の期間に10 $\mu\text{g L}^{-1}$ を超える状況が発生した。特に8月~9月に、大規模な赤潮が確認され、2012年9月および2013年8月には、それぞれ最高値が46.0 $\mu\text{g L}^{-1}$ (Stn B) および21.4 $\mu\text{g L}^{-1}$ (Stn A)に達した。2012年~2014年の鉛直混合期の1月~4月には、表層5mの平均Chl-*a*濃度が1.2 ~ 10.2 $\mu\text{g L}^{-1}$ (4.2 \pm 2.7 $\mu\text{g L}^{-1}$, 平均値 \pm 標準偏差)に低下した。これに対して、2015年4月には、Stn AからStn Dの4地点で、表層5mの平均Chl-*a*濃度が著しく上昇し(31.2 ~ 47.1 $\mu\text{g L}^{-1}$)、期間中で最大規模

の赤潮を観測した。

成層期および鉛直混合期の水質の鉛直プロファイル

Fig. 6 には、密度躍層がもっとも発達していた 2012 年～2014 年の 7 月ならびに同様な強い密度躍層が形成された 2015 年 4 月の全 5 地点 (Stn S2～D) における水温、塩分、密度、DO および Chl-a 濃度の鉛直プロファイルを示す。2012 年～2014 年の 7 月には、水温がいずれの年も全 5 地点において水面下 5 m 以浅で急激に上昇し、海水表面と水面下 5 m 間の水温差が 1.6～7.9 °C を記録した。この時、同時に塩分も水面下 5 m 以浅で大きく低下し、その差は 2.2～16.5 に達した。このような水温および塩分条件の結果、表層に強い密度躍層が形成され、全 5 地点の海水表面と水面下 5 m 間の密度差は、2.2～14.0 σ_t に達した。DO は、いずれの年も海水表面では 7.3 mg L^{-1} 以上の高い値を記録し、密度躍層より下方の層で低下した。Chl-a 濃度は、いずれの年も密度躍層より表層で高く、水面下 1～2 m に極大層が形成されていた。全 5 地点の水面下 1～2 m 層の平均値は、6.5～16.8 $\mu\text{g L}^{-1}$ に達し、2012 年および 2014 年には赤潮が発生していた。

夏季と同様に強い密度躍層が観測された 2015 年 4 月には、全 5 地点において、海水表面と水

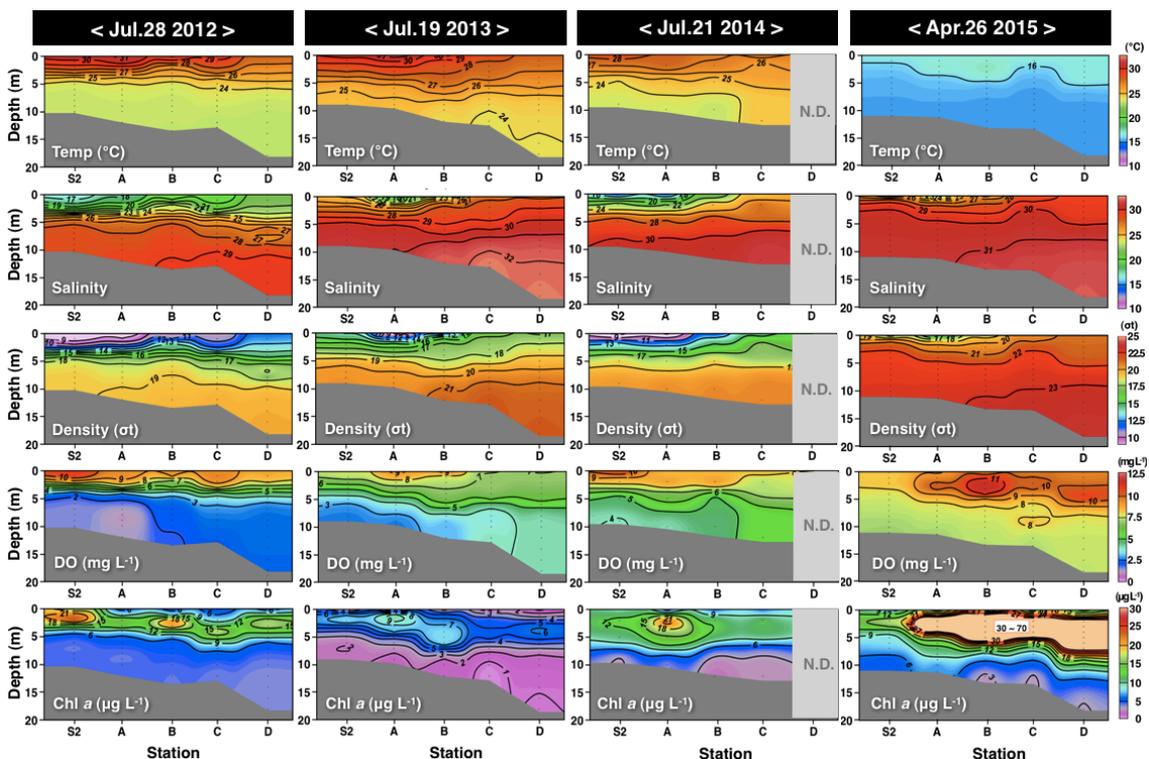


Fig. 6 海水の成層期における水質の鉛直プロファイル。2012 年～2014 年の 7 月および 2015 年 4 月の水温、塩分、密度、DO、Chl-a 濃度を示す。

面下 5 m 層における水温差が小さく、わずか 0.2 ~ 1.4 に留まった。湾奥側の海水表面付近で塩分が急激に低下し、海水表面と水面下 1 m の塩分差は、湾奥側の 3 地点 (Stn S2, A, B) で 4.9 ~ 10.0 に達した。このような水温および塩分の条件により、全 5 地点の海水表面と水面下 5 m 間において、0.4 ~ 7.8 σ_t の密度差が発生していた。Stn A の水面下 1 ~ 5 m 層から Stn D の水面下 1 ~ 7 m 層では、DO および Chl-*a* 濃度が著しく上昇し、それぞれ平均濃度が 10.0 mg L^{-1} および 41.8 $\mu\text{g L}^{-1}$ に達していた。これらの結果は、一時的に大量の河川水が湾奥部へ流入したことにより、春季でも表層の塩分低下によって密度躍層が形成され、表層の豊富な栄養塩を利用して植物プランクトンが増殖し、大規模な赤潮が発生していたことを示している。

Fig. 7 には、海水の鉛直混合期を代表して 2012 年 3 月および 2013 年 ~ 2015 年の 1 月の全 5 地点 (Stn S2 ~ D) における水温、塩分、密度、DO および Chl-*a* 濃度の鉛直プロファイルを示す。いずれの場合も、全 5 地点における水温、塩分、密度および DO の鉛直プロファイルは、ほぼ一様な値を示した(これらの 4 回の調査時における海底直上水と表面水間の差、水温: 0.0 ~ 1.1 ($^{\circ}\text{C}$), 塩分: 0.0 ~ 2.0, 密度: 0.0 ~ 0.9 (σ_t), DO: 0.1 ~ 2.3 (mg L^{-1})). 一方、Chl-*a* 濃度の鉛直プロファイルには、調査時によって大きな違いが認められた。2012 年 3 月には、Stn S2 の水面下 4 m から 10 m の層で 10.5 ~ 12.7 $\mu\text{g L}^{-1}$ に達し、中層で赤潮が発生していた。2013 年および 2014 年の 1 月には、0.6 ~ 2.2 $\mu\text{g L}^{-1}$ および 1.7 ~ 8.3 $\mu\text{g L}^{-1}$ の範囲に留まり、水中全体で低かった。2015 年 1 月には、

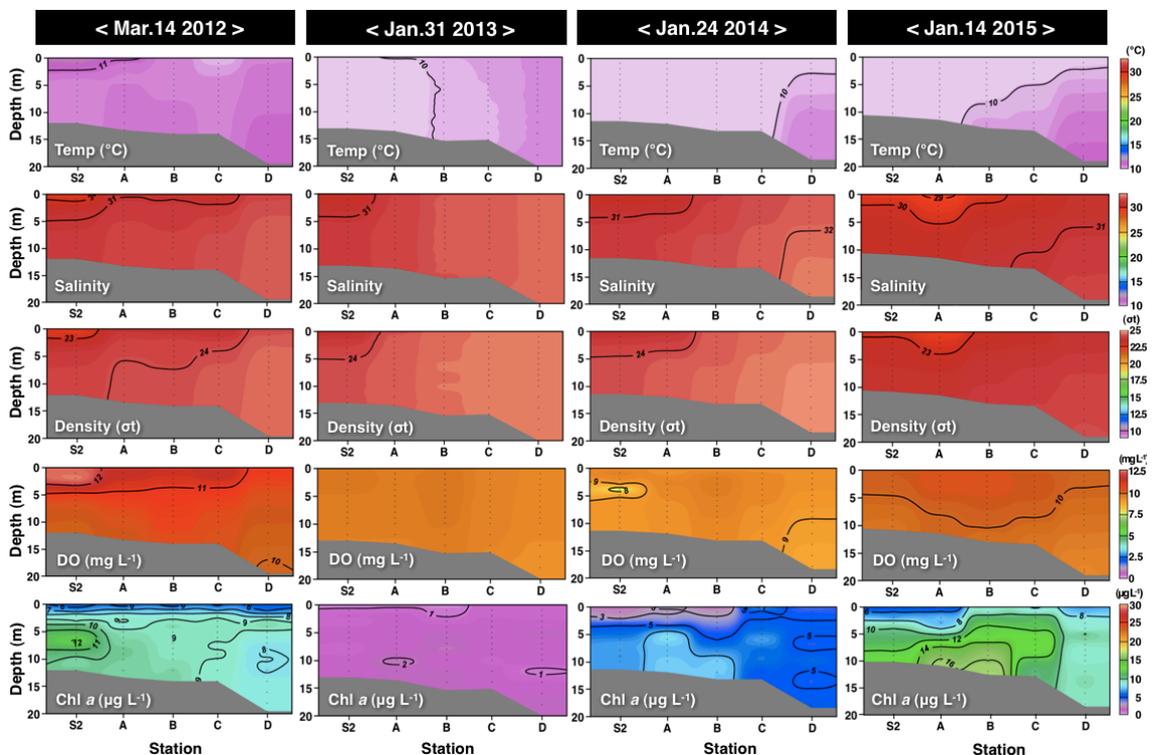


Fig. 7 海水の鉛直混合期における水質の鉛直プロファイル。2012 年 4 月および 2013 年 ~ 2015 年の 1 月の水温、塩分、密度、DO、Chl-*a* 濃度を示す。

Stn S2 ~ Stn C の水面下 6 m 以深の層で、Chl-*a* 濃度が 10.9 ~ 17.9 $\mu\text{g L}^{-1}$ に達し、底層で赤潮が発生していた。

底質表層の物理化学的要因の季節変化

Fig. 8 には、2012 年 3 月 ~ 2015 年 4 月の全 4 地点 (Stn S2 ~ C) における底質表層の泥分、TOC、AVS および Chl-*a* 含量の季節変化を示す。泥分は、Stn A および Stn C の 2 地点では調査期間を通して安定した比率が保たれ、それぞれ泥分 $83.7 \pm 5.5\%$ (平均値 \pm 標準偏差) の泥質ならびに $19.0 \pm 4.4\%$ の砂質の底質となっていた。一方、Stn S2 および Stn B では泥分の変動が大きく、それぞれ 22.6 ~ 67.2% および 25.6 ~ 72.3% の範囲で変化した。Stn S2 では $38.4 \pm 11.4\%$ の泥砂質、Stn B では $47.4 \pm 15.6\%$ の砂泥質の底質であった。

TOC は、泥分の変化のパターンに類似していた。底質が泥質の Stn A では $17.1 \sim 26.6 \text{ mg g}^{-1}$ ($20.8 \pm 1.8 \text{ mg g}^{-1}$)、砂泥質の St B では $6.8 \sim 21.5 \text{ mg g}^{-1}$ ($15.1 \pm 4.1 \text{ mg g}^{-1}$)、泥砂質の Stn S2 では $6.4 \sim 19.3 \text{ mg g}^{-1}$ ($11.2 \pm 3.3 \text{ mg g}^{-1}$)、砂質の Stn C では $3.1 \sim 10.3 \text{ mg g}^{-1}$ ($6.0 \pm 1.6 \text{ mg g}^{-1}$) をそれぞれ記録した。底質の泥分および TOC の間には有意な相関関係が認められた ($r^2 = 0.842$, $p < 0.001$, Fig. 9(a))。

AVS は、底質が泥質である Stn A においては、夏季に著しく上昇する傾向が認められた。特に 2012 年には、7 月に 0.61 mg g^{-1} に達し、10 月になっても 0.39 mg g^{-1} の嫌気的な状態が記録された。2013 年にも、2012 年と同様、夏季に著しい上昇が認められ、8 月に 0.53 mg g^{-1} 、10 月に 0.37 mg g^{-1} を記録した。底質が砂泥質、泥砂質、または砂質

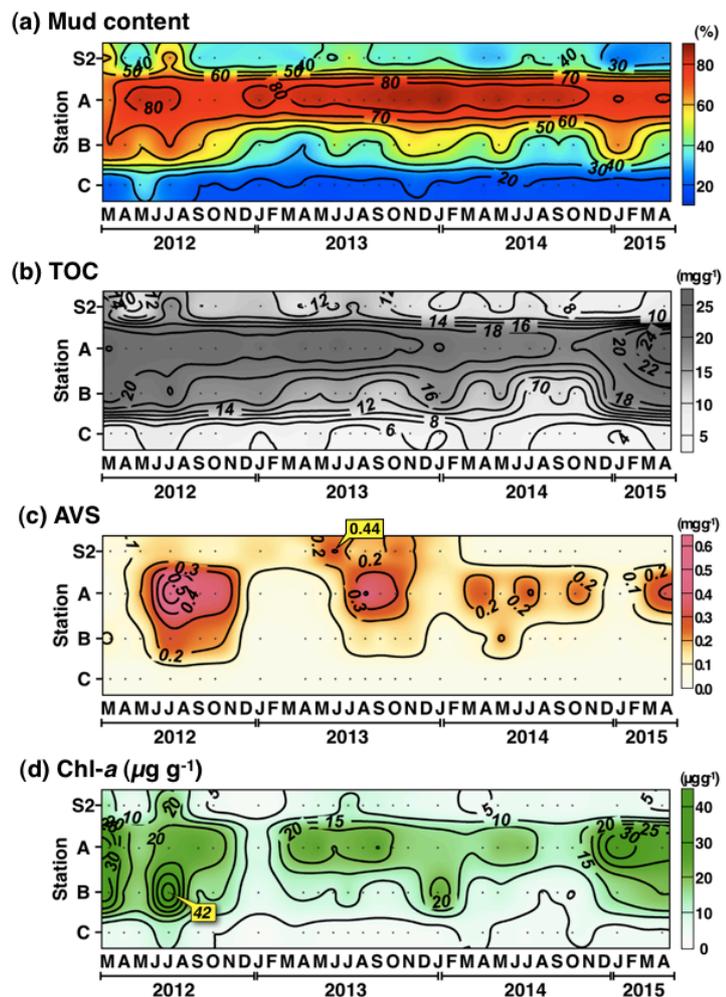


Fig. 8 底質表層の物理化学的要因の季節変化. (a) 泥分(%), (b) TOC (mg g^{-1}), (c) AVS (mg g^{-1}), (d) Chl-*a* 含量 ($\mu\text{g g}^{-1}$).

である他の3地点 (Stn S2, B, C) では、一時的に、Stn S2で2013年6月に 0.44 mg g^{-1} 、Stn Bで2012年7月に 0.29 mg g^{-1} に上昇したが、ほとんどの調査期間で 0.2 mg g^{-1} 未満の低い値が保たれていた。

Chl-*a* 含量は、泥分の高い Stn A および Stn B において、 $20 \text{ } \mu\text{g g}^{-1}$ を超える高い値が観測され、泥分と Chl-*a* 含量の間には有意な正の相関関係が認められた ($r^2=0.555$, $p < 0.001$, Fig. 9(b)). しかしながら、Stn A および Stn B では値の変動が大きく、それぞれ $7.6 \sim 41.3 \text{ } \mu\text{g g}^{-1}$ ($21.1 \pm 7.9 \text{ } \mu\text{g g}^{-1}$, 平均値 \pm 標準偏差) および $3.6 \sim 42.2 \text{ } \mu\text{g g}^{-1}$ ($13.3 \pm 9.9 \text{ } \mu\text{g g}^{-1}$) の範囲を変動した。一方、泥砂質の Stn S2 および砂質の Stn C においては、2012年7月の Stn S2 の $22.9 \text{ } \mu\text{g g}^{-1}$ を除き、調査期間を通して、それぞれ $6.5 \pm 4.1 \text{ } \mu\text{g g}^{-1}$ および $4.3 \pm 2.3 \text{ } \mu\text{g g}^{-1}$ の低い値に留まった。

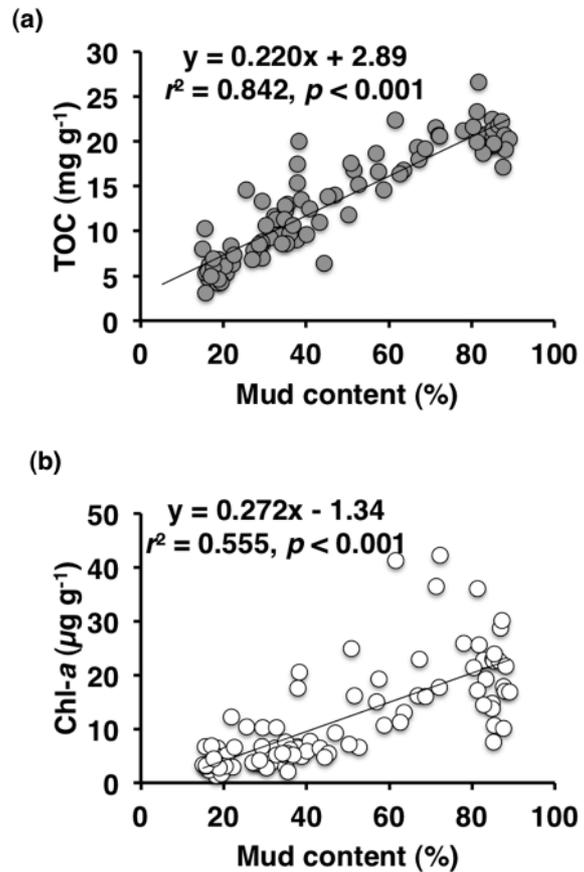


Fig. 9 2012年3月～2015年1月の全4地点における底質の物理化学的要因間の関係。(a) TOCと泥分の関係。(b) Chl-*a*と泥分の関係。

海底直上水の DO の季節変化に影響する環境要因

海底直上水の DO の季節変化に影響する環境要因を特定するために、2012年3月～2015年4月の4地点 (Stn S2～C) における海底直上の水温、海底直上水と表面水間の密度差 ($\Delta\sigma_t$)、水柱平均の Chl-*a* 濃度ならびに底質表層の Chl-*a* 含量、フェオ色素含量、TOC、AVS の7要因を説明変数に用いた、海底直上水の DO の変動に関する一般線形モデルを作成した。Table 2には、そのモデル選択の結果を示す。海底直上水の DO の変動に影響することが想定される7要因のうち、水温、密度差、Chl-*a* 含量およびフェオ色素含量の4要因を含むモデルが最適なモデルとして選ばれた。その中で、海底直上の水温および海底直上水と表面水間の密度差が有意な説明変数となり (ともに、 $p < 0.001$)、海底直上水の DO の変動を強く左右する要因であることが示された。

Table 2 一般線形モデル (GLM) により得られた海底直上水 DO の変動に関する最適モデル. AIC に基づくステップワイズ法によりモデル選択を実施. Chl.a Wat: 水柱の平均 Chl.a 濃度, Temp.bot: 海底直上の水温, $\Delta\sigma_t$: 海底直上水と表面水間の密度差, Chl.a sed.: 底質表層 1 cm の Chl.a 含量, Pheo.sed.: 底質表層 1 cm のフェオ色素含量, TOC: 底質表層 1 cm の全有機炭素量, AVS: 底質表層 1 cm の酸揮発性硫化物量. ***: 係数の有意水準 ($p < 0.001$).

Model	Intercept	Coefficients of explanatory variables							AIC	ΔAIC
		Chl.a Wat.	Temp.bot.	$\Delta\sigma_t$	Chl.a sed.	Pheo.sed.	TOC	AVS		
M 1	13.11 ***		-0.33 ***	-0.23 ***	-0.04	0.01			235.03	0
M 2	13.07 ***	0.02	-0.33 ***	-0.23 ***	-0.04	0.01			236.25	1.22
M 3	13.17 ***	0.02	-0.33 ***	-0.22 ***	-0.04	0.02	-0.02		237.76	2.73
M 4	13.20 ***	0.02	-0.33 ***	-0.22 ***	-0.04	0.02	-0.02	0.18	239.73	4.70

Fig. 10 には、同調査期間の 4 地点における観測データより、海底直上水の DO に対する海底直上の水温および海底直上水と表面水間の密度差 ($\Delta\sigma_t$) の関係を示す。海底直上の水温が 23.0 °C 以上の時に、海底直上で貧酸素水が発生していた。また、海底直上の水温が 23.0 °C 以上かつ海底直上水と表面水間の密度差が 5.5 σ_t 以上の条件下では、DO データが 16 回得られたが、そのうちの 13 回のデータが貧酸素水の発生を示す 3.0 mg L⁻¹ 未満の値であった。

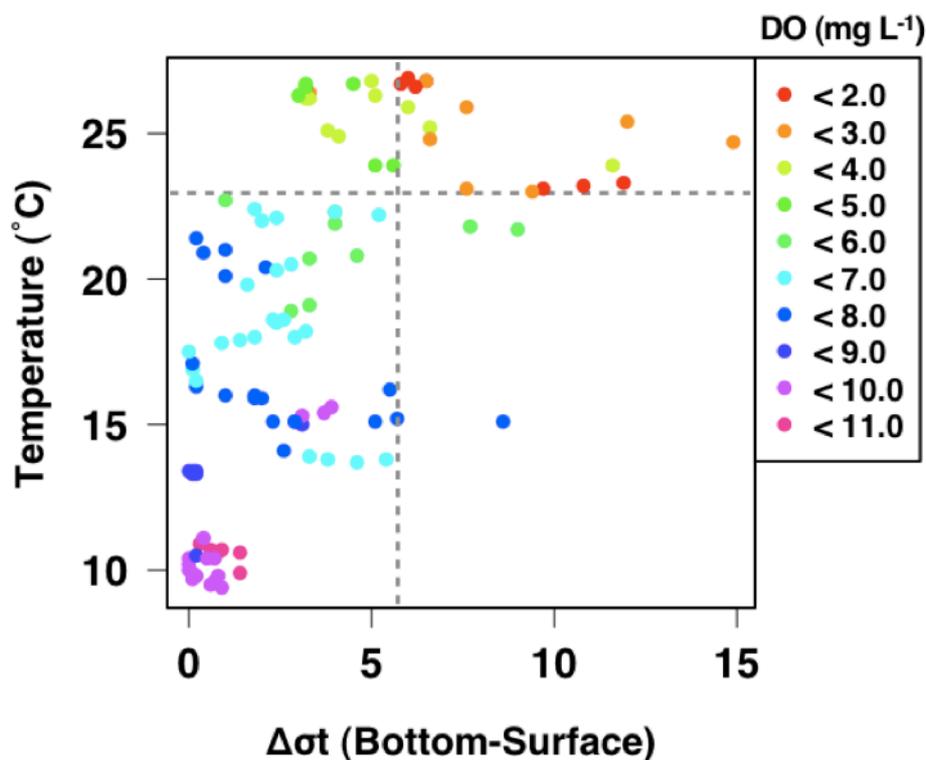


Fig. 10 海底直上水の DO に対する海底直上の水温および海底直上水と表面水間の密度差の関係。縦破線は密度差 5.5 (σ_t) を、横破線は水温 23.0 (°C) を示す。データは、2012 年 3 月～2015 年 4 月 (2013 年 7 月 8 月を除く) の 4 地点 (Stn S2, A, B, C) における観測値。

底生生物群集の季節変化

Fig. 11 には、2012年3月～2015年4月の全4地点 (Stn S2～C) における底生生物群集の密度および種数の季節変化を示す。Stn S2 および Stn C においては、密度および種数ともに、夏季に減少し、秋季から翌年春季に急速に増加する季節変化のパターンが繰り返された。2012年には7月に減少し、翌年1月までその衰退した状態が継続した (Stn S2: 950～1,192 ind. m⁻², 29～36種, Stn C: 517～1,100 ind. m⁻², 19～38種)。2013年も、2012年と同様に夏季に減少し、11月まで衰退した状態が継続した (Stn S2: 783～1,783 ind. m⁻², 28～48種, Stn C: 908～1,275 ind. m⁻², 28～42種)。これに対し、2014年は夏季の衰退した状態の継続期間が短く、その過程が地点間で大きく異なっていた。Stn S2では7月から9月まで衰退した状態が継続した (975～1,292 ind. m⁻², 31～35種)。Stn Cでは、7月に減少したものの比較的高い状態が保たれ (1,633 ind. m⁻², 49種)、8月には回復が認められた。いずれの年も春季の3月～5月には、密度および種数ともに高い値が記録された (Stn S2: 8,104 ± 8,503 ind. m⁻², 64 ± 16種, Stn C: 4,373 ± 3,087 ind. m⁻², 62 ± 13種, 平均値 ± 標準偏差)。特に2012年および2015年の4月には、著しく高い値が観測された (Stn S2: 20,017～22,750 ind. m⁻², 81～84種, Stn C: 6,658～9,808 ind. m⁻², 67～85種)。

Stn A および Stn B においては、上述の2地点で見られたような明瞭な密度および種数の季節変化のパターンが見られなかった。Stn A では、調査期間を通して、密度が 150～2,050 ind. m⁻² (1,003 ± 611 ind. m⁻², 平均値 ± 標準偏差)、種数が 6～28種 (16 ± 5種) の範囲に留まった。Stn B では、密度が2013年10月に 6,275 ind. m⁻² に増加したが、2012年3月～2013年7月および2014年5月～2015年4月には 483～2,150 ind. m⁻² に留まった。種数も2014年4月の46種を除き、17～38種の低い範囲を記録した。

2012年3月～2015年4月に採集した全地点の底生生物群集について、調査年間 (2012年, 2013年, 2014年, 2015年)、底層で貧酸素化現象が発生する前後の期間 (貧酸素化前: 1～6月, 貧酸素化後: 7～12月)、地点間 (Stn S2, A, B, C)、地点別かつ底層で貧酸素化現象が

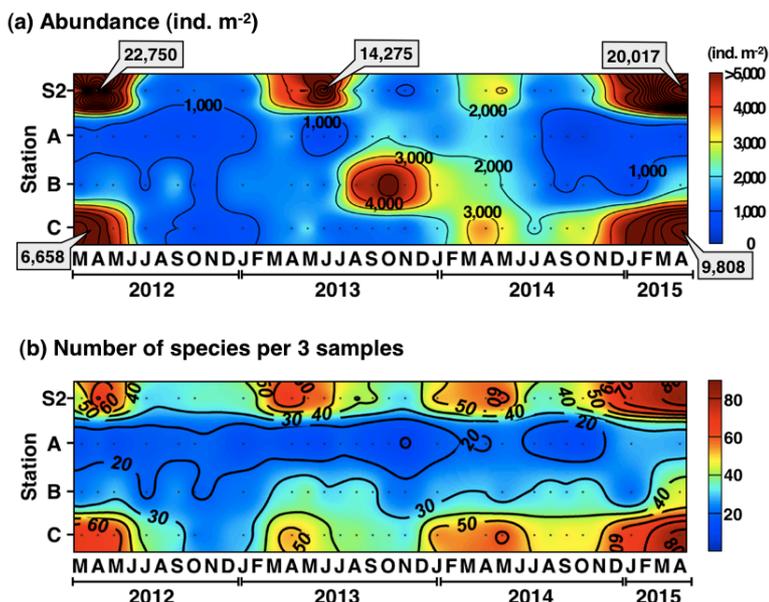


Fig.11 底生生物群集の季節変化。(a) 密度 (ind. m⁻²), (b) 種数 (3 サンプル中の種数, 採集面積: 0.12 m⁻²)。

発生する前後の期間の 4 要因で、期間中の群集を類型化した ANOSIM の結果を Table 3 に示す。調査期間における底生生物群集は、地点別かつ底層で貧酸素化現象が発生する前後の期間で類型化した群集グループ (S2 の貧酸素化前, S2 の貧酸素化後, A の貧酸素化前, A の貧酸素化後, B の貧酸素化前, B の貧酸素化後, C の貧酸素化前, C の貧酸素化後) において、群集間の類似度にもっとも有意な違いが検出された ($R = 0.766, p = 0.001$)。

Fig. 12 には、2012 年 3 月～2015 年 4 月に採集した全地点の底生生物群集について、地点別かつ底層で貧酸素化現象が発生する前後の期間で類型化した nMDS の結果を示す。調査期間における底生生物群集は、Stn A (赤) および Stn B (橙)、Stn B (橙) および Stn S2 (緑)、Stn S2 (緑) および Stn C (青) の、それぞれの地点間で類似し、Stn A (赤) および Stn C (青) 間でもっとも異なっていた。さらに、各地点では、貧酸素化現象の発生前 (○記号) および発生後 (×記号) の各期間で群集構造が異なることが示された。

Table 3 底生生物群集の類似度に基づく ANOSIM の結果. Year: 調査年 (2012 年, 2013 年, 2014 年, 2015 年) による群集間の違い. Hypoxia: 底層で貧酸素化現象が発生する前後の期間 (1-6 月, 7-12 月) による群集間の違い. Stn: 地点 (Stn S2, A, B, C) による群集間の違い. Hypoxia + Stn: 地点別かつ貧酸素化現象が発生する前後の期間 (Stn S2 の 1-6 月, S2 の 7-12 月, A の 1-6 月, A の 7-12 月, B の 1-6 月, B の 7-12 月, C の 1-6 月, C の 7-12 月) による群集間の違い。

	<i>R</i>	<i>p</i>
Year	0.069	0.009
Hypoxia	0.157	0.001
Stn	0.722	0.001
Hypoxia + Stn	0.766	0.001

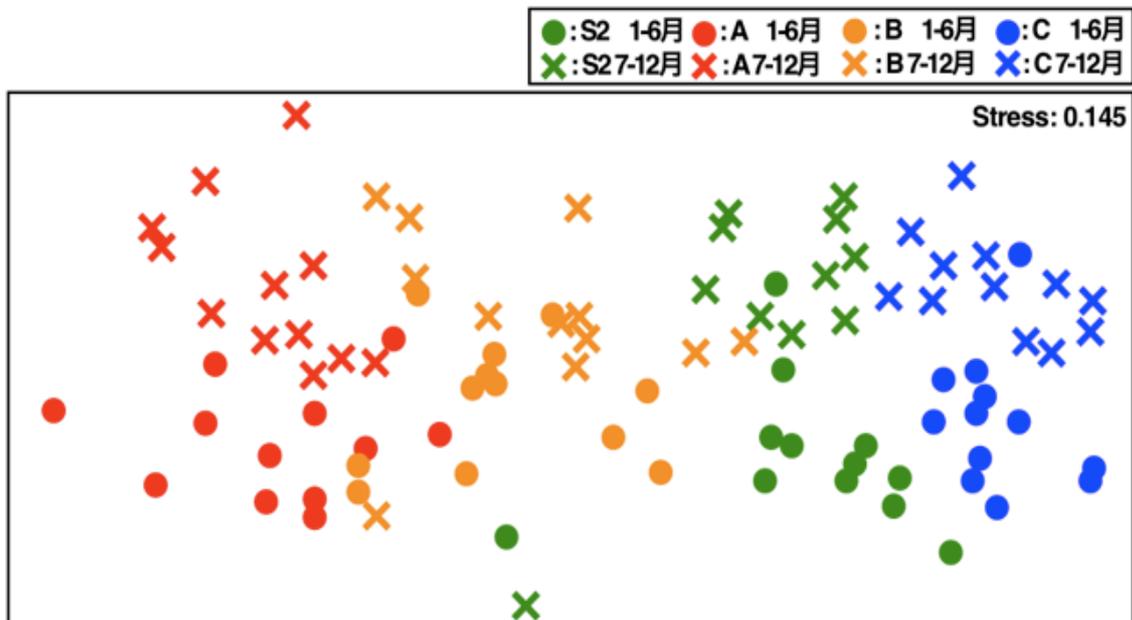


Fig. 12 底生生物群集の類似度 (Bray-Curtis, log (x+1) 変換) に基づいた nMDS の結果. 色は地点を、シンボルは貧酸素化現象が発生する前後の期間のプロットをそれぞれ示す。

Fig. 13 には、地点別かつ底層で貧酸素化現象が発生する前後の期間で類型化した群集グループについて、各グループの密度、湿重量および種数を示す。密度は、Stn S2 および Stn C において、貧酸素化現象の発生前後の期間に有意な違いが検出された（それぞれ、Wilcoxon test, $p < 0.01$, Welch t-test, $p < 0.05$ ）。これらの地点では、貧酸素化現象の発生に伴い、平均密度がそれぞれ 6,627.8 ind. m^{-2} から 1,159.8 ind. m^{-2} 、ならびに 3,926.4 ind. m^{-2} から 1,421.5 ind. m^{-2} に減少した。湿重量では、Stn S2 のみで貧酸素化現象の発生前後の期間に有意な違いが検出され（Wilcoxon test, $p < 0.05$ ）、貧酸素化現象の発生に伴い、平均湿重量が 145.8 gWW m^{-2} から 125.6 gWW m^{-2} に減少した。種数は、密度と同様に、Stn S2 および Stn C において貧酸素化現象の発生前後の期間に有意な違いが検出された（それぞれ、Welch test, $p < 0.001$, Student t-test, $p < 0.001$ ）。これらの地点では、貧酸素化現象の発生に伴い、平均種数がそれぞれ 61.3 種から 35.5 種、60.1 種から 38.3 種に減少した。

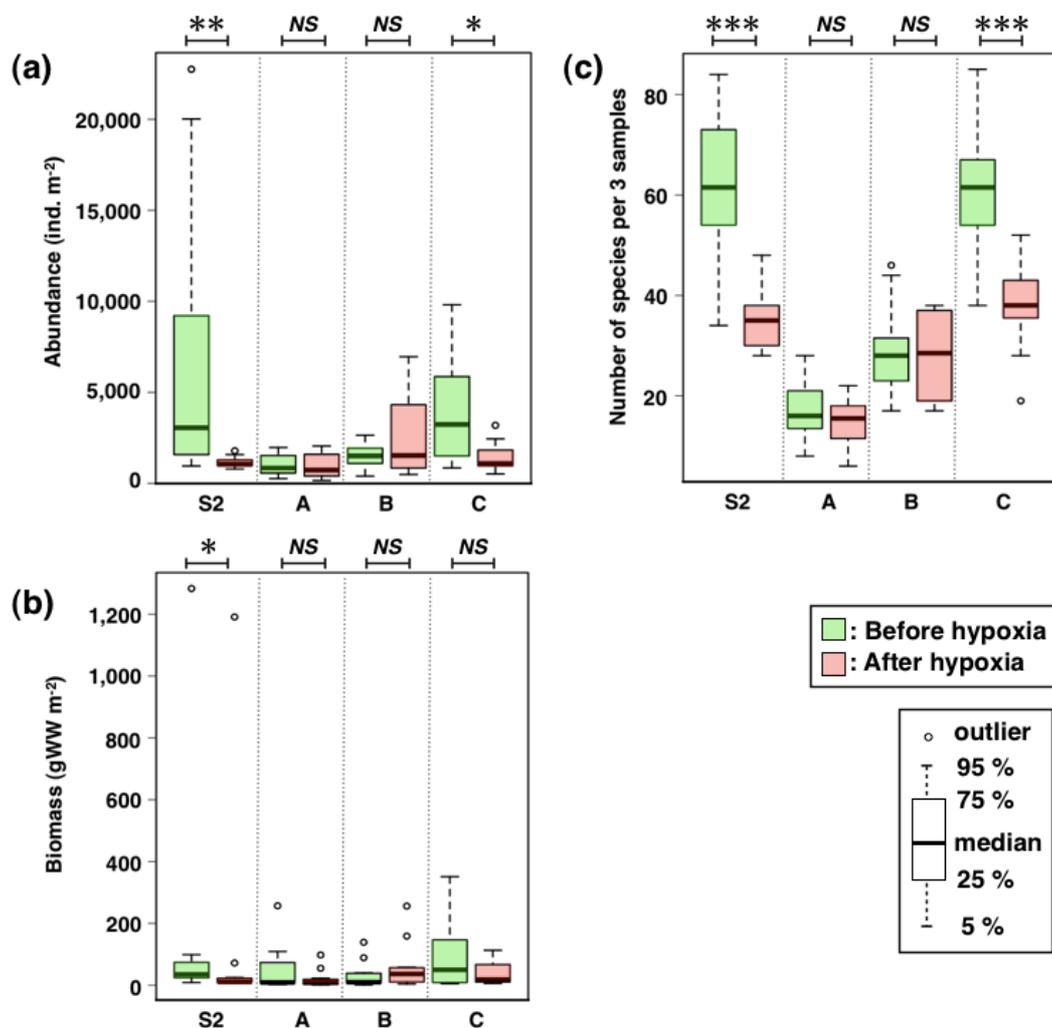


Fig. 13 各地点の底生生物群集指数の比較。(a) 密度 (ind. m^{-2}), (b) 湿重量 (gWW m^{-2}), (c) 種数 (3 サンプル中の種数, 採集面積: $0.12 m^{-2}$). 貧酸素化前 (1-6 月) および貧酸素化後 (7-12 月) の差の検定は、適宜, Student の t 検定, Welch の t 検定, Wilcoxon 検定を使用した (***: $p < 0.001$, **: $p < 0.01$, *: $p < 0.05$, NS: non-significant).

Table 4 には、地点別かつ底層で貧酸素化現象が発生する前後の期間で類型化した群集グループの優占種、ならびに SIMPER により選出された各地点の貧酸素化現象が発生する前後の期間における群集の類似度の違いに対して影響力のある種（以下、影響種と呼ぶ）を示す。Stn S2 では、貧酸素化現象の発生前の期間には、優占種すべてがヨコエビ類 (*Photis* cf. *longicaudata*, *Monocorophium* spp., *Crassikorophium* spp., *Aorides curvipes*, *Photis reinhardi*) であり、これら 5 種で全体の密度の 64.8 % を占めていた。これに対して、発生後の期間には、ヨコエビ類 2 種 (*Ampelisca bocki*, *Nippopisella nagatai*)、多毛類 2 種 (*Paraprionospio cordifolia*, *Heteromastus* sp.) およびヒモムシ類が優占し、これら 5 種で全体の密度の 38.1 % を占めた。影響種に関しては、上位 3 種 (*P. longicaudata*, *Crassikorophium* spp., *A. curvipes*) がいずれも発生前の期間の優占種のヨコエビ類で占められ、これらの種の減少が貧酸素化現象の発生前後の期間の群集構造の違いに寄与していた。

Stn A においては、貧酸素化現象の発生前の期間には、二枚貝類 2 種 (*Veremolpa micra*, *Theora lata*)、ヨコエビ類 1 種 (*Chitinomandibulum* sp.)、クーマ類 1 種 (*Leuconidae* sp.)、腹足類 1 種 (*Philine orientalis*) が優占し、これら 5 種で全体の密度の 77.5 % を占めていた。これに対して、発生後の期間には、二枚貝類 3 種 (*V. micra*, *T. lata*, *Raeta pulchella*) による優占率が大幅に上昇して全体の密度の 79.7 % を占めた。影響種に関しては、貧酸素化現象の発生前の期間の優占種 5 種ならびに発生後の期間の優占種 3 種が選ばれた。貧酸素化現象の発生に伴うヨコエビ類およびクーマ類の減少や、発生前後における優占二枚貝類の相対的な組成比率の変化が群集構造の違いに寄与していた。

Stn B においては、貧酸素化現象の発生前後の各期間について優占種に違いが見られず、二枚貝類 2 種 (*V. micra*, *T. lata*)、ヨコエビ類 1 種 (*N. nagatai*) および多毛類 2 種 (*Magelona japonica*, *P. cordifolia*) が調査期間を通して卓越していた。影響種に関しては、これらの優占種のうち、多毛類の *P. cordifolia* を除いた 4 種が選ばれ、これらの種の相対的な組成比率の変化が群集構造の違いに寄与していた。

Stn C においては、貧酸素化現象の発生前の期間には、ヨコエビ類 4 種 (*P. longicaudata*, *Crassikorophium* spp., *Erichthonius convexus*, *Ampelisca bocki*) および多毛類 1 種 (*M. japonica*) が優占し、これら 5 種で全体の密度の 54.5 % を占めていた。これに対し、発生後の期間には、多毛類 2 種 (*M. japonica*, *Mediomastus* sp.)、二枚貝類 2 種 (*Modiolus* sp. *Arcuatula japonica*) およびヒモムシ類が優占し、これら 5 種で全体の密度の 46.1 % を占めた。影響種に関しては、貧酸素化現象の発生前の期間で優占したヨコエビ類 2 種 (*P. longicaudata*, *Crassikorophium* spp.) および発生後の期間で優占した二枚貝 2 種 (*Modiolus* sp., *A. japonica*) が上位に選ばれた。これらの種が貧酸素化現象の発生前後の期間で入れ替わったことが、群集構造の違いに寄与していた。

Table 4 各地点の貧酸素化現象の発生前後の期間における底生生物群集の優占種および影響種。影響種は、SIMPERにより選出された貧酸素化現象の発生前後の期間における群集の類似度の違いに影響力のある種を示す。下線は、優占種のうち影響種にも選ばれた種を示す。Abb.: abbreviation (Am; amphipoda, Bi; bivalvia, Cu; cumacea, Ga; gastropoda, Ne; nemertea, Po; polychaeta). RA; relative abundance, CRA; cumulative relative abundance. Cntr.; contribution ratio.

Stn	Rank	Before hypoxia				After hypoxia				Influent species	Abb.	Cntr. (%)		
		Dominat species	Abb.	Abundance* (ind. m-2)	RA (%)	CRA (%)	Dominat species	Abb.	Abundance* (ind. m-2)				RA (%)	CRA (%)
S2	1	<i>Photis cf. longicaudata</i>	Am	1,641.7	24.8	24.8	<i>Ampelisca bocki</i>	Am	135.6	11.7	11.7	<i>Photis cf. longicaudata</i>	Am	2.4
	2	<i>Monocorophium</i> spp.	Am	916.7	13.8	38.6	<i>Paraprionospio cordifolia</i>	Po	111.4	9.6	21.3	<i>Crassicorniphium</i> spp.	Am	1.8
	3	<i>Crassicorniphium</i> spp.	Am	802.8	12.1	50.7	<i>Heteromastus</i> sp.	Po	72.0	6.2	27.5	<i>Aoroides curvipes</i>	Am	1.7
	4	<i>Aoroides curvipes</i>	Am	661.1	10.0	60.7	<i>Nippopisella nagatai</i>	Am	65.9	5.7	33.2	<i>Praxillella pacifica</i>	Po	1.3
	5	<i>Photis reinhardi</i>	Am	270.8	4.1	64.8	Nemertea	Ne	57.6	5.0	38.1	<i>Amphicteis</i> sp.	Po	1.3
		Others (174 taxa)	-	2,334.7	35.2	100.0	Others (115 taxa)	-	717.4	61.9	100.0			
A	1	<i>Veremolpa micra</i>	Bi	415.3	40.8	40.8	<i>Veremolpa micra</i>	Bi	686.8	69.5	69.5	<i>Chitinomandibulum</i> sp.	Am	4.8
	2	<i>Chitinomandibulum</i> sp.	Am	136.1	13.4	54.2	<i>Theora lata</i>	Bi	50.7	5.1	74.7	Leuconidae sp.	Cu	4.1
	3	<i>Theora lata</i>	Bi	125.7	12.3	66.5	<i>Raeta pulchella</i>	Bi	50.0	5.1	79.7	<i>Theora lata</i>	Bi	3.9
	4	Leuconidae sp.	Cu	68.8	6.8	73.3	<i>Ringicula doliaris</i>	Ga	25.0	2.5	82.3	<i>Veremolpa micra</i>	Bi	3.4
	5	<i>Philine orientalis</i>	Ga	43.1	4.2	77.5	<i>Paraprionospio cordifolia</i>	Po	21.5	2.2	84.5	<i>Philine orientalis</i>	Ga	2.8
		Others (61 taxa)	-	240.3	22.5	100.0	Others (51 taxa)	-	165.3	15.5	100.0	<i>Raeta pulchella</i>	Bi	2.8
B	1	<i>Veremolpa micra</i>	Bi	608.3	39.8	39.8	<i>Veremolpa micra</i>	Bi	1,852.1	71.6	71.6	<i>Theora lata</i>	Bi	2.5
	2	<i>Theora lata</i>	Bi	122.9	8.0	47.8	<i>Nippopisella nagatai</i>	Am	120.1	4.6	76.2	<i>Veremolpa micra</i>	Bi	2.3
	3	<i>Nippopisella nagatai</i>	Am	110.4	7.2	55.0	<i>Paraprionospio cordifolia</i>	Po	61.8	2.4	78.6	<i>Chitinomandibulum</i> sp.	Am	2.3
	4	<i>Magelona japonica</i>	Po	83.3	5.4	60.5	<i>Theora lata</i>	Bi	54.2	2.1	80.7	<i>Nippopisella nagatai</i>	Am	2.2
	5	<i>Paraprionospio cordifolia</i>	Po	67.4	4.4	64.9	<i>Magelona japonica</i>	Po	50.0	1.9	82.7	<i>Magelona japonica</i>	Po	1.8
		Others (102 taxa)	-	537.5	35.1	100.0	Others (104 taxa)	-	448.6	17.3	100.0			
C	1	<i>Photis cf. longicaudata</i>	Am	1,318.1	33.6	33.6	<i>Magelona japonica</i>	Po	262.5	18.5	18.5	<i>Photis cf. longicaudata</i>	Am	2.2
	2	<i>Crassicorniphium</i> spp.	Am	316.0	8.0	41.6	<i>Modiolus</i> sp.	Bi	151.4	10.6	29.1	<i>Crassicorniphium</i> spp.	Am	1.6
	3	<i>Magelona japonica</i>	Po	288.9	7.4	49.0	Nemertea	Ne	91.0	6.4	35.5	<i>Arcuatula japonica</i>	Bi	1.2
	4	<i>Ericthonius convexus</i>	Am	119.4	3.0	52.0	<i>Mediomastus</i> sp.	Po	81.3	5.7	41.2	<i>Modiolus</i> sp.	Bi	1.2
	5	<i>Ampelisca bocki</i>	Am	97.2	2.5	54.5	<i>Arcuatula japonica</i>	Bi	68.8	4.8	46.1	<i>Nippopisella nagatai</i>	Am	1.1
		Others (175 taxa)	-	1,786.8	45.5	100.0	Others (119 taxa)	-	766.7	53.9	100.0			

2. 有明海奥部海域における底生生物群集および環境要因の分布調査

底生生物群集の空間分布に影響を及ぼす環境要因ならびに空間構造変数

Table 5 には、海水の鉛直混合期（2013 年 4 月）および成層期（2013 年 8 月）の有明海奥部海域の 27 調査地点における底生生物群集の空間分布を説明する環境要因，ならびに空間構造変数（MEM）に関する forward selection の結果を示す。底生生物群集の空間分布を説明する環境要因としては、鉛直混合期には 4 つの環境要因（泥分，塩分，フェオ色素含量，水深）が，成層期には 6 つの環境要因（泥分，Chl-*a* 含量，AVS，DO， $\delta^{13}\text{C}$ ，TOC）が選択され，泥分が両期に共通して説明力の高い変数として選ばれた（鉛直混合期: F ratio = 9.58, p = 0.001, 成層期: F ratio = 6.66, p = 0.001）。底生生物群集の空間分布を説明する空間構造変数としては，鉛直混合期に 4 つの空間構造変数（MEM2, MEM 4, MEM 1, MEM 3），成層期に 3 つの空間構造変数（MEM 2, MEM 3, MEM 4）が選ばれた。両期ともに大きな空間スケールでの空間構造の違いを示す変数が選ばれ（MEM 1~4, Fig. 3），特に湾奥部および諫早湾から湾中央部にかけて異なる空間構造を示す MEM 2 が，もっとも説明力の高い変数として選ばれた（鉛直混合期: F ratio = 6.44, p = 0.001, 成層期: F ratio = 4.15, p = 0.001, Fig.3）。

Table 5 forward selection により選出された鉛直混合期（2013 年 4 月）および成層期（2013 年 8 月）の環境要因ならびに空間構造. ($p < 0.05$, Monte Carlo permutation test, 5000 times).

Mixing period			Stratified period		
Variables	<i>F</i> ratio	<i>P</i> value	Variables	<i>F</i> ratio	<i>P</i> value
Environmental factors			Environmental factors		
Mud content	9.58	0.001	Mud content	6.66	0.001
Salinity	5.10	0.001	Chl- <i>a</i>	3.34	0.001
Pheophytin	2.06	0.048	AVS	2.46	0.004
Depth	1.86	0.046	DO	2.10	0.036
			$\delta^{13}\text{C}$	1.84	0.035
			TOC	1.79	0.034
Spatial factors			Spatial factors		
MEM 2	6.44	0.001	MEM 2	4.15	0.001
MEM 4	3.35	0.003	MEM 3	3.46	0.001
MEM 1	3.26	0.003	MEM 4	2.14	0.019
MEM 3	1.94	0.046			

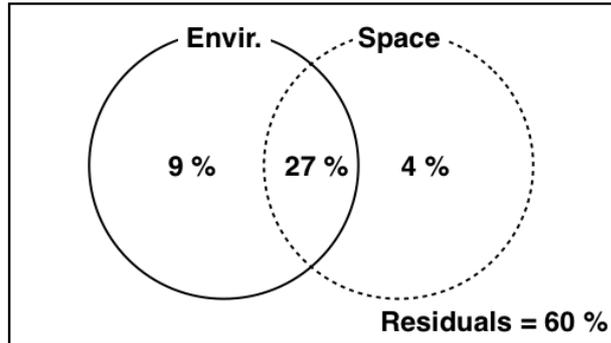
Fig. 14 には，上述の forward selection で選ばれた環境要因および空間構造変数を用いて，海水の鉛直混合期および成層期の底生生物群集について解析した variation partitioning の結果を示す。底生生物群集の群集構造のばらつきの程度は，鉛直混合期には環境要因および空間構造の共分散によりもっともよく説明され（27 %），次いで環境要因のみ（9 %），空間構造のみ（4 %）の

順に説明力は低下した。一方、成層期には鉛直混合期に比べて環境要因および空間構造の共分散による説明力が 18 % に低下し、環境要因のみによる説明力が 14 % に上昇した。これらの結果より、鉛直混合期の空間分布は、大きな空間スケールで変化する環境要因による説明力が高いのに対して、成層期には大きな空間スケールから独立した環境要因のみによる説明力が上昇したことが示された。

Fig. 15 には、海水の鉛直混合期および成層期における調査地点、環境要因、ならびに底生生物群集の構成種の相対的な関係性について解析した RDA の結果を示す。鉛直混合期の 2013 年 4 月には、近隣に位置する調査地点が近くに配置される傾向が認められ、湾中央部から諫早湾湾口南側の 7 地点からなるエリア（青: Stn C2, C, C3, D4, D, D5, D3-3）、湾奥部の 12 地点からなるエリア（赤: Stn S2-1,

S2-2, S2, A1, A2, A, A3, B1, B2, B, B3, C1）および諫早湾の 8 地点からなるエリア（緑: D1-1, D1, D1-3, D2-1, D2, D2-3, D3-1, D3）の 3 つの明瞭なサブエリアに分けられた。環境要因はこれらのサブエリア間で異なり、湾中央部エリアは底質の泥分が低く水深が深い環境、湾奥部エリアおよび諫早湾エリアは底質の泥分が高く水深が浅い環境で特徴づけられることが示された。諫早湾エリアはその最奥部が潮受け堤防で仕切られ、その内部に調整池が造られていて、断続的に調整池内の淡水が排水されている。その影響で、最奥部に位置する地点ほど（Stn D1-1, D1, D1-3）、塩分が低い環境になっていた。これらの環境条件の異なる 3 つのサブエリアでは、それぞれの底生生物群集を特徴づける種も異なっていた。湾中央部エリアではヨコエビ類の *Photis cf. longicaudata* および *Ampelisca bocki*、多毛類の *Amphicteis sp.* および *Eunice sp.* により、湾奥部エリアでは二枚貝類の *Veremolpa micra*、多毛類の *Sternaspis costata* および *Paraprionospio cordifolia*、クマ類の *Leuconidae sp.*、ヨコエビの *Chitimandubulum sp.* および *Aoroides curvipes* により、諫早湾エリアでは二枚貝類の *Theora lata*、多毛類の *Glycinde sp.* および *Sigambra hanaokai* により、

(a) Mixing period



(b) Stratified period

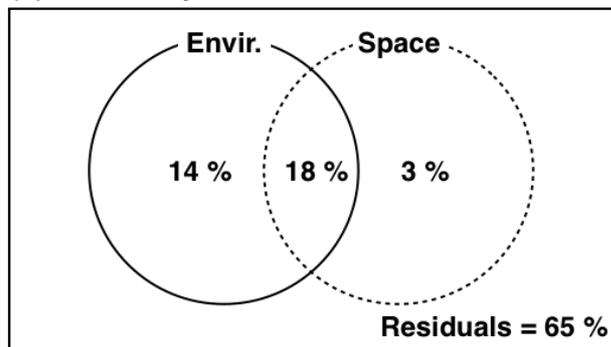


Fig. 14 Variation partitioning の結果を示したベン図。(a) 鉛直混合期 (2013 年 4 月) の群集構造のばらつきに対する各要因の説明力、(b) 成層期 (2013 年 8 月) の群集構造のばらつきに対する各要因の説明力。それぞれの領域が、環境要因による説明力、空間構造による説明力、空間構造と環境要因 (の共分散) による説明力、空間構造から独立した環境要因による説明力、環境要因から独立した空間構造による説明力、環境要因や空間構造で説明できない割合 (Residuals) を示す。

それぞれの底生生物が特徴づけられていた。

成層期の2013年8月には、湾中央部のサブエリアおよびその他2つのサブエリア（湾奥部・諫早湾）の間でのみ異なる環境要因の存在が認められた。湾中央部エリアは鉛直混合期と同様に泥分が低く、好氣的な環境であることが示された。一方、湾奥部および諫早湾のエリアは、鉛直混合期と同様に泥分が高い環境であったが、湾奥部エリアの12地点のうち5地点(Stn S2-1, A, A3, B, B3) および諫早湾エリアの8地点のうち6地点 (Stn D1-1, D1, D1-3, D2-1, D2, D2-3) では、底質の AVS および Chl-a 含量の高い環境が発生した。湾中央部エリアの底生生物群集は、二枚貝類の *Arcuatula japonica*, ヨコエビ類の *A. bocki*, ヒモムシ類により特徴づけられた。湾奥部および諫早湾のエリアの底生生物群集は、AVS および Chl-a 含量の高い地点では二枚貝類の *V. micra*, 多毛類の *Spiochaetopterus* sp. および *P. cordifolia* により、AVS および Chl-a 含量の低い地点では多毛類の *S. costata* および Sigalionidae sp.1, ヨコエビ類の *Ampelisca brevicornis*, 二枚貝類の *T. lata* により特徴づけられた。

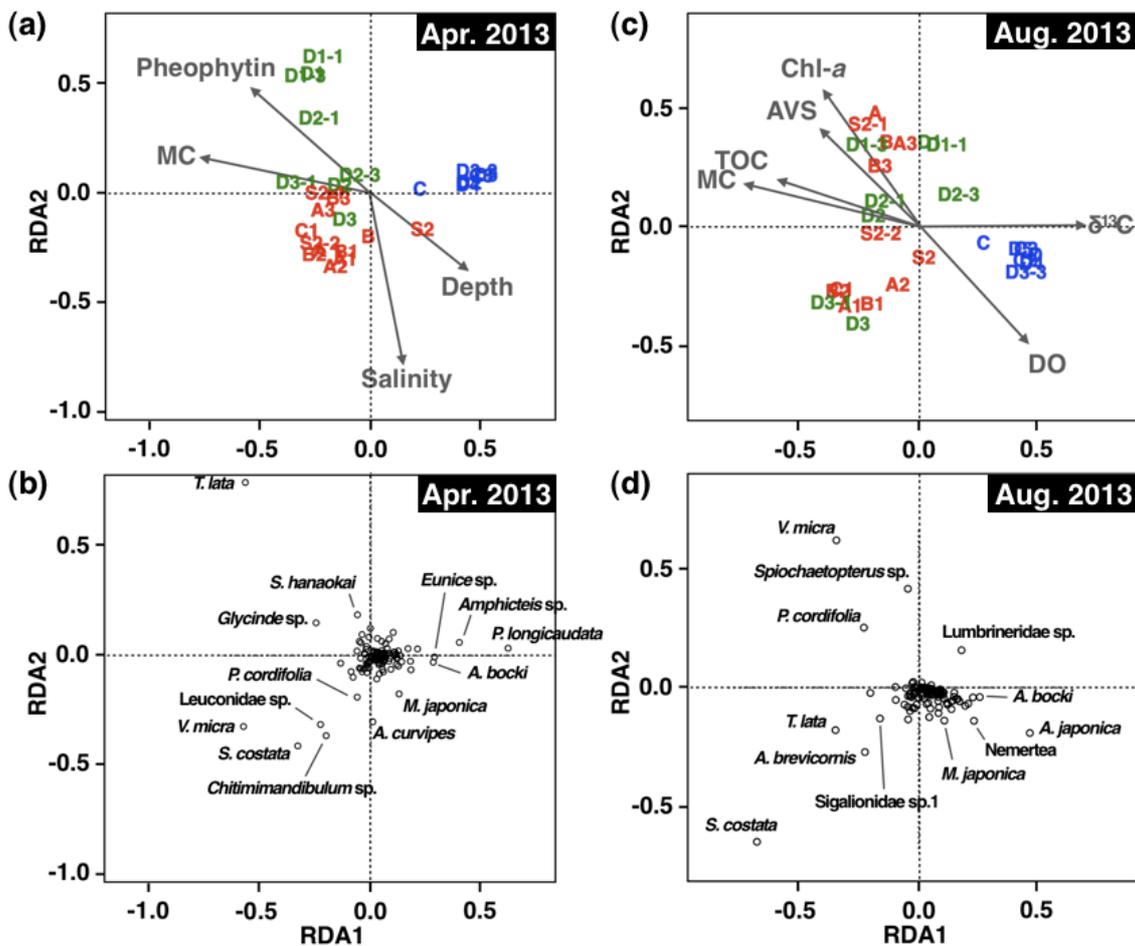


Fig. 15 鉛直混合期 (2013年4月) および成層期 (2013年8月)におけるRDAの結果。(a) 鉛直混合期における地点 (プロット) および環境要因 (ベクトル) (b) 鉛直混合期における底生生物 (プロット), (c) 成層期における地点 (プロット) および環境要因 (ベクトル), (d) 成層期における底生生物 (プロット)。環境要因は、forward selectionで選出された有意な変数を使用 ($p < 0.05$)。地点の色は、混合期の地点をもとに定義したサブエリアを示す (赤: 湾奥部, 青: 湾中央部, 緑: 諫早湾, 地点図は Fig. 3を参照)。

Table 6 には、鉛直混合期および成層期の群集構造に対する空間構造の影響力を取り除いた環境要因のみによる説明力を示す。pRDA の結果、有明海奥部海域における底生生物群集の空間分布を説明する統計学的に有意な環境要因として、鉛直混合期には底質の泥分（説明力: 4.5 %）および海底直上水の塩分（2.8 %）が、成層期には底質の泥分（4.6 %）、AVS（4.2 %）および Chl-*a* 含量（3.1 %）が選ばれ、両期に共通して泥分が高い説明力を示していた。

Table 6 pRDA によって得られた鉛直混合期（2013 年 4 月）および成層期（2013 年 8 月）の環境要因の説明力。下線は統計的に有意な環境要因を示す ($p < 0.05$, Monte Carlo permutation test, 5000 times).

Period	Variables	Variance (%)	F ratio	P value
Mixing	<u>Mud content</u>	4.5	3.04	0.001
	<u>Salinity</u>	2.8	1.87	0.020
	Pheophytin	2.0	1.27	0.225
	Depth	1.3	0.89	0.579
Stratified	<u>Mud content</u>	4.6	2.71	0.002
	<u>AVS</u>	4.2	2.44	0.002
	<u>Chl-<i>a</i></u>	3.1	1.84	0.020
	DO	2.8	1.61	0.072
	$\delta^{13}\text{C}$	2.2	1.28	0.183
	TOC	1.2	1.20	0.250

3. 底質の粒度組成に関する分布調査ならびに懸濁粒子の沈降流束の測定

成層期および鉛直混合期における底質表層の泥分の分布

成層期に3回（2011年9月, 2012年9月, 2013年8月）および鉛直混合期に2回（2012年3月, 2013年4月）, 有明海奥部海域において, 底質の粒度組成に関する分布調査を実施した. Fig. 16には, それらの調査結果をもとに各期の底質表層の泥分の分布を示す. 有明海奥部海域における底質表層の泥分の分布には, 調査期間を通して共通の分布パターンが認められ, 湾奥部および諫早湾には泥分60%を超える砂質泥底または泥底が広く分布し, 湾中央部および諫早湾湾口部南側には泥分40%未満の砂底が分布していた. これらの2つの底質表層の泥分の異なる海底は明瞭な境界で区切られ, その境界付近では泥分が急激に変化した. また, その境界は調査期間を通してほぼ同じ場所に形成されていて, Bラインの調査地点 (Stn B2, B, B3) およびCラインの調査地点 (C2, C, C3) の間で湾奥部を横断し, 湾奥部西側の諫早湾湾口付近では同湾に対して平行に有明海湾中央部西側を縦断していた.

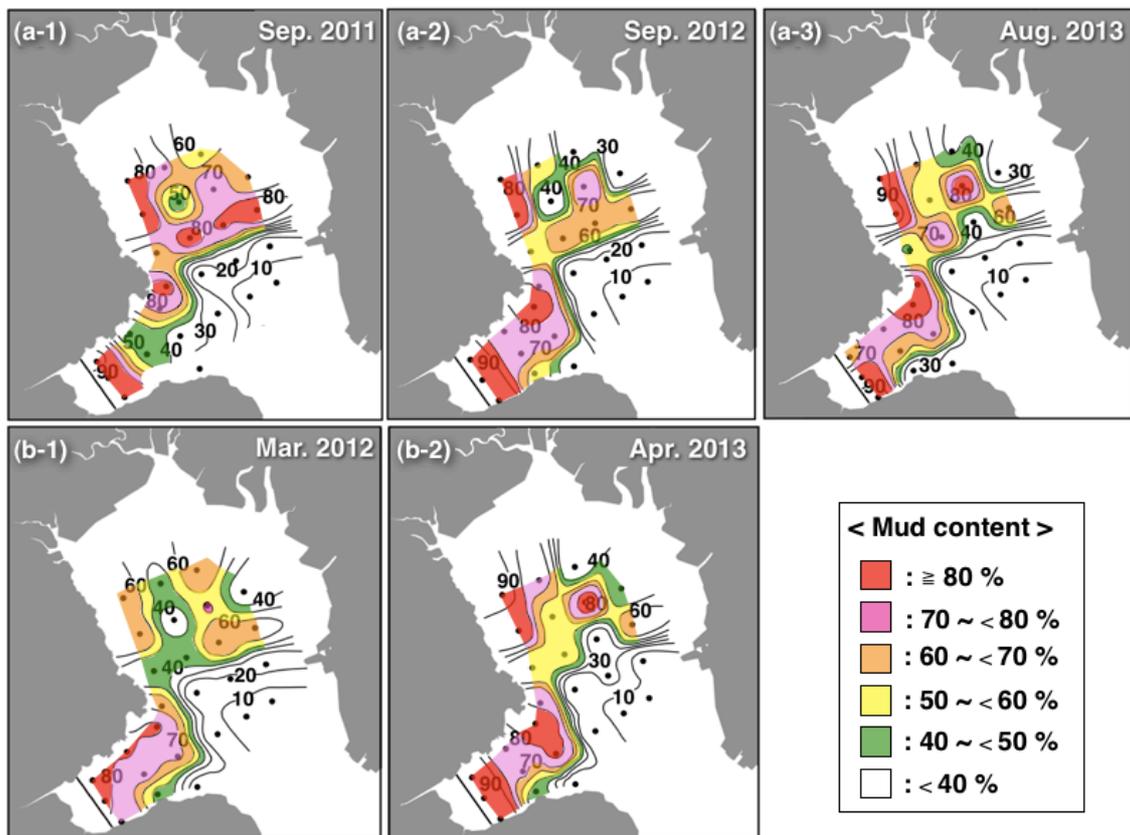


Fig. 16 有明海奥部海域における海水の成層期および鉛直混合期における底質表層の泥分の分布. 成層期の調査結果: (a-1) 2011年9月, (a-2) 2012年9月, (a-3) 2013年8月, 鉛直混合期の調査結果: (b-1) 2012年3月, (b-2) 2013年4月.

2011 年の成層期から 2012 年の鉛直混合期にかけて、湾奥部の広い海域 (Stn S2-1, S2-2, A1, A2, A, A3, B1, B2, B, B3) で泥分が低下し、諫早湾の広い海域 (Stn D2-1, D2, D3-1, D3) で泥分の増加が認められた。これに対して、2012 年の成層期から 2013 年の鉛直混合期にかけては、同様の変化は確認されず、成層期および鉛直混合期の間で広い海域において共通する変化は認められなかった。しかしながら、両期の間で共通する変化について、地点別に検証したところ、湾奥部と湾中央部の境界に位置する Stn C1 および B ラインの 3 調査地点 (Stn B2, B, B3) では、調査期間中の泥分が成層期に上昇し、鉛直混合期に低下する共通の変化が認められた (Fig. 17)。

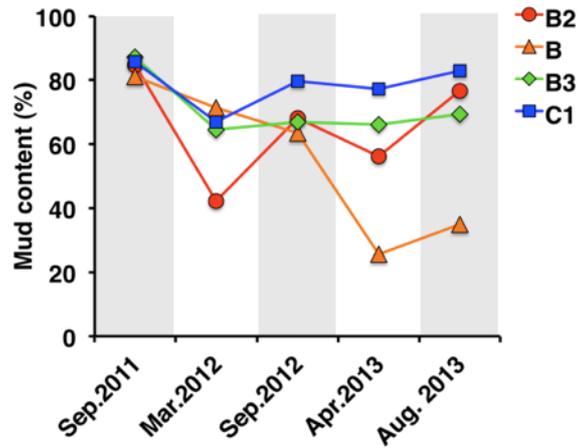


Fig. 17 湾奥部の 4 地点 (B2, B, B3, C1) における底質表層の泥分の変化. 灰色ハッチは、密度躍層が発達していた成層期を示す。

2014 年 9 月には、湾中央部の東側海域における底質の粒度組成の分布を詳しく調査するために、新たに 8 調査地点 (Stn S2-3, S2-4, A4, B4, C4, a, b, c) を追加して、湾奥部全域の 23 地点における調査を実施した。Fig. 18 には、その調査時の底質の泥分の分布を示す。湾奥部の中央から西側に位置する 15 地点では、2013 年 8 月と同様の分布パターンが確認され (Fig. 16(a-3)), Stn S2 を除く広い海域で泥分 41.8 ~ 94.7 % の砂質泥底または泥底が広がっていた。新たに追加した湾奥部東側の 8 地点では、もっとも湾奥側の 4 地点

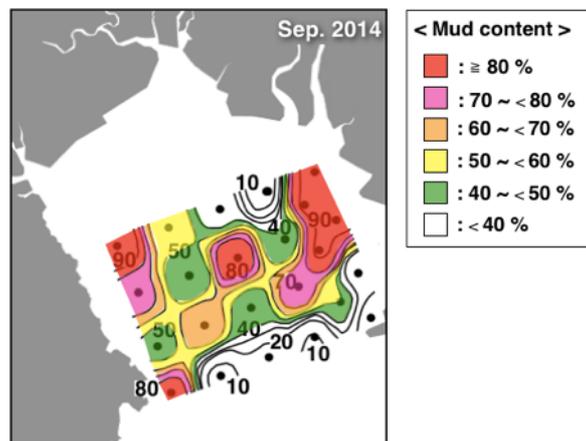


Fig. 18 2014 年 9 月の有明海奥部海域の湾奥部における底質表層の泥分の分布。

(S2-4, A4, a, b) では泥分 90.2 ~ 91.9 % の泥底が分布し、湾中央側の 3 地点 (B4, C4, c) および Stn S2-3 では 5.6 ~ 50.1 % の砂底および砂質泥底の底質が分布していた。これらの結果より、2012 年 3 月 ~ 2013 年 8 月に B ラインの調査地点 (Stn B2, B, B3) および C ラインの調査地点 (C2, C, C3) の間に形成されていた泥分の異なる境界は、湾の東側海域にも延長し、湾奥部全域を横断していたことが示された。

成層期および鉛直混合期における懸濁粒子の沈降特性

2014年5月～11月に合計7回、湾奥部の Stn B 周辺の海域で調査船を錨泊させて、水質調査およびセディメント・トラップを用いた懸濁粒子の沈降流束の定量調査を実施した。Fig. 19 には、セディメント・トラップを係留した時間帯における海底直上水および表面水間の密度差を示す。その密度差 ($\Delta\sigma_t$) は、7月から9月に実施した4回の調査時には、1.6～14.5 σ_t の範囲を示し、係留時間を通して、常に密度躍層が形成されていた。一方、10月および11月の2回の調査では、密度差は0.0～0.3 σ_t の範囲を示し、調査時の海水の密度が鉛直的にほぼ一様であった。5月の調査では、密度差が0.1～2.3 σ_t の範囲で変動し、調査時間内に海水の密度が鉛直的に異なる時間帯とほぼ一様な時間帯が含まれていた。

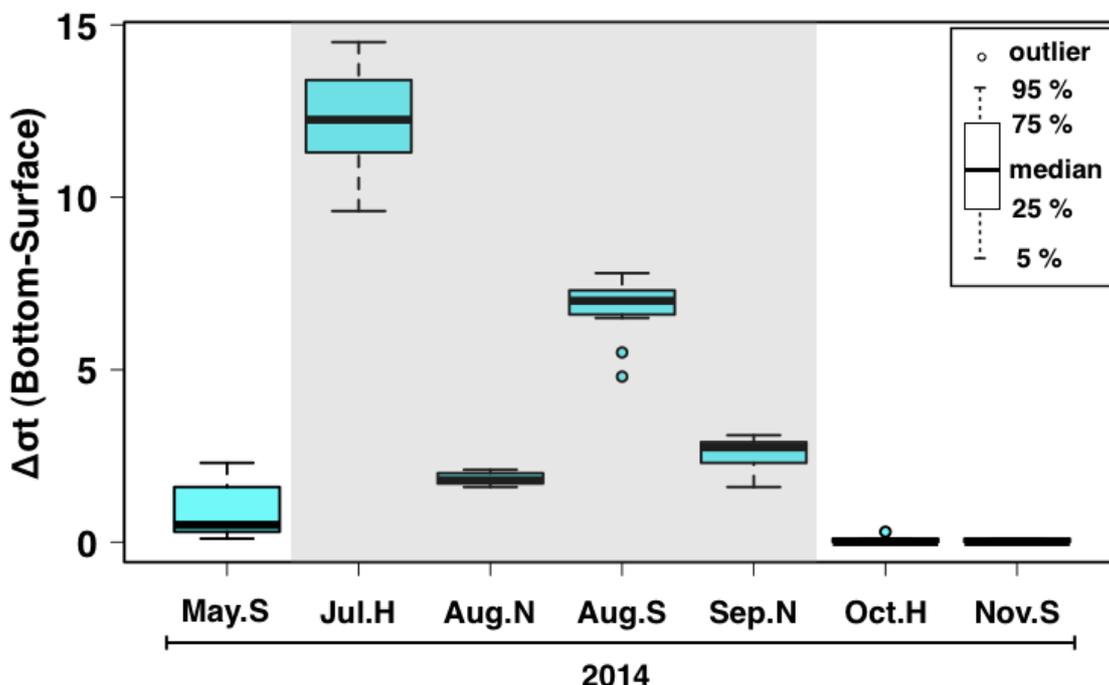


Fig. 19 2014年5月～11月に Stn B 周辺海域において、セディメント・トラップを係留した時間帯の海底直上水と表面水間の密度差。横軸は、調査月および潮汐(大潮:S, 中潮:H, 小潮:N)を示す。灰色ハッチは、係留期間中、常に密度躍層が発達していた月を示す。

Fig. 20 には、2014 年 5 月～11 月の 7 回の調査時における懸濁粒子の沈降流束、沈降粒子の Chl-*a* 含量および有機物含量 (TOC)、TOC 沈降流束、ならびに沈降粒子の Chl-*a* 含量に対する TOC の比について、各調査時の平均値を示す。密度躍層が形成されていた 7 月～9 月には、懸濁粒子の沈降流束は $10.0 \sim 18.0 \text{ g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ の範囲にあったが、海水の鉛直混合期の 5 月および 10 月～11 月には著しく増加し、それぞれ $77.8 \text{ g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ および $153.2 \sim 203.7 \text{ g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ を記録した。沈降粒子の Chl-*a* 含量は、成層期の 7 月～9 月には調査時による変化が大きかったが、 $1.21 \pm 0.94 \text{ mg g}^{-1}$ (平均値 \pm 標準偏差) を記録し、5 月および 10～11 月の鉛直混合期の値 $0.12 \pm 0.11 \text{ mg g}^{-1}$ の約 10 倍に達した。沈降粒子の TOC も同様に、成層期には $72.8 \pm 14.4 \text{ mg g}^{-1}$ を記録し、鉛直混合期の値 $30.6 \pm 2.7 \text{ mg g}^{-1}$ の約 2.4 倍に達した。その結果、TOC の沈降流束としては、それぞれ成層期には $1.0 \pm 0.2 \text{ g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ 、混合期には $4.4 \pm 1.8 \text{ g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ となり、混合期の方が約 4.4 倍高かった。沈降粒子の Chl-*a* 含量に対する TOC の比は、成層期の 8 月および 9 月に 32～88、鉛直混合期の 5 月および 11 月に 434～624 の範囲をそれぞれ示していた。

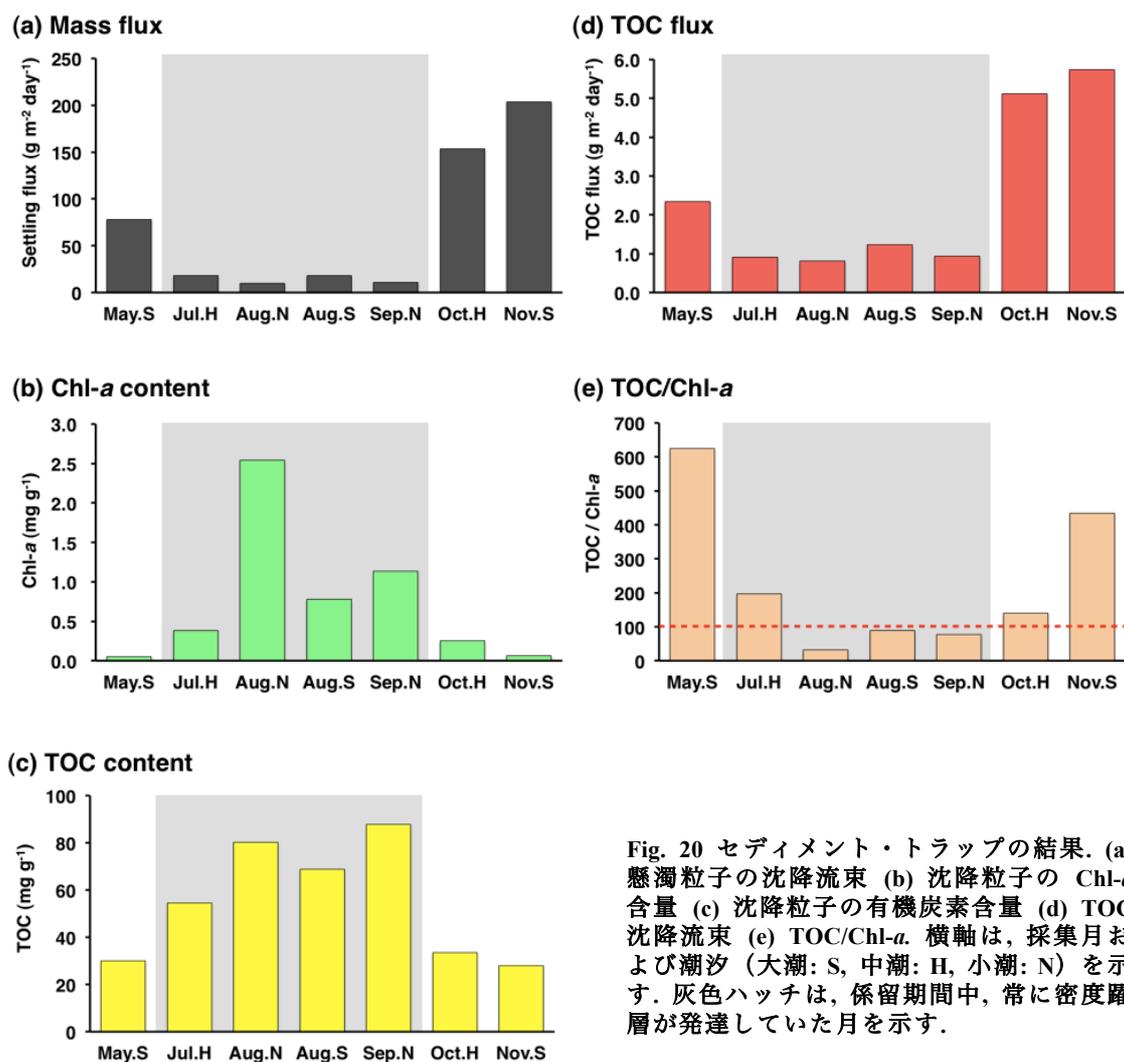


Fig. 20 セディメント・トラップの結果. (a) 懸濁粒子の沈降流束 (b) 沈降粒子の Chl-*a* 含量 (c) 沈降粒子の有機炭素含量 (d) TOC 沈降流束 (e) TOC/Chl-*a*. 横軸は、採集月および潮汐 (大潮: S, 中潮: H, 小潮: N) を示す。灰色ハッチは、係留期間中、常に密度躍層が発達していた月を示す。

Fig. 21 には、2014 年 5 月～11 月の 7 回の調査時における懸濁粒子の沈降流束および潮位変動幅の関係、ならびに懸濁粒子の沈降流束および表層 5 m の平均懸濁粒子量(SS)の関係を示す。懸濁粒子の沈降流束および潮位変動幅の間には、有意な正の相関関係が認められ ($r^2 = 0.450, p < 0.01$)、潮位変動が大きくなる大潮期に、沈降流束が増加する傾向が示された。さらに、懸濁粒子の沈降流束には、海底直上水および表面水間の密度差も強く影響し、密度差が 5 以上の条件下では、潮位変動幅が 408 cm に達しても、沈降流束は $17.9 \text{ g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ に留まった。懸濁粒子の沈降流束および表層 5 m の平均 SS の間には相関関係は認められなかった ($r^2 = 0.086, p = 0.31$)。

Fig. 22 には、2014 年 5 月～11 月の 7 回の調査時における懸濁粒子の Chl-*a* 含量および表層 5 m の平均 Chl-*a* 濃度の関係、ならびに懸濁粒子の Chl-*a* 含量および TOC 含量の関係を示す。沈降粒子の Chl-*a* 含量は、表層 5 m の平均 Chl-*a* 濃度と有意な正の相関関係を示し ($r^2 = 0.948, p < 0.001$)、水中における Chl-*a* 濃度が高いときに、沈降粒子の Chl-*a* 含量も高くなる傾向が示された。沈降粒子の Chl-*a* 含量および TOC 含量の間にも同様に有意な正の相関関係が認められた ($r^2 = 0.655, p < 0.001$)。これらのことから、表層で大規模な赤潮が発生すると、沈降粒子の Chl-*a* 含量が増加し、それに伴って沈降粒子の有機物含量が増加することが示された。

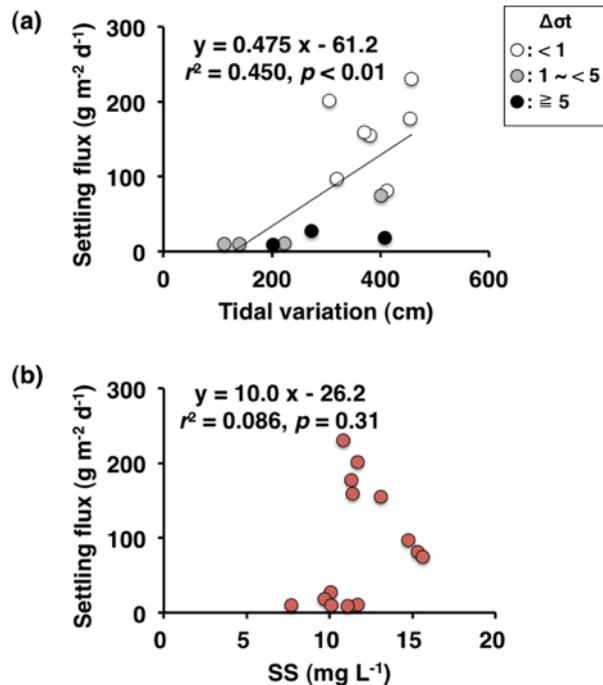


Fig. 21 懸濁粒子の沈降流束に関する水質環境要因 (a) 沈降流束に対する潮位変動幅、ならびに海底直上水と表面水間の密度差 ($\Delta\sigma t$) の関係. (b) 沈降流束に対する懸濁粒子量 (水深 0-5 m の平均値) の関係.

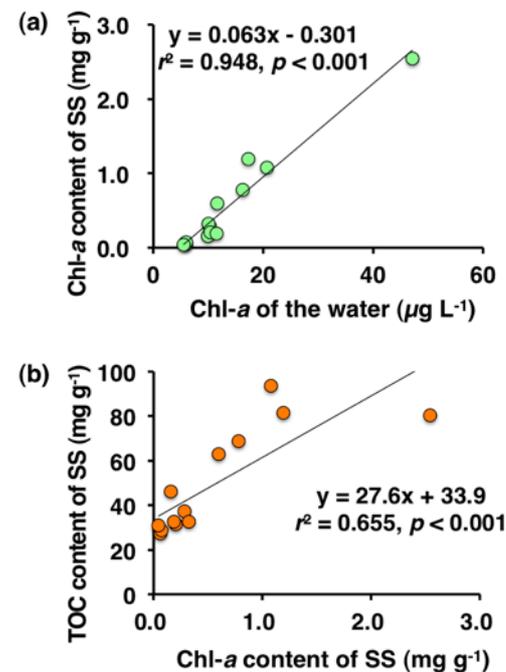


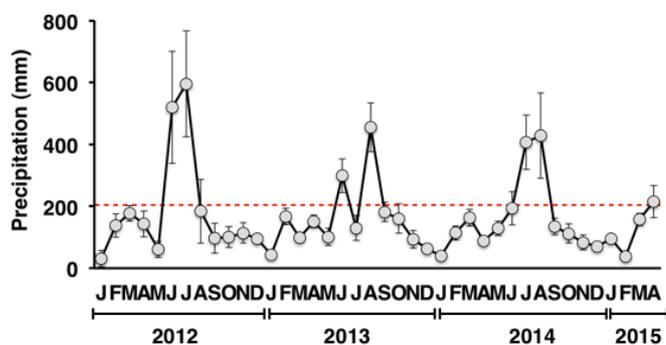
Fig. 22 沈降粒子の Chl-*a* 含量および有機物含量の関係 (a) 沈降粒子の Chl-*a* 含量と水中の Chl-*a* 濃度 (水深 0-5 m の平均値) の関係. (b) 沈降粒子の TOC 含量と Chl-*a* 含量の関係

考察

季節的な密度躍層の発達と貧酸素水発生の関係

本研究の2012年3月～2015年4月における水質調査の結果では、2012年7月にもっとも広い海域で密度躍層が発達し、全5地点 (Stn S2～D) における海底直上水と表面水間の密度差が7.0～12.0 σ_t に達していた (Fig. 4). これを除くと、いずれの年も7月～9月に湾奥側の3地点 (Stn S2, A, B) において密度躍層の発達した海域が分布し、そこでは海底直上水と表面水間の密度差が各年の期間平均値で7.2～8.6 σ_t に達していた (Fig. 4). 有明海奥部海域では、密度躍層が発達する要因として、梅雨や秋雨による降水量の増加が強く関与していることが指摘されている (堤ら 2003; 2005). 2012年7月には、特異的なイベントとして「平成24年7月九州北部豪雨」が発生し、他の年に比べ降水量が多かった (Fig. 23(a)). そのことを考慮すると、近年の有明海奥部海域では、梅雨明け後の7月～9月に湾奥側の海域 (Stn S2～B) を中心として、密度躍層の発達した海域が分布していると考えられる. また、本研究の結果では、2015年4月にも湾奥側の3地点 (Stn S2, A, B) では表層1mの塩分が低下したことで、密度差が5.1～8.6 σ_t に達する密度躍層が観測された (Fig. 6). これらの密度躍層の発達を観測した2012年～2014年の7月～9月および2015年4月には、いずれの場合も平均降水量が、それぞれ292.0 mm, 255.4 mm, 323.1 mm および215.2 mm に達していた (Fig. 23(a)). これらのことから判断すると、有明海の沿岸

(a) Precipitation



(b) Typhoon tracking charts

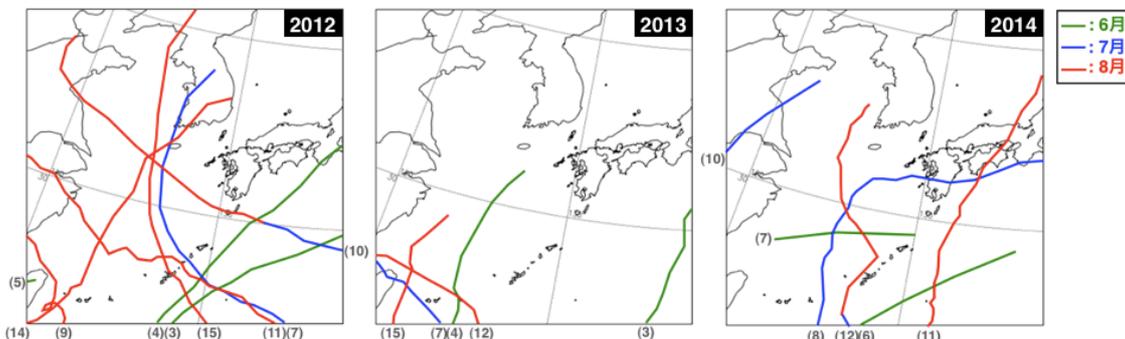


Fig. 23 気象条件の比較. (a) 各月の降水量 (右地図に示した10地点の観測所の平均値), (b) 台風の経路図 (各年の6～8月に発生した台風の経路, (数字) は台風の番号を示し, 地図中における各台風の経路の起点に配置した). いずれも気象庁のデータをもとに作成.

域で月間降水量の平均値が少なくとも 215 mm を超えるような降雨により大量の淡水が河川を通じて有明海奥部海域へ供給されることが、近年の同海域の湾奥部側において密度躍層が発達する主要な条件の1つとして考えられる。

有明海奥部海域では、貧酸素水の発生に関わる要因として、密度躍層の発達、赤潮の発生、底質の有機物含量の増加、水温の上昇、底質の還元層の再懸濁などが指摘されている (e.g., 中山ら 2003; 堤ら 2003, 2007; 横内ら 2005; 濱田ら 2008; 徳永ら 2009; 石谷ら 2010)。本研究では、これらの要因に関連する変数のうち、海底直上水の DO の変動をもっともよく説明する変数として、海底直上水の水温および海底直上水と表面水間の密度差 ($\Delta\sigma_t$) が選出された (Table 2)。これらの変数は、堤ら (2007) が指摘している貧酸素水発生時の水質条件を示す変数と一致し、本研究の結果では、貧酸素水発生時の水質条件として、海底直上水の水温 23.0 °C 以上かつ海底直上水と表面水間の密度差が 5.5 σ_t 以上であることが示された (Fig. 10)。近年の有明海奥部海域では、夏季に水温が上昇することと、大量の河川水の流入により密度躍層が発達する水質条件が重なった時には、密度躍層より下方の層における酸素消費が卓越することで、海底直上において貧酸素水が発生すると考えられる。

本研究の結果は、さらに台風によって発生する強風や波浪も、貧酸素水が発生する状況に強く影響することを示している。2014年7月の4地点 (Stn S2~Stn C) および8月の2地点 (Stn A, B) では、上述の2つの条件が満たされているにもかかわらず、貧酸素水が観測されなかった (Fig. 4)。過去の研究例では、有明海奥部海域において、風速 5 m/s 以上の風が1日程度連吹することや (中山ら 2003)、台風が通過することで、貧酸素水が解消したことが報告されている (濱田ら 2008; Yoshino et al. 2014)。本研究においては、2012年および2013年の7月~8月には九州へ上陸する台風が発生していなかったのに対して、2014年には7月に台風が九州を横断していた (Fig. 23(b))。7月から8月にかけては海水温がもっとも上昇し (Fig. 4(a))、水中の生物学的酸素消費が高い時期に相当する。この時期に台風が接近し、強風または波浪により海水が鉛直的に攪拌され、一時的に酸素消費の進んだ底層水の DO が高いレベルに引き上げられたことにより、貧酸素水が観測されなかったと考えられる。

季節的な密度躍層の発達に伴う水質および底質環境の変化に対する底生生物群集の応答

本研究における調査地点は、易分解性の有機物含量の高い泥底ならびに有機物含量の低い砂底の底質環境に分けられ (Fig. 8)、これらの底質環境間において、底生生物群集の季節変化のパターンが明瞭に異なることが明らかになった (Fig. 11, Fig. 13)。有機物含量の高い泥底の Stn A および Stn B においては、底生生物群集は周年にわたって生物量および種多様性が低い状態が継続し (Fig. 11, Fig.13)、小型の二枚貝類 (*V. micra*, *T. lata*) および多毛類 (*P. cordifolia*) が優占

していた (Table 4)。これらの優占種は、同海域の湾奥部西側の泥底にも広く棲息することが報告されている (Yoshino et al. 2010; 2014)。また、国内における底質の organic enrichment が進行した海域または貧酸素水の発生海域でも優占することが知られている (Tanaka & Kikuchi 1979; Yokoyama & Hayashi 1980; Saito et al. 1989; Tsutsumi et al. 1991; Antonio et al. 2010)。有機物含量の高い泥底では、夏季の密度躍層の発達に伴って貧酸素水が発生し (Fig. 4)、底質が著しく嫌気化し、嫌気的な状態の継続期間も長かった (Fig. 8)。そのため、これらの環境変動に対する耐性ならびに適応性の高い種が選択的に棲息するようになり、その結果として、生物量および種多様性の低い底生生物群集が周年にわたって形成されるようになったと考えられる。

砂底の Stn S2 および Stn C においては、底生生物群集の生物量および種多様性が夏季に減少し、秋季から春季にかけて増加する明瞭な季節変化のパターンが示された (Fig. 11, Fig. 13)。底生生物群集の優占種は、貧酸素化現象の発生前の期間には、いずれの地点でもヨコエビ類が優占していたのに対して、発生後の期間には、それぞれ Stn S2 では *Paraprionospio cordifolia* およびイトゴカイ科の多毛類 (*Heteromastus* sp.)、Stn C ではイガイ科の二枚貝類 (*A. japonica*, *Modiolus* sp.) およびイトゴカイ科の多毛類 (*Mediomastus* sp.) へと変化した (Table 4)。ヨコエビ類は、DO 低下に対して敏感であることが知られている (Johansson 1997; Modig & Ólafsson 1998)。これに対し、*Paraprionospio* 属およびイトゴカイ科の多毛類は、貧酸素水が発生する海域でも棲息が確認されている (Levin et al. 2009; Yokoyama & Choi 2010)。したがって、砂底においては、夏季には底層水の DO 低下に伴い、敏感な種が減少して生理的耐性の強い種が優占し、夏季に減少した種が秋季から春季にかけて回復することで、底生生物群集の生物量および種多様性に明瞭な季節変化が生じていると考えられる。

これらの砂底の地点の底質環境は、調査期間を通して、有機物含量が低く (Stn S2: 11.2 ± 3.3 mg g⁻¹, Stn C: 6.0 ± 1.6 mg g⁻¹, 平均値 \pm 標準偏差)、嫌気化度合いの指標となる AVS 含量も 0.2 mg g⁻¹ 未満の低い値が保たれていた (Fig. 8)。これらの底質の化学組成は、その底質中の有機物の分解に伴う酸素消費によって貧酸素水が発生する状況にはなかったことを示している。それにも関わらず、毎年夏季にこれらの地点において底層水の DO が低下し (Fig. 4(e))、底生生物群集の衰退および種組成の変化が見られたことは (Fig. 11, Table 4)、隣接する酸素消費量の大きい泥底で発生した貧酸素水が移流してきていることを強く示唆している。有明海は国内でも最大級の潮汐力を有しており、潮汐に伴う水塊の水平方向の移動距離が長いことが推察される。本研究の砂底の地点 (Stn S2, C) は、泥底の地点 (Stn A, B) を挟んで、それぞれ湾奥側と湾中央側に位置しており、上げ潮 - 下げ潮の潮汐に伴って、泥底で発生した貧酸素水が隣接する砂底へ移流している可能性が考えられる。

底層水の貧酸素化に伴い衰退した底生生物群集が回復する過程は、貧酸素化の強度や継続期間によって変化することが知られている (Lim et al. 2006; Van Colen et al. 2010)。本研究の砂底の

2 地点 (Stn S2, C) においては, 2015 年の 4 月に著しく高い密度 (Stn S2: 20,017 ind. m⁻², StnC: 9,808 ind. m⁻²) および種数 (Stn S2: 84 種, StnC: 85 種) が記録された (Fig. 11). 2014 年の夏季は, 前述のように台風の接近に伴い貧酸素水が観測されず, 他の年に比べて底生生物群集の回復時期が早かった (Fig. 11). これと同様に高い密度 (Stn S2: 22,750 ind. m⁻², Stn C: 6,658 ind. m⁻²) および種数 (Stn S2: 81 種, Stn C: 67 種) が観測された 2012 年 4 月に関しても, 前年の 7 月に台風が接近したことにより, 貧酸素水が一時的に解消したことが報告されている (西海区水研 2011 ; Yoshino et al. 2014). したがって, 夏季の水温が上昇する時期に台風が接近し, 底層水の貧酸素化が緩和されると, 砂底においては, 底生生物群集の回復時期が早まることで, 翌年春季には生物量や構成種の豊富な群集構造が形成されることが考えられる.

海水の鉛直混合期および成層期における底生生物群集の空間分布の違い

有明海奥部海域における主要な底生生物の空間分布は, 水深, 底質の粒度組成, 有機物含量および酸化還元環境などの環境要因と対応していることが指摘されている (古賀 1991; 大隈ら 2001; 陶山ら 2003; 園田ら 2009; Sonoda et al. 2011; 上杉ら 2012). 本研究では, あらたに空間構造変数を用いた解析を加えることにより, 有明海奥部海域における底生生物群集の空間分布を制御している要因 (環境要因および空間構造の特性) が, 海水の鉛直混合期と成層期で異なり (Fig. 14), 底生生物群集の空間分布を説明する環境要因が, 鉛直混合期には底質の泥分および海底直上水の塩分, 成層期には底質の泥分, AVS および Chl-*a* 含量であることを定量的に明らかにした (Table 7).

調査地点, 環境要因ならびに底生生物群集間の相対的な関係性についての解析結果では, 鉛直混合期には, 湾中央部エリアの泥分が低い環境, 湾奥部エリアの泥分が高い環境, 諫早湾エリアの泥分が高く塩分の低い環境に対応して, それぞれ群集構造の異なる底生生物群集が分布していた (Fig. 15(a), (b)). 一方, 成層期には, 鉛直混合期に形成された 3 つのサブエリアのうち, 湾奥部および諫早湾の 2 つのサブエリア内において, AVS および Chl-*a* 含量の高い底質環境が局所的に発生し, そこでは群集構造の異なる底生生物群集が形成されていた (Fig. 15(c), (d)). これらの結果は, 空間構造変数を用いた解析結果とよく対応したことから (Fig. 14), 今回解析に使用したこれらの変数は, 実際の調査地点間における空間スケールの違いをよく表しており, これらの変数を用いた解析により得られた環境要因のみによる説明力の値は妥当であると考えられる.

成層期に, 湾奥部および諫早湾の 2 つのサブエリア内において, AVS および Chl-*a* 含量の高い底質環境が局所的に発生したことに関しては, 湾奥部のサブエリアでは, これらの底質環境の変化がいずれも河口側の地点 (Stn S2-1, A, A3, B, B3) で生じたことから (Fig. 15(a)), 密度躍

層が発達し、赤潮および貧酸素水が発生したことによる影響を強く受けて、湾奥部エリア内の底生生物群集の空間分布に違いが生じたと考えられる。また、諫早湾のサブエリアでは、同様の底質環境が、湾奥側の地点 (Stn D1-1, D1, D1-3) で発生していた。この海域では、最奥部に干拓事業による潮受け堤防が建設され、その内部には調整池 (ca. 2,600 ha) が造られている。この調整池では夏季に藍藻類のブルームが発生し (Takahashi et al. 2014)、その内部生産された有機物が排水とともに諫早湾へ排出されている (横山ら 2006; Umehara et al. 2015)。さらに、この排水は $\text{NH}_4\text{-N}$ の再生産にも寄与しており、局所的な赤潮の発生の一因になっている可能性が指摘されている (小森田ら 2015)。このような調整池由来の排水により、諫早湾の最奥部では、藻類由来の易分解性の有機物が沈降して堆積し、水温が上昇する夏季に嫌気的な環境が発生するため、諫早湾のサブエリア内の底生生物群集の空間分布に違いが生じたと考えられる。

空間構造変数を用いた底生生物群集の空間分布の解析は、生物の移動能力や幼生分散などの空間スケールの違いを想定した変数として用いられ、群集構造の決定機構に対する環境要因または空間スケールの相対的な重要性の評価に使用されている (e.g., Okuda et al. 2010; Pilotto et al. 2012; Yamada et al. 2014; Heino et al. 2015; Quillien et al. 2015)。本研究の結果は、空間構造変数を用いた解析が、空間的な偏りをもって発生する環境攪乱が底生生物群集の空間分布に及ぼす影響を定量的に評価する方法の1つとしても有効であることを示している。

季節的な密度躍層の発達に伴う堆積環境の変化

国内の沿岸海域における懸濁粒子の沈降流束の過去の観測例では、東京湾湾口部で $5 \sim 65 \text{ g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ (乗木ら 2000)、大阪湾で $1 \sim 62 \text{ g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ (門谷 1990)、宇和島湾のハマチ養殖場で $3 \sim 63 \text{ g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ (多田ら 2009)、諫早湾で $3 \sim 111 \text{ g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ (横山ら 2006) などが報告されている。本研究の調査海域の湾奥部 (Stn B 周辺) における懸濁粒子の沈降流束の観測結果では、密度躍層が形成された海水の成層期には $10.0 \sim 18.0 \text{ g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ であったのに対して、鉛直混合期には $77.8 \sim 203.7 \text{ g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ の著しく高い値が記録された (Fig. 20(a))。鉛直混合期の沈降粒子は、有機物含量が低く (Fig. 20(c))、Chl-*a* 含量に対する TOC の比が $140 \sim 624$ の範囲を示していた (Fig. 20(e))。Chl-*a* 含量に対する TOC の比は、有機物がおもに藻類由来の易分解性有機物で構成されていた場合に、100 を下回ることが知られている (Kanaya et al. 2008)。したがって、鉛直混合期の沈降粒子に含まれる有機物は、おもに難分解性の有機物により構成されていて、その含量が低かったことから底質の再懸濁により巻き上げられた粒子の占める割合が著しく高かったことが考えられる。

本研究で懸濁粒子の沈降流束の測定を行なった海域周辺の地点 (Stn B2, B, B3, C1) では、底質表層の泥分が、密度躍層の発達する成層期に増加し、鉛直混合期に低下する傾向が見出され

ている (Fig. 17). これらの調査地点は、いずれも泥底～砂泥底の広がる湾奥部と砂底の広がる湾中央部の境界に位置した湾奥部側の地点である。有明海の湾奥部では湾の奥側へ向かう底層水の残差流が存在し、懸濁粒子は湾の奥側へと輸送される (速水ら 2006). さらに、鉛直混合期には、成層期に比べてこの流れが強くなることが指摘されている (Yanagi & Shimomura 2006). これらの調査地点では、鉛直混合期に底質の再懸濁量が増加すると、その懸濁粒子はさらに湾奥部の方向へと輸送されるのに対し、同調査地点には砂底の広がる湾中央部から懸濁粒子が供給されることになり、その供給量は容易に巻き上がる粒径の小さい粒子が少ない砂底においては限られる。そのため、これらの地点では鉛直混合期に底質の泥分が低下したことが考えられ、砂底の広がる湾中央部に面した湾奥部の泥底～砂泥底においては、鉛直混合期と成層期における底質表層への懸濁粒子の供給・拡散 (再懸濁) のバランスが異なることが示唆された。

本研究の懸濁粒子の沈降流束の観測結果では、密度躍層が発達した成層期においては、沈降粒子の TOC 含量の期間平均値が鉛直混合期の約 2.4 倍に達し、TOC の沈降流束が $0.8 \sim 1.2 \text{ g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ を記録した (Fig 20(d)). TOC の沈降流束に関しては、大阪湾の成層海域において $0.1 \sim 0.6 \text{ g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ であることが報告されており (門谷 1990), 本研究の調査海域の成層期における海底への有機物負荷量は比較的高いことが示された。また、8 月および 9 月には、Chl-*a* 含量に対する TOC の比が 32 ~ 88 を記録したことから (Fig. 20(e)), 成層期に海底へ沈降する粒子は、おもに植物プランクトン由来の易分解性の有機物で構成されると考えられる。Tsutsumi et al (2015) は、同海域における底質表層の有機物含量が 2002 年から 2008 年に有意に増加し、その有機物が植物プランクトンに由来していることを報告している。したがって、Stn B の周辺海域では、成層期に易分解性の有機物を多く含む懸濁粒子が海底へと沈降して堆積していると考えられる。夏季の高水温時に、この易分解性の有機物の分解が促進されると、海底直上水における酸素消費量は増加する。この海域では、実際に夏季に底層で貧酸素水が発生しているが (Fig. 4(e)), この易分解性の有機物の堆積量の増加は貧酸素水の発生を助長する原因の 1 つとなる。本研究の結果は、その発生メカニズムの一端を明らかにした。

過去 25 年間の海底環境の変化から推察される密度躍層の発生海域の変遷と底生生物群集の分布への影響

Fig. 24 には、有明海奥部海域における底質表層の泥分の分布について、本研究と調査月が近く、調査方法が類似している過去の 3 つの研究例 (古賀 1991, 大隈ら 2001, 藤崎ら 2007) ならびに 2011 年および 2014 年に実施した本研究の調査結果を示す。有明海奥部海域における泥分の分布は、1989 年には湾奥部西側が砂泥底～泥底 (泥分: 40 ~ 90 %) であったのに対して、同海域の東側には砂底 (泥分: 10 ~ 30 %) が分布し、これらの泥分の異なる底質の境界がこの海域

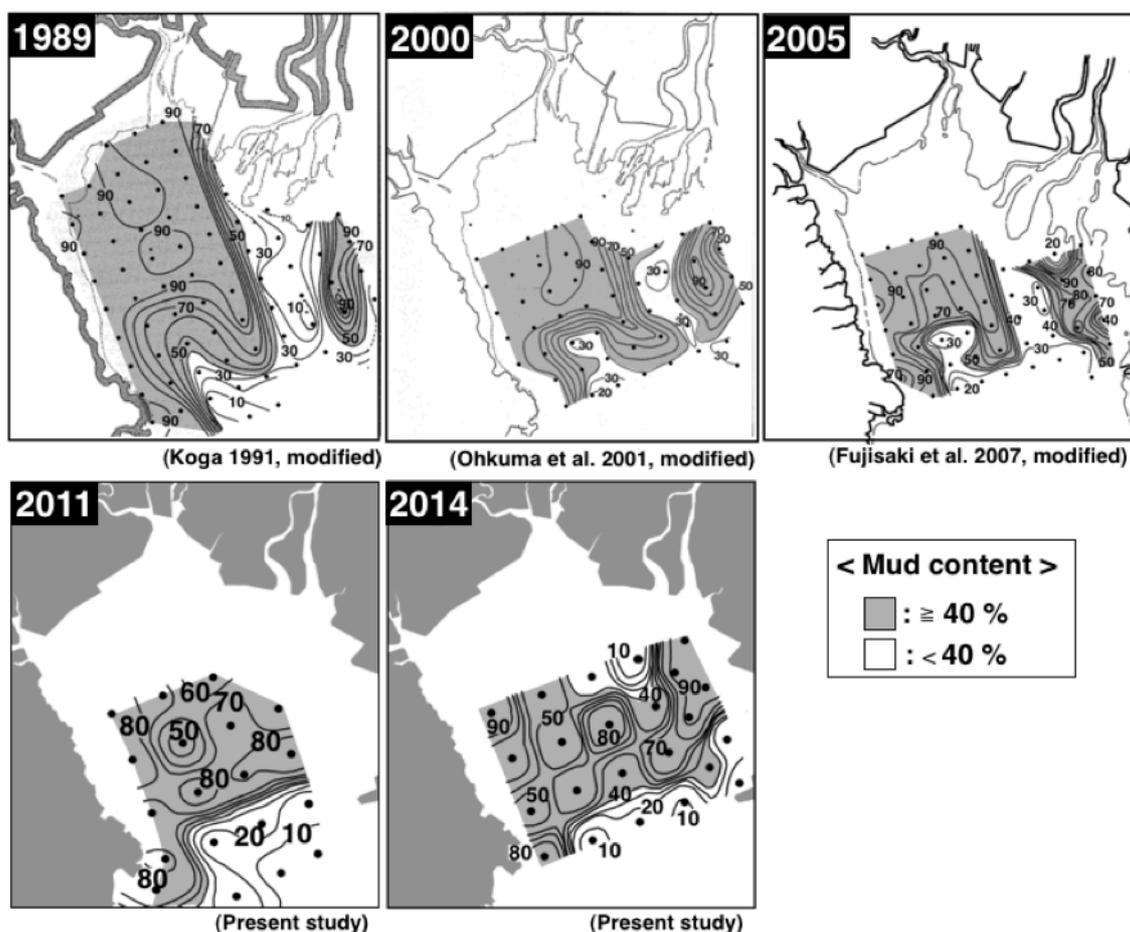


Fig. 24 有明海奥部海域の湾奥部における泥分の分布の変化. 上段は1989年8-9月,2000年9月,2005年10月に実施された過去の研究例,下段は2011年9月,2014年9月に実施した本研究の結果.

を縦断していた. この境界線は, 1975年~1976年に採集された底質試料に基づいた同海域の中央粒径値の分布図からも確認できることから(鎌田1980), 1970年代後半以降, この位置に安定して存在していたと考えられる. 2000年および2005年には, 上述の泥分の異なる底質の境界が依然として湾を縦断していたが, 1989年に比べ湾奥部の東側海域では泥分が増加する傾向が認められた. 2011年および2014年に実施した本研究の結果では, 湾奥部の東側海域において, さらに泥分が増加し, 逆に西側海域においては泥分の低下が認められた. その結果, 2005年以前に湾奥部を縦断していた泥分の異なる底質の境界が不明瞭になり, 湾奥部の東側海域においても砂泥底~泥底が広く分布するように変化してきたことが明らかになった(Orita et al. 2015).

このような広範囲にわたる海域の底質の泥分の変化は, その海域における懸濁粒子の堆積を左右する条件に大きな変化が生じていることを示している. 前述のように1990年代前半に有明海奥部海域の湾奥部東側に砂底が分布していたことは, ストークス則から演繹されるような粒径の小さい懸濁粒子が海底に堆積しない(cf. Gray and Elliott 2009), または一旦堆積しても再懸濁するような速い潮流速が, 当時この海域に存在していたことを示している. 主要河川の河口

は同海域の東側に集中しているため、このような潮流条件下では、流入してきた栄養塩の豊富な河川水は、速い潮流によって鉛直混合し、海水で希釈される。したがって、植物プランクトンの増殖が抑制され、内部生産された有機物も湾の広範囲に移流、拡散することで底質の organic enrichment が進行しにくい環境であったと考えられる。さらに、このような環境条件下においては、貧酸素水の発生も抑制されるため、同海域では夏季でも生物量および種多様性の豊富な底生生物群集が継続していたと考えられる。実際に、1989年の8月～9月に実施された調査では、同海域に位置する15地点の底生生物群集の密度が 3629.8 ± 2671.2 ind. m^{-2} (平均値 \pm 標準偏差)、種数が 47 ± 16 種であったことが示されている (古賀 1991)。

本研究における2011年から2014年の調査結果で、湾奥部の東側海域にも砂泥底～泥底の底質が広く分布するようになったことは、1990年代以前に比べて、同海域では、季節的に形成される密度躍層が発達しやすい環境へと変化してきたことを示している。このような条件下では、流入してきた栄養塩の豊富な河川水が直ちに希釈されず、発達した密度躍層の表層に留まって富栄養層が形成される。その層では、大規模な植物プランクトンのブルームが発生して (Fig. 6)、生産された易分解性の有機物が海底へ沈降する (Fig. 20)。このような一連の現象が毎年季節的に繰り返されることで底質の organic enrichment が進行し、現在では有明海奥部海域の湾奥部の広い範囲に、有機物含量の高い泥底が分布するようになったと考えられる。さらに、この海底の直上では、梅雨明け後の水温上昇期になると塩分躍層および水温躍層の両方を伴う強い密度躍層が形成されて、貧酸素水が発生することで、底生生物群集が衰退し、生物量や種多様性の乏しい状態が周年にわたり継続するような生態系へと変遷を遂げたことが考えられる。

まとめ

本研究では、過去 50 年にわたって、海域への栄養塩負荷量が増加していないにもかかわらず、近年、密度躍層の発達に伴い植物プランクトンのブルームおよび貧酸素水が発生している有明海奥部海域を対象として、密度躍層が発達することで生じる底質の物理化学的環境ならびに底生生物群集の変化を明らかにすることを目的とした。

有明海奥部海域においては、降雨に伴い大量の淡水が湾の最奥部に位置する河川から供給されることで密度躍層が形成され、特に梅雨後の 7 月～9 月に湾奥部側の海域を中心に密度躍層が発達する (Fig. 4)。密度躍層の発達時には、その表層において赤潮が発生し (Fig. 6)、植物プランクトン由来の易分解性有機物を多く含んだ懸濁粒子が沈降する (Fig. 20)。この密度躍層の発達に加えて、夏季に水温が上昇すると、密度躍層より底層において貧酸素水が発生し (Fig. 10)、易分解性の有機物含量の高い泥底では、底質が著しく嫌気化する (Fig. 8)。このような環境条件が季節的に繰り返されることで、底質の organic enrichment が進行し、有機物含量の高い泥底では、周年を通して生物量および種多様性の低い底生生物群集が継続するようになっていた (Fig. 11)。また、有明海のように強い潮汐流の発生する海域では、易分解性の有機物含量の高い泥底で発生した貧酸素水が潮汐流によって移流することにより、周辺の貧酸素水が発生しない砂底においても、底生生物群集の衰退を招いている可能性が示された。この砂底では、底層水の貧酸素化が緩和されると底生生物群集の生物量および種多様性が回復し、回復時期が早いほど、翌春季には生物量および種多様性の豊富な底生生物群集が形成される (Fig. 11)。このような環境攪乱に対する底生生物群集の応答が、泥底および砂底の底質環境間で異なることから、底質表層の泥分がもっとも支配的な要因として、有明海奥部海域における底生生物群集の空間分布に作用していた (Table 7)。以上のように、季節的に密度躍層が発達することが、海底環境および底生生物群集に対して、過去の研究例で記載されてきたことよりも複雑なプロセスを介して影響し、非調和的な底質環境および底生生物群集の衰退を招いていることが本研究により明らかになった。

さらに、本研究の結果では、有明海奥部海域の湾奥部の東側海域は、1990 年代以前には砂底が広く分布しており、近年、泥底～砂泥底の底質環境が拡大してきたことが示された (Fig. 24)。この結果は、同海域が、近年、密度躍層の発達しやすい海洋環境へと変化してきたことを示しており、上述のような生態系へと変遷してきたことを意味している。本研究により、日本の典型的な沿岸閉鎖性海域の 1 つである有明海奥部海域において、1990 年代後半以降、栄養塩負荷量の増加に伴わないで赤潮が頻発し、夏季に貧酸素水が発生するようになった原因の 1 つとして、密度躍層の発達が強く関与していることが示され、これまで沿岸閉鎖性海域において報じられてきた海域への栄養塩負荷量の増加に起因して生じる一連の海洋生態系の変化が、密度躍層が発達することによっても生じる可能性が示された。

謝辞

本研究を進めるにあたり、熱心なご指導を賜りました熊本県立大学環境共生学部の堤裕昭教授、小森田智大講師に心から御礼申し上げます。また、北海道大学大学院環境科学院の門谷茂教授、熊本県立大学環境共生学部の一宮睦雄准教授、広島大学環境安全センターの梅原亮博士、九州大学大学院工学研究院環境社会部門の小松利光教授、九州大学高等研究院の田井明助教、国立研究開発法人水産総合研究センター西海区水産研究所の山田勝雅博士には、多くの適切な助言を頂きました。熊本県立大学環境共生学部の海洋生態学研究室の皆様、および海洋資源学研究室の皆様、川口漁業共同組合の皆様、長崎大学水産学部海洋資源動態科学講座の鈴木利一教授、および和田実教授、長崎大学水産学部練習船鶴洋丸の技術職員の皆様、広島大学大学院生物圏科学研究科の大塚攻教授、広島大学生物生産学部附属練習船豊潮丸の技術職員の皆様、有限会社シーバックの柴沼成一郎氏、Korean Institute of Ocean Science & Technology の Jin-Woo Choi 博士には、野外調査に際してご協力を頂きました。大阪市立自然史博物館の有山啓之博士、東邦大学理学部生命圏環境科学科卒業生の小川洋氏、北九州市立自然史・歴史博物館の下村通誉博士、北海道大学理学部の角井敬知講師、広島大学大学院生物圏科学研究科の田中隼人博士、鹿児島大学大学院理工学研究科の佐藤正典教授、広島大学大学院生物圏科学研究科の自見直人氏、東北区水産研究所の阿部博和博士、岡山大学農学部の福田宏准教授、東京大学大気海洋研究所の高野剛史氏には、底生生物の種同定に関する情報を提供して頂きました。これらの諸先生、諸氏の協力のもとに本論文は執筆されました。これらの方々に深く御礼申し上げます。

引用文献

- Anderson DM, Burkholder JM, Cochlan WP, Glibert PM, Gobler CJ, Heil CA, Kudela RM, Parsons ML, Rensel JEJ, Townsend DW, Trainer VL, Vargo GA (2008) Harmful algal blooms and eutrophication: examining linkages from selected coastal regions of the United States. *Harmful Algae* 8, 39-53.
- Antonio ES, Kasai A, Ueno M, Won NI, Ishihi Y, Yokoyama H, Yamashita Y (2010) Spatial variation in organic matter utilization by benthic communities from Yura River–Estuary to offshore of Tango Sea, Japan. *Estuar Coast Shelf Sci* 86, 107-117.
- 有明海再生機構 (2011) 有明海再生機構の中間まとめ 有明海環境異変を科学技術はどこまで解明したか. 有明海再生機構 43-46
- Baustian MM, Nancy N, Rabalais NN (2009) Seasonal Composition of Benthic Macroinfauna Exposed to Hypoxia in the Northern Gulf of Mexico. *Estuaries and Coasts* 32, 975-983.
- Bonsdorff E, Blomqvist EM, Mattila J, Norkko A (1997) Coastal eutrophication: causes, consequences and perspectives in the archipelago areas of the northern Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 44, 63-72.
- Broszeit S, Davenport J, Bredendieck K, Harman L, McAllen R (2013) Seasonal oxygen-driven migration of mobile benthic fauna affected by natural water column stratification. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 125, 36-42.
- Carstensen J, Henriksen P, Heiskanen AS (2007) Summer algal blooms in shallow estuaries: Definition, mechanisms, and link to eutrophication. *Limnology and Oceanography* 52, 370-384.
- Carstensen J, Conley DJ, Bonsdorff E, Gustafsson BG, Hietanen S, Janas U, Jilbert T, Maximov A, Norkko A, Norkko J, Reed DC, Slomp CP, Timmermann K, Voss M (2014) Hypoxia in the Baltic Sea: Biogeochemical cycles, benthic fauna, and management. *Ambio* 43, 26-36.
- Cloern JE (2001) Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Marine ecology progress series* 210, 223-253.
- Dauer DM, Rodi AJ, Ranasinghe JA (1992) Effects of low dissolved oxygen events on the macrobenthos of the lower Chesapeake Bay. *Estuaries* 15, 384-391.
- Diaz RJ, Rosenberg R (1995) Marine benthic hypoxia: a review of its ecological effects and behavioural responses of benthic macro-fauna. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 33, 245-303.
- Diaz RJ, Rosenberg R (2008) Spreading Dead Zones and Consequences for Marine Ecosystems. *Science* 321, 926-929.
- Dortch Q, Rabalais NN, Turner RE, Rowe GT (1994) Respiration rates and hypoxia on the Louisiana

- shelf. *Estuaries* 17, 862-872.
- Dray S, Legendre P, Peres-Neto PR (2006) Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling* 196, 483-493.
- Dray S (2008) Moran's eigenvectors of spatial weighting matrices in R, appendix to Dray S, Legendre P, Peres-Neto PR (2006) Spatial modelling : a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM), *Ecological Modelling*, 196, 483-493
- Faganeli J, Avčini A, Fanuko N, Malej A, Turk V, Tušnik P, Vrišer B, Vukovič A (1985) Bottom layer anoxia in the central part of the Gulf of Trieste in the late summer of 1983. *Marine Pollution Bulletin* 16, 75-78.
- 藤崎博・大隈斉・山口忠則・有吉敏和 (2007) 有明海湾奥部の底質. 佐賀県有明水産振興センター研究報告 23, 37-40.
- Gooday AJ, Jorissen F, Levin LA, Middelburg JJ, Naqvi SWA, Rabalais NN, Scranton M, Zhang J (2009) Historical records of coastal eutrophication-induced hypoxia. *Biogeosciences Discussions* 6, 1707-1745.
- Graf G, Bengtsson W, Diesner U, Schulz R, Theede H (1982) Benthic response to sedimentation of a spring phytoplankton bloom: Process and budget. *Marine Biology* 67, 201-208.
- Gray JS, Wu RS, Or YY (2002) Effects of hypoxia and organic enrichment on the coastal marine environment. *Marine Ecology Progress Series* 238, 249-279.
- Gray JS, Elliott M (2009) The sediment and related environmental factors. In: *Ecology of Marine Sediments - from Science to Management*, second ed. Oxford University Press, Oxford, pp. 22-33.
- 濱田孝治・速水祐一・山本浩一・大串浩一郎・吉野健児・平川隆一・山田裕樹 (2008) 2006 年夏季の有明海奥部における大規模貧酸素化. *海の研究* 17, 371-377.
- 速水祐一・山本浩一・大串浩一郎・濱田孝治・平川隆一・宮坂仁・大森浩二 (2006) 夏季の有明海奥部における懸濁物輸送とその水質への影響. *海岸工学論文集* 53, 956-960.
- Heino J, Melo AS, Siqueira T, Soininen J, Valanko S, Bini LM (2015) Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshwater Biology* 60, 845-869.
- HELCOM (2009) Eutrophication in the Baltic Sea – An integrated thematic assessment of the effects of nutrient enrichment and eutrophication in the Baltic Sea region. *Baltic Sea Environmental Proceedings*, pp. 152.
- 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.
- 石谷哲覧・瀬口昌許・郡山益実 (2010) 有明海奥部西岸域における貧酸素水塊形成に及ぼす物理的及び生化学的要因の影響. *農業農村工学会論文集* 267, 69-77.

- Johansson B (1997) Behavioural response to gradually declining oxygen concentration by Baltic Sea macrobenthic crustaceans. *Marine Biology* 129, 71-78.
- Jørgensen BB (1980) Seasonal Oxygen Depletion in the Bottom Waters of a Danish Fjord and Its Effect on the Benthic Community. *Oikos* 34, 68-76.
- 鎌田泰彦 (1980) 有明海の沿岸地質・海底地形と底質. 月刊 海洋科学 12, 88-96.
- Kanaya G, Takagi S, Kikuchi E (2008) Spatial dietary variations in *Laternula marilina* (Bivalva) and *Hediste* spp. (Polychaeta) along environmental gradients in two brackish lagoons. *Marine Ecology Progress Series* 359, 133-144.
- 環境省有明海・八代海総合評価委員会 (2006) 委員会報告書. 環境省, pp.1-50.
- Karlson K, Rosenberg R, Bonsdorff E (2002) Temporal and spatial large-scale effects of eutrophication and oxygen deficiency on benthic fauna in Scandinavian and Baltic waters: a review. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 40, 427-489.
- Karydis M, Kitsiou D (2014) Eutrophication in the European Regional Seas: A Review on Impacts, Assessment and Policy. In: Sebastia, M.T., *Phytoplankton Biology, Classification and environmental impacts*. Nova Science Publishers, Inc., New York, 167-243.
- Kemp WM, Sampou PA, Garber J, Tuttle J, Boynton WR (1992) Seasonal depletion of oxygen from bottom waters of Chesapeake Bay: relative roles of benthic and planktonic respiration and physical exchange processes. *Marine Ecology Progress Series* 85, 137-152.
- Kemp WM, Boynton WR, Adolf JE, Boesch DF, and 14 others (2005) Eutrophication of Chesapeake Bay: historical trends and ecological interactions. *Marine Ecology Progress Series* 303, 1-29.
- 古賀秀昭 (1991) 有明海北西海域の底質及び底生生物. 佐賀県有明水産試験場研究報告 20: 55-62.
- 小森田智大・梅原亮・田井明・高橋徹・折田亮・堤裕昭 (2015) 諫早湾調整池からの高濁度排水が諫早湾内の短期的なアンモニア態窒素の挙動に与える影響. *水環境学会誌* 38, 75-80.
- Larsson U, Elmgren R, Wulff F (1985) Eutrophication and the Baltic Sea: causes and consequences. *Ambio* 14, 9-14.
- Legendre P, Gallagher ED (2001) Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129, 271-280.
- Levin LA, Ekau W, Gooday AJ, Jorissen F, Middelburg JJ, Naqvi W, Neira C, Rabalais NN, Zhang J (2009) Effects of natural and human-induced hypoxia on coastal benthos. *Biogeosciences Discussions* 6, 3563-3654.
- Lim HS, Diaz RJ, Hong JS, Schaffner LC (2006) Hypoxia and benthic community recovery in Korean coastal waters. *Marine Pollution Bulletin* 52, 1517-1526.

- Lorenzen CJ (1967) Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations. *Limnol. Oceanogr.* 12, 343-346.
- 松川康夫・佐々木克之・羽生洋三 (2014) 有明海奥部の貧酸素と諫早湾干拓事業の因果関係の検証. *海の研究* 23, 87-110.
- McAllen R, Davenport J, Bredendieck K, Dunne D (2009) Seasonal structuring of a benthic community exposed to regular hypoxic events. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 368, 67-74.
- Middelburg JJ, Levin LA (2009) Coastal hypoxia and sediment biogeochemistry. *Biogeosciences Discuss* 6, 3655-3706.
- Modig H, Ólafsson E (1998) Responses of Baltic benthic invertebrates to hypoxic events. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 229, 133-148.
- Montagna PA, Ritter C (2006) Direct and indirect effects of hypoxia on benthos in Corpus Christi Bay, Texas, U.S.A. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 330, 119-131.
- Montani S, Tada K, Okaichi T (1988) Purine and pyrimidine bases in marine particles in the Seto Inland Sea, Japan. *Marine Chemistry* 25, 359-371.
- 門谷茂 (1990) 粒子状物質の挙動. 柳 哲雄 編, 潮目の科学 – 沿岸フロント域の物理・化学・生物過程 –. 恒星社厚生閣: 50-67.
- 中山哲巖・差益信哉・時吉学・木元克則 (2003) 有明海北西部で発生する貧酸素水塊に着目した現地調査. *海岸工学論文集* 50, 976-980.
- Nilsson HC, Rosenberg R (2000) Succession in marine benthic habitats and fauna in response to oxygen deficiency: analysed by sediment profile imaging and by grab samples. *Marine Ecology Progress Series* 197, 139-149.
- Nixon SW (1995) Coastal marine eutrophication: a definition, social causes, and future concerns. *Ophelia* 41, 199-219.
- 乗木新一郎・海老原真弓・工藤純子 (2000) 東京湾湾口部における沈降粒子束の季節変動 -特に台風通過後の一時的な生物生産を中心にして-. *海の研究* 9, 205-217.
- Officer CB, Biggs RB, Taft JL, Cronin LE, Tyler MA, Boynton WR (1984) Chesapeake Bay anoxia: origin, development, and significance. *Science* 223, 22-27.
- 大隈斉・江口泰蔵・川原逸郎・伊藤史郎 (2001) 有明海湾奥部の底質およびマクロベントス. 佐賀県有明水産振興センター研究報告 20: 55-62.
- 奥田武弘・野田隆史・山本智子・堀正和・仲岡雅裕 (2010) 群集構造決定機構に対する環境と空間の相対的重要性: 岩礁潮間帯における生物群間比較 (<特集> 生物の空間分布・動態と生態的特性との関係: マクロ生態学からの視点). *日本生態学会誌* 60, 227-239.

- Okuda T, Noda T, Yamamoto T, Hori M, Nakaoka M (2010) Contribution of environmental and spatial processes to rocky intertidal metacommunity structure. *Acta Oecologica* 36, 413-422.
- Orita R, Umehara A, Komorita T, Choi JW, Montani S, Komatsu T, Tsutsumi H (2015) Contribution of the development of the stratification of water to the expansion of Dead Zone: a sedimentological approach. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 164, 204-213
- Pearson TH, Rosenberg R (1976) A comparative study of the effects on the marine environment of wastes from cellulose industries in Scotland and Sweden. *Ambio* 5, 77-79.
- Pearson TH, Rosenberg R (1978) Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 16, 229-311.
- Peres-Neto PR, Legendre P (2010) Estimating and controlling for spatial structure in the study of ecological communities. *Global Ecology and Biogeography* 19, 174-184.
- Pilotto F, Free G, Cardoso AC, Wolfram G, Solimini AG (2012) Spatial variance of profundal and sublittoral invertebrate benthic communities in response to eutrophication and morphological pressures. *Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie* 180, 101-110.
- Quillien N, Nordström MC, Gauthier O, Bonsdorff E, Paulet YM, Grall J (2015) Effects of macroalgal accumulations on the variability in zoobenthos of high-energy macrotidal sandy beaches. *Marine Ecology Progress Series* 522, 97-114.
- Rabalais NN, Turner RE, Gupta BKS, Platon E, Parsons ML (2007) Sediments tell the history of eutrophication and hypoxia in the northern Gulf of Mexico. *Ecological Applications* 17, S129-S143.
- Rabalais NN, Cai WJ, Carstensen J, Conley DJ, Fry B, Hu X, Zoraida QR, Rosenberg R, Slomp CA, Turner RE, Voss M, Wissel B, Zhang J (2014) Eutrophication-Driven Deoxygenation in the Coastal Ocean. *Oceanography* 27, 172-183.
- Riedel B, Zuschin M, Haselmair A, Stachowitsch M (2008) Oxygen depletion under glass: behavioural responses of benthic macrofauna to induced anoxia in the northern Adriatic. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 367:17-27.
- Riedel B, Zuschin M, Stachowitsch M (2012) Tolerance of benthic macrofauna to hypoxia and anoxia in shallow coastal seas: a realistic scenario. *Marine Ecology Progress Series* 458, 39-52.
- Riedel B, Pados T, Pretterebner K, Schiemer L, Steckbauer A, Haselmair A, Zuschin M, Stachowitsch M (2014) Effect of hypoxia and anoxia on invertebrate behaviour: ecological perspectives from species to community level. *Biogeosciences* 11, 1491-1518.
- Rosenberg R (1992) Eutrophication-related marine ecosystem studies in western Sweden. by G. Colombo, I. Ferrari, U. Ceccherelli & R. Rossi. Olsen & Olsen, Fredensborg, 17-20.

- Saito H, Ueno M, Hayashi I (1998) Temporal fluctuation in the abundance of a semelid bivalve, *Theora fragilis* (A. Adams) in Maizuru Bay, Sea of Japan. *Hydrobiologia* 375/376, 151-163.
- 佐藤正典・田北徹 (2000) 有明海の生物相と環境. 佐藤正典 編, 有明海の生きものたち:干潟・河口域の生物多様性. 海游舎: 9-36.
- Seliger HH, Boggs JA, Biggley WH (1985) Catastrophic anoxia in the Chesapeake Bay in 1984. *Science* 228, 70-73.
- Simpson JH, Hunter JR (1974) Fronts in the Irish sea. *Nature* 250, 404-406.
- Skei J, Larsson P, Rosenberg R, Jonsson P, Olsson M, Broman D (2000) Eutrophication and contaminants in aquatic ecosystems. *AMBIO: A Journal of the Human Environment* 29, 184-194.
- 園田吉弘・滝川清・床波武富・今村義郎・齋藤孝 (2009) 有明海湾奥部における底質の堆積環境特性と底生生物の分布特性. 土木学会論文集 B2, 1236-1240.
- Sonoda Y, Takikawa K, Aoyama C, Saito T (2011) DISTRIBUTION CHARACTERISTICS OF WATER QUALITY, SEDIMENTS, AND BENTHOS IN THE ARIAKE SEA AREA. *Journal of Japan Society of Civil Engineers Ser. G*, 150-169.
- 水産総合研究センター西海区水産研究所 (2011) 有明海奥部における貧酸素水塊の発生状況.
- 陶山典子・奥石裕一・須田有輔・村井武四 (2003) 底質からみた有明海北部の海域区分とマクロベントス. 水産大学校研究報告 51: 105-114.
- Suzuki R, Ishimaru T (1990) An improved method for the determination of phytoplankton chlorophyll using N, N-dimethylformamide. *Journal of the Oceanographical Society* 46, 190-194.
- 多田邦尚・門谷茂・Suksomjit V・広瀬敏一・一見和彦 (2009) ハマチ *Sariola quinqueradiata* 養殖場における沈降粒子束. 日本水産学会誌 75, 383-389.
- Takahashi T, Umehara A, Tsutsumi H (2014) Diffusion of microcystins (cyanobacteria hepatotoxins) from the reservoir of Isahaya Bay, Japan, into the marine and surrounding ecosystems as a result of large-scale drainage. *Marine pollution bulletin* 89, 250-258.
- Tanaka M, Kikuchi T (1979) Ecological studies on benthic macrofauna in Tomoe Cove, Amakusa. III. Life history and population fluctuation of major molluscs. *Publ Amakusa Mar Biol Lab Kyushu Univ* 5, 79-115.
- Theede H, Ponat A, Hiroki K, Schlieper C (1969) Studies on the resistance of marine bottom invertebrates to oxygen-deficiency and hydrogen sulphide. *Marine Biology* 2, 325-337.
- Theede H (1973) Comparative studies on the influence of oxygen deficiency and hydrogen sulphide on marine bottom invertebrates. *Netherlands Journal of Sea Research* 7, 244-252.
- 徳永貴久・児玉真史・木元克則・柴原芳一 (2009) 有明海湾奥西部海域における貧酸素水塊の形成特性. 土木学会論文集 B2 (海岸工学) 65, 1011-1015.

- Tsujimoto A, Yasuhara M, Nomura R, Yamazaki H, Sampei Y, Hirose K, Yoshikawa S (2008) Development of modern benthic ecosystems in eutrophic coastal oceans: the foraminiferal record over the last 200 years, Osaka Bay, Japan. *Marine Micropaleontology* 69, 225-239.
- 筑紫康博・松井繁明 (2003) 有明海における貧酸素水塊の分布と発生要因. 福岡県水産海洋技術センター研究報告 13, 103-110.
- 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・安達貴裕・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.
- 堤裕昭・木村千寿子・永田紗矢香・佃政則・山口一岩・高橋徹・門谷茂 (2004) 広域定期観測による有明海水環境の現状 (シンポジウム: 沿岸海洋学からみた有明海問題). *沿岸海洋研究* 42, 35-42.
- 堤裕昭・木村千寿子・永田紗矢香・佃政則・山口一岩・高橋徹・木村成延・立花正生・小松利光・門谷茂 (2005) 陸域からの栄養塩負荷量の増加に起因しない有明海奥における大規模赤潮の発生メカニズム. *海の研究* 15, 165-189.
- 堤裕昭・堤彩・高松篤志・木村千寿子・永田紗矢香・佃政則・小森田智大・高橋徹・門谷茂 (2007) 有明海奥部における夏季の貧酸素水発生海域の拡大とそのメカニズム. *海の研究* 16, 183-202.
- Tsutsumi H, Takamatsu A, Nagata A, Orita R, Umehara A, Komorita T, Shibamura S, Takahashi T, Komatsu T, Montani S (2015) Implications of changes in the benthic environment and decline of macro-benthic communities in the inner part of Ariake Bay in relation to seasonal hypoxia. *Plankton & Benthos Research* 10, 187-201.
- Turner RE, Schroeder WW, Wiseman WJ (1987) The role of stratification in the deoxygenation of Mobile Bay and adjacent shelf bottom waters. *Estuaries* 10, 13-19.
- 上杉誠・佐藤慎一・佐藤正典・近藤寛 (2012) 諫早湾潮止め後 10 年間の有明海における主な底生動物相の変化. *日本ベントス学会誌* 66, 82-92.
- Umehara A, Komorita T, Tai A, Takahashi T, Orita R, Tsutsumi H (2015) Short-term dynamics of cyanobacterial toxins (microcystins) following a discharge from a coastal reservoir in Isahaya Bay, Japan. *Marine pollution bulletin* 92, 73-79.
- Van Colen C, Montserrat F, Vincx M, Herman PM, Ysebaert T, Degraer S (2010) Long-term divergent tidal flat benthic community recovery following hypoxia-induced mortality. *Marine Pollution Bulletin* 60, 178-186.
- Wiseman WJ, Rabalais NN, Turner RE, Dinnel SP, MacNaughton A (1997) Seasonal and interannual variability within the Louisiana coastal current: stratification and hypoxia. *Journal of Marine*

- Systems 12, 237-248.
- Yamada K, Tanaka Y, Era T, Nakaoka M (2014) Environmental and spatial controls of macroinvertebrate functional assemblages in seagrass ecosystems along the Pacific coast of northern Japan. *Global Ecology and Conservation* 2, 47-61.
- 柳 哲雄 (1994) 沿岸海洋学 -海の中でものはどう動くか- 改訂版. 恒星社厚生閣. pp. 154.
- Yanagi T, Shimomura M (2006) Seasonal variation in the transverse and layered structure of estuarine circulation in Ariake Bay, Japan. *Continental shelf research* 26, 2598-2606.
- 横内克巳・半田亮司・川村嘉応・吉田雄一・山本憲一・清本容子・岡村和磨・藤原豪 (2005) 有明海における水質環境の水平分布と経時変化. *海と空* 80, 141-162.
- Yokoyama H, Hayashi I (1980) Zonation and species diversity of smaller macrobenthos in the westernmost part of Wakasa Bay (the Sea of Tango). *J Oceanogr Soc Japan* 36, 46-58
- Yokoyama H, Choi JW (2010) New records of three Paraprionospio species (Polychaeta: Spionidae) from Korean waters. *Ocean Sci. J.* 45, 55-61.
- 横山佳裕・吉次祥子・中嶋雅孝・長谷川明宏・山田耕士・中西弘 (2006) 珪藻プランクトンのレーザー利用による諫早湾における懸濁粒子の輸送と堆積起源の推定. *水環境学会誌* 29, 829-835.
- Yoshino K, Hamada T, Yamamoto K, Hayami Y, Yamaguchi S, Ohgushi K (2010) Effects of hypoxia and organic enrichment on estuarine macrofauna in the inner part of Ariake Bay. *Hydrobiologia* 652, 23-38.
- Yoshino K, Katano T, Ito Y, Hamada T, Fujii N, Hayami, Y (2014) Community assembly by limited recruitment in a hypoxia stressed soft bottom: A case study of macrobenthos in Ariake Bay. *Plankton & Benthos Research* 9, 57-66.

付表

Appendix A. Table 鉛直混合期 (2013年4月) および成層期 (2013年8月) の底生生物群集の解析に使用した底生生物のリスト. Taxa (Am; amphipoda, As; asteroidea, Bi; bivalvia, Cn; cnidaria, Cu; cumacea, De; decapoda, Ga; gastropoda, Ho; Holothuroidea, Is; isopoda, Le; leptostraca, Ne; nemertea, Op; ophiuroidea, Os; ostracoda, Pl; platyhelminthes, Po; polychaeta, Si; Sipuncula, Ta; tanaidacea).

Rank	Mixing period				Stratified period					
	Species	Taxa	Abundance (ind. m ⁻²)	Proportion (%)	Occurrence sites	Species	Taxa	Abundance (ind. m ⁻²)	Proportion (%)	Occurrence sites
1	<i>Photis cf. longicaudata</i>	Am	14041.7	17.1	17	<i>Veremolpa micra</i>	Bi	11333.3	21.7	19
2	<i>Veremolpa micra</i>	Bi	9783.3	11.9	20	<i>Sternaspis costata</i>	Po	5050.0	9.7	16
3	<i>Aoroides curvipes</i>	Am	6725.0	8.2	17	<i>Arcuatula japonica</i>	Bi	4266.7	8.2	11
4	<i>Sternaspis costata</i>	Po	5875.0	7.2	18	<i>Ampelisca bocki</i>	Am	2000.0	3.8	15
5	<i>Theora lubrica</i>	Bi	5166.7	6.3	20	<i>Arcuatula senhousia</i>	Bi	1908.3	3.6	4
6	<i>Amphiteis</i> sp.	Po	3250.0	4.0	8	<i>Theora lubrica</i>	Bi	1433.3	2.7	18
7	Leuconidae sp.	Cu	1666.7	2.0	14	<i>Magelona japonica</i>	Po	1258.3	2.4	16
8	Nemertea	Ne	1600.0	1.9	24	<i>Paraprionospio cordifolia</i>	Po	1233.3	2.4	19
9	<i>Chitinomandibulum</i> sp.	Am	1541.7	1.9	11	<i>Ampelisca brevicornis</i>	Am	1050.0	2.0	13
10	<i>Magelona japonica</i>	Po	1516.7	1.8	20	<i>Amphiteis</i> sp.	Po	933.3	1.8	6
11	<i>Praxillella pacifica</i>	Po	1325.0	1.6	11	Nemertea	Ne	916.7	1.8	16
12	<i>Glycinde</i> sp.	Po	1258.3	1.5	20	<i>Photis cf. longicaudata</i>	Am	883.3	1.7	10
13	<i>Ampelisca bocki</i>	Am	1225.0	1.5	9	<i>Praxillella pacifica</i>	Po	866.7	1.7	12
14	<i>Eunice</i> sp.	Po	1191.7	1.5	6	Amphiridae spp.	Op	850.0	1.6	11
15	Ostracoda sp.i	Os	950.0	1.2	3	<i>Nippopisella nagatai</i>	Am	758.3	1.4	8
16	Amphiridae spp.	Op	941.7	1.1	14	Lumbrineridae spp.	Po	741.7	1.4	11
17	<i>Philine orientalis</i>	Ga	908.3	1.1	21	<i>Mediomastus</i> sp.	Po	691.7	1.3	12
18	Lumbrineridae spp.	Po	883.3	1.1	14	<i>Raeta pulchella</i>	Bi	641.7	1.2	21
19	<i>Paraprionospio cordifolia</i>	Po	858.3	1.0	18	<i>Eunice</i> sp.	Po	583.3	1.1	4
20	<i>Caprella</i> sp.B	Am	816.7	1.0	2	<i>Ringicula doliaris</i>	Ga	575.0	1.1	15
21	<i>Erichthonius convexus</i>	Am	800.0	1.0	5	<i>Ampharate</i> sp.	Po	466.7	0.9	5
22	<i>Modiolus comptus</i>	Bi	800.0	1.0	6	<i>Glycera</i> spp.	Po	400.0	0.8	15
23	<i>Ampelisca brevicornis</i>	Am	733.3	0.9	14	<i>Chaetozone</i> sp.	Po	391.7	0.7	11
24	<i>Mediomastus</i> sp.	Po	700.0	0.9	13	<i>Magelona</i> sp.C	Po	383.3	0.7	12
25	<i>Crassicornophium</i> spp.	Am	641.7	0.8	9	<i>Clymenella koellikeri</i>	Po	350.0	0.7	7
26	<i>Sigambra hanaokai</i>	Po	633.3	0.8	22	<i>Solen kikuchii</i>	Bi	341.7	0.7	13
27	<i>Monocorophium</i> spp.	Am	616.7	0.8	11	<i>Glycinde</i> sp.	Po	333.3	0.6	15
28	<i>Nephtys oligobranchia</i>	Po	566.7	0.7	19	<i>Modiolus</i> sp.	Bi	316.7	0.6	8
29	<i>Clymenella koellikeri</i>	Po	466.7	0.6	8	<i>Maldane pigmentata</i>	Po	308.3	0.6	6
30	Platyhelminthes	Pl	375.0	0.5	10	Signalionidae sp.1	Po	308.3	0.6	12
31	<i>Podocerus inconspicuus</i>	Am	366.7	0.4	7	<i>Terebellides</i> sp.	Po	291.7	0.6	10
32	<i>Harmothoe glomerosa</i>	Po	358.3	0.4	8	<i>Ophiura</i> sp.	Op	266.7	0.5	8
33	<i>Chone</i> sp.	Po	358.3	0.4	8	<i>Nephtys oligobranchia</i>	Po	258.3	0.5	11
34	<i>Pseudopolydora</i> sp.A	Po	358.3	0.4	8	<i>Sigambra hanaokai</i>	Po	250.0	0.5	15
35	<i>Glycera</i> spp.	Po	341.7	0.4	17	<i>Brada</i> sp.	Po	241.7	0.5	10
36	<i>Raeta pulchella</i>	Bi	341.7	0.4	17	<i>Chone</i> sp.	Po	233.3	0.4	8
37	<i>Phyllodoce</i> sp.1	Po	333.3	0.4	15	<i>Philine orientalis</i>	Ga	233.3	0.4	15
38	<i>Arcuatula senhousia</i>	Bi	308.3	0.4	4	<i>Spiochaetopterus</i> sp.	Po	216.7	0.4	13
39	Sabellaridae gen. sp.	Po	283.3	0.3	7	<i>Nipponarca bistrigata</i>	Bi	216.7	0.4	9
40	<i>Pinnixa penultipedalis</i>	De	283.3	0.3	6	<i>Euphilomedes</i> sp.	Os	208.3	0.4	3
41	<i>Nippopisella nagatai</i>	Am	275.0	0.3	5	<i>Idunella orientalis</i>	Am	200.0	0.4	3
42	<i>Gammaropsis utinomii</i>	Am	275.0	0.3	4	<i>Pillucina pisidium</i>	Bi	200.0	0.4	8
43	<i>Pillucina pisidium</i>	Bi	266.7	0.3	9	<i>Paradoneis</i> sp.1	Po	191.7	0.4	5
44	<i>Heteromastus</i> sp.	Po	258.3	0.3	9	<i>Langerhansia cornuta</i>	Po	191.7	0.4	3
45	<i>Arcuatula japonica</i>	Bi	258.3	0.3	8	<i>Cyclasterope</i> spp.	Os	191.7	0.4	6
46	Leptocheilidae sp.	Ta	241.7	0.3	7	<i>Modiolus comptus</i>	Bi	191.7	0.4	4
47	<i>Langerhansia cornuta</i>	Po	233.3	0.3	5	<i>Notomastus</i> sp.	Po	183.3	0.4	12
48	<i>Eulalia</i> sp.	Po	225.0	0.3	10	<i>Euchone</i> sp.	Po	183.3	0.4	8
49	<i>Priscomilitaris tenuis</i>	Am	225.0	0.3	8	<i>Eocuma</i> sp.	Cu	183.3	0.4	14
50	<i>Alveinus ojanus</i>	Bi	225.0	0.3	8	<i>Eulalia</i> sp.	Po	166.7	0.3	7
51	<i>Ringicula doliaris</i>	Ga	225.0	0.3	7	<i>Phyllodoce</i> sp.1	Po	166.7	0.3	11
52	<i>Anadara kagoshimensis</i>	Bi	216.7	0.3	4	<i>Lagis bocki</i>	Po	166.7	0.3	11
53	<i>Paradoneis nipponica</i>	Po	208.3	0.3	4	<i>Paphia undulata</i>	Bi	166.7	0.3	10
54	<i>Notomastus</i> sp.	Po	191.7	0.2	10	<i>Cirrophorus branchiatus</i>	Po	158.3	0.3	4
55	<i>Myriochele</i> sp.	Po	191.7	0.2	10	Chrysopetalidae gen. sp.	Po	158.3	0.3	5
56	<i>Prionospio dubia</i>	Po	191.7	0.2	8	<i>Lysippe</i> sp.	Po	150.0	0.3	4
57	<i>Neilonella</i> sp.	Bi	191.7	0.2	12	<i>Thelepinæ</i> sp.	Po	150.0	0.3	5
58	<i>Iphinoe</i> sp.	Cu	183.3	0.2	7	<i>Byblis japonicus</i>	Am	150.0	0.3	5
59	Amphipoda sp.36	Am	150.0	0.2	8	Ophiuroidea sp.6	Op	150.0	0.3	4
60	<i>Maldane pigmentata</i>	Po	133.3	0.2	6	<i>Heteromastus</i> sp.	Po	125.0	0.2	5
61	<i>Brada</i> sp.	Po	133.3	0.2	8	<i>Prionospio dubia</i>	Po	125.0	0.2	3
62	Signalionidae sp.1	Po	133.3	0.2	7	<i>Paradoneis nipponica</i>	Po	116.7	0.2	5
63	Ophiuroidea sp.11	Op	133.3	0.2	5	Hesionidae sp.2	Po	116.7	0.2	4
64	<i>Podarkeopsis brevivalpa</i>	Po	125.0	0.2	8	<i>Anadara kagoshimensis</i>	Bi	116.7	0.2	4
65	<i>Ophiura</i> sp.	Op	125.0	0.2	9	<i>Aphelocheata</i> sp.	Po	108.3	0.2	8
66	<i>Odostomia</i> sp.	Ga	125.0	0.2	5	<i>Cerapus erae</i>	Am	108.3	0.2	6
67	<i>Cirrophorus branchiatus</i>	Po	116.7	0.1	3	<i>Pectinaria</i> sp.	Po	100.0	0.2	5
68	<i>Harmothoe plaeculara</i>	Po	116.7	0.1	8	<i>Janice</i> sp.	Am	100.0	0.2	2
69	<i>Ampharate</i> sp.	Po	116.7	0.1	2	Ophiuroidea sp.11	Op	100.0	0.2	2
70	<i>Byblis japonicus</i>	Am	116.7	0.1	5	<i>Cirriformia</i> sp.	Po	91.7	0.2	5

Appendix A. Table (continued)

Rank	Mixing period				Stratified period					
	Species	Taxa	Abundance (ind. m ⁻²)	Proportion (%)	Occurrence sites	Species	Taxa	Abundance (ind. m ⁻²)	Proportion (%)	Occurrence sites
71	<i>Acanthomysis</i> sp.	De	116.7	0.1	10	<i>Typosyllis</i> sp.	Po	91.7	0.2	2
72	Hesionidae sp.2	Po	108.3	0.1	8	<i>Aonides oxycephala</i>	Po	91.7	0.2	6
73	<i>Exogone uniformis</i>	Po	108.3	0.1	3	<i>Pseudopythina tsurumaru</i>	Bi	91.7	0.2	3
74	<i>Typosyllis</i> sp.	Po	108.3	0.1	2	<i>Bivalvia</i> sp.32	Bi	91.7	0.2	8
75	<i>Spiophanes bombyx</i>	Po	108.3	0.1	4	<i>Nudibranchia</i> sp.	Ga	91.7	0.2	6
76	<i>Melanella</i> sp.	Ga	108.3	0.1	4	<i>Praxillella praetermissa</i>	Po	83.3	0.2	4
77	<i>Schistomeringos</i> sp.	Po	100.0	0.1	5	<i>Spiophanes kroeyeri</i>	Po	83.3	0.2	3
78	<i>Euchone</i> sp.	Po	100.0	0.1	7	<i>Limaria amakusaensis</i>	Bi	83.3	0.2	5
79	<i>Pseudopolydora</i> sp.B	Po	100.0	0.1	3	<i>Modiolus modularides</i>	Bi	83.3	0.2	4
80	<i>Chrysopetalidae</i> gen. sp.	Po	91.7	0.1	5	<i>Myriochele</i> sp.	Po	75.0	0.1	5
81	<i>Eteone</i> sp.1	Po	91.7	0.1	9	<i>Astropecten scoparius</i>	As	75.0	0.1	4
82	<i>Lagis bocki</i>	Po	91.7	0.1	7	<i>Nectoneanthes oxypoda</i>	Po	66.7	0.1	7
83	<i>Magelona</i> sp.C	Po	83.3	0.1	6	Ischyroceridae gen. et sp. Indet.	Am	66.7	0.1	2
84	<i>Nectoneanthes oxypoda</i>	Po	83.3	0.1	6	<i>Trigonothracia pusilla</i>	Bi	66.7	0.1	6
85	<i>Scolecopsis</i> sp.	Po	83.3	0.1	5	<i>Alveinus ojanus</i>	Bi	66.7	0.1	2
86	<i>Eocuma</i> sp.	Cu	83.3	0.1	9	<i>Nereis zonata</i>	Po	58.3	0.1	3
87	<i>Solen kikuchii</i>	Bi	83.3	0.1	8	<i>Phyllodoce</i> sp.2	Po	58.3	0.1	6
88	<i>Nereis zonata</i>	Po	75.0	0.1	4	<i>Spiophanes bombyx</i>	Po	58.3	0.1	2
89	<i>Bodotira</i> sp.A	Cu	75.0	0.1	3	<i>Loimia</i> sp.	Po	58.3	0.1	5
90	<i>Praxillella</i> sp.2	Po	66.7	0.1	3	<i>Leptocheiliidae</i> sp.	Ta	58.3	0.1	2
91	<i>Spirochaetopterus</i> sp.	Po	66.7	0.1	6	<i>Eulima bifascialis</i>	Ga	58.3	0.1	4
92	<i>Magelona</i> sp.A	Po	66.7	0.1	7	<i>Sipuncula</i>	Si	58.3	0.1	4
93	<i>Thelepinax</i> sp.	Po	66.7	0.1	2	<i>Prionospio paradisea</i>	Po	50.0	0.1	1
94	<i>Janice</i> sp.	Am	66.7	0.1	1	<i>Melita longidactyla</i>	Am	50.0	0.1	3
95	Lamprovidae sp.	Cu	66.7	0.1	4	Pakistanapseudinae sp.	Ta	50.0	0.1	5
96	Ophiuroidea sp.6	Op	66.7	0.1	4	<i>Heterodesmus apriculus</i>	Os	50.0	0.1	2
97	<i>Orinella pulchella</i>	Ga	66.7	0.1	7	Holoturoidea sp.3	Ho	50.0	0.1	4
98	<i>Aphelochaeta</i> sp.	Po	58.3	0.1	5	<i>Zafra</i> sp.	Ga	50.0	0.1	4
99	<i>Chaetozone</i> sp.	Po	58.3	0.1	7	<i>Podarkeopsis brevipalpa</i>	Po	41.7	0.1	5
100	<i>Aonides oxycephala</i>	Po	58.3	0.1	4	<i>Eunoe</i> sp.1	Po	41.7	0.1	5
101	<i>Sinocorophium</i> sp.	Am	58.3	0.1	3	<i>Pseudopolydora</i> sp.A	Po	41.7	0.1	4
102	<i>Melita longidactyla</i>	Am	58.3	0.1	5	<i>Idunella curvidactyla</i>	Am	41.7	0.1	4
103	<i>Campylaspis</i> sp.B	Cu	58.3	0.1	5	<i>Nebalia japonensis</i>	Le	41.7	0.1	2
104	Pakistanapseudinae sp.	Ta	58.3	0.1	4	Cnidaria sp.A	Cn	41.7	0.1	2
105	Actiniaria sp.	Cn	58.3	0.1	6	<i>Schistomeringos</i> sp.	Po	33.3	0.1	2
106	<i>Abra lunella</i>	Bi	58.3	0.1	5	<i>Acoetes jogasimae</i>	Po	33.3	0.1	3
107	<i>Clymenella enshuense</i>	Po	50.0	0.1	2	<i>Pseudopolydora</i> sp.B	Po	33.3	0.1	2
108	<i>Paradoneis</i> sp.1	Po	50.0	0.1	4	<i>Scolecopsis</i> sp.	Po	33.3	0.1	3
109	<i>Dorvillea</i> sp.	Po	50.0	0.1	3	<i>Nicolea</i> sp.	Po	33.3	0.1	2
110	<i>Terebellinae</i> sp.	Po	50.0	0.1	3	<i>Gammaropsis atlantica varius</i>	Am	33.3	0.1	1
111	<i>Maeropsis serratipalma</i>	Am	50.0	0.1	2	<i>Gammaropsis utinomii</i>	Am	33.3	0.1	3
112	<i>Cylichna buplicata</i>	Bi	50.0	0.1	4	<i>Cirolana</i> sp.	Is	33.3	0.1	4
113	<i>Paralacydonia</i> sp.	Po	41.7	0.1	4	<i>Laternula anatina</i>	Bi	33.3	0.1	3
114	<i>Phyllodoce</i> sp.2	Po	41.7	0.1	4	<i>Solemya pusilla</i>	Bi	33.3	0.1	2
115	<i>Phole</i> sp.	Po	41.7	0.1	3	<i>Cylichna buplicata</i>	Ga	33.3	0.1	3
116	<i>Prionospio japonica</i>	Po	41.7	0.1	3	<i>Orinella pulchella</i>	Ga	33.3	0.1	3
117	<i>Lysippe</i> sp.	Po	41.7	0.1	1					
118	<i>Terebellidae</i> sp.	Po	41.7	0.1	4					
119	<i>Eochelidium lenorostralum</i>	Am	41.7	0.1	3					
120	<i>Phtisicidae</i> sp.	Am	41.7	0.1	3					
121	<i>Cyclasterope</i> spp.	Os	41.7	0.1	2					
122	Holoturoidea sp.3	Ho	41.7	0.1	3					
123	<i>Modiolus</i> sp.	Bi	41.7	0.1	3					
124	<i>Capitella</i> sp.	Po	33.3	0.0	3					
125	<i>Idunella orientaris</i>	Am	33.3	0.0	2					
126	Diastylidae sp.B	Cu	33.3	0.0	3					
127	<i>Pyrhilla pisum</i>	De	33.3	0.0	3					
128	<i>Heterodesmus apriculus</i>	Os	33.3	0.0	2					
129	Cnidaria sp.B	Cn	33.3	0.0	2					
130	<i>Trigonothracia pusilla</i>	Bi	33.3	0.0	4					
131	<i>Pseudopythina tsurumaru</i>	Bi	33.3	0.0	3					