

有明海湾奥西部域における冬季の浮遊性珪藻ブルームの
発生・持続メカニズムと干潟堆積物の栄養塩動態への寄与

Studies on the development and maintenance mechanisms of winter
planktonic diatom blooms in the inner western part of Ariake Bay and its
contribution to nutrient dynamics in tidal flat sediments

2019年10月

長崎大学大学院水産・環境科学総合研究科

山口 聖

目次

第1章 緒言

1.1 有明海湾奥部における冬季珪藻赤潮とノリの色落ち問題	…4
1.2 有明海の冬季珪藻赤潮と干潟を含む沿岸海域の物質循環	…8
1.3 本研究の目的と論文構成	…10
第1章の図表	…12

第2章 冬季珪藻ブルームの発生環境と感潮域での珪藻の分布特徴

2.1 緒言	…16
2.2 観測および方法	…16
2.3 結果	…18
2.4 考察	…20
2.5 まとめ	…27
第2章の図表	…28

第3章 定点における10時間の連続観測と珪藻の増殖環境の変化

3.1 緒言	…38
3.2 観測および方法	…38
3.3 結果	…40
3.4 考察	…41
3.5 まとめ	…45
第3章の図表	…46

第4章 干潮時の塩田川・鹿島川沖合域の広域的な増殖環境評価

4.1 緒言	…58
4.2 観測および方法	…58
4.3 結果	…60
4.4 考察	…63
4.5 まとめ	…67
第4章の図表	…69

第5章 冬季珪藻ブルームと細胞内リンが干潟のリン循環へ与える影響

5.1 緒言	…80
5.2 観測および方法	…81
5.3 結果	…86

5.4 考察	…87
5.5 まとめ	…92
第5章の図表	…94
第6章 総合考察	
6.1 有明海湾奥西部域の冬季珪藻ブルーム発生メカニズムと発生予察	…103
6.2 有明海湾奥西部域の冬季珪藻ブルーム持続メカニズムについて	…105
6.3 ノリと珪藻の栄養塩競合について	…106
6.4 冬季珪藻ブルームに対する対策案の検討	…109
6.5 有明海の海水温上昇が冬季珪藻ブルームに与える影響について	…112
6.6 冬季珪藻ブルームが沿岸域および干潟の物質循環に与える影響	…114
6.7 今後の有明海冬季珪藻ブルーム研究における課題	…116
第6章の図表	…118
謝辞	…120
参考文献	…122

語句説明

DIN : Dissolved inorganic nitrogen (溶存無機態窒素 : $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^- + \text{NH}_4^+$)

DON : Dissolved organic nitrogen (溶存有機態窒素)

DSi : Dissolved silica acid (溶存ケイ酸)

DRP : Dissolved reactive phosphorus (溶存態反応性リン : リン酸が含まれる画分)

DOP : Dissolved organic phosphorus (溶存有機態リン)

DNP : Dissolved non-reactive phosphorus (溶存態非反応性リン : 溶存有機態リンやポリリン酸を含む画分)

TDP : Total dissolved phosphorus (溶存態全リン)

POP : Particulate organic phosphorus (懸濁有機態リン)

PIP : Particulate inorganic phosphorus (懸濁無機態リン)

TPP : Total particulate phosphorus (懸濁態全リン)

PW : Pore water (間隙水)

IC : Intracellular (細胞内)

IC-P : 細胞内リンプール(生物細胞内の DRP および DNP)

IC-N : 細胞内窒素プール (生物細胞内の DIN および DON)

PAOs : Polyphosphate accumulating organisms (ポリリン酸蓄積生物)

第1章 緒言

1.1 有明海湾奥部における冬季珪藻赤潮とノリの色落ち問題

珪藻は海洋の食物連鎖の根幹を支える一次生産者であり、物質循環を駆動する重要な生物である。しかしながら、時として大增殖した場合には、人間社会に負の影響を与える生物として、その動態が注目されてきた (例えば, 川村 2001; 石井ほか 2008; 西川 2011; 松原ほか 2011)。有明海は平均水深が約 20 m の浅い内湾であり、潮汐が大きく最大 5 m を超える干満差を有することから、干潮時には沿岸域に広大な干潟が出現する (佐藤・田北 2000)。長崎県、佐賀県、福岡県に囲まれた有明海湾奥部には、一級河川である矢部川、筑後川、嘉瀬川および六角川からの淡水供給があり、秋季から冬季には河川からの豊富な栄養塩を利用したノリの養殖が盛んである。しかしながら、このノリ養殖期間中に発生する珪藻赤潮^(注¹)は、ノリの色落ち被害をもたらすために問題となっている。ノリ葉体は栄養塩濃度が十分な時には艶のある黒色をしているが、珪藻赤潮が発生した際には、海水中の栄養塩が珪藻により消費されることで枯渇状態となり、結果としてノリが薄茶色の色落ち状態となる (写真 1-1)。色落ち状態のノリは味や柔らかさ、口どけで通常のノリに劣るために、商品価値が下がる。また栄養塩濃度が低い状態が続けば、ノリ網が生産不能となり、早期の終漁となる可能性もある。2000 年度に有明海において発生した *Rhizosolenia imbricata* 赤潮は、有明海において大規模なノリの色落ちを引き起こし、有明海のノリ養殖産業に大被害をもたらした (川村 2001)。そして、この 2000 年度のノリ大不作は、「有明海異変」と呼ばれ大きな社会問題ともなった。

冬季にノリ色落ち被害を発生させる珪藻赤潮は、有明海以外にも瀬戸内海や三河湾、東京湾で問題となっているが、その原因となる珪藻種は海域により異なっている。東京湾では *Skeletonema* 属、*Thalassiosira* 属、*Chaetoceros didymum*、*Eucampia zodiacus* や *Rhizosolenia setigera* が冬季の赤潮珪藻であることが報告されているが、中でも *E.*

zodiacus や *R. setigera* が特にノリ色落ち原因珪藻として問題視されている (石井ほか 2008; 長谷川・林 2009)。三河湾では、*Skeletonema* 属、*Thalassiosira* 属、*Chaetoceros* 属による赤潮が冬季に観測され、1980年代からは *E. zodiacus* 赤潮によるノリの色落ちが問題視されている (大橋ほか 2009)。また瀬戸内海では、*E. zodiacus* や *Coscinodiscus wailesii* が原因珪藻として重要であることが報告されている (多田ほか 2009; 原田ほか 2009; 西川 2011)。そして有明海では、主要な赤潮珪藻として *E. zodiacus* や *Asteroplanus karianus*、*Skeletonema* 属 (写真 1-2) によるノリの色落ち被害が報告されている (松原ほか 2011; Yamaguchi et al. 2014b; 三根・増田 2017)。2000年度にノリの大不作をもたらした前述の *R. imbricata* は、この年以外では有明海において赤潮を形成してはいない。

図 1-1 は有明海佐賀県海域におけるノリ養殖域と各区域を示し、表 1-1 は有明海佐賀県海域におけるノリの色落ち被害を引き起こした赤潮の発生期間、範囲および構成種について 2008年度から 2017年度までをまとめたものである。表 1-1 から有明海佐賀県海域では毎年珪藻赤潮によるノリの色落ち被害が報告されていることがわかる。海域の特徴としては、筑後川河口域など東部海域での赤潮の報告は少なく、一方で、六角川から太良町までの西側の海域における報告が多い。特に白石町から鹿島市の地先を含む西部域 (注²) では、毎年珪藻赤潮によるノリの色落ちが報告されていることがわかる。構成種に注目すると、*A. karianus* および *Skeletonema* 属の出現頻度が高く、続いて *Thalassiosira* 属および *E. zodiacus* の出現頻度が高い。ノリの色落ち被害の発生期間としては、12月下旬以降に集中している。有明海でのノリ養殖は 2期作で行われており、一般的に 10月から 12月下旬までが秋芽網期、12月下旬から 3月までが冷凍網期となっている (注³)。冬季珪藻ブルーム (注⁴) によるノリの色落ち被害は、長い収穫期間を有する冷凍網期に頻発することから、ノリ養殖産業に与える影響は大きい。

有明海における各赤潮珪藻種の特徴を整理する。*E. zodiacus* については、その初期個体群は有明海の湾央部から湾奥部へ大潮期に侵入してくることが報告されており (Ito

et al. 2013; 片野ほか 2013; 吉武・松原 2017; 松原ほか 2018)、小潮期の濁度の減少による水柱光量の増加が赤潮の発生に重要であることが示唆されている (Ito et al. 2013)。また *E. zodiacus* による赤潮が発生した際は、有明海佐賀県海域の広範囲において色落ち被害が発生する。一方で *A. karianus* については、有明海湾奥西部域の塩田川・鹿島川感潮域^(注5)を中心に高密度化することが報告されている (松原ほか 2014)。*Skeletonema* 属についても有明海湾奥西部域で高密度化することが報告されており (松原ほか 2011, 2018)、*A. karianus* と共に有明海湾奥西部域において混合赤潮の形成も報告されている (三根・増田 2017)。*A. karianus* と *Skeletonema* 属については、塩田川・鹿島川感潮域において特に高密度化することから (松原ほか 2014, 2018)、この感潮域での動態が西部域での珪藻の動態を考える上でも重要であると考えられる。例えば冬季から春季にかけて大阪湾で発生する貝毒プランクトンの *Alexandrium tamarense* 赤潮は、淀川感潮域が初期の増殖域として機能していることが報告されている (山本ほか 2011)。また Hayami et al. (2019) は、有明海湾奥部に位置する六角川感潮域において、夏季の大潮期に沖合海域の底泥の巻き上げにより供給された有機物が六角川感潮域で分解されることで、感潮域の貧酸素化を引き起こしていることを報告している。大きな干満差を特徴とする有明海湾奥部において、感潮域とその沖合域は水塊の水平移動を通じた物質の移動が活発であり、感潮域から沖合域への連続性を理解することは珪藻赤潮のメカニズムを解明する上でも重要であると考えられるが、その知見は未だ十分とは言えない。また、冬季の珪藻の動態と環境要因について報告した例はこれまでもあるが (例えば、Ito et al. 2013; 松原ほか 2014, 2016, 2018)、これらの研究により得られた知見の多くは、満潮時に行った調査から得られたものである。遠浅で干満差が大きい有明海湾奥部では、潮汐に合わせて珪藻の増殖環境は大きく変化すると考えられるが、実際に干潮時の環境に着目した研究例は非常に乏しく、冬季の珪藻の動態と環境要因との関係が十分に把握できていないのが現状である。有明海のノリ養殖漁業は佐賀県の水産業における基幹産業

であり、養殖ノリの安定生産を行うためにも、*A. karianus* および *Skeletonema* 属を含む珪藻ブルームの発生・持続メカニズム解明への要望は強い。ブルームの発生・持続メカニズムが解明されれば、発生予察が可能となり、それを基としたノリの養殖スケジュールの構築や、対策案を講じることが可能となることが期待される。

(注1) 「赤潮」とは一般に海面が赤色や茶色に着色した現象を指すが、珪藻赤潮については明確な着色が見られない場合でも、細胞密度などを基に赤潮と認定されることがある。そのため、本論文では、「赤潮」として報告されたものを引用する際は「赤潮」として記載し、本研究で扱った Chl *a* 濃度が $10 \mu\text{g L}^{-1}$ 以上の状態および着色の有無とは別に珪藻が高密度な状態を示す言葉としては「ブルーム (bloom)」を用いている。

(注2) 本研究においても佐賀県による養殖ノリの区分けに従い、白石町から鹿島市の地先を「西部域」と定義した。

(注3) 有明海湾奥部では、通常 10 月にノリの採苗が行われ（ノリ網への種付け）、3 月までがノリの養殖期間となる。この採苗では養殖場の 2 倍の網が使われ、ノリが数 cm まで成長した後には半分が冷凍保存される。秋（秋芽網期）には病気の感染などによりノリ網が生産不能となることが多いことから、12 月下旬には一度ノリ網を撤去し、冷凍保存していたノリ網との交換が行われる（冷凍網期）。この秋芽網期と冷凍網期の期間は県により定められており、海域で一斉に行われる。通常、摘採（収穫）回数は養殖期間が長い冷凍網期の方が多くなる。

(注4) 本研究では、ノリの色落ち被害が多い 12 月から 3 月までに発生した珪藻ブルームについて「冬季珪藻ブルーム」と定義した。

(注5) 感潮域とは、一般的に潮汐により塩分や水深、流速が変化する河川下流部を指

す。本研究においては、塩田川・鹿島川河口域からその沖合までを物理・化学的特徴を基に、図 2-1 で示すように感潮域の上流部、中流部、沖合域の 3 区分に区分けした。本論文において「感潮域」と表記した際は、上流部から中流部までを指している。

1.2 有明海の冬季珪藻赤潮と干潟を含む沿岸海域の物質循環

河川から供給された栄養塩は、感潮域からその沖合域において養殖ノリや珪藻に取り込まれることで有機物へと変換される(図 1-2a)。珪藻はその後、動物プランクトンや二枚貝などベントスによる捕食や海流による輸送、または海底や干潟に堆積することで堆積物中でのバクテリアによる分解の対象となり、一部は埋没という運命を辿る。有明海は最大 5 m を超える大きな干満差を持つ内湾であり、加えて非常に遠浅であることから、湾奥部の沿岸域には非常に発達した干潟が広がっており、日本の干潟面積の 40% が存在すると言われている (佐藤・田北 2000)。 *A. karianus* および *Skeletonema* 属を主体とした冬季珪藻赤潮は、塩田川・鹿島川感潮域を含む西部域において頻発することが報告されており (松原ほか 2011, 2014)、冬季珪藻赤潮発生時には、珪藻が水柱の栄養塩を枯渇するまで吸収して増殖し、一方で、増殖した珪藻の一部は干潟を含む沿岸域に堆積することで、炭素・窒素・リンなどの物質循環に影響していることが予想される。

堆積物の間隙水 (Pore water : PW) 中の栄養塩濃度は、水柱への栄養塩供給を考える際に河川水からの供給とともに重要な要素である。一般的に好気的な環境では、微生物などの従属生物による有機物の無機化とそれに伴う間隙水中の栄養塩の濃度上昇、そして低濃度の堆積物直上水との間の濃度差による拡散と溶出が起こる (図 1-2b, 1-2c)。また還元的な環境では、酸化鉄に吸着した鉄結合態リンからのリン酸の遊離・溶出が起こることも報告されている (Boström et al. 1988; Rozan et al. 2002; 郡山ほか 2009) (図 1-2c)。有明海の佐賀県海域では、冬季にはリンが珪藻の増殖制限となっていることが報告

されており (川口ほか 2004)、また河川からの淡水供給量が減少するノリ漁期中(10月～3月)には、海底からの溶出がリンの供給源として重要であることが報告されている(郡山ほか 2012)。そのため、堆積物中でのリンの動態は、珪藻の増殖環境を理解する上で重要であると考えられる。

近年では、PW成分とは別に、堆積物中の生物細胞内 (Intracellular: IC) 成分の重要性が報告されており、例えば、細胞内に高濃度で硝酸を蓄積し、地球規模での N 循環において重要である脱窒を行う有孔虫の存在が報告されている (Sayama, 2001, Risgaard-Petersen et al., 2006)。同様に細胞内に硝酸を蓄積し脱窒を行う生物は、有明海湾奥部の泥質干潟にも存在することが示唆されている (左山 2007)。また Garcia-Robledo et al. (2010, 2016) は干潟域において、底生微細藻類中の IC-DIN (Dissolved inorganic nitrogen) や IC-DRP (Dissolved reactive phosphorus) 濃度は季節変化をしており、一次生産や堆積物-水柱間の栄養塩フラックスに影響を与える可能性を報告している。Ara et al. (2013) は、相模湾沖の夜光虫が細胞内に高濃度の栄養塩を含んでいること、またその栄養塩の細胞外への排出が水柱の植物プランクトンの一次生産に大きく寄与していることを報告している。さらに植物プランクトンや湧昇域での硫黄酸化細菌では、細胞内へのポリリン酸の蓄積も報告されている (Diaz et al. 2008; Goldhammer et al. 2010)。リン酸が数十～数百個結合したポリリン酸は、堆積物中のリン酸カルシウム (アパタイト) 形成に関与している可能性が指摘されており、リンの鉱物としての埋没プロセスに重要であると考えられている (Diaz et al. 2008)。しかしながら、有明海の干潟域における IC-P については、その存在や他のリン画分における寄与など未だ不明である。干潟域などに隣接する浄化センターなどで生化学的リン除去として利用されているポリリン酸蓄積生物 (Polyphosphate Accumulating Organisms : PAOs) は、好気条件下においてリン酸を取り込みポリリン酸を蓄積し、嫌気条件下ではエネルギー獲得のためにポリリン酸の分解とリン酸の放出を行うことがわかっている (e.g. Streichan et al. 1990)。また珪藻についても

Kamp et al. (2011, 2013, 2015) は、珪藻が堆積物中のような暗条件かつ嫌気条件下では IC-NO₃⁻を呼吸に用いることを報告している。有明海湾奥部の干潟域では、速い潮汐流により堆積物の再懸濁や干潮時の再堆積が日常的に繰り返し起きており、堆積物中の好気嫌気境界層は大きく変動していると考えられる (Koh et al. 2006; 左山 2007)。このような環境下においては、PAOs 様の生物によるリン循環の存在が予想されるものの、未だ十分にはわかっていないのが現状である。

1.3 本研究の目的と論文構成

1.1 では有明海湾奥部の冬季珪藻赤潮について、1.2 では細胞内栄養塩と物質循環の関係について今日までの研究例を概観してきた。これまでの背景を踏まえ本研究では、広大な干潟を特徴とする有明海湾奥西部域において、海況や増殖環境など基礎的知見の集積による冬季浮遊性珪藻ブルームの発生・持続メカニズムの解明と、ブルームを形成した浮遊性珪藻の干潟の窒素・リン循環への寄与の可能性を明らかにすることを目的とした。

本論文では、緒言に続き第 2 章から第 6 章にかけて、以下の流れで議論を行った。まず第 2 章では、有明海湾奥西部域における冬季珪藻ブルームの発生状況と環境要因について解析を行うと共に、塩田川・鹿島川感潮域とその沖合域との連続性について議論を行った。そして第 3 章では、塩田川・鹿島川感潮域の珪藻の増殖域としての増殖環境に着目し、光環境および栄養塩環境の評価を行った。第 4 章では潮汐により変化する増殖環境に着目し、満潮時および干潮時の塩田川・鹿島川感潮域から沖合域にかけての増殖環境の広域評価を行った。第 5 章では、冬季珪藻ブルームが干潟の物質循環に与える影響として特にリン循環に着目し、干潟堆積物中の細胞内リンの分布特性や好気嫌気環境の変化に伴うリン循環について議論を行った。そして第 6 章では、総合考察として有明海湾奥西部域における冬季珪藻ブルームの発生・持続メカニズムについての考察を行

うとともに、ノリと珪藻の栄養塩に対する競合関係について考察を行った。さらに、冬季珪藻ブルームに対する対策案の検討や近年の海水温上昇の影響、そして冬季珪藻ブルームの干潟の栄養塩動態への寄与について考察を行った。



色落ちノリ

一般的なノリ製品

写真 1-1 色落ちノリ (左) と一般的なノリ (右) の製品

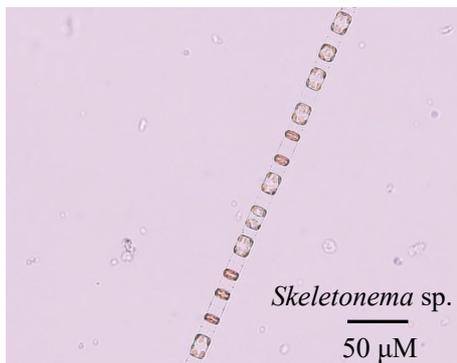
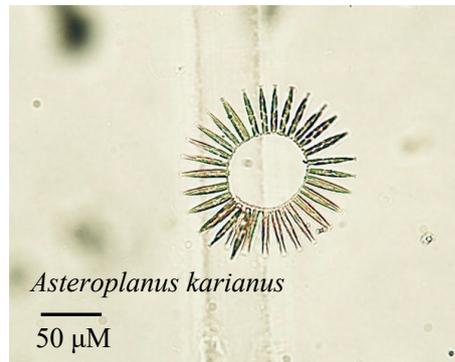
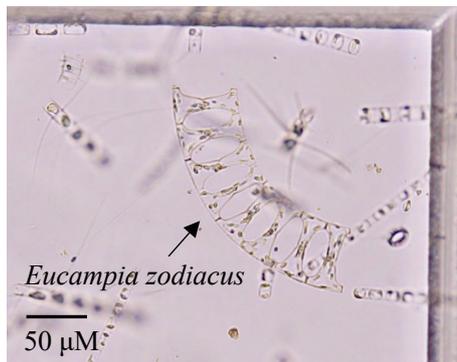


写真 1-2 有明海におけるノリ色落ち原因珪藻の光学顕微鏡写真

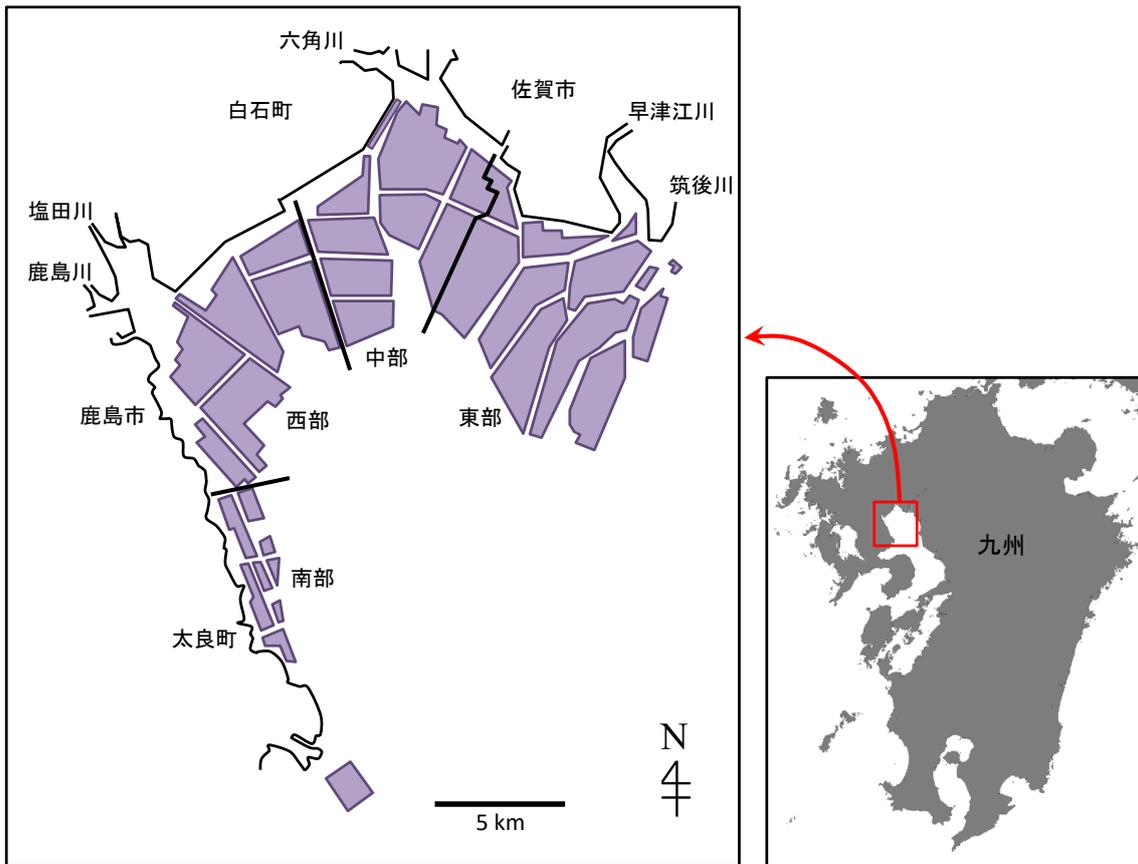


図 1-1 有明海佐賀県海域におけるノリ養殖域（紫色）と各区域
 ノリ養殖域と東部・中部・西部・南部の区域は三根・増田 (2017)を基に作成。

表 1-1 有明海佐賀県海域におけるノリの色落ち被害を引き起こした赤潮の発生期間、範囲および構成種 (2008 年度～2017 年度)
水産庁九州漁業調整事務所 (2019) を基に作成。

年度	期間	赤潮発生海域	構成種
2008年度	1/9~4/7	筑後川河口域を除く佐賀県有明海海域	<i>Asteroplanus karianus</i> 属 <i>Skeletonema</i> 属 <i>Eucampis zodiacus</i> <i>Thalassiosira</i> 属
2009年度	12/25~1/7	六角川河口域から太良町地先	<i>Asteroplanus karianus</i>
	1/21~2/28	白石町地先から太良町地先	<i>Thalassionema nitzschooides</i>
2010年度	1/14~2/3	六角川河口域から太良町地先	
2011年度	12/30~1/16	六角川河口域・白石町地先・塩田川河口域および太良町地先	<i>Asteroplanus karianus</i> 属 <i>Chaetoceros</i> 属
	1/23~3/8	六角川河口域・白石町地先・塩田川河口域および太良町地先	<i>Thalassiosira</i> 属 <i>Eucampis zodiacus</i>
2012年度	2/20~3/11	六角川河口域・白石町地先・塩田川河口域および太良町地先	<i>Thalassiosira</i> 属
	2/26~4/9	六角川河口域から塩田川河口域および太良町地先	<i>Thalassiosira</i> 属
2013年度	1/16~3/2	六角川河口域を除くほぼ全域	<i>Guinardia delicatula</i> <i>Rhizosolenia setigera</i>
	2/6~3/30	白石町地先から太良町地先	<i>Skeletonema</i> 属 <i>Eucampis zodiacus</i> 属 <i>Thalassiosira</i> 属
2014年度	11/20~11/24	有明海全域	<i>Eucampis zodiacus</i>
	1/6~3/12	白石町地先から太良町地先	<i>Skeletonema</i> 属 <i>Thalassiosira</i> 属
2015年度	2/9~3/9	白石町地先から太良町地先	<i>Thalassiosira</i> 属
2016年度	12/12~12/19	白石町地先から太良町地先	<i>Skeletonema</i> 属
	1/10~1/27	白石町地先から太良町地先	<i>Akashiwo sanguinea</i>
	1/30~2/13	六角川河口域から鹿島市地先	<i>Akashiwo sanguinea</i>
	2/20~4/10	ほぼ全域	<i>Skeletonema</i> 属
2017年度	12/4~12/22	鹿島市地先から太良町地先	<i>Skeletonema</i> 属
	1/2~2/23	白石町地先から竹崎沖	<i>Thalassiosira</i> 属 <i>Chaetoceros</i> 属

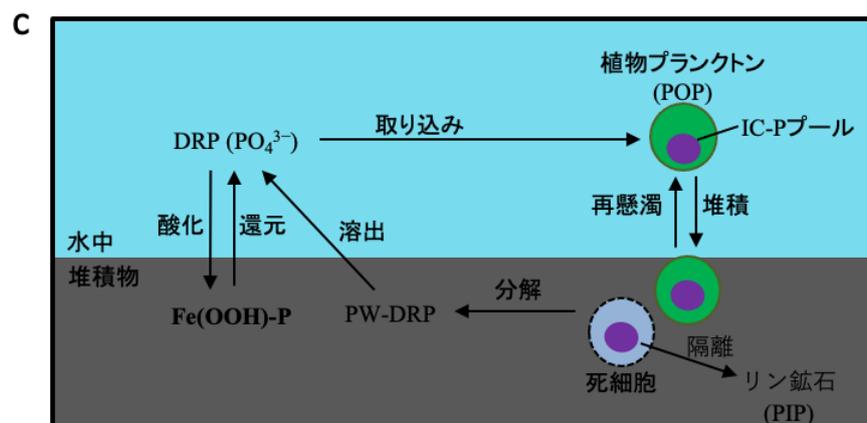
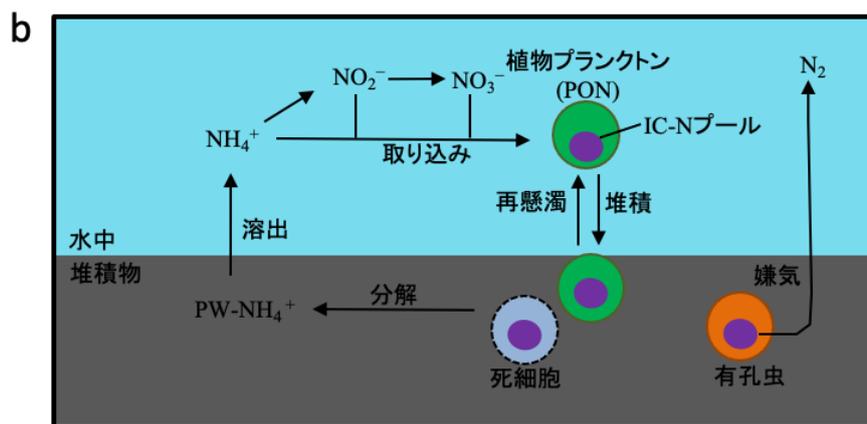
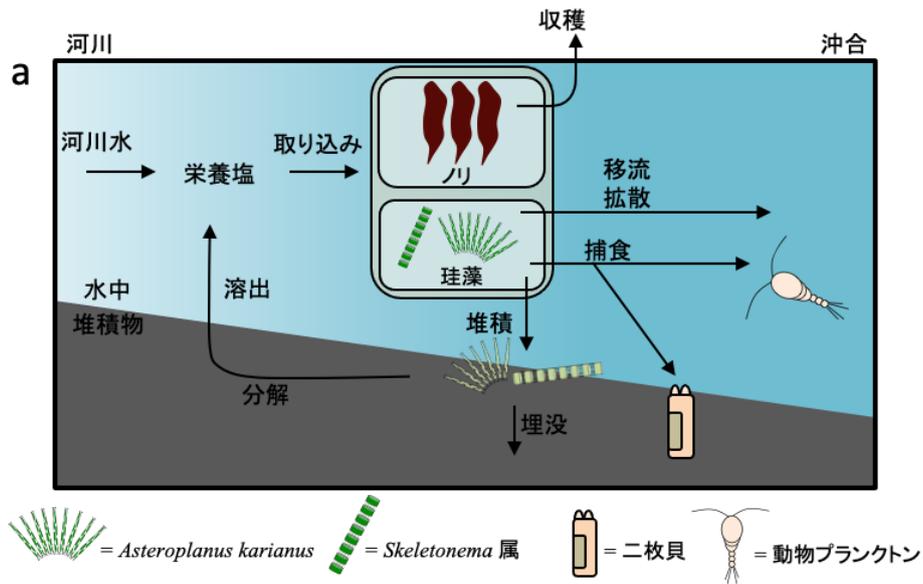


図 1-2 (a) 感潮域における物質循環の概念図と堆積物-水柱間における (b) 窒素循環および (c) リン循環の概念図

第2章 冬季珪藻ブルームの発生環境と感潮域での珪藻の分布特徴

2.1 緒言

有明海湾奥西部域は、鹿島川および塩田川からの河川水の流入があり、干潮時には海岸沿いに広大な干潟が広がる (図 2-1)。最大 5 m を超える潮位差から生まれる強い潮汐流は、表層堆積物を巻き上げることで高濁度域を形成し、粒子の挙動を活発にしている (田中ほか 2004; Koh et al. 2006; Koh et al. 2007)。また干潟を含む感潮域は、高い一次生産とベントスなどの生物活動により、物質循環が非常に活発であり、物質循環の場として果たす役割は大きい (例えば、一見ほか 2011)。塩田川・鹿島川の沖合域は、冬季に珪藻ブルームが頻発する海域であるが (松原ほか 2011)、海域での現象について感潮域と沖合域の連続性について着目した研究は少ない。そのため、河川からの栄養塩の供給と感潮域における珪藻類の能動的・受動的挙動が、その沖合域での珪藻ブルームに与える影響については未解明な部分が多い。

そこで本研究では、有明海湾奥西部域での冬季の珪藻ブルームの発生環境を明らかにするとともに、感潮域の栄養塩環境および植物プランクトンの挙動が沖合域の珪藻ブルームの動態に与える影響について明らかにするために、2012～2014 年度に沖合域における高頻度観測と 2014 年度に塩田川・鹿島川感潮域における観測を実施し、珪藻ブルームの発生状況と各種環境要因 (水温、塩分、全天日射量および栄養塩濃度) との関連を調べた。

2.2 観測および方法

沖合域における観測

有明海湾奥西部域の潮下帯に位置する Stn. 1 (満潮時の水深 5～7 m) において、2012 年 11 月～2013 年 3 月 (2012 年度)、2013 年 11 月～2014 年 3 月 (2013 年度) および 2014

年 11 月～2015 年 3 月 (2014 年度) の期間に、それぞれ 1～10 日の間隔で現場観測を行った (図 2-1)。観測は昼間の満潮前後 2 時間の間に行った。塩分、栄養塩濃度およびクロロフィル *a* (Chl *a*) 濃度測定用として手付きバケツを用いて 500 mL の表層採水を行った。水温は多項目水質計 (RINKO-Profiler ASTD102, JFE アドバンテック社) を用いて測定した。塩分は試水を実験室に持ち帰った後、卓上塩分計 (Digital Salinometer, 鶴見精機社) を用いて測定した。透明度は透明度板を用いて測定した。栄養塩の分析項目は溶存無機態窒素 (DIN: Dissolved inorganic nitrogen = $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^- + \text{NH}_4^+$)、溶存態反応性リン (DRP: Dissolved reactive phosphorus) および溶存ケイ酸 (DSi: Dissolved silica acid) とし、表層より採取した試水は実験室に持ち帰った後、直ちにグラスファイバーフィルター (GB-100R, ADVANTEC) を用いてろ過し、原則として 24 時間以内にオートアナライザー (QuAAtro 2-HR, BL TEC 社) を用いて測定した。Chl *a* 濃度は、試水をグラスファイバーフィルター (GF/C, ADVANTEC) を用いてろ過した後、DMF を用いて抽出し、蛍光光度計 (10-AU または TD-700, Turner Designs) を用いて測定した。また本研究では、Chl *a* 濃度が $10 \mu\text{g L}^{-1}$ を超えた場合をブルームと定義した。全天日射量のデータは、気象庁気象統計情報ホームページ (<http://www.jma.go.jp/jma/menu/menureport.html>) の佐賀気象台のものを用いた。満潮時の潮位は、気象庁による大浦の潮汐表を用いた (<https://www.data.jma.go.jp/gmd/kaiyou/db/tide/genbo/genbo.php?stn=OU>)。

塩田川・鹿島川感潮域における観測

2014 年 12 月 30 日 (小潮)、2015 年 1 月 7 日 (大潮)、1 月 13 日 (小潮) および 1 月 21 日 (大潮) の昼間満潮の前後 2 時間の間に、塩田川・鹿島川の感潮域上流部 (Stn. 5～8)、中流部 (Stn. 3, 4)、沖合域 (Stn. 1, 2) において調査を行った (図 2-1)。Stn. 2～8 は満潮時で水深 2～5 m であり、周囲は大潮干潮時には干潟となる場所に位置している。表層から底層までの塩分およびクロロフィル蛍光値は上記の多項目水質計を用いて 10 cm

間隔で測定した。表層水および海底上 1 m (B-1 m) の試水は、それぞれ手付きバケツおよび採水器 (リゴ- B 号透明採水器, 離合社) を用いて採取した。栄養塩濃度については、表層および B-1 m より採取した試水を上記と同様にろ過し、分析当日まで冷凍庫にて保存した後、上記と同様にオートアナライザーを用いて測定した。またこの期間の主要珪藻であった *Asteroplanus karianus* および *Skeletonema* 属は、表層および B-1 m より採取された試水 100~500 μL 中の細胞数をプランクトン計数板 (MPC-200, 松浪硝子工業株式会社) および界線スライドグラス (S6117, 松浪硝子工業株式会社) を用いて当日中に計数し、細胞密度 (cells mL^{-1}) を算出した。

2.3 結果

沖合域における観測

Stn. 1 における Chl *a* 濃度は、各年度とも 12 月に低濃度となった後、1 月以降に増加傾向となっており (図 2-2)、11 月以降に優占していた植物プランクトンは、珪藻の *Skeletonema* 属、*A. karianus* および *Thalassiosira* 属であった (データ未記載)。ただし、2013 年度の 2 月には *E. zodiacus* のブルームも観測されている。Chl *a* 濃度が増加傾向に転じるタイミングは、水温がいずれも 10°C を下回った後であった (図 2-2)。2012 年度に関しては、1 月 11 日に 13.8 $\mu\text{g L}^{-1}$ と植物プランクトンのブルームが観測され、その後 10 $\mu\text{g L}^{-1}$ 前後で推移し、2 月 18 日に最も高い 18.6 $\mu\text{g L}^{-1}$ を観測した (図 2-2a)。2013 年度は 1 月 7 日に 15.3 $\mu\text{g L}^{-1}$ が観測され、その後濃度は高く推移して 2 月 18 日には 46.1 $\mu\text{g L}^{-1}$ に達した (図 2-2b)。2014 年度は 12 月 22 日に 17.1 $\mu\text{g L}^{-1}$ が観測され、2 月 4 日に最も高い 36.4 $\mu\text{g L}^{-1}$ を観測した (図 2-2c)。観測期間中の塩分の変動幅について、2012 年度、2013 年度および 2014 年度では、それぞれ 26.3~30.5、27.6~30.2、27.9~30.6 であり、出水などによる大きな塩分の低下は認められなかった (図 2-2)。

透明度は 2012 年度、2013 年度および 2014 年度で、それぞれ 0.4~2.2 m、1.0~2.8 m

およびで 0.9~2.8 m で変動した(図 2-3)。2 m 程度の高い透明度は、小潮期に観測された。

全天日射量は、11 月から 12 月にかけて減少し、12 月から 3 月にかけて上昇する傾向にあり、2012 年度、2013 年度および 2014 年度で、それぞれ $0.9\sim 22.3 \text{ MJ m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ 、 $1.0\sim 22.4 \text{ MJ m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ 、 $1.0\sim 23.4 \text{ MJ m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ で変動した (図 2-4)。

各種栄養塩濃度は、11 月から 12 月にかけて高く、それ以降、大きく減少する傾向が観察された (図 2-5)。2012 年度は、DIN、DRP および DSi 濃度が 11 月から 1 月上旬まではそれぞれ高い濃度で推移していたが、1 月中旬以降は減少傾向に転じ、2 月 26 日にはそれぞれ $0.5 \mu\text{M}$ 、 $0.09 \mu\text{M}$ および $7.8 \mu\text{M}$ と低濃度となった (図 2-5a)。2013 年度は、1 月上旬から DIN、DRP および DSi が急激に減少しており、DIN および DRP 濃度は、11 月下旬にそれぞれ $28.5 \mu\text{M}$ および $1.8 \mu\text{M}$ あったが、1 月下旬にはそれぞれ $1 \mu\text{M}$ および $0.1 \mu\text{M}$ を下回るまでに減少し、その後は低濃度で推移した (図 2-5b)。DSi 濃度は 11 月下旬には $94.8 \mu\text{M}$ と高い値を示したが、1 月中旬に急激に減少し、2 月中旬には $2 \mu\text{M}$ 以下まで減少した。2014 年度の DIN 濃度は、12 月中旬に $16.0 \mu\text{M}$ であったが、12 月 30 日には $1 \mu\text{M}$ 以下にまで減少し、その後は低濃度で推移した (図 2-5c)。DRP 濃度は 12 月上旬には $1.4 \mu\text{M}$ 存在していたが、1 月中旬には $0.1 \mu\text{M}$ 以下にまで減少し、その後は低濃度で推移した。DSi 濃度は 12 月中旬には $54.3 \mu\text{M}$ であったが、1 月下旬には $5 \mu\text{M}$ 以下にまで減少し、その後は増減を繰り返しながらも低濃度で推移した。

感潮域における観測

感潮域上流部の Stn. 5 および 6 と鹿島川に近い Stn. 7 および 8 では、物理パラメーター (塩分など)、栄養塩濃度および珪藻の細胞密度に大きな違いはなかったが、Stn. 7 および 8 において珪藻の細胞密度はより高くなる傾向にあった。観測ライン Stn. 1~8 における塩分の鉛直分布をみると、すべての調査で Stn. 8 の表層で低く、Stn. 1 に向かっ

て高くなる傾向にあった (図 2-6a, 2-6c, 2-6e, 2-6g)。一方でクロロフィル蛍光値は、12月30日の時点では Stn. 8 から Stn. 1 にかけて一様な分布を示していたが、1月7日は Stn. 7~8 で高くなっており、1月13日では Stn. 3~8 の中底層で高く、1月21日では Stn. 7~8 の中底層で高くなっていった (図 2-6b, 2-6d, 2-6f, 2-6h)。栄養塩類に関しては、すべての調査で Stn. 8 から Stn. 1 にかけて減少する傾向がみられた (図 2-7)。DIN、DRP および DSi 濃度は、ともに 12月30日では Stn. 3~8 において高濃度で存在していたが、1月21日には Stn. 7 でも低濃度となっていた。ただし、Stn. 8 では依然として高い濃度が保たれていた。

12月30日の Stn. 8 から Stn. 1 にかけて、*Skeletonema* 属の細胞密度は、表層および B-1 m で 1,200~7,600 cells mL⁻¹であったが、1月7日には Stn. 8 の表層で 59,000 cells mL⁻¹ と高密度となっていた (図 2-8)。1月13日には Stn. 3~8 で高い密度が観測され、1月21日には Stn. 8 において高密度域が観測された。*A. karianus* については、12月30日に全地点で 2,170~6,350 cells mL⁻¹ であり、1月7日には Stn. 8 および Stn. 7 において 11,775~17,350 cells mL⁻¹ と高密度となっていたが、1月13日以降は全地点で比較的低い細胞密度となった。

2.4 考察

沖合域における冬季珪藻ブルームと塩分、水温、日射量の関係

堤ほか (2003, 2005) は、秋季から初冬の有明海における赤潮が 1990 年代後半から 2000 年代にかけて大規模化したことを報告しており、その要因として低塩分・高栄養塩濃度を示す表層水の発生による成層の形成を挙げている。本研究では、約 1 週間毎の高頻度の調査を行ったが、河川水の流入による表層の大きな塩分低下が認められない中で珪藻ブルームが観測されており (図 2-2)、河川水の流入による栄養塩供給および成層化が沖合域における Chl *a* 濃度の増加につながったとは考えにくい。

Stn. 1において、水温が10°Cを下回ってからChl *a* 濃度が上昇するという現象が認められた(図2-2)。11月以降にブルームが確認された*A. karianus*、*Thalassiosira* 属および*Skeletonema* 属は堆積物中に休眠期細胞が認められる種である(松原ほか2014)。松原ほか(2014)は培養実験および発芽実験により、*A. karianus* は10°Cの培養条件下においても0.8 divisions day⁻¹で増殖できること、また低温条件下で発芽に要する時間がより短いことを示唆しており、冬季に本種が優占する理由の一つとして挙げている。また紫加田ほか(2010)は培養実験により、*Thalassiosira* sp. が水温10°C、塩分28以上の条件下において1.0 divisions day⁻¹の増殖速度を持っていることを報告しており、低水温下においてもブルームを十分形成できる増殖能力を持っていることが推察される。さらにKaeriyama et al. (2011)は洞海湾より単離された*Skeletonema* 属7種類の増殖特性を調べることで、*Skeletonema ardens* や*S. menselii* が高水温環境を好む種である一方で、*S. marinoi-dohrnii* complex および*S. japonicum* は10°Cの培養条件でも1.0 divisions day⁻¹の増殖速度を持っており、低水温下でも増殖可能な種であることを報告している。当海域の冬季に出現する*Skeletonema* 属は、*S. marinoi-dohrnii* complex が主体となることが示唆されており(山田ほか2017)、低水温下において高い増殖活性を持った*Skeletonema* 属が出現し、増殖している可能性が考えられる。

1月以降にChl *a* 濃度が上昇に転じる要因として、小潮期の透明度の上昇による水柱の光環境の好転の影響が考えられる。松原ほか(2018)は、本調査海域において2008年度から2012年度までの*Skeletonema* 属の出現状況と環境要因の解析を行い、*Skeletonema* 属の冬季ブルーム直前には水柱全体が増殖可能光量となることを指摘した。本研究においても、2012年度については不明瞭であるが、2013年度および2014年度については、珪藻ブルームの直前の小潮期には透明度がそれぞれ2.0 m および2.4 m と高くなっていた(図2-3)。このことから、小潮期の高い透明度による水柱光量の増加が冬季珪藻ブルームの開始の重要な要因であったことが推測される。次に日射量の増加が考えられる。

全天日射量と Chl *a* 濃度との関係について白石ほか (1995) は、冬季の有明海湾奥部において、 $8.5 \text{ MJ m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ 以上の全天日射量が珪藻ブルームの発生に必要であることを報告している。本研究においても、ブルームの発生時期と全天日射量 $8.5 \text{ MJ m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ 以上が継続して見られるようになる時期が一致していることから、日射量の増加がブルームの発生および持続に関与している可能性が挙げられる (図 2-4)。

一方、ベントスの活性低下も Chl *a* 濃度の上昇を助長しているかもしれない。例えば二枚貝の濾水速度は水温の影響を強く受けることが知られており、有明海の主要水産物の一つであるサルボウは、水温 10°C での濾水速度が 20°C の時の 0.38 倍であることが報告されている (Nakamura 2005)。また気温が 10°C を下回ると、堆積物表層の微細藻類を主な餌としているムツゴロウが干潟上に出現しなくなることが報告されており (古賀 1992)、これらベントスの摂餌効果の弱まりもブルーム発生につながっている可能性がある。

以上のことから、温度の低下に伴いベントスの捕食圧が低下することで、低水温条件下でも高い増殖速度を保つ種が透明度および日射量の増加に応答して増殖し、ブルームを形成していると考えられる。今後、捕食圧の低下と全天日射量 $8.5 \text{ MJ m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ という値がブルーム形成に与える影響を定量的に評価する必要がある。

沖合域における栄養塩濃度と Chl *a* 濃度との関係

2012 年度から 2014 年度まで、Chl *a* 濃度の増加に伴い栄養塩が減少しており (図 2-5)、海域での珪藻による栄養塩の取り込みの結果であると考えられる。Stn. 1 において、2013 年度と 2014 年度のいずれも 1 月に入ると DIN が枯渇状態になり、さらに DRP も 2013 年度では 1 月下旬に、2014 年度では 1 月中旬に $0.1 \mu\text{M}$ 以下の低濃度となった (図 2-5)。ここで特筆すべきことは、栄養塩濃度が非常に低くなった後も、1 ヶ月ほど Chl *a* 濃度が高い状態で維持されていたことである (図 2-2)。特に 2013 年度の 2 月 6 日から 2

月 18 日にかけて、DIN および DRP がほとんど存在していなかったにもかかわらず、Chl *a* 濃度は $23.6 \mu\text{g L}^{-1}$ から $46.1 \mu\text{g L}^{-1}$ まで上昇していた。仮に C/Chl *a* 重量比を 15~55 と想定して (Sathyendranath et al. 2009)、レッドフィールド比から必要な DIN および DRP 量を見積もった結果、Chl *a* 濃度が $22.5 \mu\text{g L}^{-1}$ 増加するために必要な DIN および DRP 濃度は、それぞれ $4.2\sim 15.6 \mu\text{M}$ および $0.27\sim 0.97 \mu\text{M}$ と算出された。郡山ほか (2012) は有明海湾奥部の海底泥からの栄養塩の溶出速度を調べ、 NH_4^+ と DRP の 1~2 月の溶出速度がそれぞれ $2 \text{ mmol m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ と $0.1 \text{ mmol m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ 程度であることを報告している。仮に水深を 6 m とした場合、この期間に海底から溶出した栄養塩量は、 NH_4^+ と DRP でそれぞれ $4.0 \mu\text{M}$ と $0.20 \mu\text{M}$ 分に相当し、寄与率はそれぞれ 26~95% と 21~74% となった。寄与率を高く見積もった場合には、海底から溶出した栄養塩により Chl *a* 濃度の増加分をおおよそ説明できそうであるが、低く見積もった場合には、溶出量だけでは十分とは言えない結果となった。珪藻類の多くは、リン制限に陥った場合にアルカリフォスファターゼなどの酵素を発現することで溶存有機態リン (DOP : Dissolved Organic Phosphorus) を使って増殖できる (山口ほか 2004; Dyhrman and Ruttenberg 2006; 山口・足立 2010)。また窒素源としても DIN だけではなく、溶存有機態窒素 (DON : Dissolved Organic Nitrogen) を利用できる (Fisher and Cowdell 1982)。したがって、低栄養塩状態で増殖できた要因として、これらを利用していった可能性も考えられる。しかしながら、DNP や DON については有明海での存在量や季節変動、また生物利用特性などほとんどわかっていない。これら DNP および DON の沿岸域での挙動および生物利用に関しては、今後さらなる調査が必要である。

一方で鹿島川感潮域の上流部では、河川水が流入するため沖合に比べ高い濃度で栄養塩類が存在していた (図 2-7)。このことから、河川は栄養塩の重要な供給源であり、感潮域は植物プランクトンの生産を維持する上で重要な場所であることが推測される。沖合域は栄養塩濃度が低く植物プランクトンが大きく増殖し難い場であることを考慮

すると、沖合域の高い植物プランクトン現存量は、感潮域からの供給を反映している可能性がある。

感潮域での植物プランクトンの分布について

2014年度の1月以降、Stn. 1では高いChl *a* 濃度が観測されるようになったが、同時期にはStn. 1よりもStn. 3~8で高いクロロフィル蛍光値が観測されていた(図2-6d, 2-6f, 2-6h)。高濁度域におけるクロロフィル蛍光値は、植物プランクトンのChl *a* だけでなく、浮泥中のフェオ色素の影響を強く受けることが報告されており(田中ほか 2004)、クロロフィル蛍光値の取り扱いには十分な注意が必要である。しかしながら、観測された高いクロロフィル蛍光値と、*Skeletonema* 属および*A. karianus* の高い細胞密度の傾向はよく一致しており(図2-8)、さらにクロロフィル蛍光値が高濁度域においても濁度の値に影響を受けないことが確認されていることから(データ未記載)、珪藻類の分布を反映していると考えられる。

感潮域に高密度の珪藻類が存在する理由については、①高密度水塊が上げ潮に伴い沖合域から流入してくる可能性、②豊富な栄養塩を利用した感潮域水柱での増殖、③上げ潮時に干潟堆積物中の珪藻が巻き上げられ、水柱に再懸濁した可能性が考えられる。感潮域の栄養塩濃度が珪藻ブルームの発生とともに減少していくことから、②に示すように珪藻類が感潮域の水柱において活発に増殖していたと考えられる。2014年12月30日から2015年1月7日にかけて、感潮域において*Skeletonema* 属の細胞密度の大幅な増加が観測された。そこで、この海域における増殖の可能性について数値計算による検討を行った。12月30日のStn. 5~8における表層およびB-1 mの*Skeletonema* 属の平均細胞密度は2413 cells mL⁻¹であり、この値を計算に用いた水塊の初期細胞密度として、分裂速度を1.0 divisions day⁻¹および0.5 divisions day⁻¹の2パターン、細胞密度を0 cells mL⁻¹と仮定した水塊(河川水および感潮域中流部を想定)での希釈率を0、10、20、30%

day⁻¹と変化させた場合の、8日後(1月7日)の細胞密度を計算した。なお、現場での1月7日の平均細胞密度は43,656 cells mL⁻¹であった。図2-9aが分裂速度1.0 divisions day⁻¹における各希釈率と細胞密度の関係を、図2-9bが0.5 divisions day⁻¹における各希釈率と細胞密度の関係を示している。図2-9aから、1.0 divisions day⁻¹の分裂速度であれば、水塊の希釈率が30% day⁻¹であっても実際に観測された細胞密度と同程度まで増殖できることがわかった。なおKaeriyama et al. (2011)は、水温10°Cの培養条件において*S. marinoi-dohrnii* complex および*S. japonicum*の分裂速度を1.0 divisions day⁻¹と報告していることから、1.0 divisions day⁻¹の分裂速度は決して過大評価ではないと考えられる。また希釈率について、河川水の流入量は不明であるが、12月30日と1月7日の調査でStn. 7~8の塩分の分布に大きな変化がなかったことから(図2-6)、常時一定量の河川水供給があり、希釈率が30%程度であった可能性は十分にあると推測される。なお12月30日から1月7日までの佐賀市の積算降水量は16.5 mmであり(佐賀地方気象台)、大きな出水が起きたとは考えにくい。また12月30日から1月7日までの佐賀市の全天日射量の1日平均は8.2 MJ m⁻² day⁻¹であり、十分増殖は可能であったと推測される。一方で、0.5 divisions day⁻¹の分裂速度の場合では、希釈率が0%でなければ同程度の細胞密度には達しないことが明らかとなった。このことから、増殖期における感潮域の*Skeletonema*属は、1.0 divisions day⁻¹程度の分裂速度を有していたことが推測される。以上より、感潮域で観測された*Skeletonema*属の高密度水塊の出現は、水柱での増殖により十分説明が可能であることが示唆された。ただし、今後より正確な試算を行うためにも、河川水流量と現場での実際の増殖速度を調査する必要がある。③の可能性について、Koh et al. (2006)は有明海湾奥西部の干潟域において、大潮時の上げ潮および下げ潮の流速は20 cm s⁻¹以上と非常に速く、冠水時の水柱Chl *a*濃度の10~70%は堆積物上から巻き上げられた植物プランクトン由来であると報告している。また第5章の研究により、冬季の有明海湾奥西部の干潟域では、干出時の堆積物表層のChl *a*濃度が40 µg wet-

g^{-1} と高濃度であり、*Skeletonema* 属など浮遊性の植物プランクトンが細胞数換算で全体の8割を占め、細胞密度として 6.3×10^5 cells wet- g^{-1} と高密度であったことがわかっている。これらのことは、堆積物表層の浮遊性珪藻類の再懸濁が活発に起きている可能性を示唆している。現段階では感潮域上流部でクロロフィル蛍光値が高くなる原因は特定できないが、上記の可能性②および③により、感潮域において珪藻類が活発に増殖しており、その一部が下げ潮時に干潟に取り残され、上げ潮時に再懸濁している可能性が示唆される。

感潮域と沖合域との関連性をより詳細に検討するために、塩分とクロロフィル蛍光値の関係を調べた(図2-10)。その結果、12月30日は明確な関連性は見られなかったが(図2-10a)、一方でStn. 1でブルームが発生していた1月においては、Stn. 1~4とStn. 5~6およびStn. 7~8では傾向が異なっていた(図2-10b, 2-10c, 2-10d)。沖合側のStn. 1~4に関しては、塩分とクロロフィル蛍光値の間に高い負の相関がみられるのに対し、Stn. 5~6およびStn. 7~8では、一部で塩分と正の相関または塩分の高低にかかわらずクロロフィル蛍光値がほぼ類似した高い値を示す傾向にあった。上述したようにStn. 5~6およびStn. 7~8におけるクロロフィル蛍光値が、干潟堆積物表層の珪藻類の巻き上げに由来するのかどうかは特定できないが、Stn. 1~4に認められる塩分とクロロフィル蛍光値の間の高い負の相関関係は、上流部の珪藻類が沖合域の供給源になっていることを示唆するものである。

有明海湾奥部の干潟域における珪藻類の増殖生態については不明な点が多いものの、河川を含む感潮域は栄養塩の供給源として珪藻の増殖に重要であるだけでなく、そこで珪藻類の動態が沖合域の植物プランクトン量を大きく左右する可能性を示唆している。

2.5 まとめ

2012年度から2014年度の冬季に有明海湾奥西部域で高頻度観測を行った結果、水温10°C以下で高い透明度が観測された直後にChl *a* 濃度の増加が観測された。*A. karianus*、*Thalassiosira* 属および *Skeletonema* 属によるブルームが起きており、水温低下によるペントスの捕食圧の低下と、それに伴う珪藻類の増殖が塩田川・鹿島川感潮域とその沖合域の栄養塩減少を引き起こしていることが示唆された。また塩田川・鹿島川感潮域は、沿岸域での栄養塩枯渇時の重要な供給源および生産維持の場となっていると考えられる。さらに河口干潟域では、潮汐に伴う干潟堆積物表層の珪藻類の巻き上げが起きており、沖合域への供給は沿岸域での珪藻ブルームに関与している可能性がある。

*本章の内容は以下の論文に一部加筆を行ったものである。

山口 聖・松原 賢・増田 裕二・三根 崇幸・伊藤 史郎 (2017) 有明海湾奥西部の鹿島川感潮域における高栄養塩・高クロロフィル水塊と沿岸の冬季珪藻ブルームとの関係. 沿岸海洋研究, 54(2), 193–201.

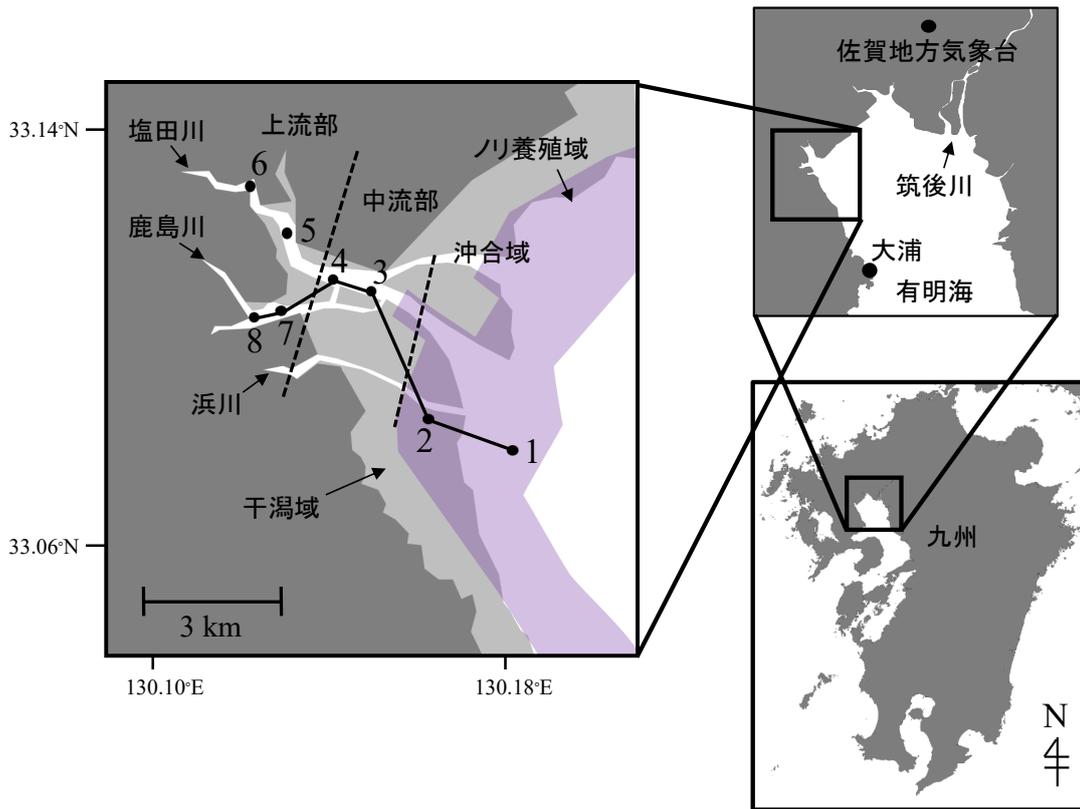


図 2-1 調査海域

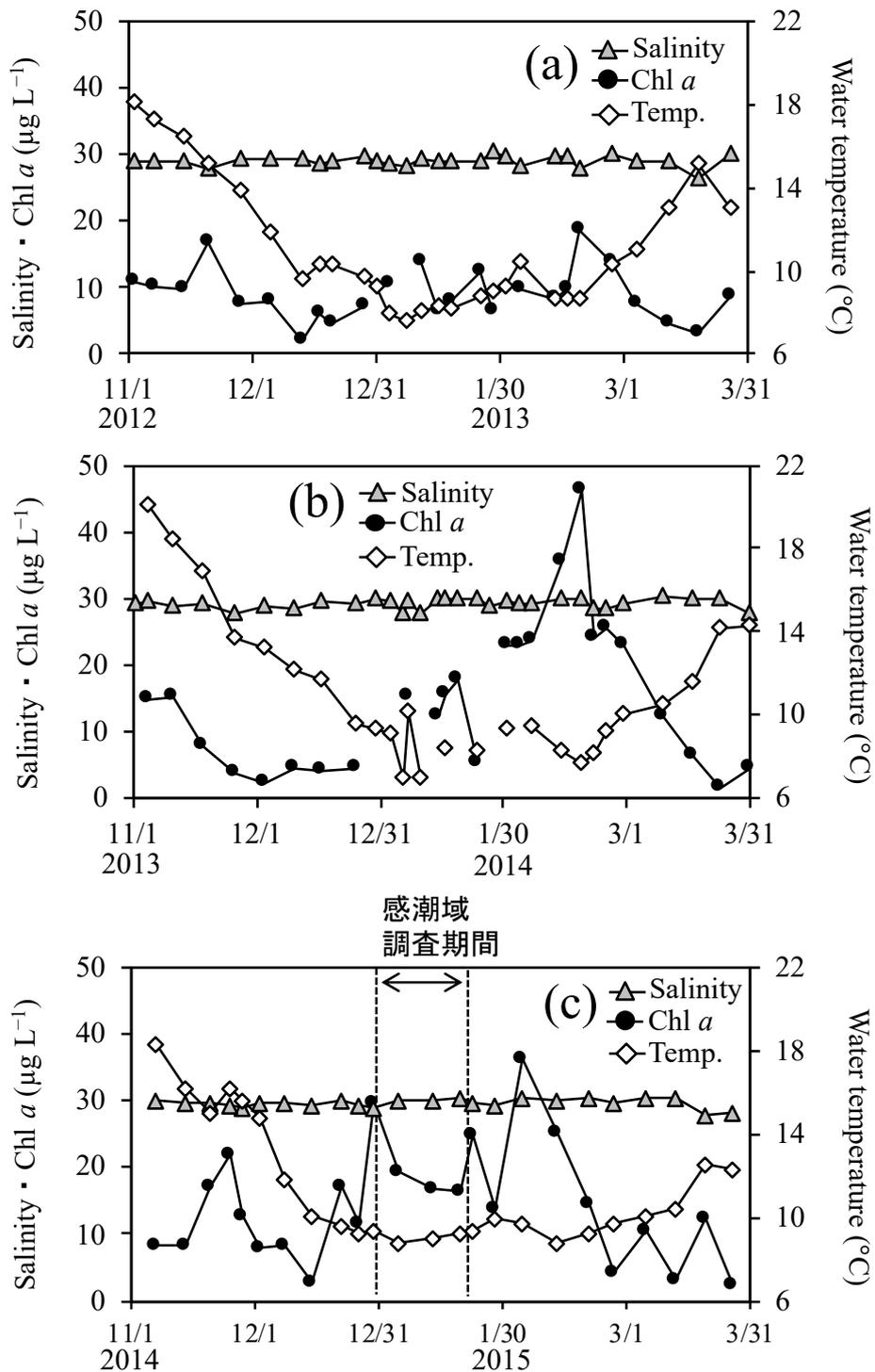


図 2-2 (a) 2012 年 11 月 1 日～2013 年 3 月 31 日、(b) 2013 年 11 月 1 日～2014 年 3 月 31 日および (c) 2014 年 11 月 1 日～2015 年 3 月 31 日の期間中における Stn. 1 の表層塩分、Chl *a* 濃度および水温の経時変化

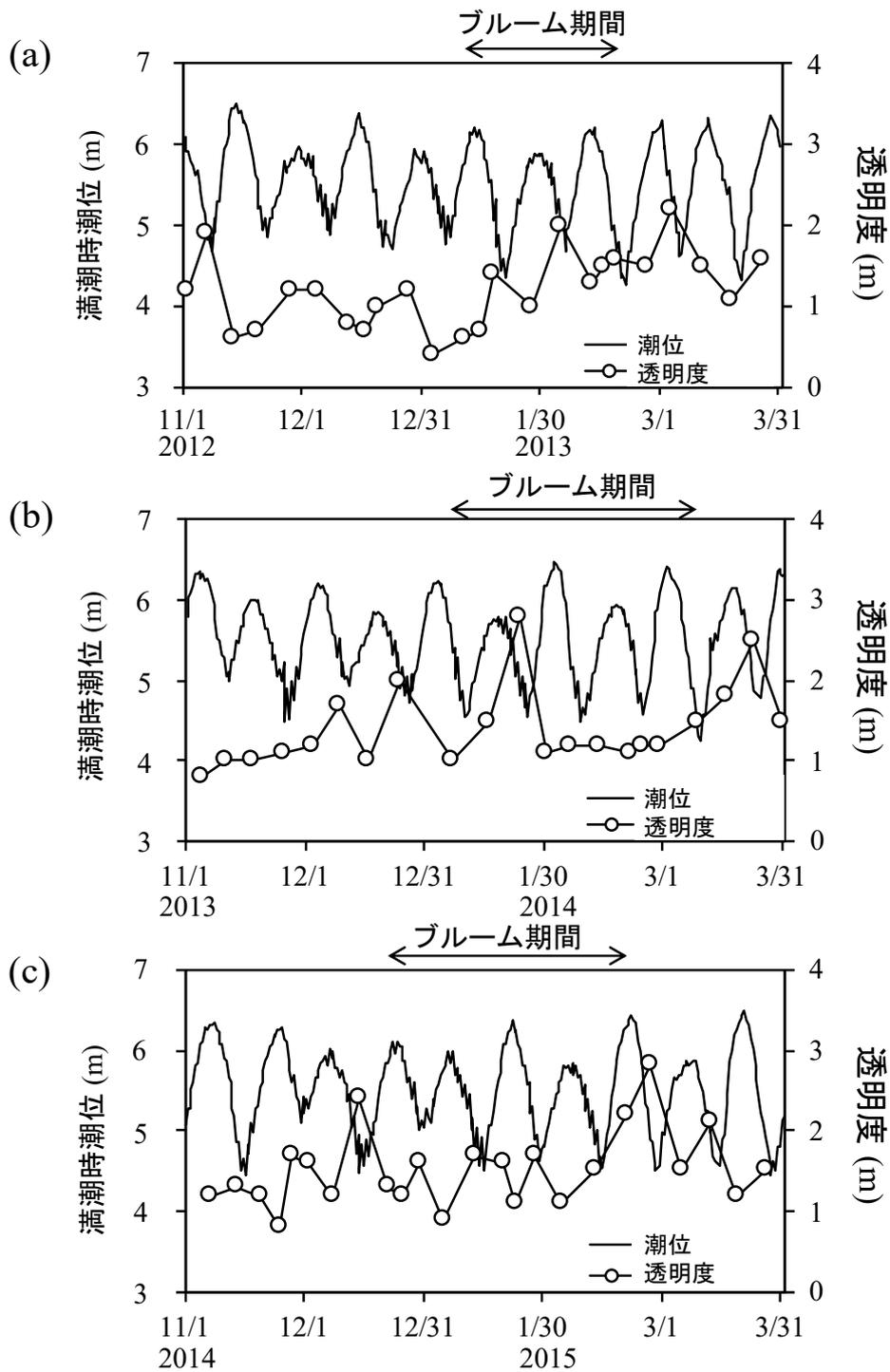


図 2-3 (a) 2012 年 11 月 1 日～2013 年 3 月 31 日、(b) 2013 年 11 月 1 日～2014 年 3 月 31 日および (c) 2014 年 11 月 1 日～2015 年 3 月 31 日の期間中における大浦の満潮時潮位と Stn. 1 の透明度の経時変化

潮位が高い期間は大潮期を、低い期間は小潮期を示している。

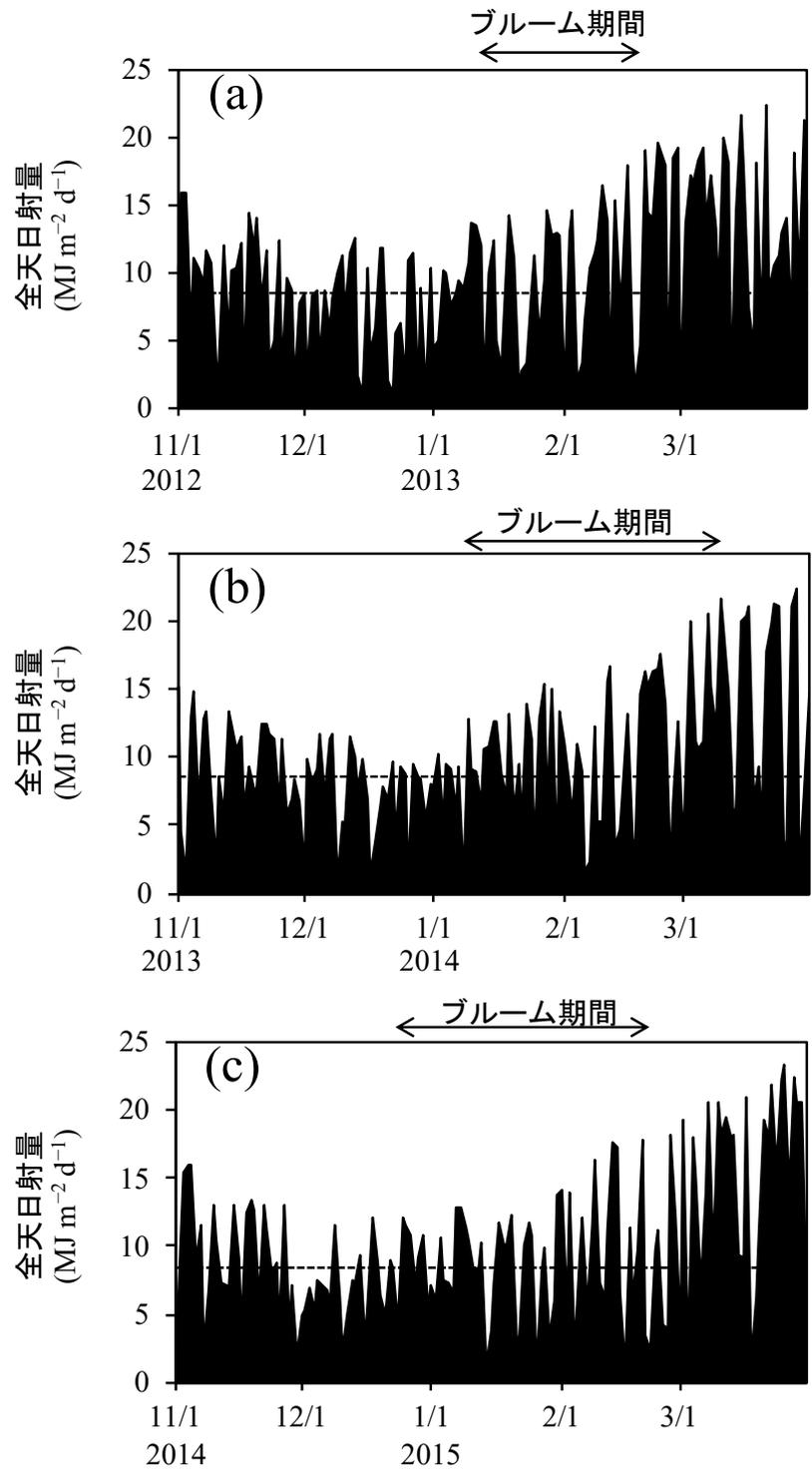


図 2-4 (a) 2012 年 11 月 1 日～2013 年 3 月 31 日、(b) 2013 年 11 月 1 日～2014 年 3 月 31 日および (c) 2014 年 11 月 1 日～2015 年 3 月 31 日の期間中における佐賀市の全天日射量の経時変化
 点線は全天日射量 $8.5 \text{ MJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ を示す。

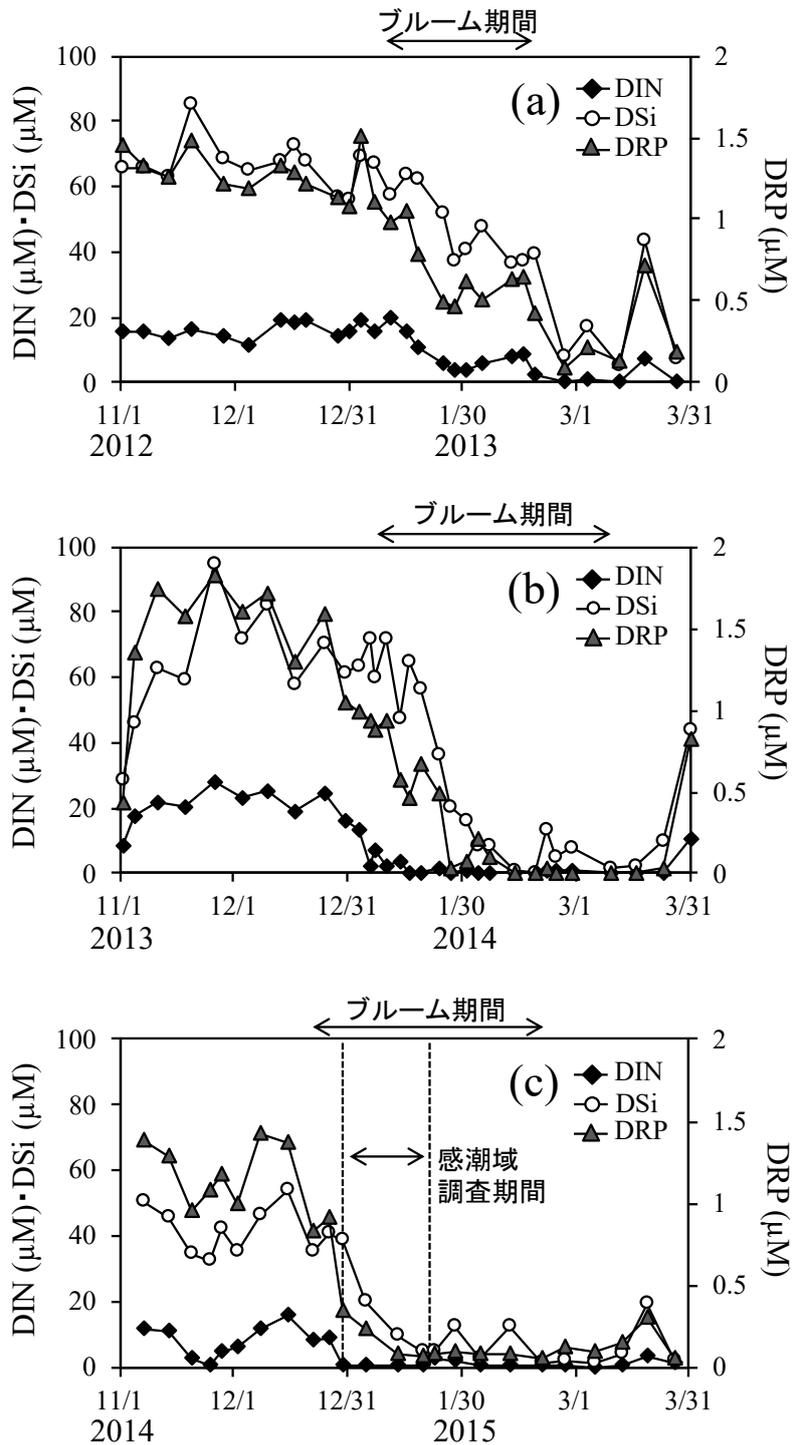


図 2-5 (a) 2012 年 11 月 1 日～2013 年 3 月 31 日、(b) 2013 年 11 月 1 日～2014 年 3 月 31 日および (c) 2014 年 11 月 1 日～2015 年 3 月 31 日の期間中における Stn. 1 の表層 DIN 濃度、DSi 濃度および DRP 濃度の経時変化

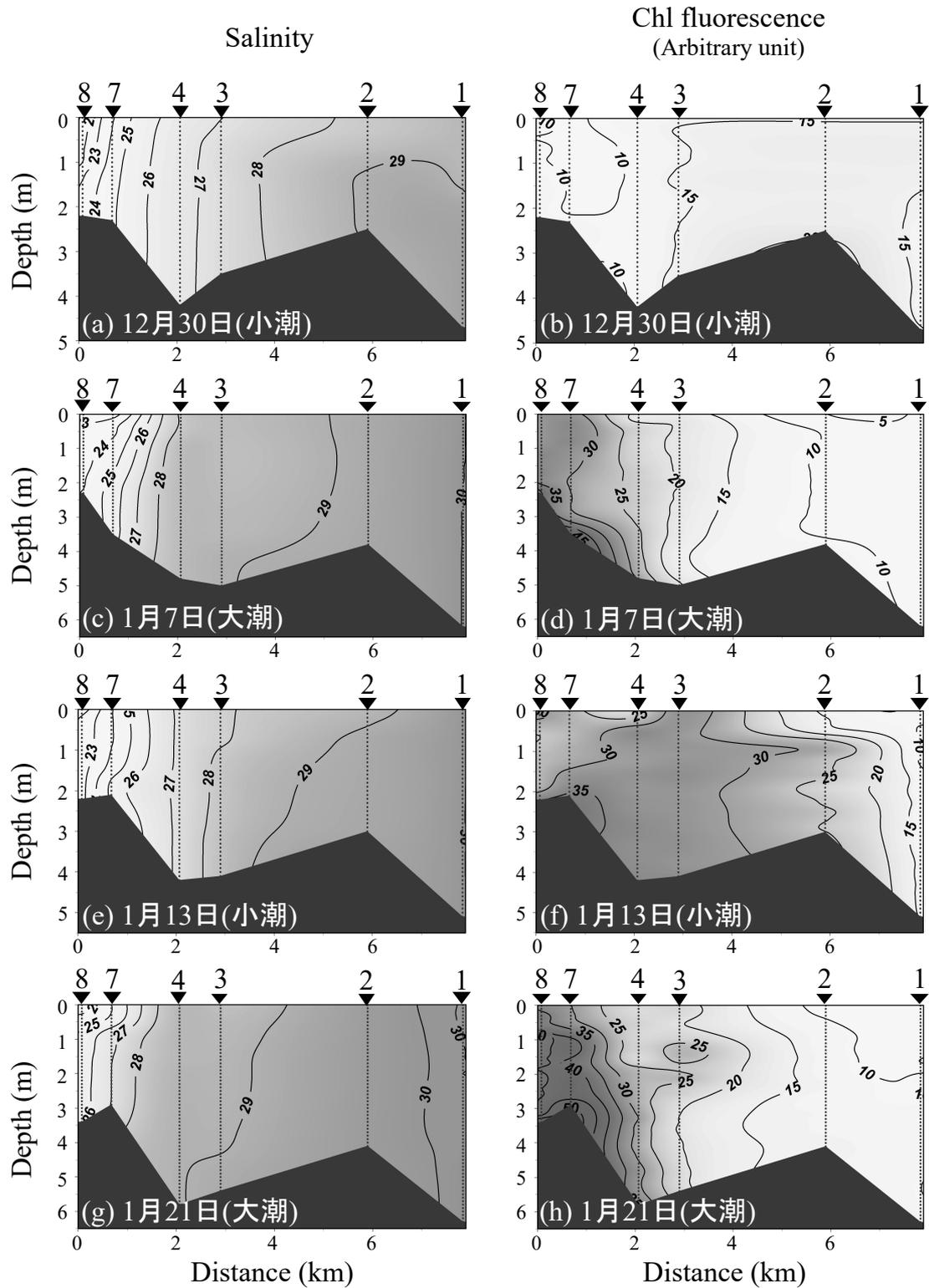


図 2-6 2014 年度の感潮域調査における Stn. 1~8 の (左) 塩分、(右) クロロフィル蛍光値の鉛直プロファイル

クロロフィル蛍光値は濁度の影響を受けないことが確認されている。

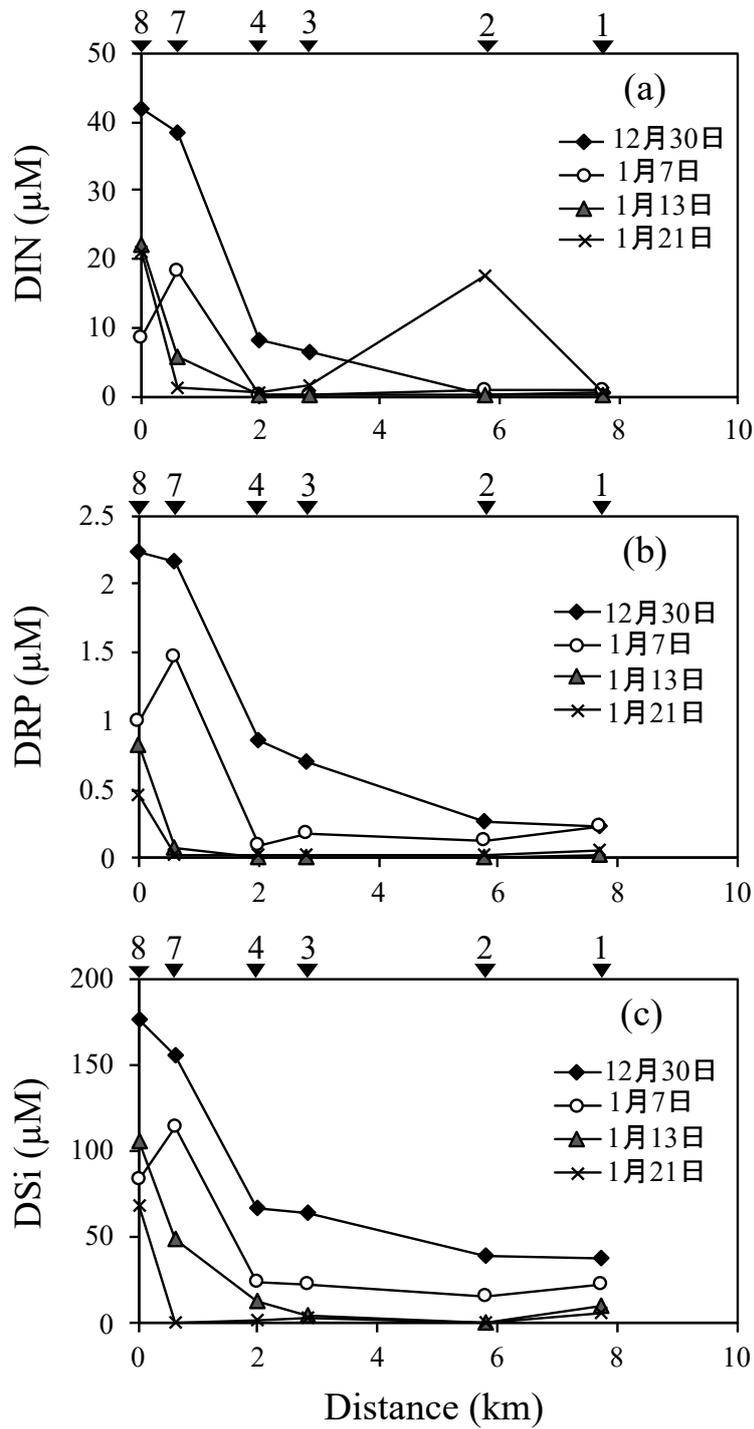


図 2-7 2014 年度の感潮域調査における Stn. 1~8 の表層 (a) DIN 濃度、(b) DRP 濃度 および (c) DSi 濃度の変化

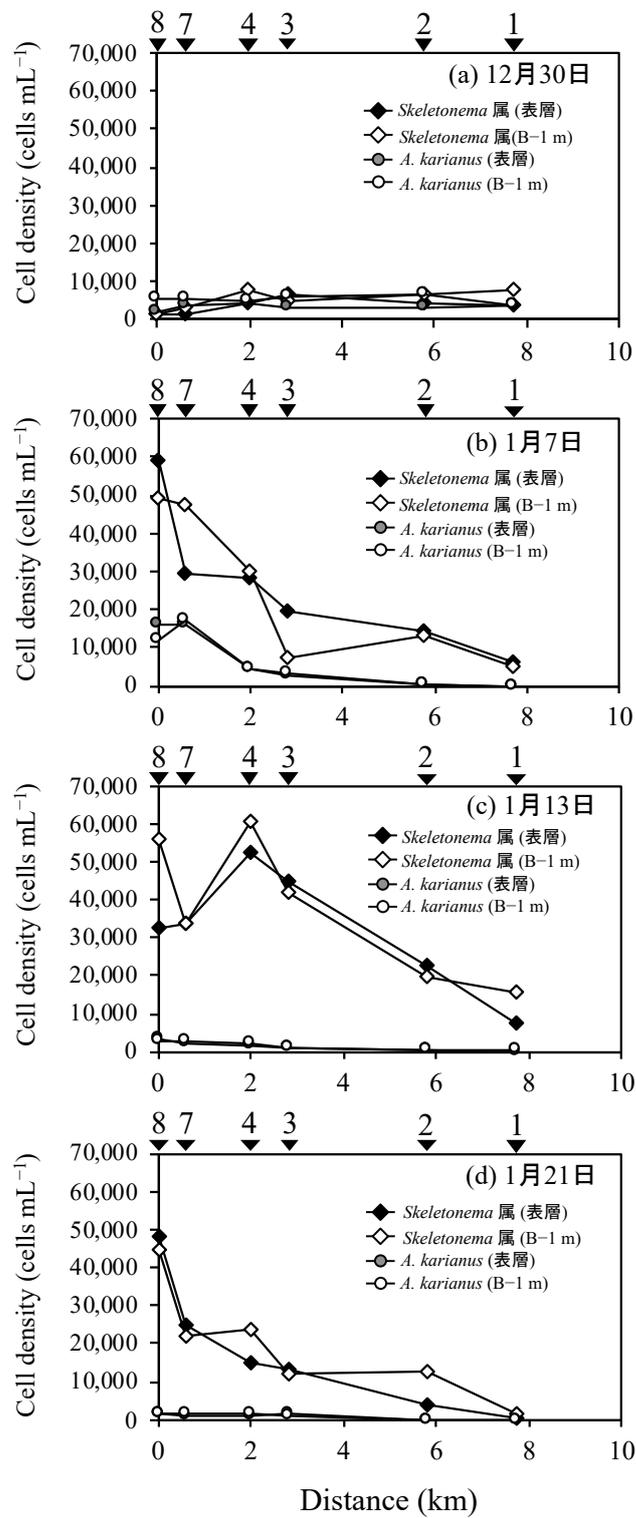


図 2-8 Stn. 1~8 の表層および B-1 m における *Skeletonema* 属と *Asteroplanus karianus* の細胞密度の変化

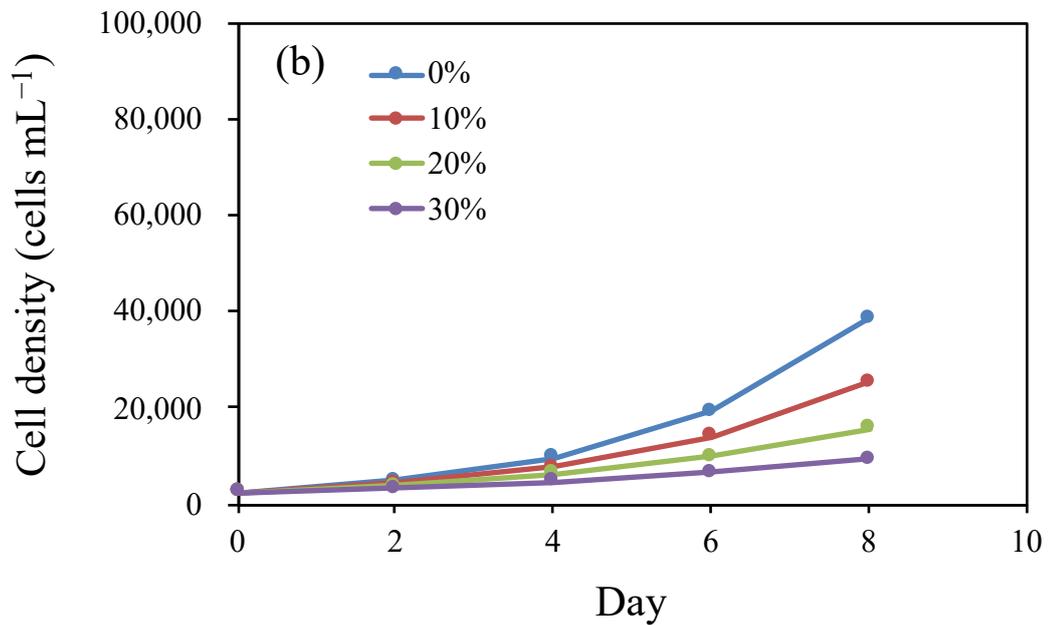
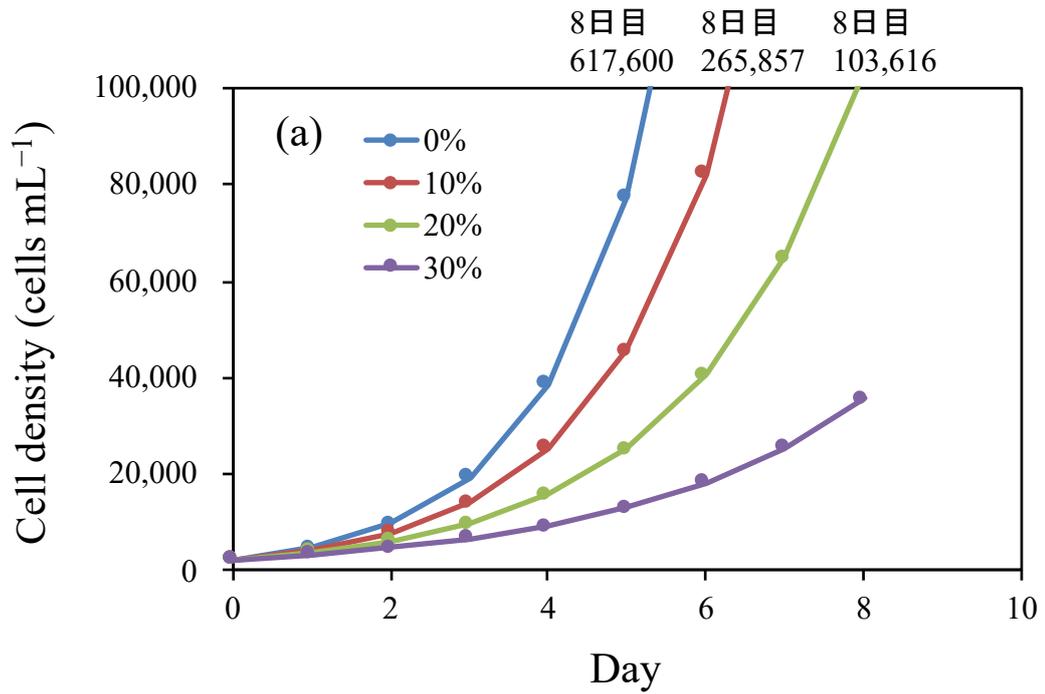


図 2-9 数値計算により得られた *Skeletonema* 属の細胞密度の変化

(a)は $1.0 \text{ div. day}^{-1}$ 、(b)は $0.5 \text{ div. day}^{-1}$ の分裂速度とした場合を示し、各%は希釈率を表す。初期細胞密度は 2014 年 12 月 30 日の感潮域上流部(Stn. 5~8) の表層および B-1 m の細胞密度の平均値を使用。(a)のグラフの上の数字は細胞密度 (cells mL^{-1})を表す。

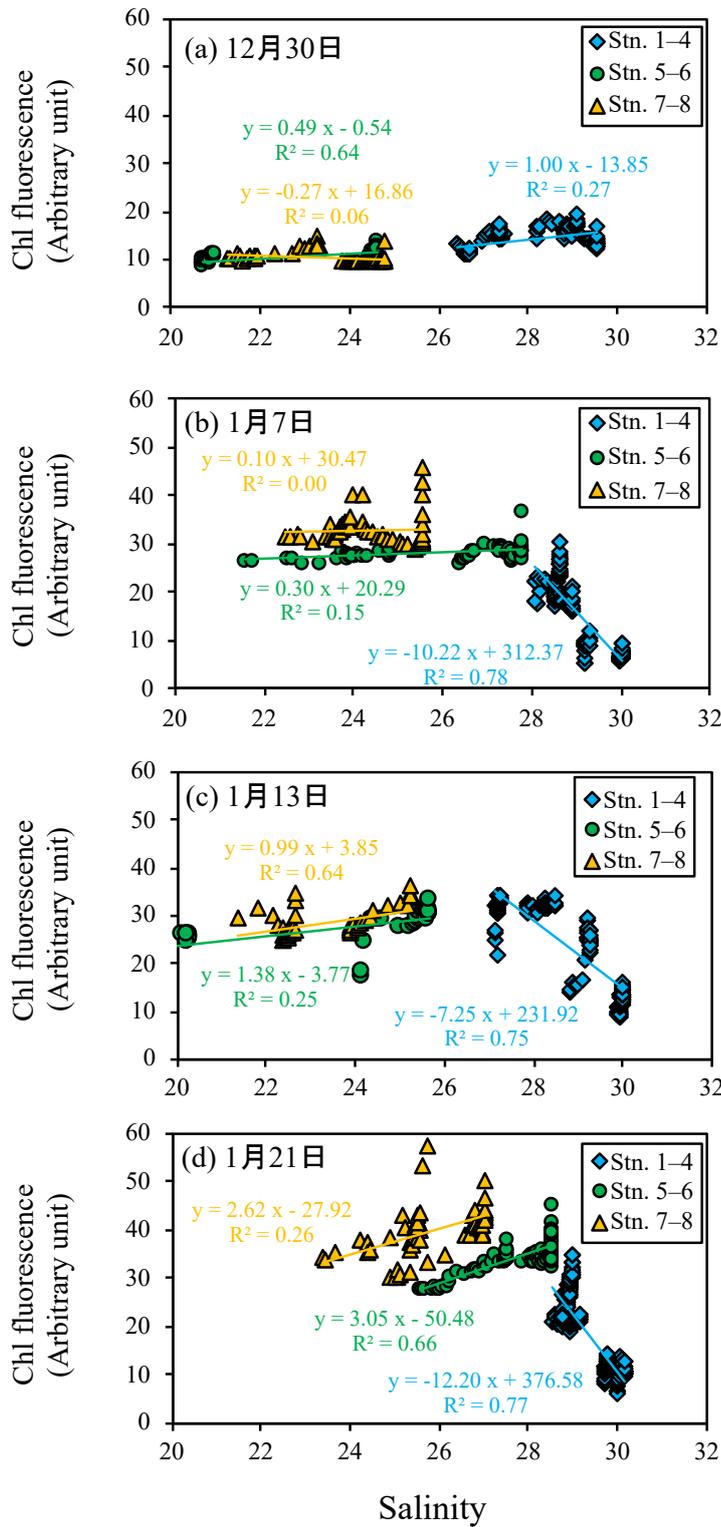


図 2-10 塩分とクロロフィル蛍光値の関係

データは表層から底層まで 10 cm 間隔で取られており、直線は回帰直線（青：Stn. 1～4、緑：Stn. 5～6、黄：Stn. 7～8）を表す。

第3章 定点における10時間の連続観測と珪藻の増殖環境の変化

3.1 緒言

第2章の結果により、有明海湾奥西部域において珪藻ブルームの発生期間中、塩田川・鹿島川感潮域の上流部から中流部には珪藻類が高密度で存在しており、そこから沖合域への珪藻類の供給は、珪藻ブルームを理解する上で重要であるということが示唆された。しかしながら、高い濁度を特徴とする湾奥部において、実際に珪藻にとってどのような増殖環境となっているかについては不明である。また干満差が大きい有明海においては、潮汐による水塊の移動や物理環境の変化が珪藻の増殖環境に与える影響も大きいと考えられるものの、実際に調査した例は乏しい。そこで本研究では、珪藻の一次生産に重要な光環境と栄養塩環境に着目し、冬季珪藻ブルーム発生期間中の塩田川・鹿島川感潮域における光環境および栄養塩環境の評価を行うことを目的とした。

3.2 観測および方法

感潮域調査

2017年2月3日、9日、17日に栄養塩環境および光環境を調べるために、塩田川・鹿島川感潮域の上流部(Stn.5~8)、中流部(Stn.3,4)および沖合域(Stn.1,2)において観測を行なった(図3-1)。Stn.1~8は満潮時の水深が2~7mであり、大潮干潮時、Stn.2~8の周辺は干潟となる。観測は昼間満潮の前後2時間の間に行われた。表層から底層までの水温、塩分、クロロフィル蛍光値および濁度は、多項目水質計(RINKO-Profiler ASTD102, JFEアドバンテック社)を用いて10cm間隔で測定した。表層水および海底上1m(B-1m)の試水は、それぞれ手付きバケツおよび採水器(リゴーB号透明採水器, 離合社)を用いて採取した。採取された試水中の栄養塩濃度の分析項目は溶存無機態窒素(DIN: $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^- + \text{NH}_4^+$)、溶存態反応性リン(DRP)および溶存ケイ酸(DSi)と

し、採取した試水は実験室に持ち帰った後、直ちにグラスファイバーフィルター (GB-100R, ADVANTEC) を用いてろ過し、分析当日まで冷凍庫にて保存した後、オートアナライザー (QuAAtro 2-HR, BL TEC 社) を用いて測定した。またこの期間の主要珪藻種であった *Asteroplanus karianus* および *Skeletonema* 属の細胞密度については、表層および B-1 m より採取された試水 100~500 μL 中の細胞数をプランクトン計数板 (MPC-200, 松浪硝子工業株式会社) や界線スライドグラス (S6117, 松浪硝子工業株式会社) を用いて当日中に計数し、算出した。

Stn. H における連続観測

潮汐に伴う水塊の移動や増殖環境の変化を調べるために、2017年2月24日に Stn. H において満潮 (8時12分) と干潮 (14時12分) を含む10時間の連続観測を行った (図3-2)。Stn. H は潮間帯と潮下帯の境界付近に位置している。8時から17時まで1時間毎に表層採水を行い、また鉛直的な水塊構造の変化を調べるために、水温、塩分、クロロフィル蛍光値および濁度は上記の ASTD を用いて 10 cm 間隔で測定を行った。採取した試水は、観測時間中は冷暗所にて保存し、観測終了後に実験室にて処理を行った。栄養塩濃度は上記と同様に処理し、分析を行なった。Chl *a* 濃度は、試水をグラスファイバーフィルター (GF/C, ADVANTEC) を用いてろ過した後、DMF を用いて -20°C 、暗所にて抽出し、蛍光光度計 (10-AU, Turner Designs) を用いて Suzuki and Ishimaru (1990) に従い測定した。また試水の一部はグルタルアルデヒドを用いて現場にて固定を行い (最終濃度 2%)、珪藻の細胞数を上記と同様に計数し、細胞密度 (cells mL^{-1}) を算出した。

光環境の測定

水柱の光環境を評価するために、連続観測および感潮域調査の一部ステーション (Stn. 1, 6, 8) において光量子計 (DEFI-L, JFE アドバンテック社) を用いて表層から海底まで

50 cm 毎に水柱光量子量を調べ、ソフトウェア Origin Pro 8.6.0J (Origin Lab) を用いて以下の式により消散係数を求めた。

$$I_z = I_0 e^{-K_d z}$$

ここで、 I_z は水深 z m の光量子量、 I_0 は表層での光量子量 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、 K_d は海水中の消散係数 (m^{-1}) を表す。光量子計を降ろしていない一部のステーションに関しては、得られた消散係数と水柱の表層から底層-0.5 m までの平均濁度から得られた以下の式を用いて算出した (図 3-3)。

$$K_d = (0.10 \times \text{Average turbidity}) + 0.76 \quad (r^2 = 0.98, p < 0.01)$$

さらに、得られた消散係数を用いて以下の式により表層の光量 1% 水深 (有光層深度: z_{eu} , m) を算出した。

$$z_{eu} = -\ln(0.01)/K_d$$

3.3 結果

各成分のステーション 1~6 における鉛直プロファイル

満潮時の全ての調査において、塩分は感潮域の上流部で低く、沖合域で高くなる傾向にあった (図 3-4a, 3-4b, 3-4c)。水温は 6.9~11.9°C で変動していた (図 3-4d, 3-4e, 3-4f)。高いクロロフィル蛍光値は、感潮域の上流において観測され、Stn. 5~6 の底層において特に高い値となっていた (図 3-4g, 3-4h, 3-4i)。 K_d は 0.9~10.3 で変動していた。有光層深度 (表層の 1% 光量水深: z_{eu}) は、Stn. 1 および 2 では 1.9~5.2 m と深く、Stn. 5 および 6 では 0.4~1.0 m と浅くなっていた。濁度は上流部の底層で高くなっていたが、沖合域では低くなっていた (図 3-4j, 3-4k, 3-4l)。Skeletonema 属の細胞密度は、感潮域の上流部から中流部にかけて高い傾向にあり、特に Stn. 5 および 6 では調査期間中に 9070~22350 cells mL^{-1} と高い細胞密度を示した (図 3-5)。A. karianus の細胞密度は、2 月 3 日 および 9 日では沖合域に比べて感潮域の上流部で高く、2 月 9 日には Stn. 6 の底層で

6850 cells mL⁻¹に達した。しかしながら、2月17日には全地点で低密度となっていた。表層の栄養塩濃度は、感潮域の上流部から沖合域にかけて減少する傾向にあった(図 3-6)。DIN 濃度、DRP 濃度および DSi 濃度は、感潮域の上流部で高い傾向にあり、それぞれ 0.4~21.8 μM、0.00~0.73 μM、4.4~110.0 μM で変動した (図 3-6)。

Stn. H における連続観測

塩分は 25.6~29.9 で変動しており、満潮時に高く、潮位が低い 12:00~16:00 には低くなっていた (図 3-7a)。水温は 9.7~11.0°C で変動した (図 3-7b)。クロロフィル蛍光値は、満潮時には低かったが、潮位が減少するに従い高くなり、特に底層において高い値が観測された (図 3-7c)。K_d および z_{eu} は、それぞれ 1.3~3.7 m⁻¹ および 1.2~3.5 m で変動した (図 3-7c)。z_{eu} は、干潮時に浅くなったが、水深の減少により底層付近まで到達していた。濁度はクロロフィル蛍光値と同様の傾向を示し、満潮時には低く、干潮時の、特に底層において高くなっていた (図 3-7d)。表層の Chl *a* 濃度は 21.4~40.5 μg L⁻¹ で変動しており、潮位が低かった 12:00~16:00 では 40 μg L⁻¹ 以上と高くなっていた (図 3-8a)。表層の DIN 濃度および DSi 濃度は、それぞれ 1.4~9.9 μM および 2.8~28.8 μM で変動しており、満潮時には低く、干潮時に高かった。表層の DIP 濃度についても、満潮時に低く、干潮時に高くなっていたが、変化の幅は 0.07~0.15 μM と小さかった。表層の珪藻類の細胞密度について、種組成では *Skeletonema* 属が細胞数で 75~89% を占めており、13:00 には最高細胞密度である 13100 cells mL⁻¹ を示した (図 3-8b)。全体の細胞密度については、Chl *a* 濃度と同様の傾向を示し、満潮時に低く、干潮時に高い細胞密度を示した。

3.4 考察

潮汐に伴う珪藻の増殖環境の変化

満潮時の感潮域調査では、上流部において低塩分および高い栄養塩濃度が観測されたが、沖合域では高塩分および低栄養塩濃度であった (図 3-4, 3-6)。このことは、感潮域上流部には、河川水の影響が強い水塊が滞留していることを示している。 z_{eu} は栄養塩濃度とは反対の傾向を示しており、上流部から沖合域にかけて深度が深くなる傾向にあった (図 3-4)。Stn. 1 および 2 における z_{eu}/z 比の平均値は、それぞれ 0.8 および 0.7 であり、このことは有光層が底層付近まで到達していたことを示している (表 3-1)。つまり珪藻ブルーム中の沖合域の増殖環境は、光環境は好適であったものの、栄養塩は低濃度環境であったと考えられる。一方で感潮域の中流部および上流部に関しては、栄養塩濃度は高かったものの、高濁度のために z_{eu}/z 比はそれぞれ 0.3 および 0.2 と低く、有光層は表層の薄い層に限られていた (表 3-1)。このことは、感潮域の中～上流部では、珪藻による一次生産が水柱の浅い表層部分に限られていたことを示しており、さらにクロロフィル蛍光値および細胞密度の結果から、大部分の珪藻は潮汐混合により有光層下に分布していたことがわかった (図 3-4, 3-5)。

満潮時の感潮域とその沖合域での珪藻類の分布について、塩分と細胞密度との関係を調べてみると、塩分 30 では細胞密度は低く、25～27 の範囲において最高細胞密度を示していることがわかる (図 3-9)。そしてさらに低塩分域では細胞密度は減少する傾向にあった。いくらかの研究では、河川水の供給が多い河口域において淡水由来の藻類が観測されることが報告されている (Kromkamp and Peene 1995; Gameiro et al. 2011)。しかし本研究で観測された細胞密度と塩分の関係は、珪藻類が河川から供給されたものではないことを示している。実際に近年湾奥部において濃密なブルームを形成する *A. karianus* は、海産の珪藻であることが報告されている (松原ほか 2014; Yamaguchi et al. 2014b)。また *Skeletonema* 属に関しても、本海域では冬季に海産の *Skeletonema dohrnii* が優占することが報告されている (山田ほか 2017)。そのために、これら珪藻が河川から供給されたとは考え難い。感潮域の上流部および中流部において観測された高密度の珪

藻類に関しては、第2章において考察した水柱における活発な増殖の可能性や下げ潮時に干潟に取り残された珪藻類が上げ潮時に再懸濁された可能性が考えられる。また河川感潮域では、海底摩擦や川幅の変化により上げ潮時と下げ潮時では平均流速に違いが生じることが知られており、仮に下げ潮時に比べ上げ潮時に平均流速が早いようであるならば、珪藻を含む懸濁粒子は上流部へ集積すると推測される (奥田 1996)。さらに懸濁粒子と珪藻が結びつくことで河口域への滞留時間が増加するような物理的なプロセスも関連している可能性がある (例えば, Muylaert and Sabbe 1996)。

満潮時の感潮域上～中流部における浅い有光層深度と低い z_{eu}/z 比および沖合域における低栄養塩濃度を考慮した際、実際にこの感潮域と沖合域で珪藻類がバイオマスを維持できているのかどうかは不明である。沖合域における連続観測の結果、干潮時には z_{eu}/z 比が増加しており、これは水深が浅くなることで光環境が改善されたことを示している (表 3-1)。さらに干潮時には、塩分の減少および栄養塩濃度の上昇、*Skeletonema* 属の細胞密度の上昇が観測され、これは下げ潮に伴う感潮域上流部の水塊の沖合域へ移動を示していると考えられる (図 3-7, 3-8)。これらの結果は、干潮時の沖合域において高栄養塩、高 z_{eu}/z 比の水塊が形成されることを示しており、干潮時の沖合域は珪藻の増殖環境として重要である可能性がある。その後、上げ潮に伴い塩分は上昇し (図 3-7a)、栄養塩濃度および珪藻類の細胞密度は減少していることから (図 3-8)、高密度の珪藻類の水塊は再び上げ潮に伴い感潮域へと移動していることが推察される。

大潮小潮周期と珪藻の増殖環境

本研究により、珪藻に好適な増殖環境が干潮時の沖合域に形成されることが示唆された。このことから、干潮が昼間にくる期間が、より珪藻の増殖に適した期間であると推測することができる。Lucas and Cloern (2002) は、数値モデルを用いた研究により、浅く高濁度な海域では潮汐 (干潮・満潮) スケールの増殖環境の変化が植物プランクト

ンの動態に影響を与えていることを報告している。さらに Lucas and Cloern (2002) は、植物プランクトンの生産と底生生物による捕食のバランスの結果として、植物プランクトンのバイオマスは干潮と昼間が一致した期間に増加したことを報告している。図 3-10 は六角川海況自動観測タワーによる潮位と佐賀地方气象台による全天日射量の変化を示している。大潮から小潮にかけては、昼間に満潮がくる傾向にあるものの、小潮から大潮にかけては、昼間に干潮がくる傾向にあることがわかる。気象庁では過去数十年にかけて大浦 (図 3-1) において潮位を観測しているが、その観測データによると、少なくとも過去 20 年 (1997~2019 年) において、有明海湾奥部ではこの傾向が年間を通して変わらない。つまり、有明海湾奥部では小潮から大潮にかけて干潮が昼間に来る傾向は恒常的なものであると推測される。有明海湾奥部では、小潮期には濁度が減少することで水柱光量が増加し、その結果として植物プランクトンのバイオマスが増加することが報告されている (田中ほか 2004; Ito et al. 2013)。つまり小潮から大潮にかけては、濁度が減少する期間と干潮が昼間にくる期間が一致していることから、珪藻にとってはより好適な増殖環境となっている可能性がある。この仮説を検証するために、今後は潮汐と珪藻の増殖環境に着目した調査研究をより充実させる必要がある。

本研究により、有明海湾奥西部域では珪藻の増殖環境が満潮・干潮で大きく変化していることが明らかとなった。本調査海域における珪藻の一次生産は、干潮・満潮の数時間スケールで、さらには大潮・小潮の数週間スケールで変動していることが予想される (Lucas and Cloern 2002)、定量評価することは非常に難しい (Desmit et al. 2005)。冬季珪藻ブルームの発生および持続メカニズムについては未だ不明な点が多いが、本研究により明らかとなった潮汐に伴う珪藻の増殖環境の変化は、今後珪藻ブルームを理解する上で重要な知見となるであろう。

3.5 まとめ

満潮時、感潮域の上～中流部では河川水の影響により栄養塩濃度が高くなっていた(図 3-11)。この海域において *Skeletonema* 属および *A. karianus* の細胞密度は、沖合域から上げ潮により輸送されることで高くなっていたが、高濁度のために有光層は表層付近に限定されていた。一方で沖合域では、有光層は低濁度のために底層付近まで到達していたが、珪藻は栄養塩濃度が低い環境下に置かれていることが明らかとなった。

沖合域における連続観測の結果、感潮域の上～中流部に滞留していた高濁度、高い珪藻細胞密度、高栄養塩濃度の水塊は、下げ潮に伴い沖合域へ移動してきており、干潮時には、高栄養塩濃度かつ水深が浅くなることによる高い z_{eu}/z 比の水塊が沖合域に形成されていた。

以上のことから、干潮時の沖合域には、珪藻にとって好適な栄養塩環境および光環境が形成されており、珪藻バイオマスの維持において重要な場所となっている可能性がある。

*本章の内容は以下の論文に一部加筆を行ったものである。

Yamaguchi A, Ota H, Mine T (2019) Growth environment of diatoms in turbid water in the inner western part of Ariake Bay during winter. *Journal of Oceanography*, 75 (5), 463–473.

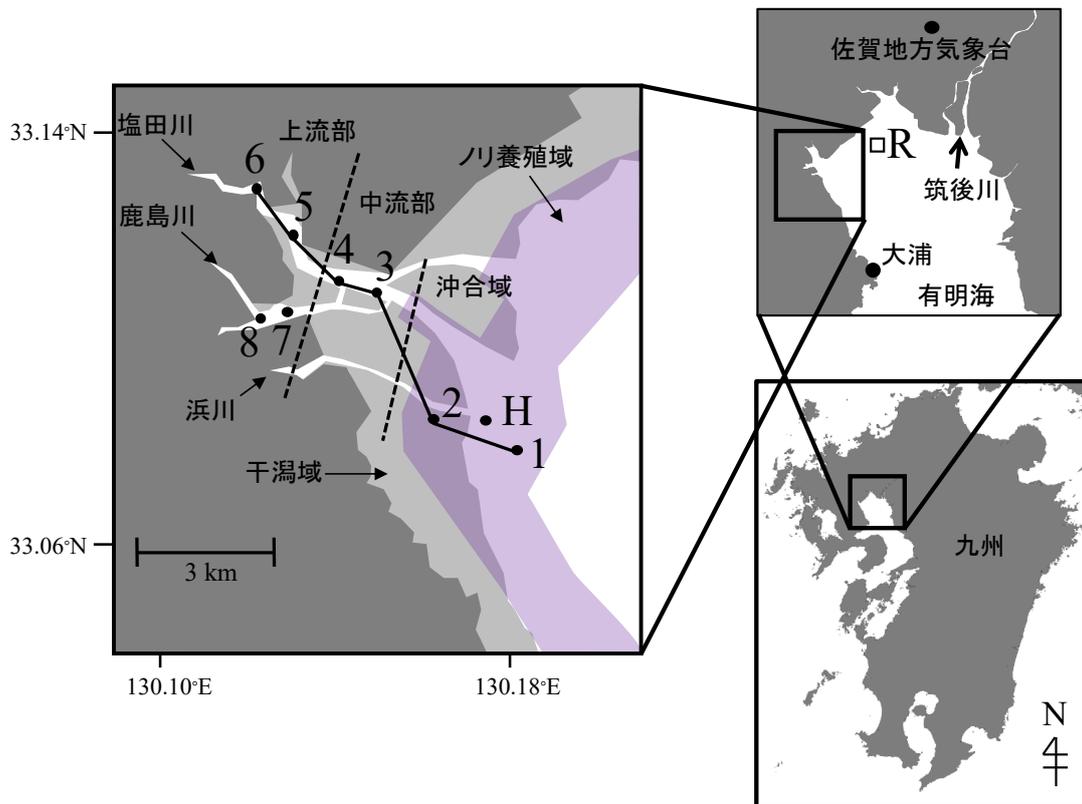


図 3-1 調査海域

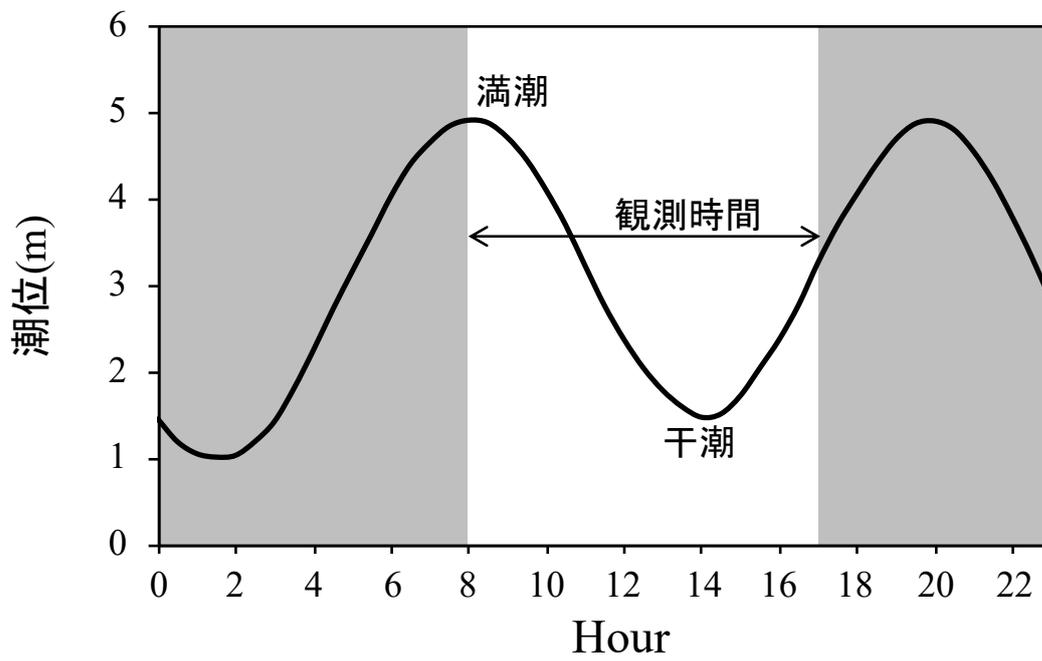


図 3-2 2017年2月24日の六角川海況自動観測タワー (Stn. R) における潮位観測は Stn. H において8時から17時まで1時間毎に行った。

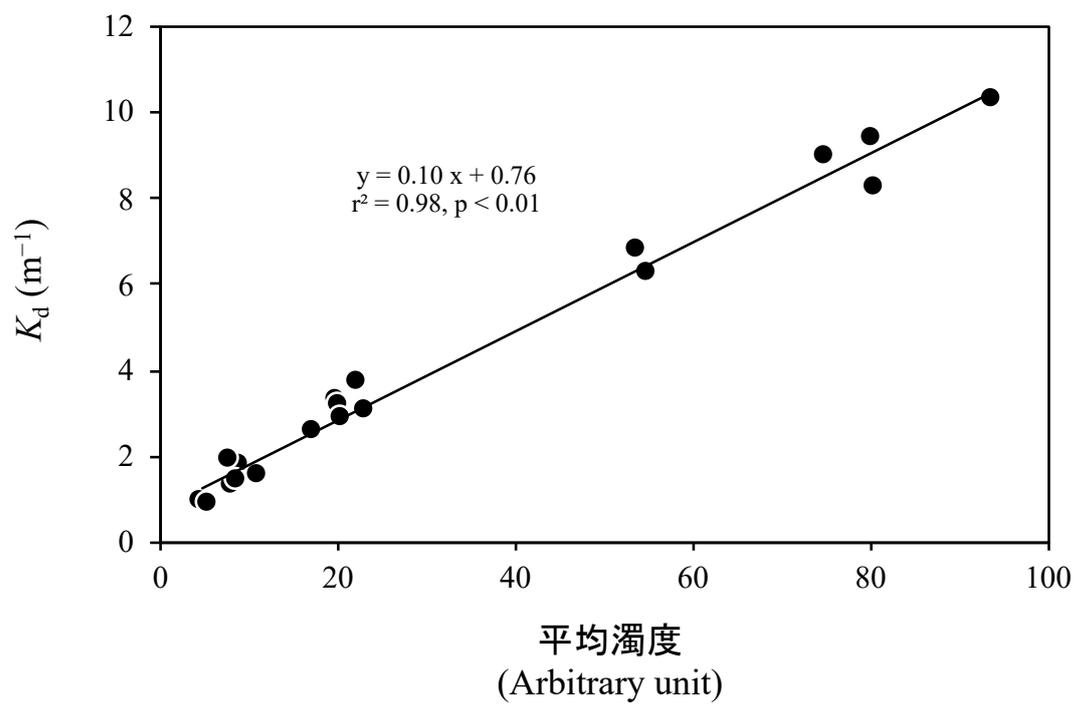


図 3-3 平均濁度と消散係数 (K_d)の関係

データは2017年2月3日、9日、17日の Stn. 1、6、8 と2017年2月24日の Stn. Hにおいて取得した。

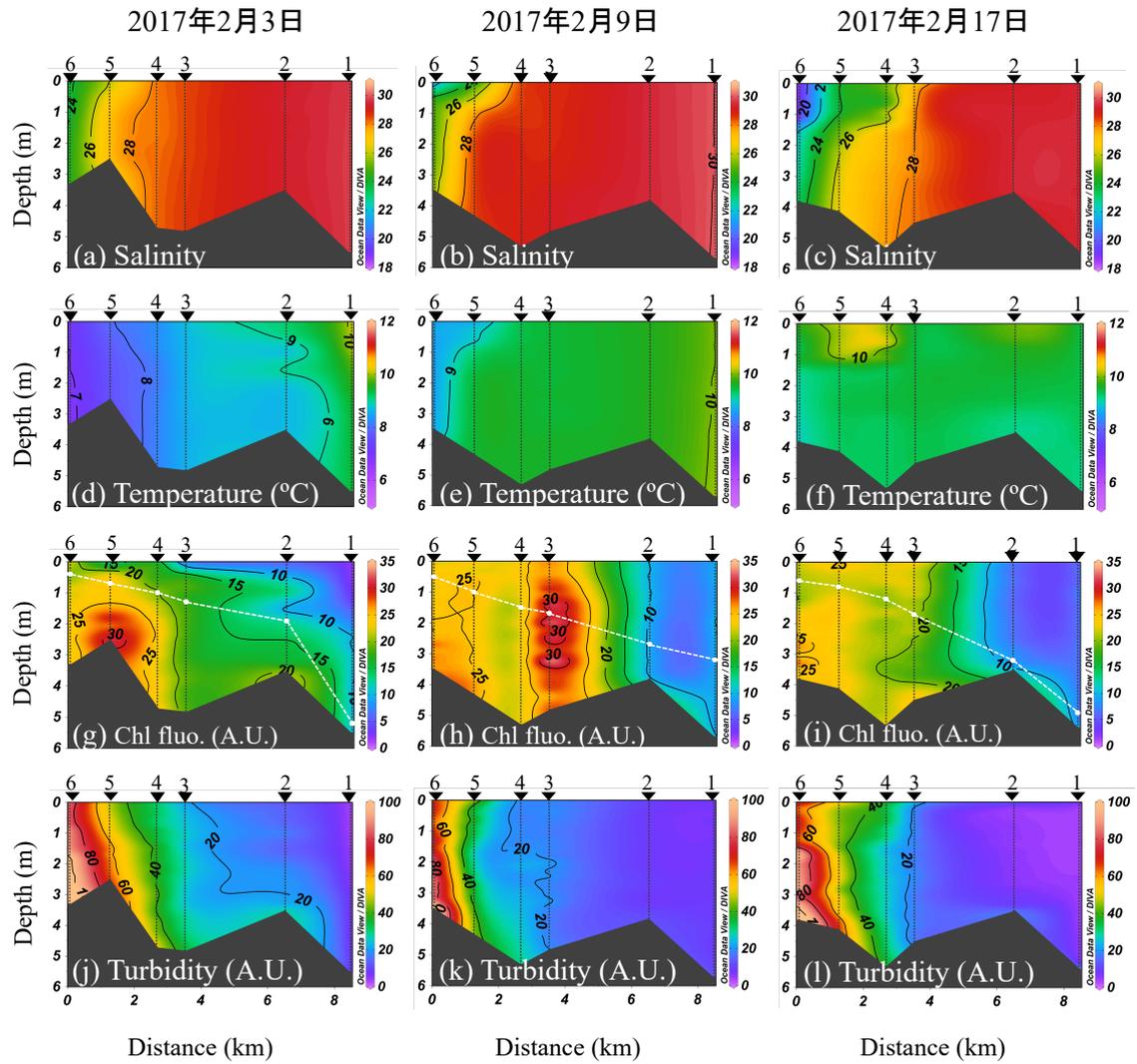


図 3-4 観測ライン上 (Stn. 1~6) における塩分、水温、クロロフィル蛍光値および濁度の鉛直プロファイル

クロロフィル蛍光値のコンター図上の白点線は有光層（表層の 1% 光量）深度を表す。クロロフィル蛍光値と濁度については任意単位となっている。クロロフィル蛍光値は濁度の影響を受けないことが確認されている。

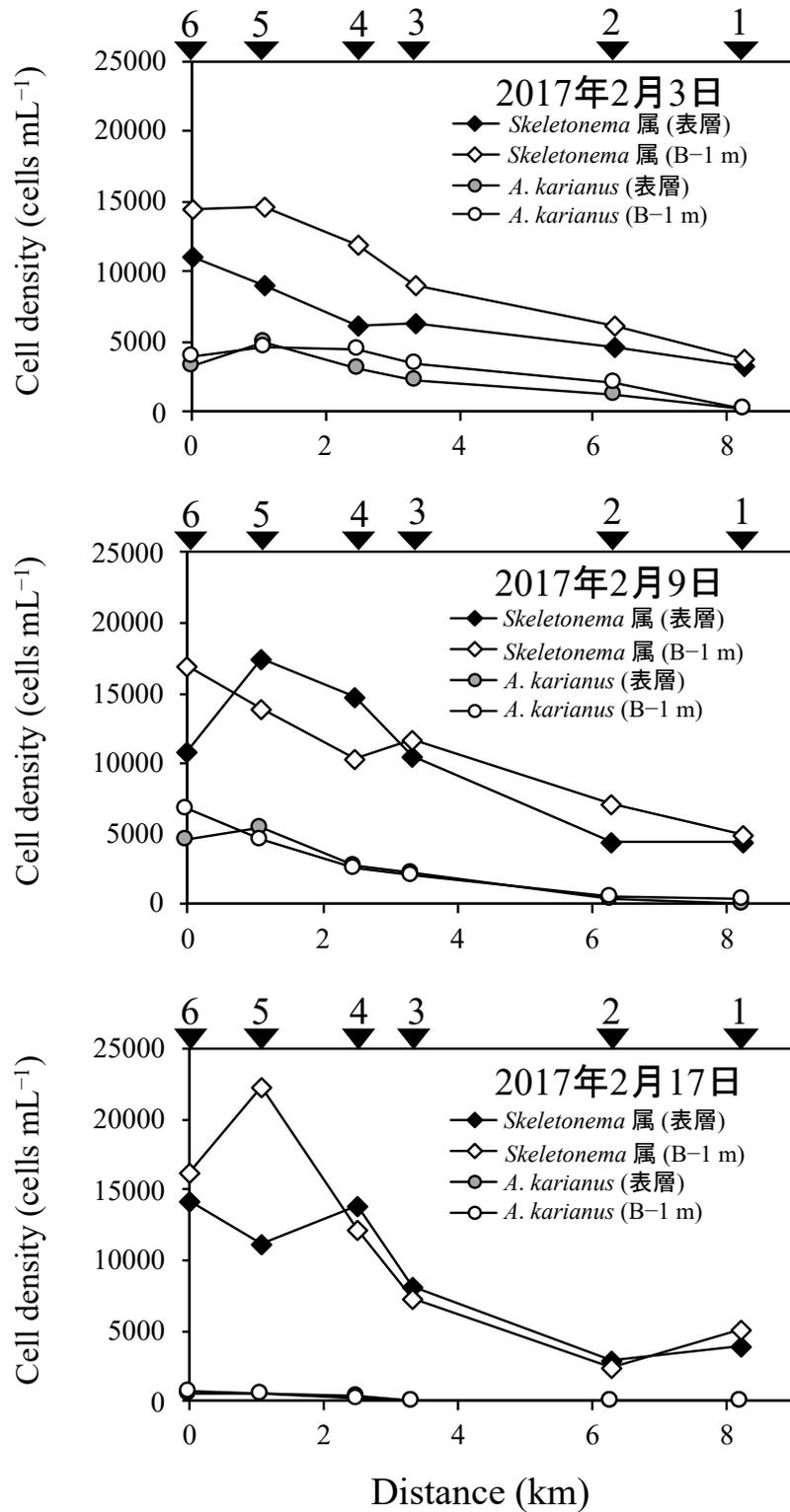


図 3-5 観測ライン上 (Stn. 1~6) の表層および B-1m における *Skeletonema* 属と *Asteroplanus karianus* の細胞密度

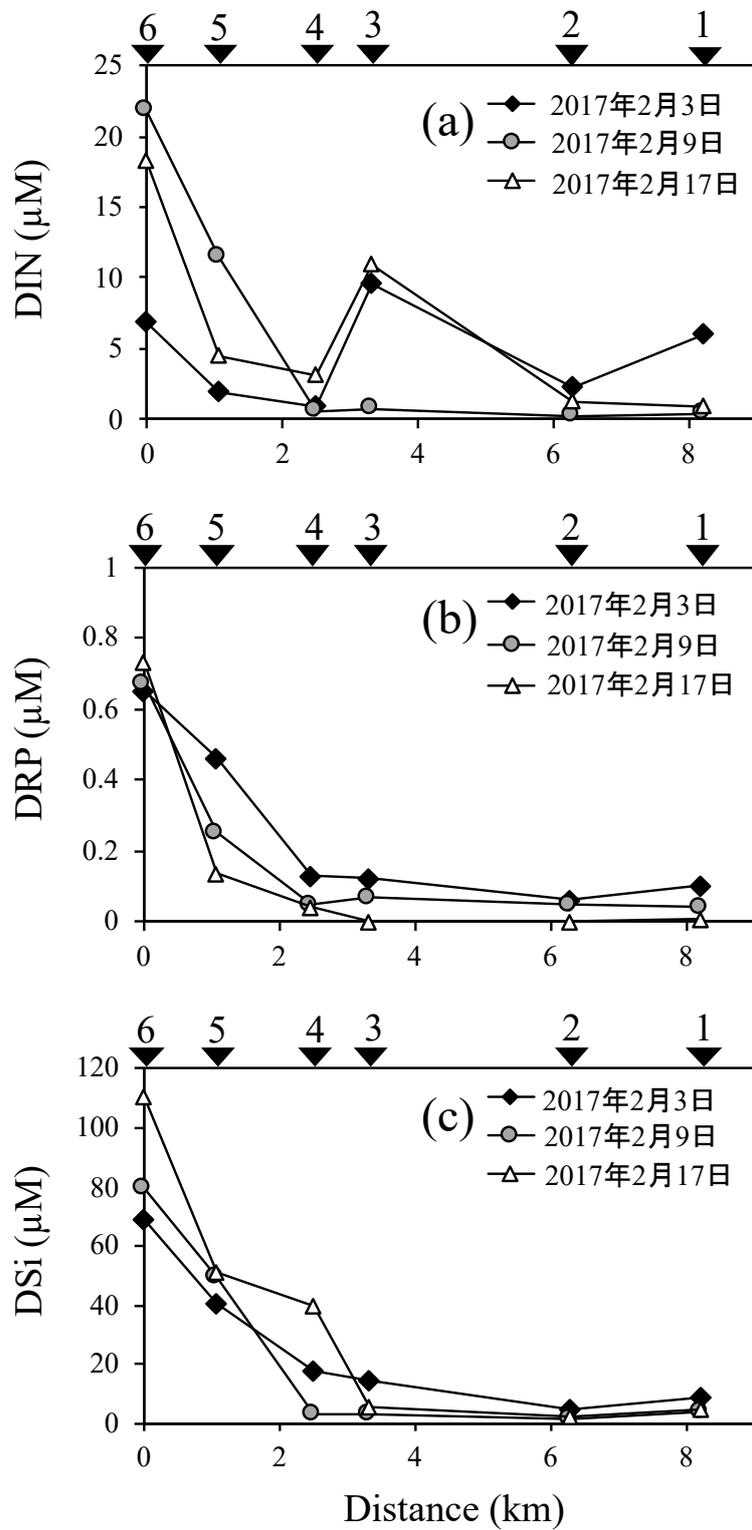


図 3-6 観測ライン上 (Stn. 1~6) の表層 (a) DIN 濃度、(b) DRP 濃度および (c) DSi 濃度

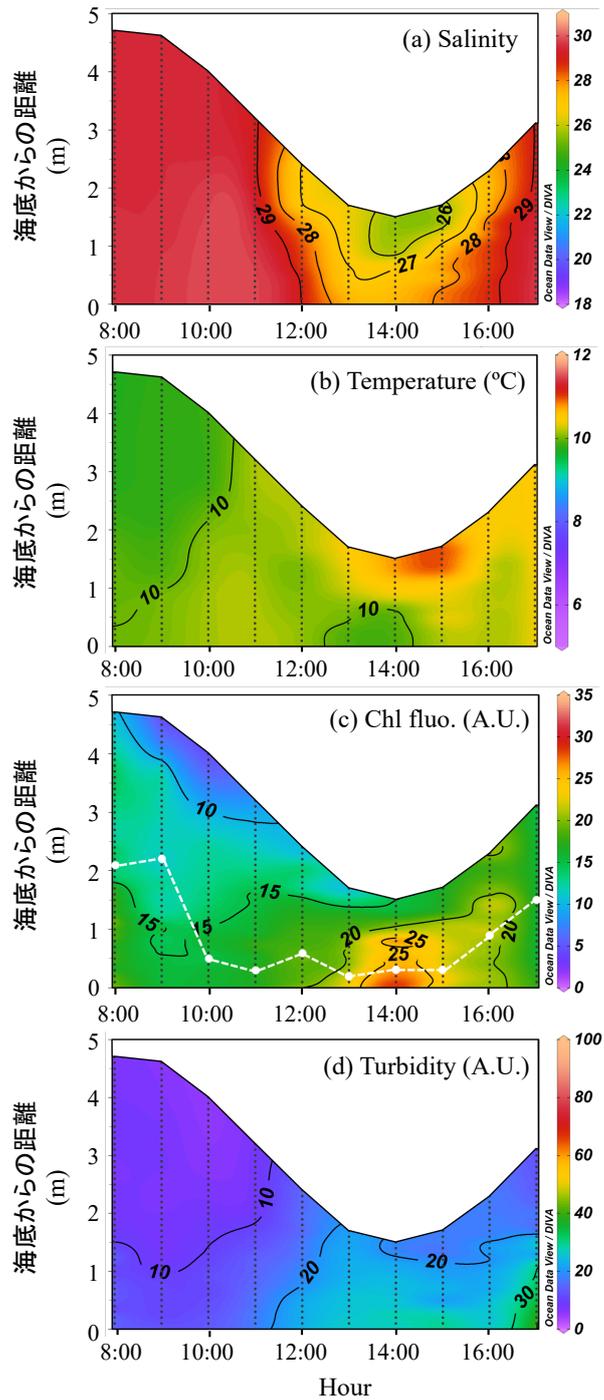


図 3-7 2017 年 2 月 24 日の連続観測 (Stn. H) における塩分、水温、クロロフィル蛍光値および濁度の鉛直プロファイルの経時変化

クロロフィル蛍光値のコンター図上の白点線は有光層 (表層の 1% 光量) 深度を表す。クロロフィル蛍光値と濁度については任意単位となっている。クロロフィル蛍光値は濁度の影響を受けないことが確認されている。

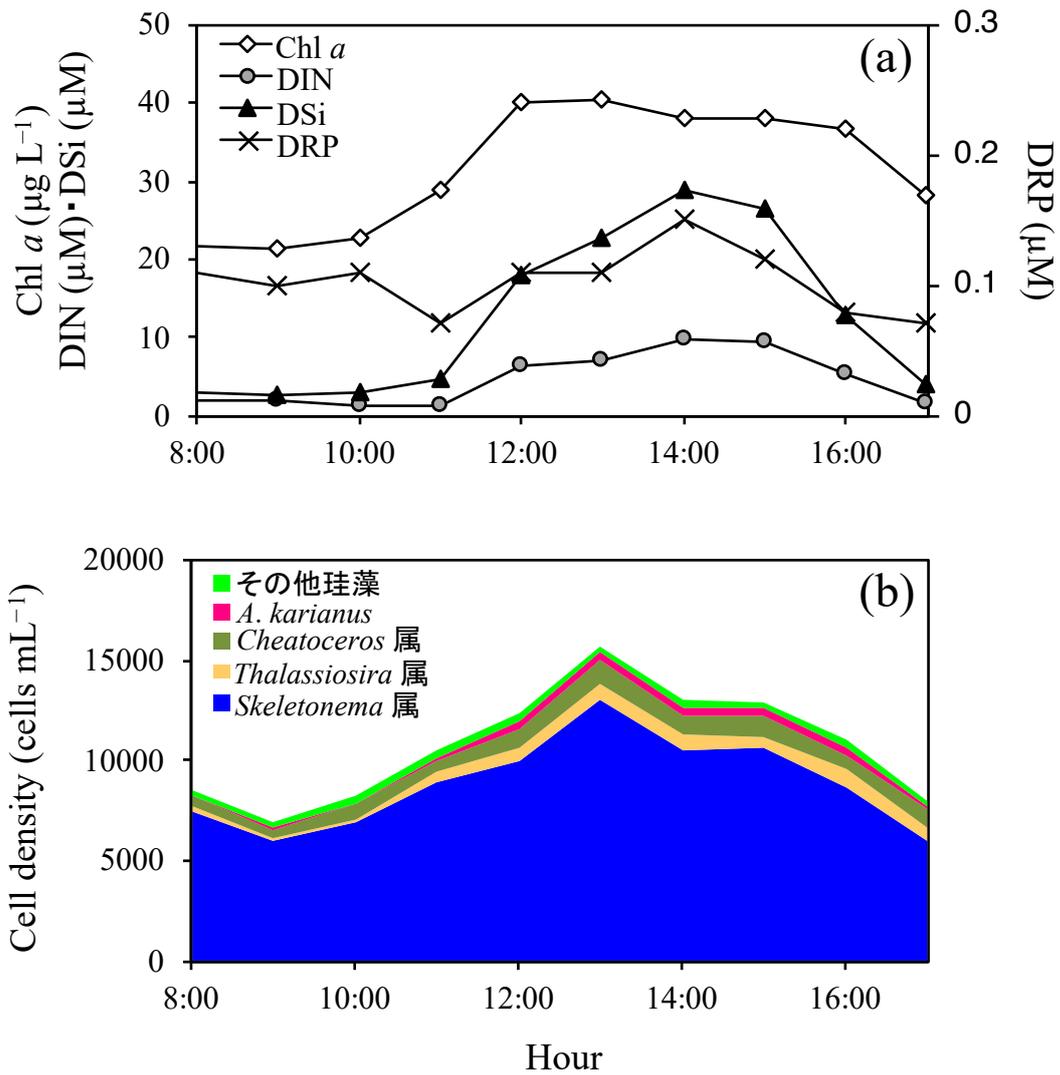


図 3-8 2017 年 2 月 24 日の連続観測 (Stn. H) における表層 (a) Chl *a* 濃度、DIN 濃度 DSi 濃度および DRP 濃度の経時変化と (b) 珪藻類の細胞密度の経時変化

表 3-1 2017年2月3日、9日、17日の感潮域調査（上段）および2017年2月24日の連続観測（下段）において得られた z_{eu}/z 比

感潮域調査									
	Stn.								
	1	2	3	4	5	6	7	8	
2017/2/3	0.9	0.5	0.3	0.2	0.3	0.2	0.3	0.1	
2017/2/9	0.6	0.7	0.4	0.3	0.2	0.3	0.2	0.1	
2017/2/17	0.9	0.9	0.4	0.2	0.3	0.2	0.2	0.1	

連続観測										
	Time									
	8:00	9:00	10:00	11:00	12:00	13:00	14:00	15:00	16:00	17:00
2017/2/24	0.5	0.5	0.9	0.9	0.7	0.9	0.8	0.8	0.6	0.5

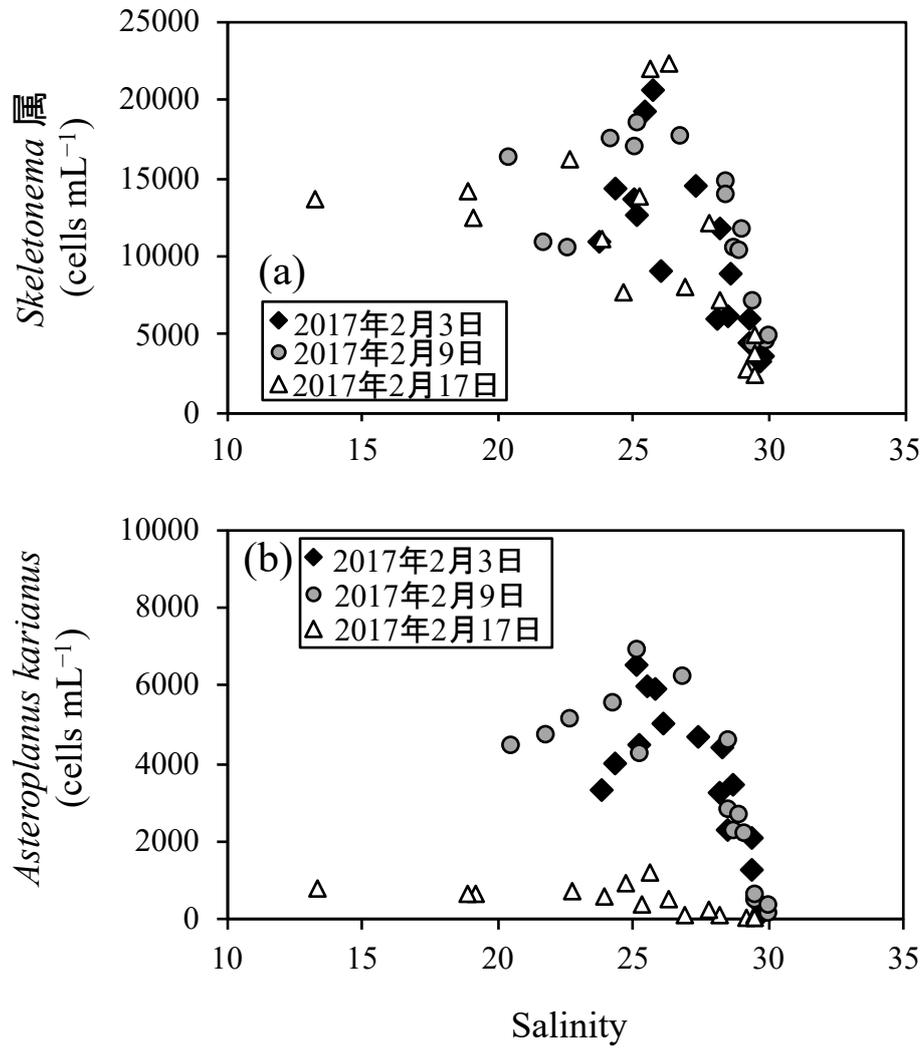


図 3-9 (a) *Skeletonema* 属および (b) *Asteroplanus karianus* の表層および B-1 m の細胞密度と塩分の関係

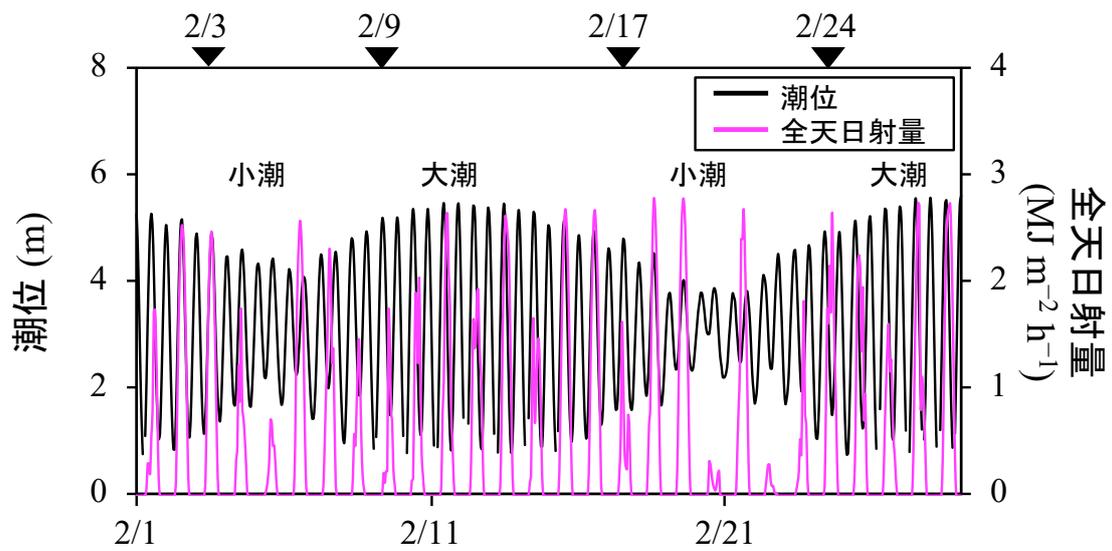


図 3-10 2017年2月1日～28日の Stn. R における潮位と佐賀市の全天日射量
 グラフ上の三角形は観測日を示している。

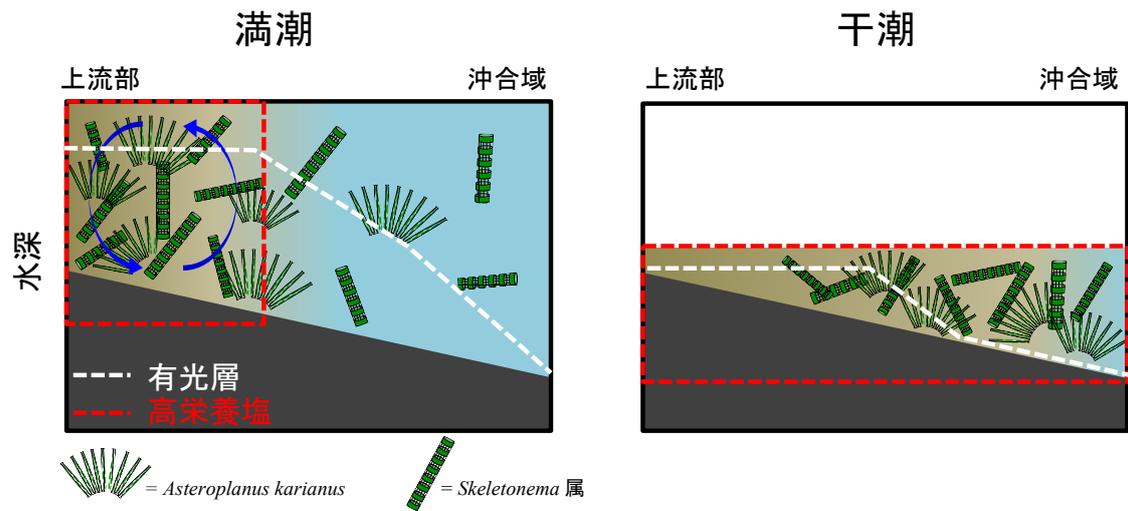


図 3-11 本調査海域における栄養塩環境および光環境の模式図

(左) 冬季珪藻ブルーム発生期間中、満潮時の感潮域上流部は潮汐流による強い鉛直混合、浅い有光層、高栄養塩濃度および高細胞密度となっており、一方で沖合域は、深い有光層、低栄養塩濃度、低細胞密度となっている。

(右) 干潮時の沖合域は、高細胞密度かつ高栄養塩の水塊であり、さらに有光層が底層付近まで到達する好適な光環境となっている。感潮域の上～中流部は、高い濁度による浅い有光層かつ河川水の影響による高栄養塩の水塊となっていることが推測される。

第4章 干潮時の塩田川・鹿島川沖合域の広域的な増殖環境評価

4.1 緒言

第2章では、塩田川・鹿島川感潮域の沖合域で冬季珪藻ブルームが発生した際、この感潮域に珪藻がより高密度で存在していることが明らかとなり、沖合域への珪藻の供給源としても重要であることが示唆された。さらに第3章では、この感潮域と沖合域の栄養塩環境および光環境を調査し、干潮時の沖合域では満潮時に比べ水深が浅くなることで光環境が改善されることから、干潮時の沖合域が珪藻の増殖場として機能している可能性を指摘した。しかしながら第3章により得られた干潮時の沖合域のデータは、1定点での連続観測により得られたものであり、干潮時の沖合域の広域的な増殖環境の評価については未だ不明なままである。そこで本研究では、塩田川・鹿島川感潮域とその沖合域における満潮時および干潮時の増殖環境として、栄養塩環境および光環境の広域的な評価を行うことを目的とした。

4.2 観測および方法

満潮時の沖合域における定点調査

有明海湾奥西部域の塩田川・鹿島川の沖合域に位置する Stn. 1 において、2017 年 11 月 2 日～2018 年 2 月 16 日の期間に 6～10 日の間隔で現場観測を行った (図 4-1)。観測は昼間の満潮前後 2 時間の間に行った。観測時の水深は 4.5～6.3 m であった。栄養塩濃度、Chl *a* 濃度測定用および植物プランクトン計数用として手付きバケツを用いて 500 mL の表層採水を行った。また透明度板を用いて透明度の測定を行なった。表層塩分および水温については多項目水質計 (RINKO-Profilier ASTD 102, JFE アドバンテック社) を用いて測定した。栄養塩の分析項目は溶存無機態窒素 (DIN : $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^- + \text{NH}_4^+$)、溶存態反応性リン (DRP) および溶存ケイ酸 (DSi) とし、表層より採取した試水は実験

室に持ち帰った後、直ちにグラスファイバー (GB-100R, ADVANTEC) を用いて濾過し、オートアナライザー (QuAAtro 2-HR, BL TEC 社) を用いて測定した。Chl *a* 濃度は、試水をグラスファイバーフィルター (GF/C, Whatman) を用いて濾過した後、DMF を用いて抽出し、蛍光光度計 (10-AU, Turner Designs) を用いて Suzuki and Ishimaru (1990) に従い測定を行なった。また本研究では、Chl *a* 濃度が 10 µg L⁻¹ を超えた場合をブルームと定義した。調査期間中の全天日射量は気象庁が公開している佐賀地方气象台 (図 4-1) によるものを使用した (<http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/index.php>)。潮位データについては、佐賀県有明水産振興センターが所有する六角川海況自動観測タワー (図 4-1, Stn. R) において取得されたものを使用した。

満潮時の感潮域調査

2017 年 12 月 26 日の満潮前後 2 時間で、塩田川・鹿島川感潮域の上流部 (Stn.5~8)、中流部 (Stn. 3, 4) および沖合域 (Stn. 1, 2) において観測を行なった (図 4-1)。観測時の水深は 2.8~4.9 m であった。栄養塩濃度および Chl *a* 濃度測定用として手付きバケツを用いて表層水の採取を行い、上記と同様に分析に供した。塩分、水温および濁度については、上記の多項目水質計を用いて表層から底層まで 10 cm 間隔で測定を行なった。全地点において光量子計 (DEFI-L, JFE Advantec) を用いて表層から底層まで 0.5 m 間隔で水中光量子量の測定を行い、ソフトウェア (OriginPro 8.6.0J, OriginLab) を用いて以下の式から消散係数の算出を行った。

$$I_z = I_0 e^{-K_d z}$$

ここで I_z および I_0 は、それぞれ水深 z m および表層での光量子量 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) を、 K_d は水柱の消散係数 (m^{-1}) を表す。なお、水中光量子量を測定していない観測 (干潮時の沖合域調査) については、消散係数と表層から B-0.5 m までの平均濁度から得られた以下の関係式を用いて算出を行った (図 4-2)。

$$K_d = (0.10 \times \text{Average turbidity}) + 0.67 (r^2 = 0.99, p < 0.01)$$

さらに、得られた消散係数を用いて以下の式により表層の光量 1%水深 (有光層深度: z_{eu} , m) を算出した。

$$z_{eu} = -\ln(0.01)/K_d$$

干潮時の沖合域調査

2017年11月28日、12月27日および2018年1月26日の干潮前後2時間 (ただし11月28日については干潮前後2時間半) に沖合域 (Stn. 1, 9~15) において観測を行った (図 4-1)。観測はいずれも小潮期に行われた。観測時の水深は、2017年11月28日、12月27日および2018年1月26日でそれぞれ1.2~2.8 m、1.2~2.8 m および1.3~3.0 mであった。塩分、水温および濁度については、上記と同様に多項目水質計を用いて測定を行った。また栄養塩濃度およびChl *a* 濃度測定用に表層水を手付きバケツを用いて採取し、上記と同様に濾過処理を行い、それぞれオートアナライザーおよび蛍光光度計を用いて測定を行った。また観測終了後には、感潮域の上流部に位置する Stn. S および Stn. K において岸から採水を行い、試水は実験室に持ち帰った後、卓上塩分計 (Digi-Auto MODEL 6, 鶴見精機社)を用いて塩分を測定し、栄養塩濃度およびChl *a* 濃度を上記と同様の方法にて分析した。

統計解析

統計解析は、統計解析ソフト R (R core Team, 2016) を用いて行った。消散係数と平均濁度との相関検定については、スピアマンの順位相関を行った。

4.3 結果

満潮時の沖合域における定点調査

2017年11月から2018年2月にかけて、満潮時の Stn. 1 の表層塩分は 28.3~30.8 で変化した(図 4-3a)。水温は 11 月上旬から 12 月下旬にかけて低下していき、12 月 25 日には 8.9°C と 10°C を下回った (図 4-3a)。その後も緩やかに低下していき、2 月 9 日には 6.5°C まで低下した。栄養塩濃度は DIN、DSi および DRP 共に同様の傾向を示し、11 月上旬に高い濃度を示した後、1 月の中旬にかけて減少していき、一旦 1 月の中旬に上昇したものの、2 月にかけて再度減少した (図 4-3b)。DIN、DSi および DRP 濃度は、それぞれ 0.2~26.5 μM 、1.6~103.0 μM および 0.10~1.78 μM で変動した。DSi 濃度は観測期間の終盤を除いては 30 μM 以上の高い濃度を示していたが、DIN 濃度は 12 月の中旬から 1 月上旬まで 2 μM 以下と低濃度で推移した。透明度は 0.3~2.0 m で変動し、大潮で低く、小潮で高い傾向にあった (図 4-3c)。Chl *a* 濃度は、2.9~39.7 $\mu\text{g L}^{-1}$ で変動し、11 月 17 日、12 月 5 日および 2 月 16 日に 30 $\mu\text{g L}^{-1}$ を超える高い濃度を示した。なお 11 月 17 日には渦鞭毛藻類の *Akashiwo sanguinea* のブルームが発生しており、12 月 5 日以降は *Skeletonema* 属を中心とする珪藻ブルームが発生していた (データ未記載)。また 2 月 16 日にも *Skeletonema* 属を中心とする珪藻類によるブルームが発生していた。全天日射量は 11 月から 12 月にかけて減少していき、1 月以降上昇傾向を示した(図 4-3d)。

満潮時の感潮域および沖合域の増殖環境

図 4-4 に 12 月 26 日満潮時の表層塩分、表層 DIN 濃度および有光層/水深 (z_{eu}/z) 比の水平分布を示す。また表 4-1 には各地点の観測値および分析値を示す。表 4-1 の塩分、栄養塩濃度および Chl *a* 濃度は表層の値となっている。塩分は 18.2~29.4 で変動し、感潮域の上流部ほど低く、沖合域で高かった (図 4-4a)。DIN 濃度は、0.4~41.6 μM で変動しており、感潮域の上流部ほど高く、沖合域ほど低い値であった (図 4-4b)。また DRP および DSi 濃度においても DIN と同様の傾向であった (表 4-1)。Chl *a* 濃度は 3.7~12.9 $\mu\text{g L}^{-1}$ で変動しており、感潮域の上流部では低く、Stn. 1~3 で 10 $\mu\text{g L}^{-1}$ 以上と高濃度で

あった (表 4-1)。 K_d は $0.8 \sim 5.1 \text{ m}^{-1}$ で変動しており、Stn. 1 および 2 では 1 m^{-1} 以下と低く、Stn. 5~8 では 2 m^{-1} 以上と高かった (表 4-1)。 z_{eu}/z 比は、Stn. 1 および 2 では 1 以上であったが、Stn. 3~8 については 0.6 以下の値を示した (図 4-4c)。

干潮時の沖合域の増殖環境

図 4-5 に 12 月 27 日干潮時の塩分、DIN 濃度および z_{eu}/z 比の水平分布を示し、表 4-2 に各干潮時調査で得られた観測値および分析値を示す。表 4-2 の塩分、栄養塩濃度および Chl *a* 濃度は表層の値となっている。12 月 27 日干潮時の塩分は $2.4 \sim 28.4$ で変動しており、Stn. S および K では 10 以下と非常に低かった。また沖合域では Stn. 9 で最も低く、Stn. 1 で最も高かった (図 4-5a)。DIN 濃度は $2.3 \sim 67.5 \text{ }\mu\text{M}$ で変動しており、Stn. S および K では $50 \text{ }\mu\text{M}$ 以上と非常に高濃度であった。そして沖合域では Stn. 9 で最も高く、Stn. 1 で最も低かった (図 4-5b)。DRP および DSi 濃度についても DIN 濃度と同様の傾向を示していた (表 4-2)。12 月 27 日干潮時の K_d は $1.2 \sim 8.4 \text{ m}^{-1}$ で変動していた (表 4-2)。また z_{eu}/z 比は $0.4 \sim 2.3$ で変動しており、塩分が低かった Stn. 9 で 0.4 以下であり、それ以外の地点では 0.9 以上であった (図 4-5c)。

11 月 28 日および 1 月 26 日の干潮時の調査結果として、塩分はそれぞれ $1.1 \sim 28.1$ および $0.8 \sim 29.3$ で変動していた (表 4-2)。また DIN 濃度は、11 月 28 日の調査時には全域で $11 \text{ }\mu\text{M}$ 以上と高濃度であり、DRP および DSi 濃度についても同様に全地点で高い濃度であった (表 4-2)。1 月 26 日の DIN 濃度は、Stn. S および K では $69 \text{ }\mu\text{M}$ 以上と非常に高濃度であり、沖合域でも Stn. 10 および 11 では $10 \text{ }\mu\text{M}$ 以上と高く、河川から最も離れた Stn. 15 では $1.9 \text{ }\mu\text{M}$ と他の地点に比べ低い濃度であった (表 4-2)。DRP および DSi 濃度も同様の傾向を示したが、全地点でそれぞれ $0.6 \text{ }\mu\text{M}$ および $40 \text{ }\mu\text{M}$ 以上であった。 K_d は 11 月 28 日および 1 月 26 日の調査で、それぞれ $1.1 \sim 1.5 \text{ m}^{-1}$ 、および $0.9 \sim 1.4 \text{ m}^{-1}$ で変動していた (表 4-2)。 z_{eu}/z 比は、11 月 28 日および 1 月 26 日の観測した全地点

で1以上であった(表4-2)。

4.4 考察

2017年度冬季の珪藻の出現動態について

2017年度は、11月に渦鞭毛藻類である *A. sanguinea* のブルームが発生していたが、11月下旬に終息し、2017年12月と2018年2月には *Skeletonema* 属を主体とする珪藻ブルームが発生していた(データ未記載)。Stn. 1において12月5日に珪藻ブルームが発生したが、この時の水温は13°Cであった。当海域における冬季珪藻赤潮の開始時期について、第2章では水温が10°Cを下回った後に発生することを報告しているが、2017年度に関しては、それよりも約3°C高い水温での発生となった。松原ほか(2018)は、当海域において2008年から2013年までの *Skeletonema* 属の出現動態について解析を行い、水温との関係とは別に、出水に伴う成層化または小潮期の鉛直混合の弱まりによる透明度の上昇と水柱光量の増加が珪藻ブルームの開始に重要であることを報告している。2017年度の冬季についても、11月27日満潮時の観測で2.0mの高い透明度を観測しており(図4-3)、その翌週の12月5日から珪藻の細胞密度の増加が認められた。また、白石ほか(1995)が報告した有明海湾奥部の冬季珪藻ブルームの発生に必要とされる $8.5 \text{ MJ m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ 以上の全天日射量が、11月27日から12月5日までの9日間のうち6日間で観測されている(図4-3d)。すなわち、11月下旬の小潮期に水柱光量が増加し、そのことが冬季珪藻ブルームの発生につながった可能性がある。この透明度の上昇に関して、小潮期であったことから潮汐流の速度減少が影響していたと考えられるものの(Koh et al. 2006)、冷却期における鉛直安定度および濁度の変動要因に関しては未だ不明な点も多いために今後さらなる解析が必要である。珪藻ブルームの発生後、栄養塩濃度は速やかに減少し、DIN濃度は2017年12月上旬から1月上旬まで $2 \mu\text{M}$ 以下で推移したが、Chl *a* 濃度は $10 \mu\text{g L}^{-1}$ 以上で維持されていた(図4-3)。12月26日の満潮時調査

において、Chl *a* 濃度が高い沖合側で DIN 濃度は低く、珪藻類による栄養塩の取り込みの影響であると考えられる (図 4-4b, 表 4-1)。一方で感潮域の上流には高濃度で DIN 濃度が存在しており、河川からの栄養塩供給により沖合域のブルームは持続していたことが示唆される。

満潮時および干潮時の増殖環境

有明海湾奥部は日本で最大の干満差を持つ海であり、第 3 章において干潮時と満潮時では植物プランクトンの増殖環境は大きく異なっていることが示唆された。高濁度海域における植物プランクトンの増殖環境についての研究例は数多く報告されているが (例えば Cloern 1987; Fiches et al. 1992; Irigoien and Castel 1997; Gameiro et al. 2011)、潮汐 (満潮・干潮) に伴う植物プランクトンの増殖環境の変化に関しては、数値モデルを用いた研究報告はあるものの (例えば Lucas and Cloern 2002; Desmit et al. 2005)、実際に現場観測により調査した例は乏しい。Trigueros and Orive (2000) は、スペインの Urdaibai estuary において潮汐に伴う植物プランクトンの分布の変化について報告を行っているが、光環境および栄養塩環境の変化については言及していない。本研究では、満潮時および干潮時の増殖環境に着目し、2017 年 12 月 26 日に満潮時、2017 年 12 月 27 日には干潮時に調査を行なった。図 4-6 に 2017 年 12 月 26 日 (満潮時) および 2017 年 12 月 27 日 (干潮時) の調査で得られた塩分と水温の関係を示す。なお、干潮時のデータについては全地点 (Stns. 1, 9~15) を同一のシンボルとして示している。干潮時の観測値の大部分は満潮時の Stn. 2~4 の観測値と類似しており (図 4-6)、満潮時に Stn. 2~4 に存在していた水塊が干潮時の調査海域に広がっていたことが推測される。干潮時調査で水温が低い傾向にあるのは、調査の時間が 7:30~9:30 と早朝であったため、夜間の冷却の影響が考えられる。さらに図 4-7 に 2017 年 12 月 26 日 (満潮時) および 2017 年 12 月 27 日 (干潮時) の調査で得られた表層塩分と表層の栄養塩濃度との関係を示す。Stn. S

および K を除く干潮時のプロットが、満潮時のものと重なっていることから、干潮時の水塊が満潮時の感潮域の水塊と同一であったことがわかる。また Stn. S および K を含めた干潮時の塩分と DIN、DRP、DSi 濃度との間には、それぞれ r^2 値で 0.90、0.68、0.94 と高い負の相関が得られたことから、塩田川・鹿島川からの淡水の供給が干潮時の沖合域への栄養塩源として重要であることが示唆された。図 4-8 に 2017 年 12 月 26 日（満潮時）および 2017 年 12 月 27 日（干潮時）の調査で得られた z_{eu}/z 比と DIN 濃度の関係を示す。満潮時の Stn. 5~8 は、DIN 濃度が 20 以上と高い値を示したものの、 z_{eu}/z 比は 0.6 以下となっていた（図 4-8a）。同様に Stn. 3 および 4 についても z_{eu}/z 比が 0.6 以下と低くなっていた（図 4-8b）。鉛直混合が活発な有明海湾奥部では、 z_{eu}/z 比が 1 以下の場合、値が低いほど昼間でも珪藻が有光層下（暗環境）で過ごす時間が増えることを示しており、水柱の増殖環境としては不利に働くことが予想される。一方で満潮時の Stn. 1 および 2 については、 z_{eu}/z 比は 1 以上であったが、DIN 濃度が $1 \mu\text{M}$ 程度と低濃度であった。これら満潮時の結果は、第 3 章で報告した満潮時の観測結果と同様の傾向を示しており、本調査海域において冬季珪藻ブルームが発生した際には、このような感潮域上流部における高栄養塩・低 z_{eu}/z 比および沖合域における低栄養塩・高 z_{eu}/z 比の水塊が形成されるものと推測される。干潮時調査の結果について、Stn. 9 は z_{eu}/z 比が 0.4 と低くなっていたが、他の地点については 0.9 以上の値を示しており、このことはほぼ水柱全体が有光層であったことを示している（図 4-8）。この傾向は 11 月および 1 月においても同様であった（表 4-2）。さらに DIN 濃度も全地点で $2 \mu\text{M}$ 以上となっていた。このことは、満潮から干潮への変化に伴い Stn. 3~8 に存在していた水塊が沖合域に移動したこと、さらに水深が浅くなったことにより z_{eu}/z 比が高くなったことを示していると考えられる。また図 4-9 は、Stn. 1 における満潮時と干潮時の増殖環境の変化を示している。Stn. 1 のみによるデータ比較であり、水平的な検証はできないが、どの月でも満潮時に比べ干潮時には栄養塩環境および光環境が改善されていることがわかる。すなわ

ち沖合域では、恒常的に満潮時に比べ干潮時に好適な増殖環境が形成されていると考えられる。本研究では、満潮時および干潮時に広域的な調査を行ったことで、これまで不明であった干潮時の沖合域の珪藻の増殖環境を明らかとし、実際に満潮時に比べ干潮時には増殖環境が好転した浅海域が広がっていることが明らかとなった。

大潮小潮周期と珪藻バイオマスの動態について

有明海湾奥部では、大潮期に比べ小潮期には水柱の濁度が減少することで水柱の光環境が好転することが報告されており (田中ほか 2004; Ito et al. 2013)、さらに第3章では、小潮期から大潮期の潮回りで干潮が昼間に来ることが明らかとなった。すなわち、小潮期から大潮期にかけては、濁度が低い期間と干潮が昼間に来る期間が重なることから、珪藻類の増殖に有利な潮回りであることが予想される。2017年度冬季の結果に関しては、小潮期から大潮期にかけて実際に Chl *a* 濃度が増加する傾向が観測されたが (図 4-3)、12月中旬や1月中旬など減少または変化が少ない期間もあった。Chl *a* 濃度の増加が観測されなかった理由として、1月上旬に関しては降雨を伴う時化が起きていたことから、日射量不足など天候悪化が珪藻の動態に影響を及ぼしていたと考えられる。つまり実際の珪藻類の増殖環境には、大潮・小潮の潮回り、満潮・干潮の潮汐周期、さらに気象条件等が複雑に関連しているものと推察される。松原ほか (2016) は、本調査海域において冬季にブルームを形成する *A. karianus* について、ブルームのピークのタイミングが「塩田川河口域の水温が 10°C を下回った後の初めての大潮期に続く小潮期」であることを5年間に及ぶ出現動態の解析結果から報告している。小潮期にブルームがピークに達する要因について現状では不明であるが、このような潮汐と関連した珪藻類の出現動態については、本研究により明らかとなった干潮時に好転する光環境と大潮小潮周期で変動する光環境との関係が重要である可能性があり、今後より詳細な検討が求められる。また本研究により明らかとなった干潮時の沖合域の増殖環境は、すべて小潮

期に行われた調査結果であり、小潮期は濁度が低いことから、水柱の光環境はより好適であったと考えられる (表 4-2)。今後は大潮期の干潮時に調査を行うことで、有明海湾奥部高濁度域のさらに詳細な植物プランクトンの増殖環境が明らかとなるだろう。さらに、それらの基礎データは、今後の数値モデルを用いた研究を行う上での重要な知見となることが期待される。

4.5 まとめ

2017年11月から2018年2月の期間、有明海湾奥西部域の塩田川・鹿島川感潮域とその沖合域において、満潮時および干潮時の珪藻の増殖環境として栄養塩環境および光環境の評価を行なった。沖合域では11月下旬に高い透明度が観測され、12月上旬に *Skeletonema* 属を主体とする珪藻ブルームが発生した。その結果、満潮時の沖合域では DIN 濃度が低濃度となっていた。また感潮域上流部の河川水の影響がみられる地点では、栄養塩は高濃度で存在していたが、高濁度のために z_{eu}/z 比は沖合域と比べ低くなっていた。一方で干潮時には、感潮域の栄養塩濃度が高い水塊が沖合域に移動し、さらに水深が浅くなることで底層まで有光層が到達する浅海域が広がっていることが明らかとなった。以上のことから、有明海湾奥西部域における珪藻の増殖環境は、満潮・干潮により大きく変化していることが明らかとなり、特に干潮時の沖合域には、珪藻にとって好適な増殖環境が広域的に形成されることが明らかとなった。さらに小潮期から大潮期にかけては、海水中の濁度が減少することに加えて干潮が昼間にくることから、珪藻の増殖期間として重要である可能性がある。

* 本章の内容は以下の論文に一部加筆を行ったものである。

山口 聖・太田 洋志・津城 啓子・三根 崇幸 (2020) 有明海湾奥高濁度域で観察される冬季珪藻ブルームの消長を制御する物理化学環境. 沿岸海洋研究, (印刷中) .

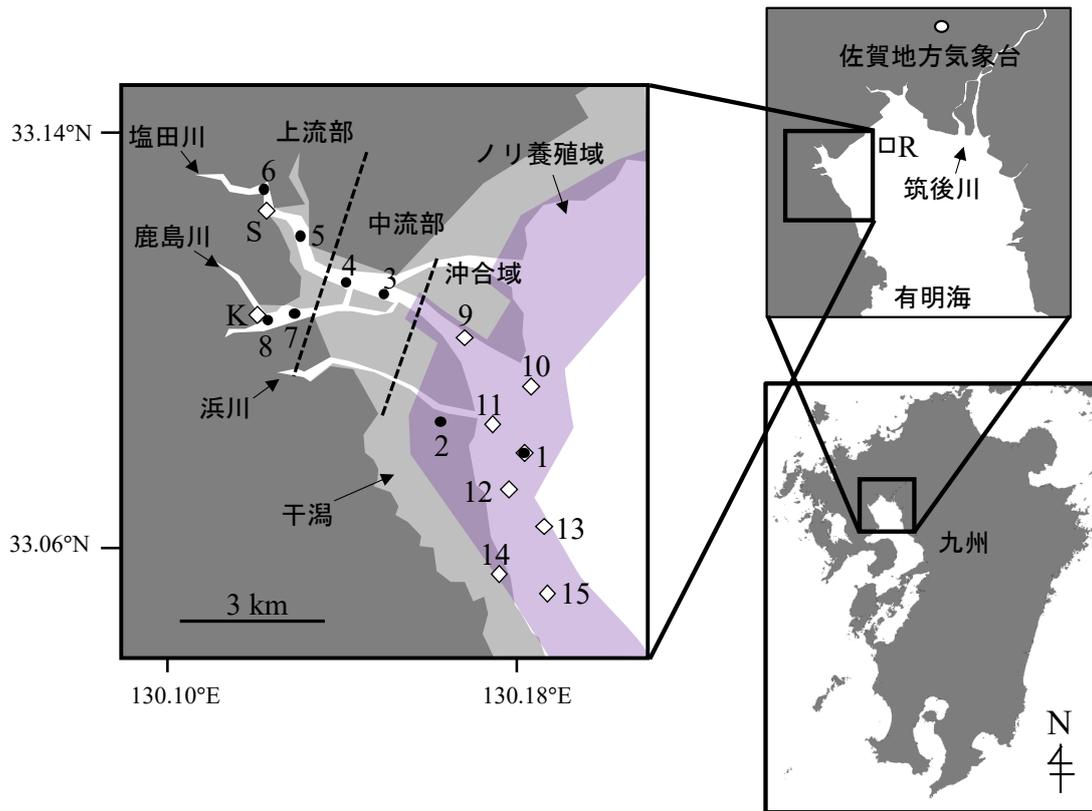


図 4-1 調査海域

●は満潮時調査のステーション、◇は干潮時調査のステーションを示す。□は潮位を計測している六角川海況自動観測タワーの位置を示す。

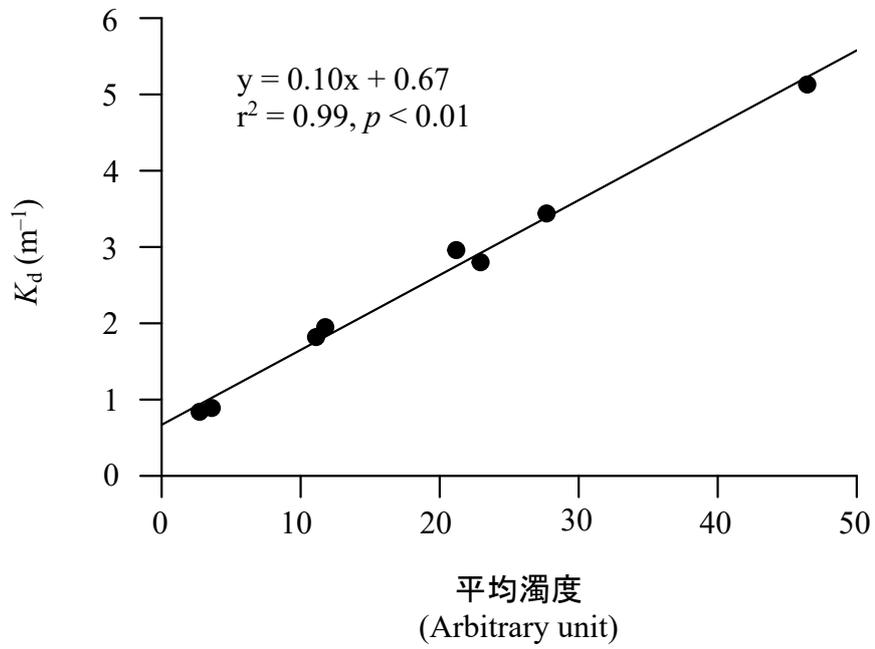


図 4-2 平均濁度と消散係数の関係

データは 2017 年 12 月 26 日満潮時調査の Stn. 1~8 において取得した。

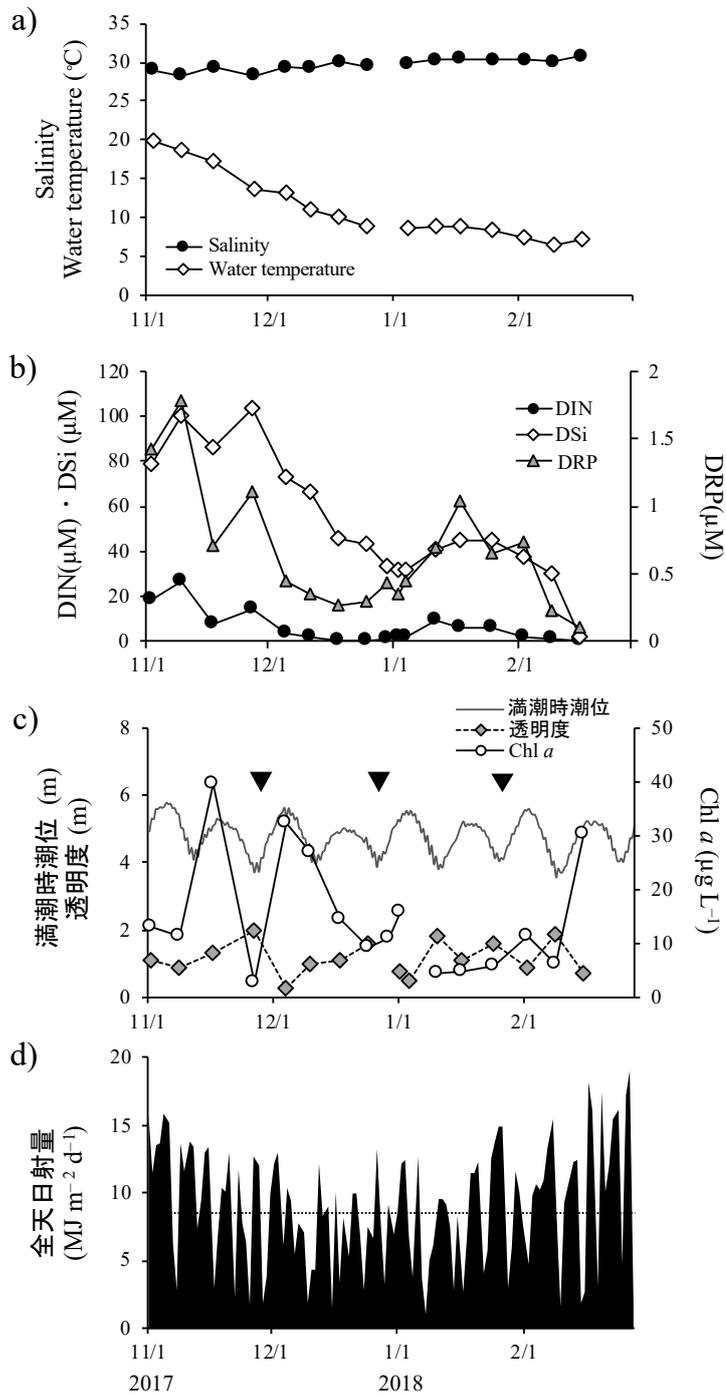


図 4-3 2017 年 11 月～2018 年 2 月にかけての Stn. 1 における (a) 表層塩分と水温、(b) 表層 DIN 濃度、DSi 濃度、DRP 濃度、(c) 潮位、透明度、表層の Chl *a* 濃度、(d) 佐賀市の全天日射量の推移
(c)における ▼ は、干潮時調査を行った日を示している。(d)における破線は、全天日射量 $8.5 \text{ MJ m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ を示している。

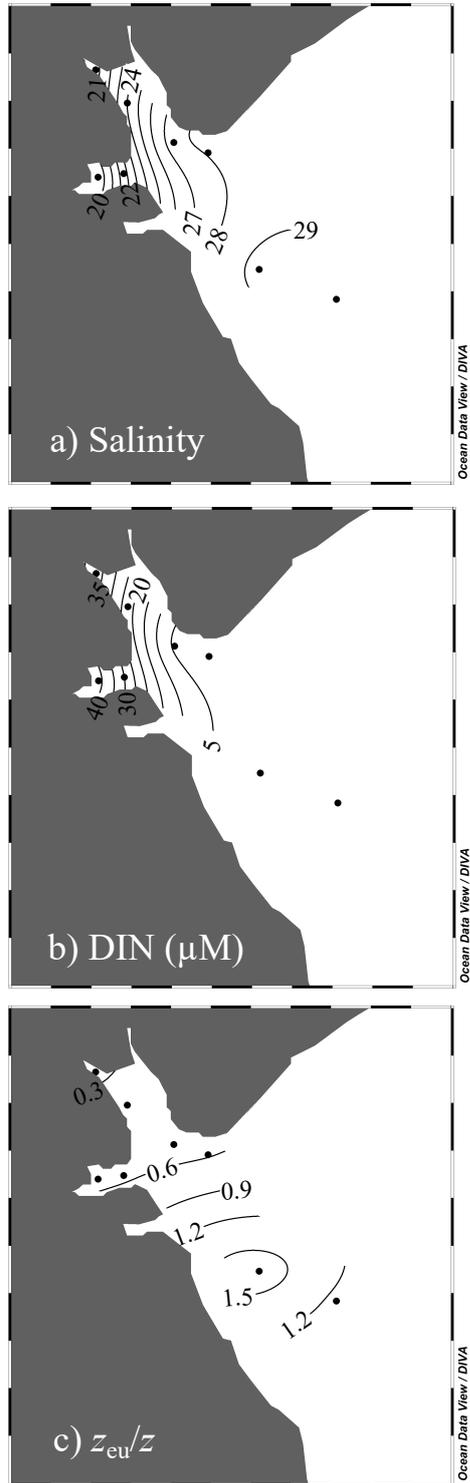


図 4-4 2017 年 12 月 26 日の満潮時調査における(a) 表層塩分、(b) 表層 DIN 濃度および (c) 有光層/水深 (z_{eu}/z) 比

表 4-1 2017 年 12 月 26 日の満潮時調査で得られた各種調査項目の値

表中の K_d は消散係数、 z_{eu} は有光層深度、 z は水深を表す。

date	Stn.	Salinity	DIN (μM)	DRP (μM)	DSi (μM)	Chl <i>a</i> ($\mu\text{g L}^{-1}$)	K_d (m^{-1})	z_{eu} (m)	z (m)	z_{eu}/z
2017/12/26 (満潮)	1	29.4	1.2	0.44	41.6	10.3	0.8	5.5	4.9	1.1
	2	29.3	0.4	0.43	42.7	10.7	0.9	5.2	3.2	1.6
	3	28.0	1.1	0.61	41.9	12.9	1.8	2.5	4.4	0.6
	4	27.6	3.7	0.81	43.9	6.4	1.9	2.4	4.7	0.5
	5	24.1	22.1	2.10	93.6	3.7	3.4	1.3	3.4	0.4
	6	20.6	37.4	2.88	130.3	4.0	5.1	0.9	3.3	0.3
	7	21.6	30.1	2.28	133.5	5.0	3.0	1.6	2.8	0.6
	8	18.2	41.6	2.60	179.7	3.7	2.8	1.6	3.0	0.5

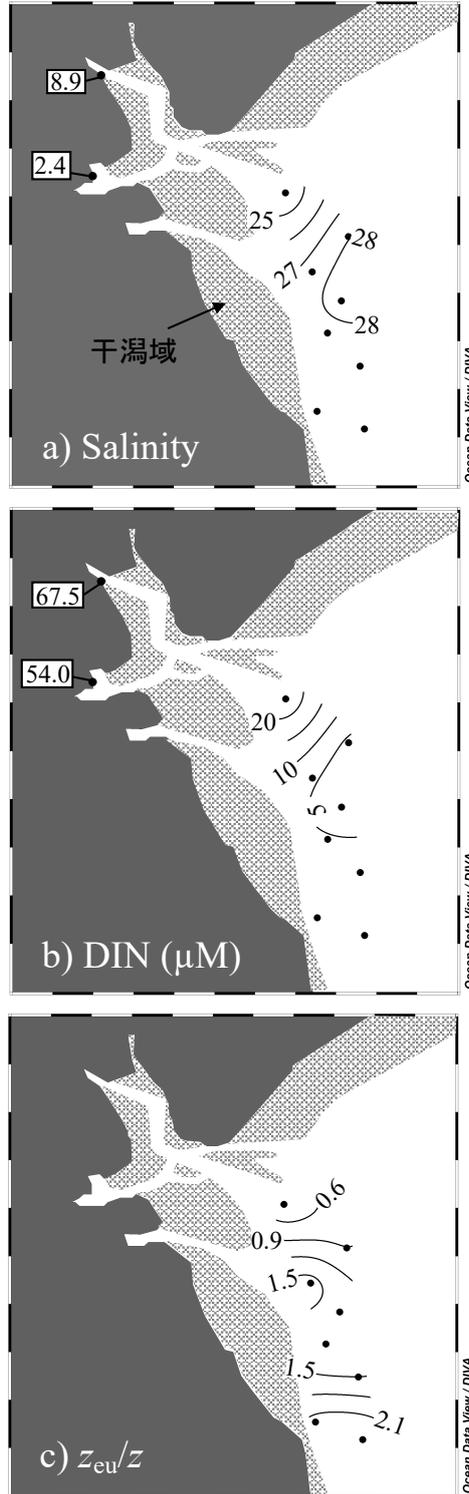


図 4-5 2017 年 12 月 27 日の干潮時調査における (a) 表層塩分、(b) 表層 DIN 濃度および(c) 有光層/水深 (z_{eu}/z) 比
 干潟の範囲は調査時の潮位を基に作成された。

表 4-2 干潮時調査で得られた各種調査項目の値

表中の K_d は消散係数、 z_{eu} は有光層深度、 z は水深を表す。

- : データなし

date	Stn.	Salinity	DIN (μM)	DRP (μM)	DSi (μM)	Chl <i>a</i> ($\mu\text{g L}^{-1}$)	K_d (m^{-1})	z_{eu} (m)	z (m)	z_{eu}/z
2017/11/28 (干潮)	S	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	K	1.1	69.7	2.88	490.3	6.2	-	-	-	-
	1	27.1	22.0	1.71	122.8	3.7	1.1	4.0	2.7	1.5
	9	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	10	28.0	11.1	1.05	104.6	7.0	1.2	3.8	1.5	2.5
	11	26.1	28.8	2.20	132.9	3.2	1.5	3.1	1.9	1.6
	12	27.1	23.1	1.79	123.2	2.4	1.2	3.9	2.8	1.4
	13	27.1	24.5	1.89	123.1	3.3	1.1	4.0	2.8	1.4
	14	27.6	21.8	1.72	120.4	2.9	1.3	3.7	1.2	3.1
	15	28.1	16.0	1.22	104.9	6.4	1.4	3.3	1.7	1.9
2017/12/27 (干潮)	S	8.9	67.5	3.35	200.3	15.7	-	-	-	-
	K	2.4	54.0	2.45	391.0	16.8	-	-	-	-
	1	28.4	2.3	0.70	45.9	11.2	1.3	3.6	2.7	1.3
	9	24.4	22.9	2.30	85.8	4.6	8.4	0.6	1.5	0.4
	10	28.0	4.0	0.80	44.9	16.2	2.8	1.7	1.8	0.9
	11	27.4	5.9	1.20	51.9	7.3	1.7	2.7	1.7	1.6
	12	27.6	5.5	1.00	53.9	7.2	1.5	3.2	2.6	1.2
	13	27.3	7.9	1.08	59.6	7.8	1.2	4.0	2.8	1.4
	14	27.9	7.5	1.50	60.6	2.0	1.8	2.6	1.2	2.2
	15	27.9	5.4	1.20	55.5	3.4	1.2	4.0	1.7	2.3
2018/1/26 (干潮)	S	6.1	69.9	2.40	343.6	16.9	-	-	-	-
	K	0.8	100.0	3.10	221.1	15.5	-	-	-	-
	1	29.3	8.2	0.96	52.3	4.2	1.1	4.3	2.9	1.5
	9	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	10	29.1	10.8	0.93	53.6	6.1	1.4	3.2	1.8	1.8
	11	28.5	10.3	1.06	56.1	3.2	1.2	3.9	2.0	1.9
	12	29.0	7.4	0.90	51.6	4.9	1.1	4.1	3.0	1.4
	13	29.1	6.5	0.82	50.2	3.8	1.1	4.2	2.9	1.4
	14	28.4	4.9	0.91	46.3	2.5	0.9	5.2	1.3	4.0
	15	29.3	1.9	0.64	40.3	7.5	1.0	4.8	1.8	2.6

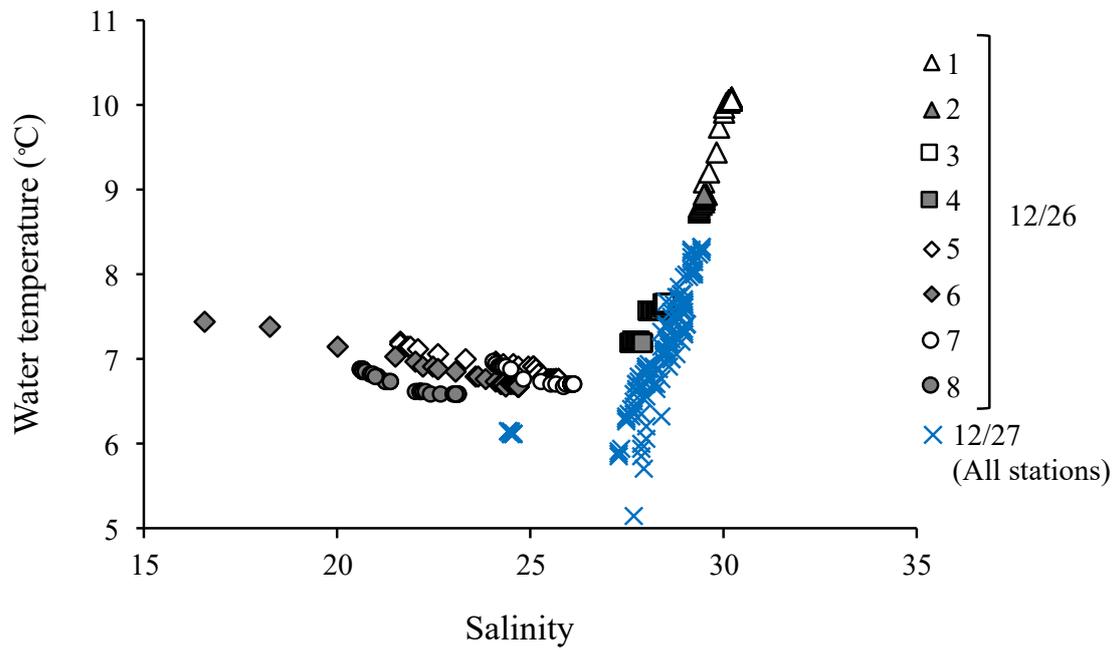


図 4-6 2017 年 12 月 26 日（満潮時）と 12 月 27 日（干潮時）の調査における水温と塩分の関係

データは表層から底層まで 10 cm 間隔で取得されている。12 月 27 日の値については、全ステーション (Stns. 1, 9~15) のデータを同一のシンボルで示している。

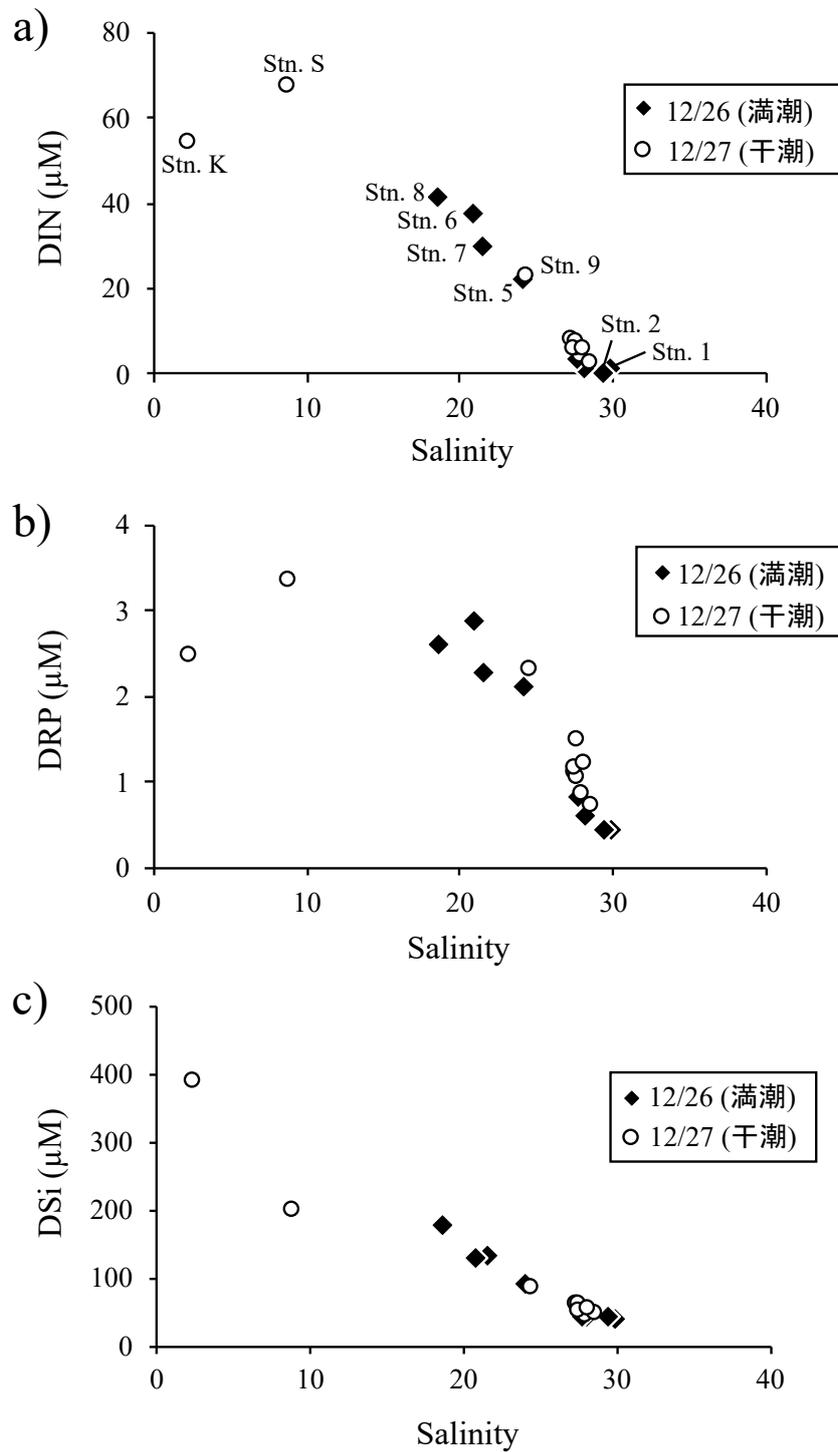


図 4-7 表層塩分と表層の (a) DIN 濃度、(b) DRP 濃度および(c) DSi 濃度の関係
 データは 2017 年 12 月 26 日の満潮時調査および 12 月 27 日の干潮時調査により得られた。

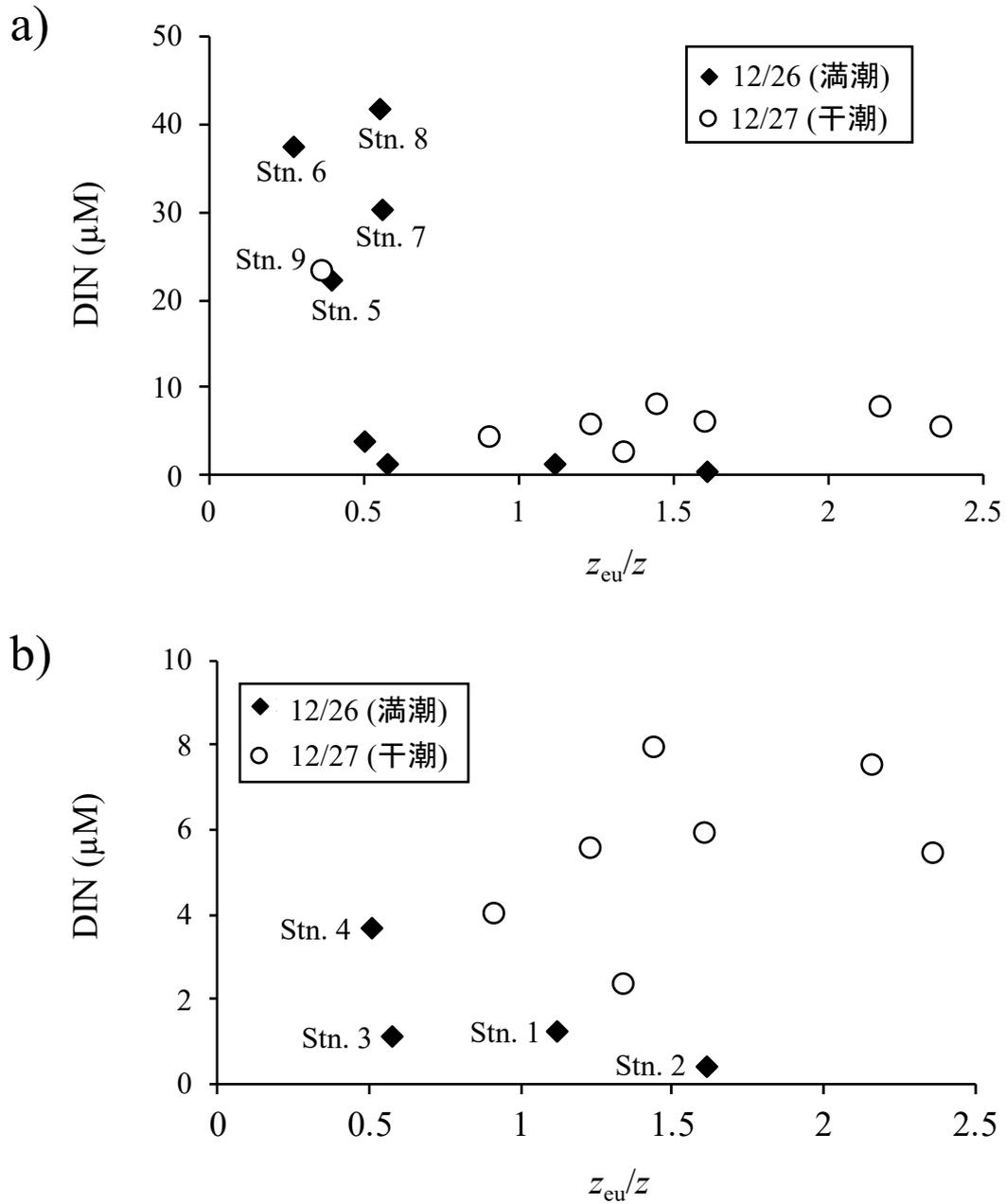


図 4-8 有光層/水深 (z_{eu}/z) 比と表層 DIN 濃度との関係
 (b) は図 4-8 (a) の低濃度域 (0~10 μM) を示している。

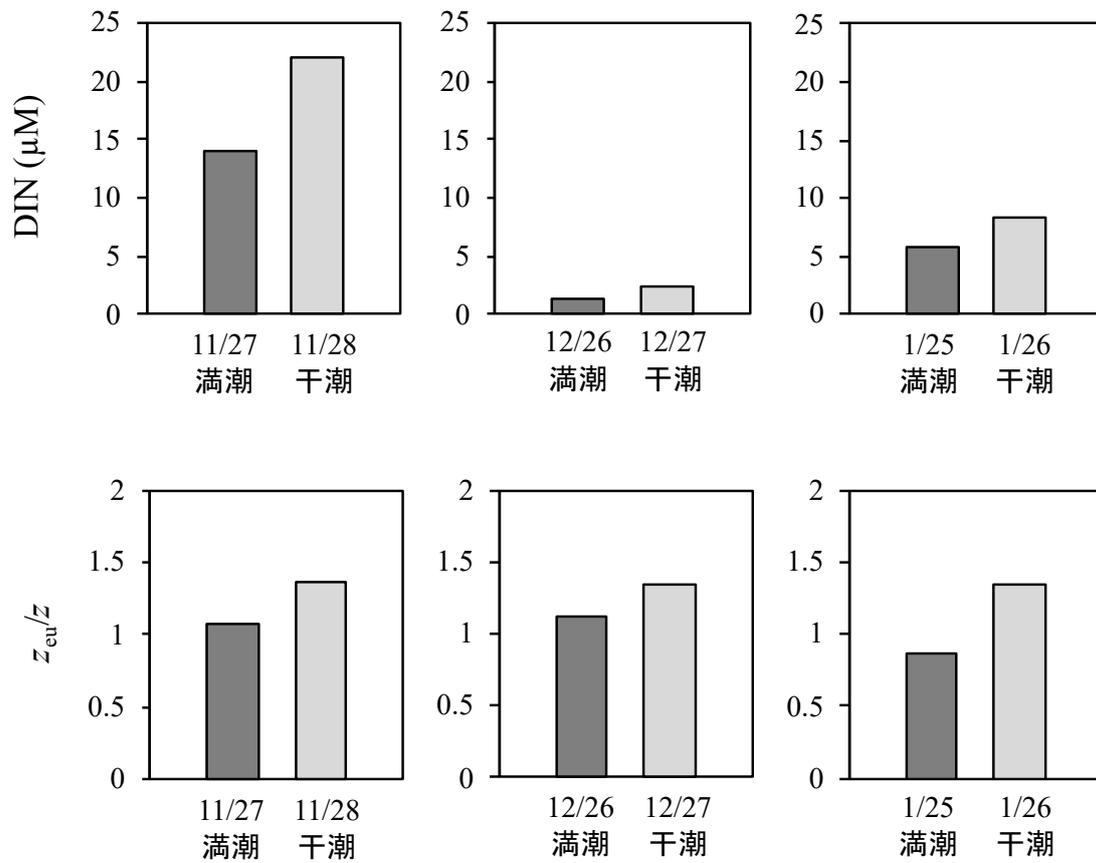


図 4-9 Stn. 1 における満潮時および干潮時の DIN 濃度および有光層/水深 (z_{eu}/z) 比の変化

第5章 冬季珪藻ブルームと細胞内リンが干潟のリン循環へ与える影響

5.1 緒言

有明海湾奥西部域では、これまで述べてきたように感潮域～沖合域という空間スケールでの珪藻の増殖機構の存在が明らかとなった。冬季珪藻ブルームで増殖した珪藻の一部は堆積物表層へ沈降するが、感潮域の広くは干潮時に干出するため、珪藻類は干潟での物質循環にも大きく影響を及ぼしていると考えられる。一方、有明海湾奥部には反時計回りの残差流の存在が知られており、湾奥東部域で増殖した珪藻についても、残渣流の流れにより湾奥西部域の干潟へと輸送されることが予想される（濱田・経塚 2006; Yanagi and Shimomura 2006; 山本ほか 2006）。堆積物中におけるリン画分としては、間隙水中に存在する DRP や DNP、珪藻などのバイオマスの指標である Particulate Organic Phosphorus (POP) や、アパタイトなど鉱物態リンの指標である Particulate Inorganic Phosphorus (PIP) が存在しており、これまで一般的に堆積物～水柱のリン循環を考える上で、これらの項目について分析が行われてきた。しかしながら細菌や原生動物、珪藻類などの細胞内 (Intracellular: IC) のリンプール (DRP および DNP) も海洋の堆積物～水柱間のリン循環を考える上で、間隙水と同様に重要な画分であると考えられるが、未だ研究例が少ないのが現状である (Garcia-Robledo et al. 2010, 2016)。また干潟堆積物表層は、潮汐 (干潮・満潮) による環境変動が非常に大きい場所であると考えられ、そのような環境変動が珪藻を含む生物群衆に与える影響については、未だよくわかっていない。大型の硫黄酸化細菌であるベジアトアは、好気環境で細胞内に蓄積したポリリン酸を、嫌気環境でリン酸として細胞外へ放出することが報告されている (Goldhammer et al. 2010; Brock and Schulz 2011)。同様のことが有明海泥干潟の珪藻およびバクテリアで起きているのならば、これまで報告されてきた、一般的な無機的な反応 (酸化還元状態の変化に伴う鉄へのリンの吸脱着) とは別のプロセスの存在を明らかにすることができる

と考えられる。

そこで本章では、冬季の有明海湾奥西部域の泥質干潟において、珪藻など生物の細胞内リンが他のリン画分と比べてどの程度の割合で堆積物中に存在しているのか、また好気・嫌気環境の変化が堆積物中のリンの動態にどのような影響を与えているのかについて調べることを目的とした。

5.2 観測および方法

図 5-1 に対象の干潟を示す。2010 年 2 月 25 日、2011 年 2 月 20 日および 2012 年 2 月 12 日に、佐賀県鹿島市七浦の「道の駅鹿島」に存在する干潟 (緯度 33° 4'31.19"N, 経度 130° 8'46.41"E) にて観測を行った。1986~2010 年の期間における 12~2 月の月あたりの日照時間の平均は 122.7 時間と、夏期の 2/3 程度である (気象庁)。また同期間における 12~2 月の平均気温は 5.8°C であった。また、1981~2010 年の期間における 12~2 月の最低気温は -6.9°C であった。

2011 年 2 月 20 日の観測において、未攪乱堆積物コアを干潮時に岸から 50~100 m 離れた、人為的攪乱がない箇所において内径 88 mm および 55 mm のアクリルコアを用いて採取した。PW-P および IC-P サンプルは、0~2、2~4、4~6、6~8、8~10、10~15、15~20、20~30、30~40、40~50 mm の 10 層で採取した。コアの表層から 10 mm までは、プラスチックスプーンを用いて 2 mm 間隔で慎重に採取した。10 mm から 50 mm に関しては、5~10 mm 間隔でスライスすることで採取した。またこの時、コアの内壁に触れる部分に関しては、鉛直的なコンタミネーションの原因となるために除かれた。Chl *a* 濃度、全菌数、POP および PIP サンプルに関しては、0~2、2~5、5~10、10~20、40~50 mm の 5 層から 3 連で採取した。

また 2010 年 2 月の観測では、微細藻類の細胞密度、種組成および Chl *a* 濃度を調べるために、同観測地にて未攪乱堆積物コアの採取を行った。2012 年 2 月の観測では、微

細藻類がポリリン酸を蓄積しているかを確かめるために、岸から 0.5~1 m において堆積物表層 0~1 cm を採取した。

PW-P および IC-P の測定について

本研究による IC 成分とは、凍結・融解処理により生物細胞が破壊されることで放出される成分のことで、サンプルを凍結・解凍処理した際に得られる画分を指す。干潟泥を 15 ml 遠沈管では 721×g で、50 ml 遠沈管では 698×g で 10 分間遠心分離を行い、得られた上澄み液をセルロースアセテートフィルター (DISMIC, 0.2 μm, ADVANTEC) を用いて濾過処理し PW サンプルとした。その後、3~10 ml の MilliQ を残渣に加え、十分攪拌し、一度凍結を行い、解凍して即座に 15 ml 遠沈管では 721×g、50 ml 遠沈管では 698×g で 10 分間遠心分離し得られた上澄み液をセルロースアセテートフィルターを用いて濾過処理して IC サンプルとした (Sayama, 2001)。その後残渣はオープンにて 70°C で乾燥を行い、堆積物の乾燥重量を測定した。サンプル処理のフローチャートを図 5-2 に記す。

各画分中の DRP 濃度の分析は栄養塩自動分析装置 (AACS III, BLTEC) を用いてモリブテンプルー法により比色定量した。得られた PW-DRP 濃度および IC-DRP 濃度をもとに以下の一次式より IC-DRP (mol-P dry-g⁻¹) を求めた。

$$\text{IC-DRP (mol-P dry-g}^{-1}\text{)} = \{[\text{DRP}_{(\text{SU})}] \times (\text{added MilliQ}_{(\text{ml})} + \text{resid PW}_{(\text{ml})}) - [\text{DRP}_{(\text{PW})}] \times \text{resid PW}_{(\text{ml})}\} / \text{sediment dry weight}$$

ここで [DRP_(PW)] は間隙水中の DRP 濃度を指し、[DRP_(SU)] は解凍・遠心後に得られた上澄液中の DRP 濃度、resid PW_(ml) は遠心後の堆積物の湿重量と乾燥重量との差分を指す。

DNP の分析について

PW および IC サンプル中の溶存態全リン (TDP) は、Suzumura et al. (2012)の手法に従いペルオキシ二硫酸カリウムを用いた湿式酸化法により求めた (Ridal and Moore 1990)。すなわちペルオキシ二硫酸カリウムと硫酸の混合液が加えられた濾液試料は、125°C で 4 時間オートクレーブをかけることにより DNP を DRP まで酸化分解し、アスコルビン酸により塩素除去後 (Hansen and Koroleff 1999)、栄養塩自動分析装置 (AACS III, BLTEC) を用いてモリブテンプルー法により定量を行った。TDP と DRP の差分から DNP を見積った。その後、上記の式を用いて IC-DNP を求めた。

Chl *a* の分析について

堆積物サンプル 0.5~2 g を N,N-ジメチルホルムアミド (DMF) の原液 20 ml が入った 50 ml の PP (ポリプロピレン) 容器に入れてクロロフィル色素を抽出し、分析まではアルミ箔をまいて遮光したのち、-20°C で 24 時間以上の保存を行った。分析時には 0.45 μm ポアサイズのディスクフィルター (PTFE) を用いてろ過を行うことで粒子を除去した後、分光光度計(U-1100, 日立製作所)により各波長 (646.8 nm, 663.8 nm, 750 nm) の吸光度を測定し、Porra et al. (1989)の以下の一次式より Chl *a* 濃度(μg wet-g⁻¹)を求めた。

$$\text{Chl } a = 12.00 A^{663.8} - 3.11 A^{646.8}$$

ここで $A^{646.8}$ 、 $A^{663.8}$ は、それぞれ 646.8 nm、663.8 nm の吸光度から 750 nm の吸光度を引いた値である。

全菌数の計数について

約 1 ml の堆積物サンプルを、0.2 μm ポアサイズのフィルターを用いて濾過滅菌された濾過海水 8 ml に懸濁し、1 ml の 20%グルタルアルデヒド (電子顕微鏡グレード) を

用いて固定を行った（最終濃度 2%）。固定後は計数まで冷蔵庫にて保管された。プレパ
ラート作成に関しては、2 ml のサンプルに Tween80 を最終濃度 1 mg L^{-1} になるように
加えた後、サンプルを超音波にかけ（5 秒×5 回）、1600 g で 30 秒間遠心分離を行い、上
澄みを採取した。サンプルを適当倍に希釈後、DAPI を最終濃度 $5 \mu\text{g mL}^{-1}$ となるよう添
加後、30 分間暗条件・室温で静置し、 $0.2 \mu\text{m}$ ポアサイズのブラックフィルター
(K020N047A, ADVANTEC, Tokyo, Japan) に低圧力下 ($< 0.02 \text{ MhP}$) で濾過を行った。フ
ィルターはスライドガラスにセットされ、蛍光顕微鏡 (BX51 : OLYMPUS) にて以下の
フィルターセット (excitation 330~385 nm; emission $> 420 \text{ nm}$) を用いて計数を行った。
この時、濾過範囲をランダムに最低でも 20 枚以上写真を撮影し、計数を行い、堆積物
湿重量あたりの細菌数を求めた。

懸濁有機態リン (POP) および懸濁無機態リン (PIP) の測定

堆積物サンプルは真空凍結乾燥機を用いて乾燥させ、乳鉢を用いて磨り潰した。そ
の後、分析には以下に示すよう Total Particulate P (TPP) と PIP で別々の処理を行い、POP
は TPP と PIP との差分から求めた。TPP について、堆積物サンプルをマッフル炉
(FUW242PA : ADVANTEC) で 550°C 、90 分間の燃焼により有機態リンの無機化を行っ
た後、1N-HCl で 24 時間の抽出を行った。PIP では、無機化処理を行わず堆積物から直
接 1N-HCl を用いて 24 時間の抽出を行った。その後、抽出液を希釈することで分析サ
ンプルとし、栄養塩自動分析装置 (AACS III : ビーエルテック株式会社) を用いてモリ
ブデンブルー法により DRP を比色定量した。

微細藻類の細胞密度と Chl *a* 濃度

2010 年 2 月に、同干潟域において採取された見攪乱堆積物コアを、0~2、2~5、5~
10、10~20、40~50 mm の 5 層に層別採取し、コア 3 本分を 1 つに混合し、微細藻類の

細胞密度および Chl *a* 濃度測定用のサンプルとした。微細藻類の細胞密度用のサンプルは、干潟泥約 10 g を濾過海水 40 ml にホルマリン 1 ml を入れた容器に入れて固定を行った(n=1)。プレパラートに固定した試料の検鏡によって、空細胞や、萎縮または退色した chloroplast を所有する細胞を死細胞と判別し、珪藻に限らず全微細藻類の個体数を求めた(分析依頼:(株) 海洋プランニング)。Chl *a* 濃度の測定は、上記と同様に分光光度計を用いて測定を行なった。

DAPI 染色によるポリリン酸の組織化学的観察

高濃度 DAPI 染色を行ったサンプルに特定の波長を照射すると、核酸を青色に、ポリリン酸を黄緑色に蛍光することができる (Tijssen et al. 1982)。細胞内にポリリン酸の蓄積が起きているのかを調べる目的で DAPI 染色を行った。最終濃度 2% のグルタルアルデヒドで固定されたサンプルを、DAPI (最終濃度 50~100 $\mu\text{g mL}^{-1}$) を用いて染色を行い、全菌数の計数と同じフィルターセットを用いて珪藻の観察を行った。

堆積物サンプルを用いた培養実験について

堆積物サンプルは、2011 年 4 月 15 日に図 5-1 で示した佐賀県鹿島市七浦にある「道の駅鹿島」にある干潟において、岸から 0.5~1.0 m の範囲でヘラを用いて堆積物表層 0~1 cm を採取した。堆積物 100 g は 1 L の濾過海水に再懸濁され、リン酸およびグルコースをそれぞれ最終濃度 100 μM 、500 mg C L^{-1} となるように添加した後、人工気象器内 (M-230FN, TAITEC) に静置され、20°C・暗条件で培養を行った。培養中は連続的なエアレーションと窒素曝気を 12 時間交互に行うことで好気・嫌気状態を作った。また本研究では、酸化還元電位を測定していないこともあり、還元状態かどうかという言及は避ける意味で、無酸素状態を表す嫌気状態という表現を用いている。また懸濁物の沈殿を避けるために、培養中は常にスターラーを動かし完全混合を行った。それぞれエアレ

ーションおよび窒素曝気の終了間際にサンプルリングを行い、PW-DRP、POP および PIP のサンプルを採取した。培養は 2 連で 72 時間行われた。

5.3 結果

干潟堆積物中の珪藻の分布と各種リンプロファイル

図 5-3 に 2011 年 2 月の堆積物中における全菌数と Chl *a* 濃度の鉛直プロファイルを示す。Chl *a* 濃度は $39.2 \pm 3.2 \mu\text{g wet-g}^{-1}$ から $6.7 \pm 0.4 \mu\text{g wet-g}^{-1}$ で変動しており、表層で高く、下層に向かって急激に濃度は減少していく傾向がみられた。一方で全菌数は、 $2.0 \pm 0.6 \times 10^9 \sim 2.3 \pm 0.7 \times 10^9 \text{ cells wet-g}^{-1}$ であり、表層から 5 cm まで一様に分布していた。図 5-4 は POP と PIP の鉛直プロファイルを示している。PIP 含量は $3.1 \pm 0.1 \sim 4.5 \pm 0.1 \mu\text{mol wet-g}^{-1}$ で変動しており、表層で低く、1.5 cm で最大値を示した。POP は $2.2 \pm 0.2 \sim 3.4 \pm 0.1 \mu\text{mol wet-g}^{-1}$ で変動しており、表層で高く、深くなるにつれて含量は少なくなっていた。図 5-5a は堆積物中の PW-DRP および PW-DNP 濃度を示しており、PW-DRP は $0.4 \pm 0.2 \sim 11.0 \pm 1.6 \mu\text{M}$ で変動しており、表層で低く、深くなるにつれて高くなる傾向があった。PW-DNP は $0.3 \pm 0.5 \sim 2.1 \pm 1.2 \mu\text{M}$ で変動しており、深度との関係は見られなかった。図 5-5b は堆積物中の IC-DRP および IC-DNP を示している。IC-DRP および IC-DNP は、それぞれ $3.8 \pm 1.6 \sim 40.8 \pm 20.9 \text{ nmol-P wet-g}^{-1}$ 、 $10.6 \pm 1.9 \sim 129.5 \pm 41.7 \text{ nmol-P wet-g}^{-1}$ で変動しており、ともに表層から深くなるにつれて濃度は減少していく傾向にあった。

2010 年 2 月の干潟堆積物中の微細藻類の細胞密度は表層から下層にかけて減少する傾向にあり、0~2 mm では $7.8 \times 10^5 \text{ cells wet-g}^{-1}$ と最も高く、40~50 mm では $0.2 \times 10^5 \text{ cells wet-g}^{-1}$ と最も低くなっていた (図 5-6a)。Chl *a* 濃度についても、0~2 mm では $38.0 \mu\text{g wet-g}^{-1}$ と最も高く、下層にかけて減少していき、40~50 mm では $8.4 \mu\text{g wet-g}^{-1}$ であった。種組成に関しては、表層から 5 cm までの全層で 60%以上が浮遊性珪藻で占められており、特に *Cyclotella striata*、*Skeletonema* 属、*Thalassiosira* 属、*Thalassionema*

nitzschioides の 4 グループにより占められていた (図 5-6b)。

2012 年 2 月に堆積物表層から採取された微細藻類を高濃度 DAPI 染色した結果 (図 5-7)、底生性の *Gyrosigma* sp. や浮遊性の *Skeletonema* sp.、*Thalassiosira* sp. および *A. karianus* など、多数の珪藻類においてポリリン酸の蓄積が観察された。

干潟堆積物を用いた好気嫌気培養実験

堆積物サンプルを用いた培養実験の結果について、PW-DRP は Incubation A では 36.1 ~ 5.9 μM の間で変動し、Incubation B では 35.2 ~ 5.5 μM の間で変動した (図 5-8a)。また共に好気条件で減少、嫌気条件で上昇する傾向を示した。POP は、Incubation A では 11.9 ~ 14.5 $\mu\text{mol dry-g}^{-1}$ の間で変動し、Incubation B では 12.7 ~ 14.2 $\mu\text{mol dry-g}^{-1}$ の間で変動した (図 5-8b)。また PW-DRP とは反対の傾向を示し、好気条件で増加、嫌気条件で減少する傾向にあった。PIP は、Incubation A では 15.0 ~ 15.7 $\mu\text{mol dry-g}^{-1}$ で変動しており、Incubation B では 15.2 ~ 16.0 $\mu\text{mol dry-g}^{-1}$ で変動しており、好気嫌気条件の違いによる変化はみられなかった (図 5-8c)。

5.4 考察

干潟のバクテリアおよび微細藻類の分布について

2011 年 2 月の干潟堆積物中の *Chl a* 濃度は、堆積物表層から 5 cm 深度にかけて減少する傾向にあり、また POP においても同様の傾向がみられた (図 5-3, 5-4)。一方でバクテリアの全菌数とは傾向が異なっていたことから (図 5-3)、堆積物中の POP における微細藻類または微細藻類に関係したバクテリアの高い寄与が考えられた。

Park et al. (2012) は、有明海七浦の干潟堆積物上の微細藻類について、夏季は細胞数の約半数が底生性の珪藻類であったと報告している。しかしながら本研究においては、表層から 5 cm 深度まで細胞数あたり 60% 以上が浮遊性の珪藻類であった (図 5-6b)。サ

ンプリングが行われた 2010 年 2 月には有明海湾奥西部域において *Skeletonema* 属、*A. karianus* および *T. nitzschioides* による混合赤潮が、また 2011 年 2 月にも同海域において *A. karianus* による赤潮が起きていたことが確認されている (水産庁九州漁業調整事務所 2011, 2012)。堆積物表層では、Chl *a* 濃度および細胞密度は共に高く、また 80%が *Skeletonema* 属など浮遊性の微細藻類で占められており、珪藻ブルーム期間中の干潟堆積物表層における浮遊性珪藻類のバイオマスは非常に高いと考えられる(図 5-6)。クロロプラストを保有するものが、計数の対象となっていたことから、浮遊性の珪藻類は数時間～数日程度の時間スケールで 5 cm 深度まで輸送されたと考えられる。砂質干潟などにおいては、引き潮時、波により形成された波紋状のマウントの下に微細藻類が引き込まれることが報告されているが (Huettel and Rush 2000)、本泥干潟域においては、潮汐による強い鉛直攪拌により 5 cm 深度まで輸送されたと考えられる。また Koh et al. (2006) は、本干潟域において懸濁物の強い水平輸送が起こることを報告しており、上げ潮時および下げ潮時には、堆積物の水平輸送による覆砂による影響もあると考えられる。有明海の湾奥部には半時計周りの残差流の存在がシミュレーションの結果などから示されており (濱田・経塚 2006; Yanagi and Shimomura 2006; 山本ほか 2006)、堆積物中の珪藻類の多くが浮遊性であることから、塩田川・鹿島川感潮域および沖合域で増殖した珪藻類が、残差流などにより干潟域へ運ばれ、堆積物物中に埋没していることが予想される。松原ほか (2014) は、塩田川・鹿島川の沖合域の海底泥を用いて珪藻の休眠期細胞の調査を行った結果、発芽した主要な珪藻が *A. karianus*、*Skeletonema* 属、*Chaetoceros* 属および *Thalassiosira* 属であったことを報告している。これらの珪藻類は本調査海域における冬季珪藻ブルームの構成珪藻であることから、ブルームにより干潟域や浅海域の底泥に供給された珪藻類が、堆積物中で休眠期細胞となることで、将来の珪藻ブルームのシードとなっている可能性がある。

堆積物中の溶存態リンプールにおける IC-P 画分の寄与

2011年2月の間隙水中のDRP濃度は堆積物表層で $0.4 \pm 0.2 \mu\text{M}$ と低い値を示したが、夏季には高い値も報告されている(29.4 μM , 徳永ほか 2006; 7.1 μM , 山口 未発表)。同様の傾向は他の干潟でも報告されており(Magni and Montani 2006)、冬季は低温であることから、細菌による分解が比較的抑制されていると考えられる(郡山ほか 2012; 一見ほか 2018)。

堆積物中におけるIC-DRPおよびIC-DNP濃度は、堆積物表層から5 cm深度にかけて減少しており、Chl *a* およびPOPと同様の傾向を示したことから、主に微細藻類の寄与が考えられた。Miyata et al. (1986) では、ケモスタットシステムにおいて、様々なN:P比の培地を用いて培養された *Skeletonema costatum* は、細胞内に非常に高濃度(25~75 mM)のリンを蓄積していたことを報告している。この細胞内に蓄積された高濃度のリンは本研究においてはIC画分に分類されると考えられ、干潟において観測されたIC-Pは、珪藻類の細胞内リンに起因すると考えられる。Garcia-Robledo et al. (2010) は、干潟において微細藻類と細胞内栄養塩の存在量に関係性があり、この細胞内栄養塩が一次生産に影響を与えている可能性を指摘している。Koh et al. (2007) は、本調査干潟域の堆積物表層において、最大のChl *a* 濃度とChl *a* 増加率が冬季に見られると報告しており、冬季珪藻ブルームとの関連は不明であるが、本干潟域でも微細藻類による一次生産の季節変動にIC-P濃度が関係している可能性がある。

それぞれの可動態リン(PW-PおよびIC-P)の存在量を評価するために、堆積物の水分含量などをもとに水分体積を掛け合わせることで、堆積物湿重量あたりの値に変換を行った(図5-9)。その結果、堆積物表層0~2 mmでは、IC-DNPが76%、次いでIC-DRPが24%を占めており、PW-DRPおよびPW-DNPの寄与はそれぞれ1%未満と非常に小さかった。しかしながら40~50 mmでは、IC-DNPおよびIC-DRPは、それぞれ47%および17%と寄与率を下げている。PW-DRPおよびPW-DNPは、それぞれ32%と4%と寄

与率は高くなっていた。IC-P 濃度の妥当性を確かめるために、Sathyendranath et al. (2009) で報告された Carbon (C):Chl ratio ($C/Chl = 15 \sim 55$) から計算された堆積物中の炭素量を求め、そこにレッドフィールド比である $C:P = 106:1$ を用いて、Chl *a* 濃度から期待される微細藻類の全リンを算出した。その結果、堆積物表層において期待される全リン含量は $462 \sim 1694 \text{ nmol-P wet-g}^{-1}$ であり、IC-DRP と IC-DNP の合計が $171.5 \text{ nmol-P wet-g}^{-1}$ であったことから、IC-P が全て微細藻類由来であると仮定された場合、期待されるリン含量の 10~40%である計算となり、IC-P 濃度として矛盾しないことが確認された。

DAPI を用いた蛍光染色の結果、*Skeletonema* 属や *A. karianus* など珪藻ブルームの主要珪藻を含むいくらかの珪藻類において、ポリリン酸の蓄積が確認された (図 5-7)。ポリリン酸は、本研究では分析手法により DNP の画分に入る。Diaz et al. (2008) では、植物プランクトンのトータル P のうち、天然状態で 7%、リン過剰な培養条件下では 20~40%がポリリン酸として蓄積されていると報告している。つまりポリリン酸は、IC-DNP として非常に重要なリン化合物であると考えられる。また DNP 画分と考えられる DNA や RNA、ATP などは、ジエステラーゼやアルカリフォスファターゼなどの酵素を持つ植物プランクトンやバクテリアにより利用可能なため (Yamacuchi et al. 2005; Luo et al. 2009)、生物にとって、POP や PIP とは異なり、反応性の高いリン源として重要であると考えられる。

一方で、高濃度に DRP やポリリン酸を蓄積した細胞が堆積物中において破裂や物理的損傷を受けた場合には、細胞内リンの放出により細胞周囲のリン濃度は上昇すると考えられる。間隙水中の高濃度の DRP や DNP は、リン酸カルシウム (アパタイト) の形成を促進していると考えられており、このことは、海洋生物が利用しにくいアパタイト形成を通じたリン除去プロセスに細胞内リンが関与している可能性を示唆している (Diaz et al. 2008; Goldhammer et al. 2010)。

細胞内リンの好気・嫌気環境の変化に伴う動態について

堆積物サンプルを用いた培養実験では、好気・嫌気環境の変化に同調した海水中の DRP 濃度の変化がみられ、好気環境で減少し、嫌気環境で上昇していた (図 5-8a)。また 100 μM を目安にリン酸を添加していたが、0 h の時点で濃度が 40 μM まで減少していたことに関しては、リン酸の添加直後の堆積物への吸着が考えられる。POP では、DRP とは逆の傾向がみられた一方で、PIP は好気・嫌気条件の変化における変動が少なかった (図 5-8b, 5-8c)。鈴木ほか (2003) では、堆積物の培養実験において、硫化水素を投入することで人為的に酸化還元電位を下げる操作を行い、その際に多量のリン酸の溶出を確認している。一般に還元状態では、鉄吸着態リンからのリンの遊離が起きることが知られており、この鉄吸着態リンは、本研究においては PIP の画分に入る。つまり PIP の変動が好気・嫌気環境の違いで見られなかったことを考えると、本実験での窒素曝気では、還元状態までの進行は起きていなかったことを示しており、この DRP と POP の変動は、生物による取り込みと生物の分解もしくは IC-P 放出の結果を表していると考えられる。暗条件での微細藻類の栄養塩の取り込みに関しては多くの研究があるが (例えば Stross and Permrick 1974)、嫌気状態において栄養塩の取り込みが起きるのかについてはよく分かっていない。しかしながら、多くのバクテリアでは、好気および嫌気環境どちらでも活性を維持できることが知られている (He et al. 2010, Brock and Schulz 2011)。そのため、好気および嫌気環境下において、バクテリアやウイルスによる有機態リンの分解やそれに伴う IC-DRP の放出が起きていたことが予想される。つまり好気環境下では、DRP は微細藻類やバクテリアにより取り込まれており、一方で嫌気環境下では、有機物の分解や細胞の死滅による放出量が卓越した結果であると考えられる。

本干潟域における堆積物下層への光の透過性を調べるために、Li et al. (2009) で報告された佐賀県鹿島市沖堆積物の中央粒径である 10 μm と、Ichimi et al. (2008) で報告された透過率の式を用いて光の透過深度 (0%深度) を算出した。その結果、光の透過深度は

0.3 mm と極表層までであることがわかった。左山（2007）は同干潟域において7月と10月に微細環境測定装置を用いて DO の鉛直プロファイルの測定を行い、その結果として DO が堆積物表層下 2~3 mm で無酸素状態となることを報告している。これは前述の光合成や DO の拡散が表層に限られるためであると考えられる。現場観測の結果では、IC-P 濃度は表層下 4 mm で大きく減少していた（IC-DOP で 50%、IC-DRP で 70%、図 5-9）。堆積物を用いた培養実験の結果と合わせて考えると、潮汐による攪拌作用により堆積物中に埋没した微細藻類は、バクテリアなどの分解作用を受けており、IC-P の放出と PW の DRP 濃度の上昇に繋がっていると考えられる。

5.5 まとめ

干潟堆積物表層には、高濃度の IC-P が存在しており、主に珪藻類の寄与が示唆された。有明海湾奥西部域において珪藻ブルーム発生期間中には、水柱のブルーム構成珪藻の干潟堆積物中への埋没が起きており、IC-P を含むリンの供給プロセスとして重要であると考えられる。また多くの珪藻類は細胞内にポリリン酸を蓄積しており、IC-DNP の成分の一つとして重要であると考えられた。また潮汐による攪拌が激しい泥干潟域では、珪藻類は堆積物中へ埋没しており、光が届かず、光合成が行えないことで活性が低下し、加えて好気・嫌気環境の変化が激しい場所では、バクテリアなどの分解作用を受けることで、間隙水中への IC-P の放出が起きていると考えられる。この潮汐の攪拌作用による好気・嫌気層の変動は、干潟域でのリン循環をより活発にしている可能性がある。

* 本章の内容は以下の論文に一部加筆を行ったものである。

Yamaguchi A, Umezawa Y, Wada M, Sayama M (2015) Potential contribution of microalgal intracellular phosphorus to phosphorus distribution in tidal flat sediments during winter. *Plankton and Benthos Research*, 10 (1), 1–10.

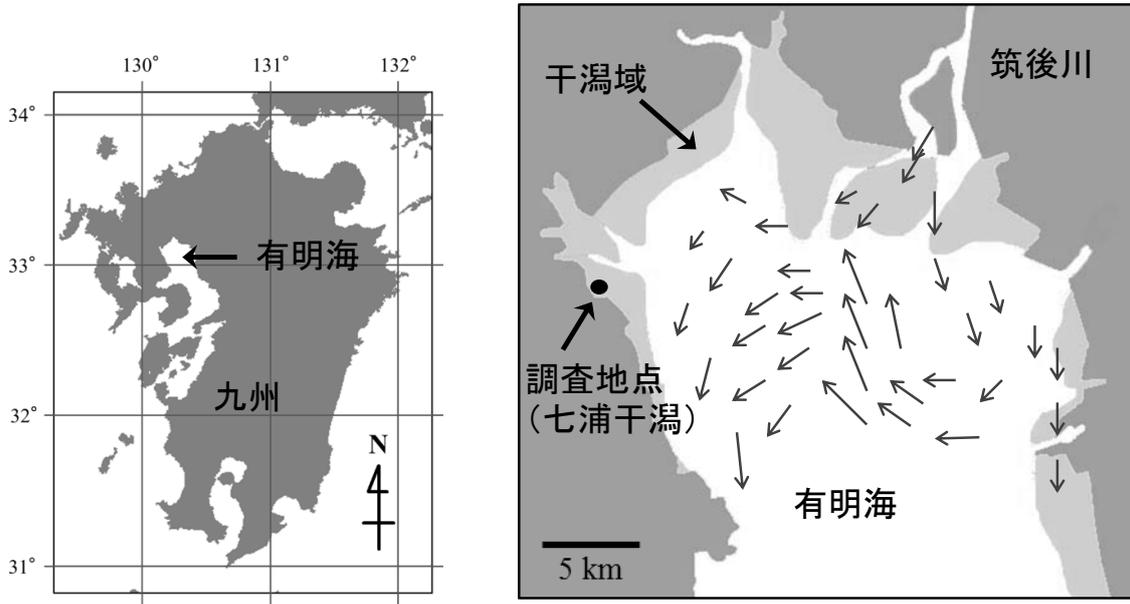


図 5-1 調査場所

図中の矢印は大潮時の残渣流を示す (濱田・経塚 2006 より)。

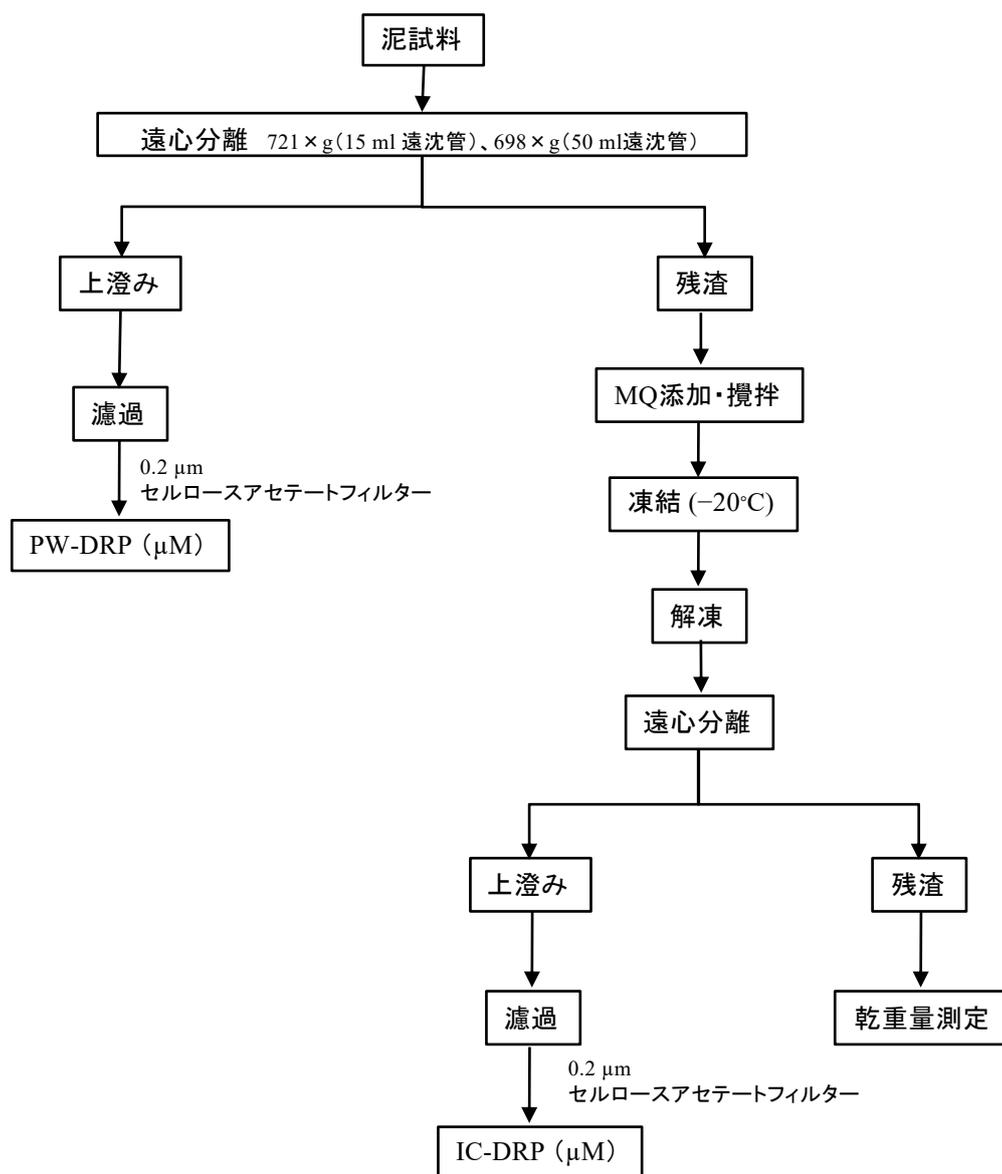


図 5-2 サンプル処理のフローチャート

IC-DRP は以下の式により計算された、

$$\text{IC-DRP (mol-P/ dry-g)} = \{[\text{DRP}_{(\text{SU})}] \times (\text{added MilliQ}_{(\text{ml})} + \text{resid PW}_{(\text{ml})}) - [\text{DRP}_{(\text{PW})}] \times \text{resid PW}_{(\text{ml})}\} / \text{sediment dry weight}$$

ここで $[\text{DRP}_{(\text{PW})}]$ は PW 中の DRP 濃度、 $[\text{DRP}_{(\text{SU})}]$ は凍結・解凍処理後の上澄み中の DRP 濃度、 $\text{resid PW}_{(\text{ml})}$ は遠心後の堆積物を乾燥することで計算された PW 体積。

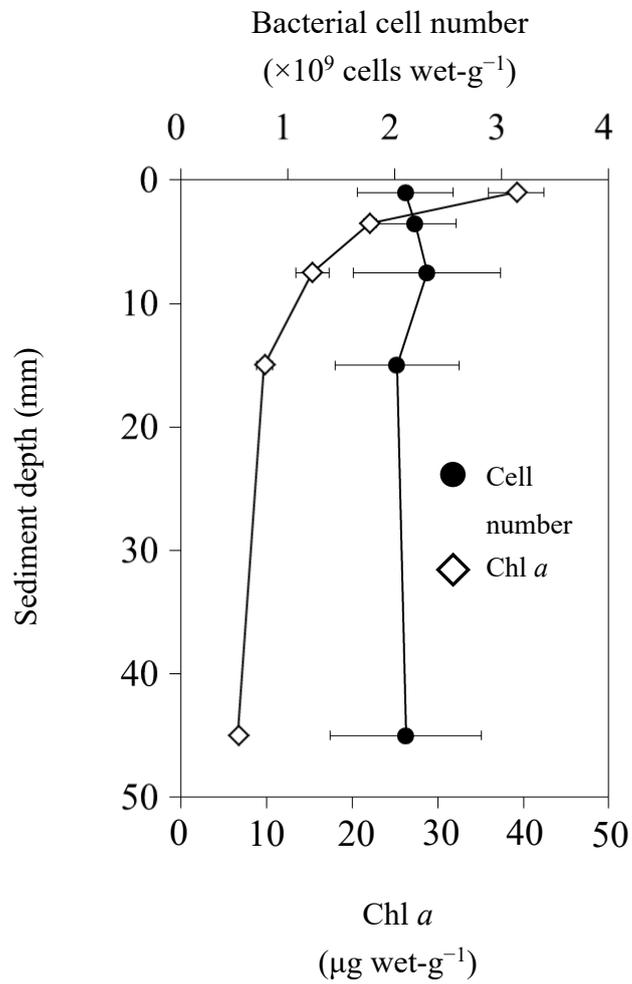


図 5-3 バクテリアの細胞密度と Chl *a* 濃度の堆積物鉛直プロファイル
 堆積物サンプルは 2011 年 2 月に n = 3 で採取した。エラーバーは標準偏差を表す。

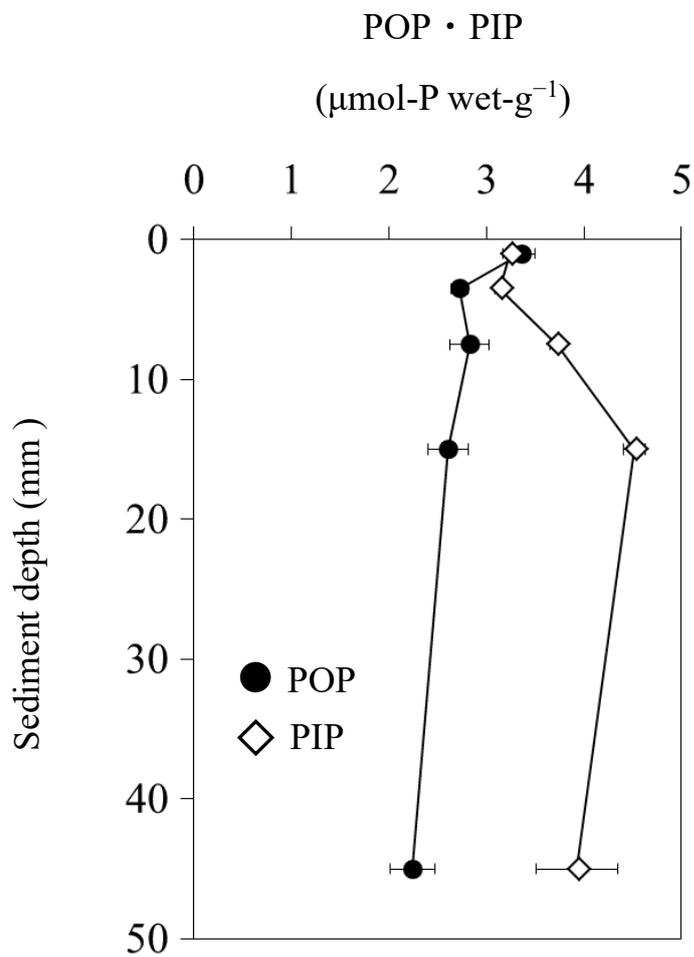


図 5-4 堆積物中の POP (particulate organic phosphorus) 含量と PIP (particulate inorganic phosphorus) 含量の鉛直プロファイル

堆積物サンプルは 2011 年 2 月に $n=3$ で採取した。エラーバーは標準偏差を表す。

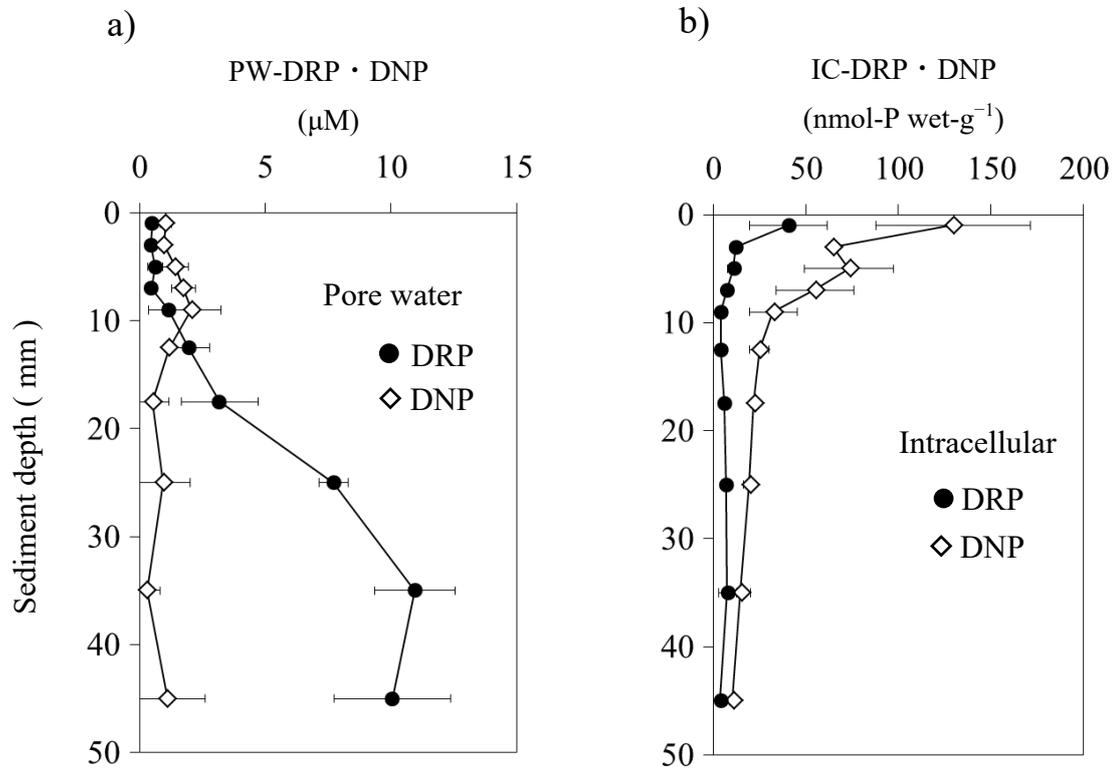


図 5-5 堆積物中の (a) PW-DRP および PW-DNP 濃度と (b) IC-DRP および IC-DNP 濃度の鉛直プロファイル

堆積物サンプルは 2011 年 2 月に n = 3 で採取した。エラーバーは標準偏差を表す。

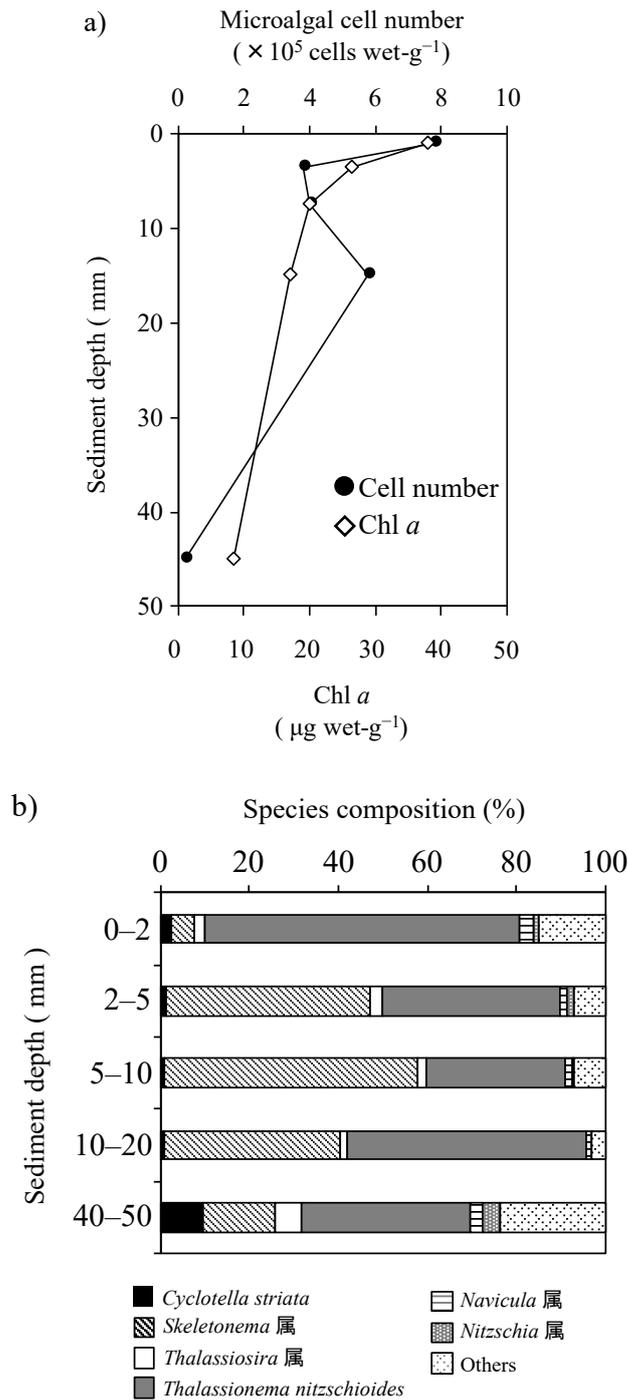


図 5-6 堆積物中の (a) 微細藻類の細胞密度と Chl *a* 濃度および (b) 珪藻の種組成の鉛直プロファイル

堆積物サンプルは 2010 年 2 月に採取した。色素が収縮または残っていない死細胞と判断された細胞についてはカウントから除外した。*Asteroplanus karianus* と *Thalassionema nitzschioides* は混同されている可能性がある。

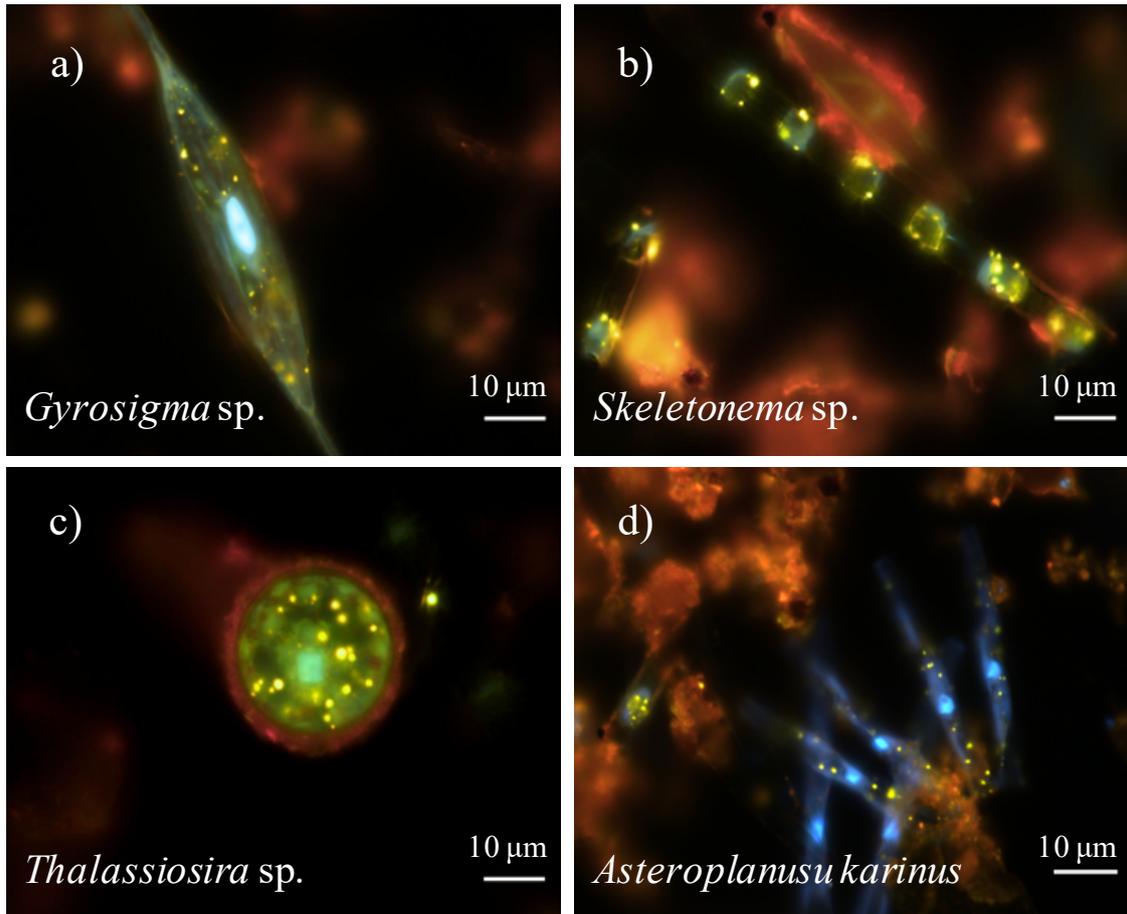


図 5-7 高濃度 DAPI 染色した (a) *Gyrosigma* sp.、(b) *Skeletonema* sp.、(c) *Thalassiosira* sp. および (d) *Asteroplanus karianus* の蛍光顕微鏡写真
細胞中の青色は核酸を、黄色はポリリン酸を示している。

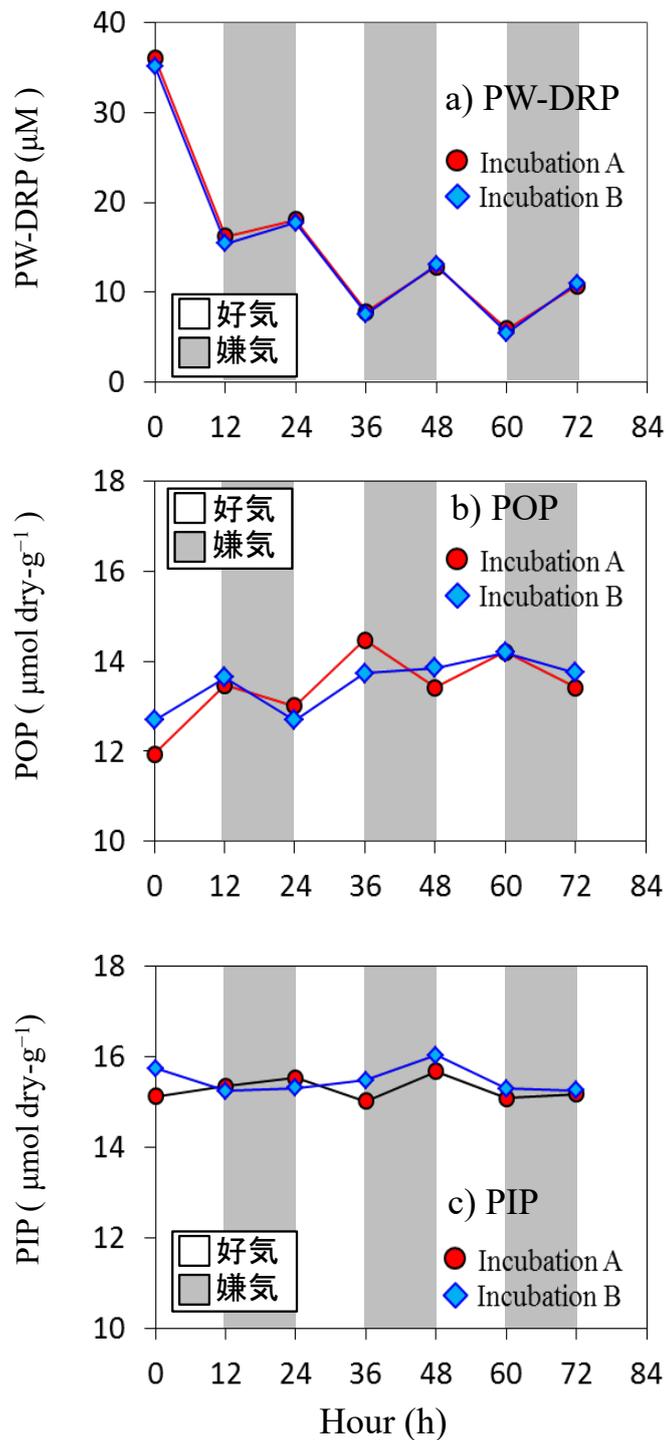


図 5-8 堆積物の培養実験における (a) DRP 濃度、(b) POP 濃度および (c) PIP 濃度の経時変化

図中の白色は好気条件、灰色は嫌気条件を示している。DRP は初期濃度 $100 \mu\text{M}$ となるように添加されたが、吸着により減少したと推測される。

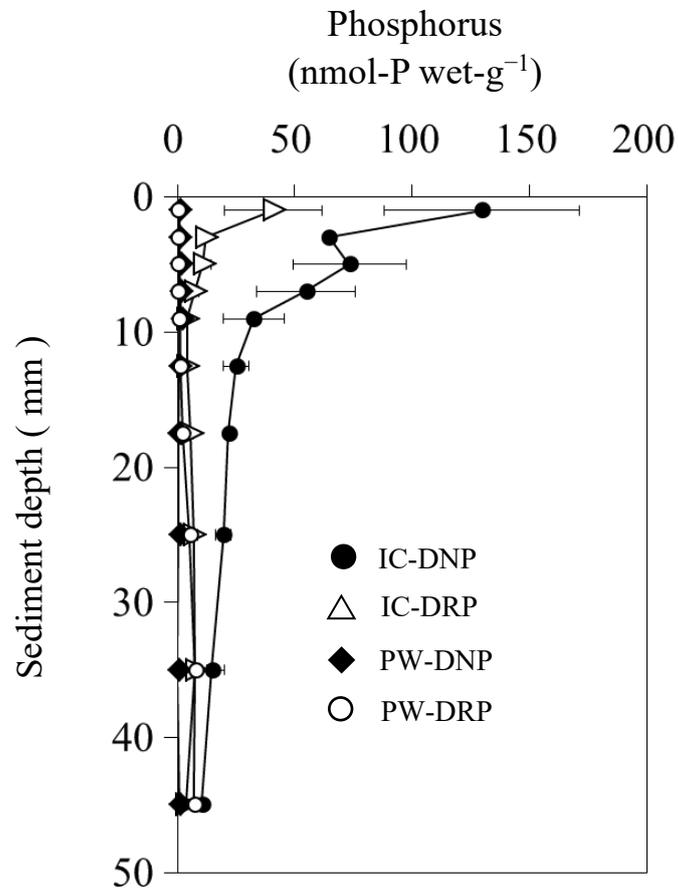


図 5-9 単位湿重量あたりの細胞内および間隙水中の DRP および DNP 量の鉛直プロファイル

第6章 総合考察

6.1 有明海湾奥西部域の冬季珪藻ブルーム発生メカニズムと発生予察

本論文では、第2章から第4章にかけて有明海湾奥西部域の冬季珪藻ブルームの発生メカニズムおよび持続メカニズムの解明について取り組んできた。ここまで得られた知見から、有明海湾奥西部域における冬季珪藻ブルームの発生メカニズムを考察する。本研究により、冬季珪藻ブルームが発生するのは水温が13°Cまで低下した12月から1月の期間であることがわかった。発生に関する要因としては、水柱の光環境の好転が重要な要因であることが示唆された。松原ほか(2018)は、冬季の小潮期または出水に伴う鉛直安定度の上昇時に水柱の透過光量の増大が起こり、その結果として *Skeletonema* 属のブルーム発生につながることを報告している。実際に2013年度、2014年度および2017年度に関しては、ブルームの開始直前の小潮期に高い透明度が観測され、翌週から珪藻ブルームが発生していた。秋季から冬季にかけては、気温の低下とそれに伴う海面冷却の結果として鉛直混合が強まる時期である。その後、水温が10°C前後まで低下し、水温の低下速度が緩くなった期間中に、小潮または出水に伴い鉛直安定度が高くなることで、透明度が高くなると予想される。第3章および第4章において、冬季の有明海の消散係数と濁度に高い相関が得られていたことから、透明度の変動には濁度が大きく影響していることが考えられる。大島・安倍(2005)は、冬季の有明海の K_d は水柱の懸濁物質 (Suspended solid: SS) 濃度から見積もることができることを報告しており、本研究結果もこの報告を支持している。つまり、水塊の安定に伴い水柱懸濁物が沈降することで、水柱透過光量の増加につながっていると考えられる。またこの時に、全天日射量が十分高いことも重要である。2012年度～2014年度および2017年度のブルーム開始時には、ともに $10 \text{ MJ m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ 前後の全天日射量が観測されていた。すなわち、水温が13°C前後まで低下した後の出水後または小潮期に透明度が高く、かつ好天による水

柱透過光量の増加が珪藻ブルーム開始のシグナルとなっていると考えられる。有明海湾奥部は高濁度を特徴としており、透明度は年間を通して 1~2 m と低く (清本ほか 2008)、本研究により得られた消散係数は $1\sim 10\text{ m}^{-1}$ と高い値となっていた。この消散係数の値を日本の他の海域と比較すると、瀬戸内海の周防灘で得られた 0.1~0.6 (Yamaguchi et al. 2007) や播磨灘の 0.18~0.51 (Yamaguchi et al. 2013)、広島湾で得られた 0.1~0.5 (橋本・多田, 1997) より一桁ほど高い。瀬戸内海でのノリ色落ち原因珪藻である *E. zodiacus* および *Coscinodiscus wailesii* は、*Skeletonema* 属と比べると大型であり沈降速度が速いために、秋季の鉛直混合の発生による有光層へ輸送がブルーム形成には不可欠であることが報告されている (西川ほか 2000; 西川 2011)。一方で有明海では、鉛直混合の弱化による透過光量の増加がブルームの発生には不可欠であるという瀬戸内海との違いが明らかとなった。

ここからは珪藻ブルーム発生の時期予察について検討を行う。珪藻ブルームの発生予察は、これまで *E. zodiacus* について瀬戸内海 (西川ほか 2011) や有明海 (松原 2017) において、また *A. karianus* について有明海 (松原 2017) で試みられてきた。*E. zodiacus* については瀬戸内海および有明海ともに細胞サイズの変動パターンからブルーム時期の予察方法が考案されてきた (西川ほか 2011; 松原 2017)。一方で *A. karianus* については、水温と潮汐の関係からピーク時期の予察が考えられてきた (松原 2017)。本研究においては、特定の珪藻種は対象として想定せず、12 月から 1 月の冬季珪藻ブルーム発生時の主な構成珪藻である *Skeletonema* 属と *Thalassiosira* 属、*Chaetoceros* 属および *A. karianus* を想定している。これまでの議論により明らかとなった冬季珪藻ブルームの発生に必要な条件は、①13°C 前後の低水温、②2 m ほどの高い透明度、③ $10\text{ MJ m}^{-2}\text{ day}^{-1}$ 以上の高い全天日射量である。まず①の水温については、国立研究開発法人水産研究・教育機構西海区水産研究所が「赤潮ネット (沿岸海域水質・赤潮観測情報) (<https://akashiwo.jp/index.php>)」にて 2 週間先までの水温予測を公表している。このサイ

トを利用することにより秋季から冬季にかけての水温低下を予測することができる。次に②高い透明度については、気象庁が公開している潮汐表により見通しを立てることが可能であろう。有明海湾奥部の濁度は、大潮期で高く、小潮期で低くなる傾向が報告されており、透明度に関しても大潮期で低く、小潮期で高くなる傾向が観測された (図 2-3, 4-3c)。現場海域における小潮期の透明度の状況を把握することで、1週間後の珪藻ブルーム発生について短期予察が可能であると考えられる。鉛直安定度の上昇につながる出水というイレギュラーな要素もあるものの、透明度の把握が重要となることには変わりがない。そして最後に③全天日射量については、一般の天気予報の利用が可能である。13°C 前後まで水温が低下した後の小潮期に透明度が高く、好天が続くようであれば翌週の珪藻ブルームの発生の可能性はより高いものであると考えられる。ノリ生産者としては、長く伸ばして摘み取りたいというのが心情であろうが、珪藻ブルームの発生を1週間でも先に予測することができれば、色落ちが始まる前の単価が高い段階で、養殖スケジュールをノリ網の管理から摘採へと変更することが可能になると考えられる。

6.2 有明海湾奥西部域の冬季珪藻ブルーム持続メカニズムについて

持続メカニズムについては、塩田川・鹿島川の感潮域が珪藻の供給源として重要な役割を担っていることが第2章により明らかとなった。すなわち、珪藻ブルームが発生することで沖合域の栄養塩は枯渇するが、河川から栄養塩が供給される感潮域には珪藻が高密度で存在しており、ここから沖合域に珪藻が輸送されることで沖合域においても細胞密度の高い状態が維持されていると考えられる。同様のブルームメカニズムは、冬季から春季にかけて大阪湾においてブルームを形成する有毒藻 *Alexandrium tamarense* について報告されており、大阪湾奥部に位置する淀川感潮域が *A. tamarense* の初期増殖域の一つである可能性が指摘されている (山本ほか 2011)。さらに Yamamoto et al. (2013) は、淀川感潮域が増殖域となるためには河川水量が少なく水塊が安定していることが重

要であると報告している。二級河川である塩田川および鹿島川は、流量データがないために詳細な検討はできないが、一級河川である筑後川や六角川と比較すると流量は少ないことが推測される。河川流量が少ないために滞留時間が長くなることで、この感潮域で珪藻が高密度で観測される要因の一つであると推察される。しかしながら、この感潮域の増殖環境についてはこれまで不明であった。そこで第3章および第4章において、塩田川・鹿島川感潮域とその沖合域の珪藻の増殖環境の評価を行った。結果として、塩田川・鹿島川感潮域とその沖合域は潮汐（満潮・干潮）により珪藻の増殖環境は大きく変化しており、特に沖合域では干潮時に水深が浅くなることで光環境が好転し、結果として珪藻の増殖域となっている可能性を指摘した。また有明海湾奥部では、年間を通して小潮から大潮にかけての潮回りで干潮が昼間にきており、この期間は水柱の濁度が低い期間とも重なることから（田中ほか 2004; Ito et al. 2013）、水柱の光環境はより好適となることが示唆された。しかしながら、小潮から大潮にかけて実際に珪藻バイオマスが増加しているのかについては、今後さらに調査を充実させるほか、数値モデル解析も含めたさらなる研究が必要である（例えば, Lucas and Cloern 2002）。本研究により明らかとなった潮汐で変化する増殖環境については、遠浅で大きな干満差を有し、高濁度のために光環境が植物プランクトンの動態に大きな影響を与える有明海に特有の現象であると言えるかもしれない。しかしながら世界には、有明海同様に大きな干満差と高い濁度を特徴とする海域が存在する(e.g. San Francisco Bay, Cloern 1991; Great Ouse estuary, Fichez et al. 1992; Gironde estuary, Irigoien and Castel 1997; Tagus estuary, Gameiro et al. 2011)。このような海域においては、本研究で得られた同様のメカニズムが存在している可能性がある。

6.3 ノリと珪藻の栄養塩競合について

沖合域における栄養塩濃度は、河川や堆積物からの供給と、ノリと珪藻による取り込

みによる影響を受けている。海域では、DIN の取り込みにノリと珪藻が競合しているが、DSi については珪藻のみが利用することから、河川や堆積物からの供給量および構成比 (Si/N 比) の変化が無視できる程度であるとするならば以下のように考えられる。まず、ノリのみが栄養塩を取り込んだ場合、DSi 濃度は減少せず、DIN 濃度のみが減少する。一方で珪藻が栄養塩を取り込んだ場合、DIN と共に DSi を取り込むために、両方の濃度が減少することが予測される。図 6-1 は、各年度における Stn. 1 の表層 DIN 濃度と表層 DSi 濃度の変化を示している。珪藻の Si/N 比はおよそ 1 であることが報告されていることから (Brzezinski 1985)、図中には取り込み比が $DSi/DIN = 1$ だと仮定した直線も合わせて示している。2012 年度から 2014 年度については、11 月と 3 月がそれぞれブルーム期間前とブルームが終息に向かう期間であったため除外した。一方で 2017 年度については、珪藻ブルーム発生が 12 月上旬だったために、11 月からの 2 月のデータを示している。なお期間中の塩分は、2012 年度、2013 年度、2014 年度、2017 年度で、それぞれ 27.8~30.5、27.6~30.1、28.9~30.3、28.3~30.8 と安定していた。2012 年度と 2017 年度では同様の傾向を示しており、2012 年度では 12 月 5 日からブルーム観測時の 1 月 11 日まで、DIN および DSi 共にわずかな変動はあるものの高濃度で存在しており、1 月 11 日以降 DIN および DSi 共に減少する傾向にあった (図 6-1a)。2017 年度については、11 月上旬には高い濃度で DIN および DSi が存在していたが、11 月中旬の *A. sanguinea* ブルームの発生に伴い DIN 濃度は大きく減少した (図 6-1d)。その後、11 月 27 日に一旦 DIN 濃度は回復したものの、直後に珪藻ブルームが観測され、12 月 5 日以降は DIN 濃度および DSi 濃度は共に減少していき、12 月中旬には DIN 濃度が非常に低い濃度となっていた。このことから、2012 年度と 2017 年度では、栄養塩濃度の減少に珪藻による取り込みが影響していることが推測される。2013 年度および 2014 年度では、12 月中旬までは DIN、DSi 共に高い濃度を維持した状態で変化していた (図 6-1b, 6-1c)。しかし、その後の傾向は 2012 年度、2017 年度と異なっており、2013 年度ではブルーム観測前の

12月25日からブルーム観測後の1月10日にかけて、2014年度でもブルームが観測された12月22日からブルーム観測後の12月30日にかけてDIN濃度のみが大きく減少していた。この結果は、前述の仮定によるとノリによる栄養塩取り込み結果となる。しかしながら、このDIN濃度減少中に珪藻ブルームが観測されたことから、このDIN濃度の減少に珪藻の取り込みが関与していることは強く推測される。さらに、DIN濃度が減少を始める直前の12月25日(2013年度)と12月15日(2014年度)は、水柱の透明度が高かった時期であり(図2-3)、その後の珪藻の増殖のタイミングでDIN濃度が大きく減少していることを示唆している。

この珪藻ブルーム中にもかかわらずDSi濃度が減少しなかったのかについて、2014年度冬季の感潮域での栄養塩動態と合わせて考察を行った。図2-7から、2014年12月30日のStn.8では、DIN濃度およびDSi濃度が、それぞれ42.0 μM および176.4 μM と高濃度となっていた($\text{Si/N}=3.5$)。また、Stn.6においてもDIN濃度およびDSi濃度が、それぞれ39.3 μM および138.4 μM と高濃度となっていた($\text{Si/N}=4.2$, データ未記載)。一方でStn.1~4では、DIN濃度およびDSi濃度が、それぞれ0.3~8.2 μM および37.9~67.4 μM と、DSiがより高濃度で残存する状況となっていた($\text{Si/N}=8.3\sim129.2$)。2014年度の12月30日以前の感潮域の栄養塩濃度は不明であるが、沖合域において珪藻の増殖が始まった直後から珪藻によりDINおよびDSiは共に取り込まれ、河川から高いSi/N比で供給されるDSiは濃度が保たれる一方で、DINは感潮域中流部からの供給が途絶えたことが、沖合域でのDIN濃度減少の要因になったと考えられる。その後、感潮域の中流部から沖合域のDSi濃度は、1月7日、1月13日と珪藻の高密度化に伴い減少していき(図2-7c, 図2-8)、同様に12月30日以降は沖合域のDSi濃度も減少していることから(図6-1c)、上記の考察が支持される。

珪藻とノリの栄養塩競合について渡辺ほか(2004)は、有明海のノリ養殖により除去される窒素およびリンの割合を、それぞれの養殖期間中の現存量の45%および30%と

算出しており、ノリによる栄養塩の取り込み量は非常に大きいことを報告している。しかしながら、珪藻ブルーム直前までの期間は、ノリにより栄養塩は常に取り込まれていると考えられるが、DIN 濃度の大きな減少は見られない(図 6-1)。このことは、塩田川・鹿島川および堆積物から栄養塩が常に供給されているためであると推測される。すなわち、ノリによる栄養塩の取り込みの影響は、見かけ上ではそれほど大きくない。一方で珪藻の増殖が始まった後は、栄養塩のうち特に DIN 濃度は素早く低濃度状態になることから、ノリに比べ珪藻による栄養塩の消費速度は圧倒的に速く、栄養塩の現存量に及ぼす影響も極めて大きいと推測される。今後は、河川および堆積物からの栄養塩の供給量および構成比をより正確に見積もり、さらにノリによる取り込み量を見積もることことで、より正確な栄養塩動態が明らかになると考えられる。

6.4 冬季珪藻ブルームに対する対策案の検討

ではこれまで得られた結果を用いて、珪藻ブルームに対する対策案を検討する。現在考えられる対策案は①濁度を高める方法、②水深を深くする方法、③河川水量を増やす方法、④二枚貝を増やす方法の4つが挙げられる。以下にそれぞれの対策案について説明する。

まず①濁度を高める方法について、本研究により珪藻ブルームの発生メカニズムおよび持続メカニズムともに光環境の好転が重要であることが示唆された。清本ほか(2008)は、1975年から2005年まで30年間で有明海湾奥西部域の透明度が上昇していることを報告しており、さらにこのことが赤潮の増加につながっている可能性を指摘している。すなわち、珪藻ブルームの発生を抑えるためには、光環境が珪藻にとって不適となるような環境を作る必要がある。有明海湾奥部の光環境(透明度)には濁度が大きな影響を与えていることから、濁度を高める対策は一つの方法であると考えられる。有明海湾奥部の濁度は、流速の影響を強く受けることが報告されている(Koh et al. 2006)。

またノリ網を吊るすために用いる支柱は流速を弱め、濁度の減少につながる事が報告されている(田中ほか 2004)。そのため、支柱の本数を減らす、またはノリ網の配置を変えることで海水の流れを良くし、濁度を高めることが可能かもしれない。高い濁度は、特にブルームの開始を抑える効果が期待される。2013年度、2014年度および2017年度では、珪藻ブルームの開始直前に2mを超える高い透明度が観測されていたが、2012年度では透明度が2mを超えたのは2月に入ってからと、他の年に比べて遅かった。このことが、他の年度に比べ2012年度のブルームの開始が明瞭でなかったこと、およびChl *a*濃度が全体的に低濃度であった要因の可能性がある(図2-2a)。しかし、2012年度に小潮期であっても濁度が高かった要因については未だ不明であり、今後より詳細な解析が必要である。

続いて②水深を深くする方法について、干潮時に水深が浅くなることは、 z_{eu}/z 比を高めることにつながり、特に沖合域の浅海域には全層が有光層となるような海域が広がっていた(図4-5, 表4-2)。そのために水深を深くすることで、干潮時であっても z_{eu}/z 比を低く抑えられる可能性がある。実際に干満差が大きく高濁度の海域をモデルとした数値計算では、水深が浅い海域に比べて深い海域でChl *a*濃度が増加しにくいことが報告されている(Desmit et al. 2005)。しかしながらこの方法は、範囲が広範囲に及ぶことによる費用の問題や、水深を深くすることが濁度などの物理環境に与える影響が不明であること、また海域がノリ養殖域や二枚貝の生息域と重なっていることから、あまり現実的な方法ではないだろう。

そして③河川水量を増やす方法は、塩田川および鹿島川の河川水量を増やすことで滞留時間を短くし、Flash outを促進することで感潮域での珪藻の高密度化を防ぐ目的がある。第2章における数値計算では、感潮域の水塊の希釈率の変化が珪藻の細胞密度に大きな影響を与えることを示した(図2-9)。河川水供給を増やし希釈率を上げることは、細胞密度の上昇を抑える効果があると予想される。冬季の九州北部の降水量は、夏季に

比べて 20%程度と少ない (気象庁)。そのため、河川流量を増やすためには、ダムやクリークからの緊急放流などを含め、関係自治体との協力が必要となる。実際に 2016 年度漁期中には、赤潮の影響による栄養塩減少を解消するための手段として、嘉瀬川ダムやクリークからの緊急放流が行われている。

そして最後が④二枚貝を増やす方法である。牡蠣やサルボウ、アサリ、アゲマキは有明海を代表する二枚貝であり、また濾過食者である。Cloern et al. (2007) は、サンフランシスコ湾において 1999 年を境に Chl *a* 濃度が年間を通して増加に転じたきっかけについて、カリフォルニア海流の変化により沿岸湧昇が起きやすくなった結果、二枚貝の捕食者が増加し、二枚貝バイオマスの低下により植物プランクトンの摂食圧が低下したことを要因として報告している。塩田川・鹿島川感潮域は、1980 年代まではアゲマキの主要な生息地であったが、1988 年頃から原因不明の斃死により資源が激減した (吉本 1998)。しかしながら、2000 年代に入り、資源回復に向けた基礎研究と稚貝放流を継続した結果として、2015 年と 2016 年には有明海湾奥西部域の干潟において天然個体群の増加が確認されている (佃ほか 2017)。また塩田川・鹿島川感潮域の沖合海域はサルボウの主要な漁場でもあるが、資源量は豊凶が大きく 1998 年以降は斬減傾向であることが報告されている (真崎・小野原 2009; 中牟田ほか 2013)。Cloern (2018) は、低水温期 ($< 15^{\circ}\text{C}$) に沿岸域において大型の植物プランクトン ($> 20.97 \mu\text{m}$) がブルームを起こす要因の一つとして、水温低下に伴う動物プランクトンの摂食圧の低下を挙げている。動物プランクトンの摂食圧が減少する冬季において、濾過食者であるアゲマキおよびサルボウの資源量の回復は、塩田川・鹿島川感潮域の珪藻ブルームの抑制に大きく貢献することが期待される。

以上 4 つの対策案のうち②水深を深くする方法以外の対策案については、すでに実行例がある、または実行が可能であると考えられる。今後はさらなる手法の検討および数値モデルを用いた効果の予測を行い、最適な手法の選定を行う必要がある。また実行

された際には、十分に効果の解析および検証を行う必要がある。

6.5 有明海の海水温上昇が冬季珪藻ブルームに与える影響について

近年では地球温暖化が世界的に問題となっており、それに合わせて海水温上昇も大きく問題視されている。気象庁は海面水温の長期変化傾向として、日本近海の海面水温が2018年までのおよそ100年間で $+1.12^{\circ}\text{C}/100$ 年であると報告しており、特に有明海が面する東シナ海北部は $+1.23^{\circ}\text{C}/100$ 年と高い(気象庁, 海洋の健康診断表)。有明海においても海水温上昇については報告されており、例えば川村(2002)は、有明海佐賀県海域の10月~3月の海水温が1974年から2002年にかけて約 1°C 上昇しており、このことがノリの採苗日の遅れにつながっていることを指摘している。同様に中嶋ほか(2005)は、ノリ漁最盛期である12月、1月、2月の有明海佐賀県海域の海水温が1979年から2002年にかけてそれぞれ 1.1 、 1.2 、 1.0°C 上昇していることを報告している。さらに中嶋ほか(2005)は、ノリと植物プランクトンの水温上昇の影響についてボックスモデルを用いて計算を行った結果、ノリに比べ珪藻の方が増殖速度の増加割合が高くなり、冬季の水温上昇が珪藻にとってより有利に働く可能性を指摘している。このことは、近年の海水温上昇が珪藻ブルームをより助長している可能性を示唆している。

冬季の海水温上昇が、冬季珪藻ブルームの発生時期および構成珪藻種に変化を与えている可能性を調べるため、2008年度から2017年度の10年間における冬季珪藻赤潮の有明海佐賀県海域における初認日および赤潮海域、Stn. 1の表層水温、構成珪藻について整理を行った(表6-1)。結果として、2008年度以外のすべての年で西部域が珪藻赤潮の初認日に含まれており、Stn. 1を含む有明海湾奥西部域(鹿島市および白石町の地先)が珪藻赤潮の初期発生海域であることがわかる。初認日のStn. 1の表層水温を見ると、2009年度から2014年度までのうち2013年度以外は 10°C 以下であったが、2015年度から2017年度までの3年間は 10°C 以上となっていた。10年間の結果では、初認日

が早くなっているかどうかは不明であるが、近年では高い水温での珪藻ブルーム発生の傾向が伺える。構成珪藻種について、2014年度までは *A. karianus* と *Skeletonema* 属が高い頻度で赤潮構成種になっているが、表層水温が 10°C 以上であった 2015年度から 2017年度では *A. karianus* が構成種に入らなくなっていた。*A. karianus* の休眠期細胞は、発芽にかかる時間が低水温条件では短く、その結果として低水温期には *Skeletonema* 属よりも早くブルームを形成できることが示唆されている (松原ほか 2014)。実際の海域における珪藻種の競合に関しては、種ごとの増殖特性に加え休眠期細胞の分布密度の変化なども関連していることが予想され、より複雑であると考えられるが、初認日の水温の上昇は *Skeletonema* 属の優占に有利に働いている可能性がある。また *Skeletonema* 属に関して、有明海の海底泥を用いて異なる温度での発芽実験を行ったの結果、温度により発芽した種が異なったことが報告されている (山田ほか 2017)。冬季の海水温の上昇は、*Skeletonema* 属に種の変化にも関連している可能性があることから、遺伝子解析を用いたより詳細な検討が今後必要である。

一方で海水温の上昇は、珪藻ブルームの抑制につながる可能性もある。Cloern (2018) は数値モデルにより、15°C を下回ると動物プランクトンの摂食速度がマイクロ植物プランクトン (> 20.97 μm) の増殖速度を下回るために、沿岸域でブルームを形成できるようになると報告している。現在よりも高い水温で珪藻ブルームが発生するようになれば、高い動物プランクトンの摂食圧の元にブルームが抑制されるかもしれない。同様に川口ほか (2005) はモデル計算により、有明海の珪藻ブルームの抑制に二枚貝などによる濾過食効果が重要であることを報告している。水温の上昇により二枚貝の濾過速度が高まるようであれば、珪藻ブルームの抑制につながる可能性がある。

海水温の上昇は、秋季の海面冷却による鉛直混合の弱化につながる可能性がある。渦鞭毛藻類の *Akashiwo sanguinea* は、有明海においては 10 月から 12 月にかけて高密度化する傾向にあり (松原 2007)、2016 年度には赤潮によりノリの色落ち被害を発生させた

(表 1-1)。秋季の *A. sanguinea* の個体群は、小潮期に表層に集積し、大潮期には全層に分散する分布パターンを示すことが知られており、海面冷却による鉛直混合の強化により小潮期においても表層に集積できなくなると衰退に向かうことが示唆されている (佐賀県有明水産振興センター 未発表)。このことから、海水温の上昇による鉛直混合の弱体化は、*A. sanguinea* ブルームの長期化につながる可能性がある。

今後も地球温暖化および海水温の上昇は続くことが予想されることから、有明海における冬季の植物プランクトンブルームの様相も変化していくと考えられる。現在得られているデータをさらに解析することで、海水温上昇の影響をより正確に予測し、今後の冬季植物プランクトンブルームが漁業に与える影響について検討を行う必要があるであろう。

6.6 冬季珪藻ブルームが沿岸域および干潟の物質循環に与える影響

冬季珪藻ブルームが干潟域の物質循環に与える影響のうち、特にリン循環に与える影響について第 5 章で論じた。有明海湾奥西部域における冬季珪藻ブルームの発生期間中には、塩田川・鹿島川近辺の干潟堆積物中においてもブルーム構成種が高い割合で観察されたことから、ブルームは干潟への有機物の供給イベントとして重要であると考えられる。塩田川・鹿島川感潮域とその沖合域は、濾過食者であるアゲマキやサルボウの主要な生息地である (佃ほか 2017; 真崎・小野原 2009; 中牟田ほか 2013)。また湾奥西部域の沿岸では牡蠣の養殖も行われている。珪藻ブルームにより供給される有機物は、これら二枚貝にとって重要な餌資源となっていると考えられる。

本研究により、これまであまり着目されていなかった堆積物中の溶存態リンプールのうち、特に IC-DNP が溶存態成分の割合として重要なリン画分であり、さらにはそれが主に珪藻類に由来することを示した。Van Mooy and Devel (2009) は、 $^{33}\text{PO}_4^{3-}$ を用いた培養実験を行ない、現場生物群集により取り込まれたリン酸の約半分は RNA の合成

に、また約 20%はリン脂質の合成に用いられたと報告しており、細胞内に存在する DNP は、生物に利用可能なものが多いと考えられる。DNA や RNA などジエステル結合をもつ DNP は、ジエステラーゼ酵素により分解が可能であるが、海洋の多くのバクテリアはこの酵素を持っており (Luo et al. 2009)、海水中および堆積物間隙水中に放出された際には、バクテリアにより活発に利用されていると考えられる。また渦鞭毛藻類の一種 *Prorocentrum donghaiense* (Huang et al. 2005) や珪藻類による利用についても報告されている (Yamaguchi et al. 2014a)。さらに細胞内の DNP の 1 種として考えられる ATP や ADP に関しても、多くの植物プランクトンで利用できることが培養実験などで分かっている (Huang et al. 2005; Yamaguchi et al. 2005)。IC-P の放出過程に関して、微細藻類を摂食するムツゴロウなどの摂食活動や早い潮汐流などによる物理攪拌による細胞の崩壊は、IC-P の放出につながるであろう。また冬季に氷点下まで冷え込むような環境においても、干潟堆積物表層の凍結と IC-P の放出が起こる可能性がある。また近年では、植物プランクトンの大規模ブルームの終焉に、植物プランクトンへのウイルス感染が関係しているという報告もある (長崎 2012)。赤潮の終焉時にウイルス感染により植物プランクトンの大量死滅などが起きるようであれば、IC-P の放出にもつながることが考えられる。有明海に流入する佐賀県の主要河川 (早津江川, 六角川, 塩田川) の DIN/DRP 比は、レッドフィールド比 (DIN/DRP=16) に比べ高く (吉田, 2004)、第 4 章における Stn. S および Stn. K の DIN/DRP 比も 20~33 と高くなっていたことから、陸域由来の栄養塩は相対的にリンが少ないと考えられる。高濃度の IC-P の存在は、リンの供給量が窒素に比べ相対的に少ないような感潮域およびその周辺海域において、有機物の分解により再生されるリンに加えた重要なリンソースとなりうる可能性がある。

珪藻ブルームによる干潟への珪藻の埋没は、リンと同様に窒素循環にも影響を与えていると考えられる。干潟堆積物中に底生微細藻類に由来する IC-DIN の存在も報告されており (Garcia-Robledo et al. 2010)、特に IC-NH₄⁺は堆積物表層において単位体積あた

りでは PW-NH₄⁺および粒子吸着態 NH₄⁺と比較して最も豊富に存在していることが報告されている(Garcia-Robledo et al. 2016)。また珪藻は細胞内に NO₃⁻を蓄積しており、堆積物中の無酸素環境下では硝酸呼吸を行なっている可能性が指摘されている (Kamp et al. 2011, 2013, 2015; Stief et al. 2013)。これら IC-DIN は有機態成分と比べ利用が容易なことから、上記の IC-P と同様に細胞外に放出された際には堆積物中の一次生産者およびバクテリアなどの重要な窒素源となっている可能性があり、さらに堆積物から水柱への DIN の溶出についても影響を及ぼしている可能性がある。

6.7 今後の有明海冬季珪藻ブルーム研究における課題

有明海湾奥珪藻ブルームについて、本研究では明らかとできなかった点、および今後の課題を整理する。まずは珪藻ブルームの開始における休眠期細胞の寄与についてである。本研究海域において冬季珪藻ブルームの主要珪藻である *A. karianus* および *Skeletonema* 属と *Thalassiosira* 属、*Chaetoceros* 属については休眠期を有する珪藻であることが報告されている (板倉 2000; 松原ほか 2014)。*A. karianus* については、栄養細胞が年間を通して冬季にのみ出現すること、さらに休眠期細胞の復活特性が低水温に適応していることから、ブルームの発生には休眠細胞から復活した細胞の寄与が指摘されている (松原ほか 2014; 松原 2017)。一方で *Skeletonema* 属、*Thalassiosira* 属、*Chaetoceros* 属については、有明海の湾奥部において周年観察される珪藻であり、ブルーム形成に関わる栄養細胞がブルーム直前の休眠期細胞の復活によるものなのか、ブルーム以前に水柱に存在していたものなのかは現在では判別が不可能である。しかしながら *Skeletonema* 属に関しては、近年の遺伝子解析を用いた研究により、有明海の *Skeletonema* 属の種組成の変化を捉えることが可能となっており、冬季に優占する種が *S. marinoi-dohrnii complex* であることが示唆されている (山田ほか 2017)。今後さらにデータが蓄積されることで、これらの珪藻類のブルーム発生における休眠期細胞の寄与が

明らかとなることが期待される。

続いて有明海における *E. zodiacus* ブルームについてである。*E. zodiacus* の生理特性については、西川 (2011) や Nishikawa (2017) により多くのことが明らかとなっている。*E. zodiacus* は上記の珪藻類とは異なり、休眠期を持たない、または期間が非常に短いと考えられており、初期個体群は有明海の湾央から大潮期に湾奥部に輸送されてくる可能性が示唆されている (西川 2011; 片野ほか 2013; Ito et al. 2013; 吉武・松原 2017)。またブルームの発生時期は 2~3 月と上記珪藻類と比較して遅いのが特徴である (吉武・松原 2017; 松原ほか 2018)。*E. zodiacus* のブルーム時期を予察するためには、有明海における生活史の解明および増殖環境の評価を行う必要があるが、初期個体群の供給源とされる湾央部は熊本県や福岡県、長崎県、佐賀県と複数の県にまたがることから、単独県による調査研究には限界がある。そのために、*E. zodiacus* ブルームの解明のためには複数県による協力体制の構築が必要であろう。その上で有明海全域での細胞密度の詳細な変動や、湾央部の増殖環境として栄養塩環境、光環境、物理環境および湾奥部への輸送過程の解析が今後必要であると考えられる。

冬季珪藻ブルームの物質循環への影響については、珪藻を由来とする IC-P が干潟堆積物中に多量に存在することを示すことはできたものの、珪藻としての干潟への供給後のリンや窒素の循環にまで踏み込んだ議論は十分できていない。珪藻ブルームにより干潟に供給された IC-P が、堆積物からの溶出やリンの埋没・隔離にどの程度寄与しているのか今後の課題である。また本研究では、IC-N までを含めた議論は十分できていない。感潮域からその沖合域における IC-P および IC-N までを含めた物質循環の解明が今後の課題である。

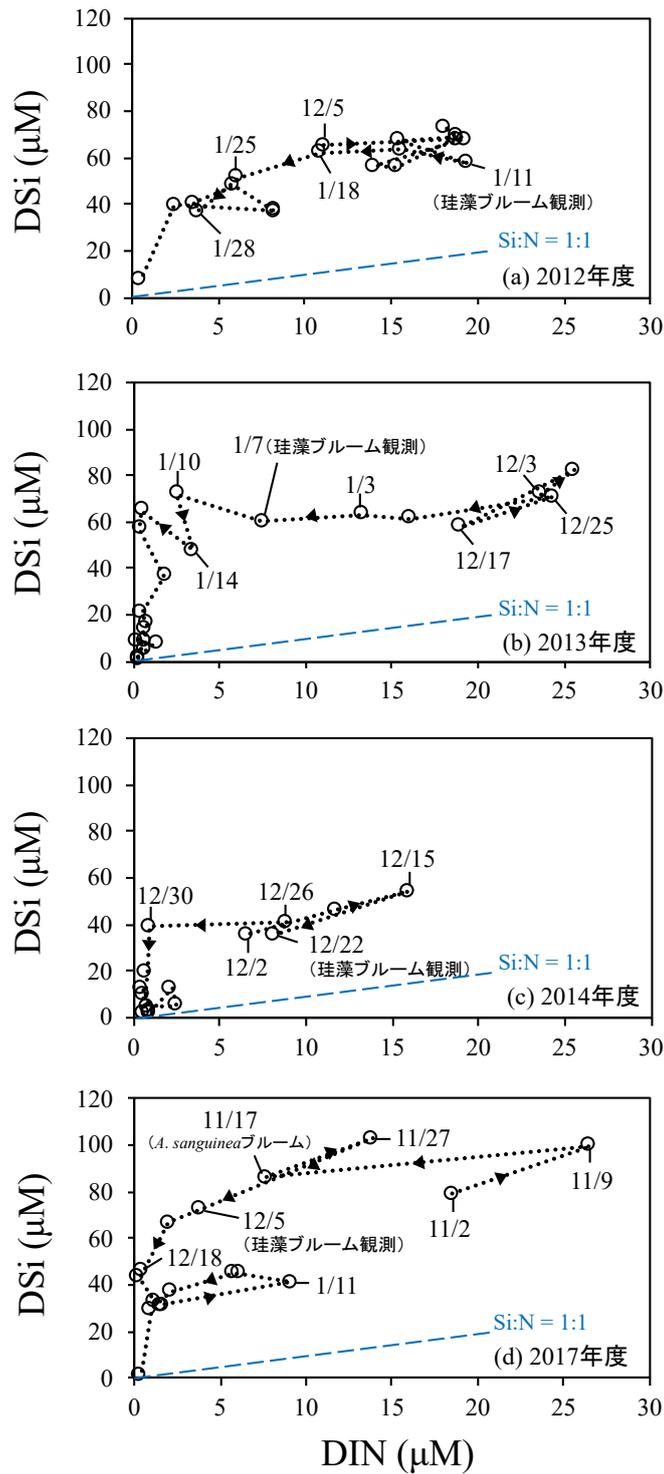


図 6-1 (a) 2012 年度、(b) 2013 年度、(c) 2014 年度の 12 月～2 月と (d) 2017 年度 11 月～2 月における Stn. 1 の DIN 濃度と DSi 濃度の関係

データはすべて Stn. 1 (沖合域) の表層の値となっている。

表 6-1 2008 年度から 2017 年度までの有明海佐賀県海域における冬季珪藻赤潮の初認日および赤潮海域、Stn. 1 の表層水温、構成珪藻

初認日および赤潮海域、構成珪藻については佐賀県有明水産振興センターの赤潮速報を基に作成した。

調査海域は有明海佐賀県海域の全域となっている。

Stn. 1 の表層水温は佐賀県有明水産振興センターより提供。

2008 年度については赤潮海域に西部域（鹿島市および白石町の地先）が含まれていなかったために参考値となっている。赤潮初認日に水温の測定が行われていない場合には、その直近の表層水温を記載。

年度	日	赤潮海域	Stn. 1 の表層水温 (°C)	構成珪藻
2008年度	1月9日	太良町地先	(8.9) (1月11日)	<i>Asteroplanus karianus</i> 属 <i>Thalassiosira</i> 属
2009年度	12月25日	白石町地先から鹿島市地先	9.8	<i>Asteroplanus karianus</i>
2010年度	1月11日	中部および西部海域	7.0	<i>Asteroplanus karianus</i>
2011年度	12月30日	塩田川河口域	8.0	<i>Asteroplanus karianus</i>
2012年度	12月31日	塩田川河口域の鹿島市地先	9.2	<i>Skeletonema</i> 属
2013年度	1月6日	白石町地先	10.1(1月7日)	<i>Asteroplanus karianus</i>
2014年度	12月30日	白石町地先から太良町地先にかけて	9.4	<i>Asteroplanus karianus</i> 属 <i>Skeletonema</i> 属
2015年度	1月7日	白石町地先および太良町地先	12.2 (1月8日)	<i>Skeletonema</i> 属
2016年度	12月22日	白石町地先	11.9 (12月21日)	<i>Skeletonema</i> 属
2017年度	12月4日	鹿島市地先から太良町地先にかけて	13.0 (12月5日)	<i>Skeletonema</i> 属 <i>Chaetoceros</i> 属

謝辞

東京農工大学大学院農学府の梅澤有准教授には、本論文をまとめるにあたり、終始、懇切丁寧にご指導頂きました。ここに心よりお礼申し上げます。また本論文をご校閲頂きました長崎大学水産学部の和田実教授、武田重信教授および鈴木利一教授に、心よりお礼申し上げます。

本研究の第2章から第4章までは、佐賀県有明水産振興センター勤務中に行った研究になります。当時、所長を務められていた川村嘉応特任教授（現：佐賀大学農学部）、伊藤史郎専務（現：玄海栽培漁業協同組合）および久野勝利課長（現：佐賀県庁水産課）には、研究を行う多くの面で後押しをしていただきました。ここに深く感謝いたします。また三根崇幸係長および玄海水産振興センター増田裕二副所長には、技師として在職中に係長として大変お世話になりました。自由に研究し、学会発表や論文の執筆ができたのもお二人のおかげであると感じております。ここに深く感謝いたします。また太田洋志技師には、本論文の作成にあたり多大なご協力をいただきました。また第1章の *Skeletonema* 属の写真をご提供していただきました。ここに深く感謝いたします。その他にも、佐賀県有明水産振興センターの皆様には、調査等多くの面でご協力をいただきました。ここに深く感謝いたします。

第5章に関しては、長崎大学水産学部物質循環研究室の皆様にご調査等で大変ご協力いただきました。ここに深く感謝いたします。また、細胞内栄養塩の研究につきましては、当時、産業技術総合研究所に勤務されていた左山幹雄博士から多くのご指導をいただきました。ここに深く感謝いたします。

瀬戸内海区水産研究所の松原賢博士には、佐賀県有明水産振興センター勤務中から研究において多くのご助言をいただきました。また本研究においては *Asteroplanus karianus* の写真をご提供していただきました。ここに深く感謝いたします。

東京大学大学院新領域創成科学研究科の木村伸吾教授、三宅陽一助教、東京大学大学院農学生命科学研究科の山本光夫准教授および大気海洋研究所の生物海洋学研究室の皆様には、学術支援職員として在職中、異なる分野の研究に触れる機会を与えていただき、多くのことを学ばせていただきました。ここに深く感謝いたします。

瀬戸内海区水産研究所の鬼塚剛博士、紫加田知幸博士を始め有害有毒藻類グループの皆様には、本論文を作成するにあたり多くのご助言をいただきました。ここに深く感謝いたします。

最後に、学生生活から社会人まで研究生生活を支えてくれた両親と友人に深く感謝します。

参考文献

英文

- Ara K, Nakamura S, Takahashi R, Shiimoto A, Hiromi J (2013) Seasonal variability of the red tide-forming heterotrophic dinoflagellate *Noctiluca scintillans* in the neritic area of Sagami Bay, Japan: Its role in the nutrient-environment and aquatic ecosystem. *Plankt Benthos Res* 8:9–30. doi: 10.3800/pbr.8.9
- Boström B, Andersen JM, Fleischer S, Jansson M (1988) Exchange of phosphorus across the sediment-water interface. *Hydrobiologia* 170:229–244. doi: 10.1007/BF00024907
- Brock J, Schulz-Vogt HN (2011) Sulfide induces phosphate release from polyphosphate in cultures of a marine *Beggiatoa* strain. *ISME J* 5:497–506. doi: 10.1038/ismej.2010.135
- Brzezinski MA (1985) The Si:C:N ratio of marine diatoms: interspecific variability and the effect of some environmental variables. *J Phycol* 21:347–357. doi: 10.1111/j.0022-3646.1985.00347.x
- Cloern JE (1991) Tidal stirring and phytoplankton bloom dynamics in an estuary. *J Mar Res* 49:203–221. doi: 10.1357/002224091784968611
- Cloern JE (1987) Turbidity as a control on phytoplankton biomass and productivity in estuaries. *Cont Shelf Res* 7:1367–1381. doi: 10.1016/0278-4343(87)90042-2
- Cloern JE (2018) Why large cells dominate estuarine phytoplankton. *Limnol Oceanogr* 63:S392–S409. doi: 10.1002/lno.10749
- Cloern JE, Jassby AD, Thompson JK, Hieb KA (2007) A cold phase of the East Pacific triggers new phytoplankton blooms in San Francisco Bay. *Proc Natl Acad Sci U S A* 104:18561–18565. doi: 10.1073/pnas.0706151104

- Desmit X, Vanderborcht JP, Regnier P, Wollast R (2005) Control of phytoplankton production by physical forcing in a strongly tidal, well-mixed estuary. *Biogeosciences Discuss* 2:37–75. doi: 10.5194/bgd-2-37-2005
- Diaz J, Ingall E, Benitez-Nelson C, Paterson D, de Jonge MD, McNulty I, Brandes JA (2008) Marine polyphosphate: A key player in geologic phosphorus sequestration. *Science* 320:652–655. doi: 10.1126/science.1151751
- Dyhrman ST, Ruttenger KC (2006) Presence and regulation of alkaline phosphatase activity in eukaryotic phytoplankton from the coastal ocean: Implications for dissolved organic phosphorus remineralization. *Limnol Oceanogr* 51:1381–1390. doi: 10.4319/lo.2006.51.3.1381
- Fichez R, Jickells TD, Edmunds HM (1992) Algal blooms in high turbidity, a result of the conflicting consequences of turbulence on nutrient cycling in a shallow water estuary. *Estuar Coast Shelf Sci* 35:577–592. doi: 10.1016/S0272-7714(05)80040-X
- Fisher NS, Cowdell RA (1982) Growth of marine planktonic diatoms on inorganic and organic nitrogen. *Mar Biol* 72:147–155. doi: 10.1007/BF00396915
- Gameiro C, Zwolinski J, Brotas V (2011) Light control on phytoplankton production in a shallow and turbid estuarine system. *Hydrobiologia* 669:249–263. doi: 10.1007/s10750-011-0695-3
- García-Robledo E, Bohorquez J, Corzo A, Jimenez-Arias JL, Papaspyrou S (2016) Dynamics of inorganic nutrients in intertidal sediments: Porewater, exchangeable, and intracellular pools. *Front Microbiol* 7:1–14. doi: 10.3389/fmicb.2016.00761
- García-Robledo E, Corzo A, Papaspyrou S, Jimenez-Arias JL, Villahermosa D (2010) Freeze-lyable inorganic nutrients in intertidal sediments: Dependence on microphytobenthos abundance. *Mar Ecol Prog Ser* 403:155–163. doi: 10.3354/meps08470

- Goldhammer T, Brüchert V, Ferdelman TG, Zabel M (2010) Microbial sequestration of phosphorus in anoxic upwelling sediments. *Nat Geosci* 3:557–561. doi: 10.1038/ngeo913
- Hansen HP, Koroleff F (1999) Determination of nutrients. In: Grasshoff, K., Kremling, K., Ehrhardt, M. (Eds.), *Methods of Seawater Analysis*. Willey-VCH, Weinheim, Germany, pp. 159–228.
- Hayami Y, Wada M, Umezawa Y, Fujii N, Nakamura A, Mori F (2019) Hypoxic water mass in the highly turbid well-mixed macrotidal Rokkaku River Estuary, Ariake Sea, Japan. *Estuar Coast Shelf Sci* 219:210–222. doi: 10.1016/j.ecss.2019.02.011
- He S, Bishop FI, McMahon KD (2010) Bacterial community and “*candidates accumulibacter*” population dynamics in laboratory-scale enhanced biological phosphorus removal reactors. *Appl Environ Microbiol* 76:5479–5487. doi: 10.1128/AEM.00370-10
- Huang B, Ou L, Hong H, Luo H, Wang D (2005) Bioavailability of dissolved organic phosphorus compounds to typical harmful dinoflagellate *Prorocentrum donghaiense* Lu. *Mar Pollut Bull* 51:838–844. doi: 10.1016/j.marpolbul.2005.02.035
- Huettel M, Rusch A (2000) Transport and degradation of phytoplankton in permeable sediment. *Limnol Oceanogr* 45:534–549. doi: 10.4319/lo.2000.45.3.0534
- Ichimi K, Tada K, Montani S (2008) Simple estimation of penetration rate of light in intertidal sediments. *J Oceanogr* 64:399–404. doi: 10.1007/s10872-008-0033-1
- Irigoién X, Castel J (1997) Light limitation and distribution of chlorophyll pigments in a highly turbid estuary: The Gironde (SW France). *Estuar Coast Shelf Sci* 44:507–517. doi: 10.1006/ecss.1996.0132
- Ito Y, Katano T, Fujii N, Koriyama M, Yoshino K, Hayami Y (2013) Decreases in turbidity during neap tides initiate late winter blooms of *Eucampia zodiacus* in a macrotidal embayment. *J Oceanogr* 69:467–479. doi: 10.1007/s10872-013-0187-3

- Kaeriyama H, Katsuki E, Otsubo M, Yamada M, Ichimi K, Tada K, Harrison PJ (2011) Effects of temperature and irradiance on growth of strains belonging to seven *Skeletonema* species isolated from Dokai Bay, southern Japan. *Eur J Phycol* 46:113–124. doi: 10.1080/09670262.2011.565128
- Kamp A, De Beer D, Nitsch JL, Lavik G, Stief P (2011) Diatoms respire nitrate to survive dark and anoxic conditions. *Proc Natl Acad Sci U S A* 108:5649–5654. doi: 10.1073/pnas.1015744108
- Kamp A, Høgslund S, Risgaard-Petersen N, Stief P (2015) Nitrate storage and dissimilatory nitrate reduction by eukaryotic microbes. *Front Microbiol*. doi: 10.3389/fmicb.2015.01492
- Kamp A, Stief P, Knappe J, De Beer D (2013) Response of the ubiquitous pelagic diatom *Thalassiosira weissflogii* to darkness and anoxia. *PLoS One* 8:1–11. doi: 10.1371/journal.pone.0082605
- Koh CH, Jong SK, Araki H, Yamanishi H, Mogi H, Koga K (2006) Tidal resuspension of microphytobenthic chlorophyll *a* in a Nanaura mudflat, Saga, Ariake Sea, Japan: Flood-ebb and spring-neap variations. *Mar Ecol Prog Ser* 312:85–100. doi: 10.3354/meps312085
- Koh CH, Khim JS, Araki H, Yamanishi H, Koga K (2007) Within-day and seasonal patterns of microphytobenthos biomass determined by co-measurement of sediment and water column chlorophylls in the intertidal mudflat of Nanaura, Saga, Ariake Sea, Japan. *Estuar Coast Shelf Sci* 72:42–52. doi: 10.1016/j.ecss.2006.10.005
- Kromkamp J, Peene J (1995) Possibility of net phytoplankton primary production in the turbid Schelde Estuary (SW Netherlands). *Mar Ecol Prog Ser* 121:249–260.
- Li H, Yamada Y, Matsunaga N (2009) Sediment characteristics and oxygen consumption velocity of tidal flats. *Annual Journal of Hydraulic Engineering*, 53, 1495–1500.
- Lucas LV, Cloern JE (2002) Effects of tidal shallowing and deepening on phytoplankton

- production dynamics: A modeling study. *Estuaries* 25:497–507. doi: 10.1007/BF02804885
- Luo H, Benner R, Long RA, Hu J (2009) Subcellular localization of marine bacterial alkaline phosphatases. *Proc Natl Acad Sci U S A* 106:21219–21223. doi: 10.1073/pnas.0907586106
- Magni P, Montani S (2006) Seasonal patterns of pore-water nutrients, benthic chlorophyll *a* and sedimentary AVS in a macrobenthos-rich tidal flat. *Hydrobiologia* 571:297–311. doi: 10.1007/s10750-006-0242-9
- Miyata K, Hattori A, Ohtsuki A (1986) Variation of cellular phosphorus composition of *Skeletonema costatum* and *Heterosigma akashiwo* grown in chemostats. *Mar Biol* 93:291–297. doi: 10.1007/BF00508266
- Muylaert K, Sabbe K (1996) The Diatom Genus *Thalassiosira* (Bacillariophyta) in the Estuaries of the Schelde (Belgium/The Netherlands) and the Elbe (Germany). *Bot Mar* 39:598–610. doi: 10.1515/botm.1996.39.1-6.103
- Nakamura Y (2005) Suspension feeding of the ark shell *Scapharca subcrenata* as a function of environmental and biological variables. *Fish Sci* 71:875–883. doi: 10.1111/j.1444-2906.2005.01040.x
- Nishikawa T (2017) Cell size reduction and restoration of the diatom *Eucampia zodiacus* in culture. *Plankt Benthos Res* 12:139–142. doi: 10.3800/pbr.12.139
- Park J, Khim JS, Ohtsuka T, Araki H, Witkowski A, Koh CH (2012) Diatom assemblages on Nanaura mudflat, Ariake Sea, Japan: with reference of the biogeography of marine benthic diatoms in Northeast Asia. *Botanical Studies* 53:105–124.
- Porra RJ, Thompson WA, Kriedemann PE (1989) Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophylls *a* and *b* extracted with four different solvents: verification of the concentration of chlorophyll standards by atomic

- absorption spectroscopy. *Biochim Biophys Acta - Bioenerg* 975:384–394. doi:
10.1016/S0005-2728(89)80347-0
- R Core Team (2016) R: A Language and environment for statistical computing. R Foundation
for Statistical computing, Vienna, Austria.
- Ridal J., Moore R. (1990) A re-examination of the measurement of dissolved organic
phosphorus in seawater. *Mar Chem* 29:19–31. doi: 10.1016/0304-4203(90)90003-U
- Risgaard-Petersen N, Langezaal AM, Ingvarlsen S, Schmid MC, Jetten MSM, Op den Camp
HJM, Derksen JWM, Piña-Ochoa E, Eriksson SP, Nielsen LP, Revsbech NP, Cedhagen T,
van der Zwaan GJ (2006) Evidence for complete denitrification in a benthic foraminifer.
Nature 443:93–96. doi: 10.1038/nature05070
- Rozan TF, Taillefert M, Trouwborst RE, Glazer BT, Ma S, Herszage J, Valdes LM, Price KS,
Luther GW (2002) Iron-sulfur-phosphorus cycling in the sediments of a shallow coastal
bay: Implications for sediment nutrient release and benthic macroalgal blooms. *Limnol
Oceanogr* 47:1346–1354. doi: 10.4319/lo.2002.47.5.1346
- Sathyendranath S, Stuart V, Nair A, Oka K, Nakane T, Bouman H, Forget MH, Maass H, Platt
T (2009) Carbon-to-chlorophyll ratio and growth rate of phytoplankton in the sea. *Mar
Ecol Prog Ser* 383:73–84. doi: 10.3354/meps07998
- Sayama M (2001) Presence of nitrate-accumulating sulfur bacteria and their influence on
nitrogen cycling in a shallow coastal marine sediment. *Appl Environ Microbiol* 67:3481–
3487. doi: 10.1128/AEM.67.8.3481-3487.2001
- Stief P, Kamp A, de Beer D (2013) Role of diatoms in the spatial-temporal distribution of
intracellular nitrate in intertidal sediment. *PLoS One* 8:1–15. doi:
10.1371/journal.pone.0073257
- Streichan M, Golecki JR, Schön G (1990) Polyphosphate-accumulating bacteria from sewage

- plants with different processes for biological phosphorus removal. *FEMS Microbiol Lett* 73:113–124. doi: 10.1016/0378-1097(90)90657-C
- Stross RG, Pemrick SM (1974) Nutrient uptake kinetics in phytoplankton: a basis for niche separation. *J Phycol* 10:164–169. doi: 10.1111/j.1529-8817.1974.tb02693.x
- Suzuki R, Ishimaru T (1990) An improved method for the determination of phytoplankton chlorophyll using N, N-dimethylformamide. *J Oceanogr Soc Japan* 46:190–194. doi: 10.1007/BF02125580
- Suzumura M, Hashihama F, Yamada N, Kinouchi S (2012) Dissolved phosphorus pools and alkaline phosphatase activity in the euphotic zone of the western North Pacific Ocean. *Front Microbiol* 3:1–13. doi: 10.3389/fmicb.2012.00099
- Tijssen JPF, Beekes HW, Van Steveninck J (1982) Localization of polyphosphates in *Saccharomyces fragilis*, as revealed by 4',6-diamidino-2-phenylindole fluorescence. *BBA - Mol Cell Res* 721:394–398. doi: 10.1016/0167-4889(82)90094-5
- Trigueros JM, Orive E (2000) Tidally driven distribution of phytoplankton blooms in a shallow, macrotidal estuary. *J Plankton Res* 22:969–986. doi: 10.1093/plankt/22.5.969
- Van Mooy BAS, Fredricks HF, Pedler BE, Dyhrman ST, Karl DM, Koblizek M, Lomas MW, Mincer TJ, Moore LR, Moutin T, Rappe MS, Webb EA (2009) Phytoplankton in the ocean use non-phosphorus lipids in response to phosphorus scarcity. *Nature* 458:69–72. doi: 10.1038/nature07659
- Yamaguchi H, Arisaka H, Otsuka N, Tomaru Y (2014a) Utilization of phosphate diesters by phosphodiesterase-producing marine diatoms. *J Plankton Res* 36:281–285. doi: 10.1093/plankt/fbt091
- Yamaguchi H, Katahira R, Ichimi K, Tada K (2013) Optically active components and light attenuation in an offshore station of Harima Sound, eastern Seto Inland Sea, Japan.

- Hydrobiologia 714:49–59. doi: 10.1007/s10750-013-1520-y
- Yamaguchi H, Minamida M, Matsubara T, Okamura K (2014b) Novel blooms of the diatom *Asteroplanus karianus* deplete nutrients from Ariake Sea coastal waters. Mar Ecol Prog Ser 517:51–60. doi: 10.3354/meps11014
- Yamaguchi H, Montani S, Tsutsumi H, Hamada K, Ueda N, Tada K (2007) Dynamics of microphytobenthic biomass in a coastal area of western Seto Inland Sea, Japan. Estuar Coast Shelf Sci 75:423–432. doi: 10.1016/j.ecss.2007.05.025
- Yamaguchi H, Sakou H, Fukami K, Adachi M, Yamaguchi M, Nishijima T (2005) Utilization of organic phosphorus and production of alkaline phosphatase by the marine phytoplankton, *Heterocapsa circularisquama*, *Fibrocapsa japonica* and *Chaetoceros ceratosporum*. Plankt Biol Ecol 52:67–75.
- Yamamoto K, Tsujimura H, Nakajima M, Harrison PJ (2013) Flushing rate and salinity may control the blooms of the toxic dinoflagellate *Alexandrium tamarense* in a river/estuary in Osaka Bay, Japan. J Oceanogr 69:727–736. doi: 10.1007/s10872-013-0203-7
- Yanagi T, Shimomura M (2006) Seasonal variation in the transverse and layered structure of estuarine circulation in Ariake Bay, Japan. Cont Shelf Res 26:2598–2606. doi: 10.1016/j.csr.2006.08.001

和文

- 石井光廣, 長谷川健一, 松山幸彦 (2008) : 東京湾のノリ生産に影響を及ぼす環境要因: 栄養塩の長期変動および最近の珪藻赤潮発生. 水産海洋研究, 72(1), 22–29.
- 板倉茂 (2000) : 沿岸性浮遊珪藻類の休眠期細胞に関する生理生態学的研究. 瀬戸内海区水産研究所研究報告, 2, 67–130.

- 一見和彦, 濱口佳奈子, 山本昭憲, 多田邦尚, 門谷茂 (2011): 新川・春日川河口干潟 (瀬戸内海備讃瀬戸) におけるリンの収支. 沿岸海洋研究, 48(2), 167-178.
- 一見和彦, 東藺圭吾, 山口聖, 山口一岩, 多田邦尚 (2018): 干潟域における一次生産と無機化過程; 高松市新川河口干潟域の調査研究から. 沿岸海洋研究, 55 (2), 79-86.
- 大島巖, 安倍恵子 (2005): 有明海の上層における消散係数の算出式. 海の研究, 14(5), 593-600.
- 大橋昭彦, 荒川哲也, 岡田元, 石田基雄, 鈴木輝明 (2009): 三河湾の栄養塩環境とノリ養殖. 海洋と生物, 31(2), 154-157.
- 奥田節夫 (1996): 感潮河川における堆積環境. 河川感潮域-その自然と変貌-. 西條八束・奥田節夫編, 名古屋大学出版会,
- 片野俊也, 吉野健児, 伊藤裕二, 速水祐一 (2013): 有明海奥部の植物プランクトンの季節変化: 特に夏季, 冬季の有害赤潮と環境要因の関連について. 沿岸海洋研究, 51, 53-64.
- 川口修, 山本民治, 松田治, 橋本俊也 (2004): 水質の長期変動に基づく有明海におけるノリおよび珪藻プランクトンの増殖制限元素の解明. 海の研究, 13(2), 173-183.
- 川口修, 山本民治, 松田治, 橋本俊也 (2005): 有明海におけるノリと浮遊性珪藻の栄養塩競合におよぼす環境因子の影響評価. 海の研究, 14(3), 411-427.
- 川村嘉応 (2001): 平成 12 年度佐賀県有明海のノリ養殖の不作と珪藻の第増殖. 海藻と海苔, 62, 1-12.
- 川村嘉応 (2002): 佐賀県有明海におけるノリの生産状況と環境変化. 海藻と海苔, 64, 4-9.
- 気象庁: 海洋の健康診断表. 東京, 日本, URL <https://www.data.jma.go.jp/kaiyou/shindan/>.
- 清本容子, 山田一來, 中田秀昭, 石坂丞二, 田中勝久, 岡村和麿, 熊谷香, 梅田智樹, 木野世紀 (2008): 有明海における透明度の長期的上昇傾向及び赤潮発生との関連.

海の研究, 17, 337–356.

郡山益美, 荒木啓輔, 伊藤祐二, 片野俊也, 石谷哲寛 (2012) : 有明海奥部底泥における
栄養塩フラックスの季節変化. 土木学会論文集 B2 (海岸工学), 68, I_1056–I_1060.

郡山益美, 瀬口昌洋, 古賀あかね, アリム イスナンセテヨ, 速水祐一, 山本浩一, 濱田
孝治, 吉野健児 (2009) : 有明海奥部の干潟・浅海域底泥における窒素・リンの季
節変化. 土木学会論文集 B2, 65(1), 1031–1035.

古賀秀昭 (1992) : ムツゴロウの干潟上への出現と環境要素との関係. 浅海干潟総合実
験施設研究紀要, 6, 27–32.

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, 海遊舎, 9–36.

左山幹雄 (2007) : 有明海泥質干潟堆積物における現場脱窒活性. 海洋と生物, 29, 544–
561.

紫加田知幸, 櫻田清成, 城本祐助, 生地暢, 吉田誠, 大和田紘一 (2010) : 八代海におけ
る植物プランクトンの増殖に与える水温, 塩分および光強度の影響. 日本水産学
会誌, 76(1), 34–45.

白石日出人, 山本千裕, 尾田成幸, 本田一三 (1995) : バイオアッセイによる現場海水の
珪藻増殖能力の測定. 福岡県水産海洋技術センター事業報告, 283–285.

水産庁九州漁業調整事務所 (2011) : 平成 22 年九州海域の赤潮. 水産庁九州漁業調整事
務所, 31–36.

水産庁九州漁業調整事務所 (2012) : 平成 23 年九州海域の赤潮. 水産庁九州漁業調整事
務所, 31–36.

水産庁九州漁業調整事務所 (2019) : 平成 30 年九州海域の赤潮. 水産庁九州漁業調整事
務所, 88–124.

鈴村昌弘, 國分治代, 伊藤学 (2003) : 東京湾における堆積物–海水間のリンの挙動. 海

の研究, 12(5), 501–516.

多田邦尚, 西川哲也, 小野哲 (2009): 大型珪藻の栄養塩動態における役割. 海洋と生物, 31(2), 129–133.

田中勝久, 児玉真史, 熊谷香, 藤本尚伸 (2004): 有明海筑後川河口域における冬季のクロロフィル蛍光と濁度変動. 海の研究, 13(2), 163–172.

佃政則, 神崎博幸, 津城啓子, 福元亨, 梅田智樹, 荒巻裕, 伊藤史郎 (2017): 佐賀県有明海沿岸におけるアゲマキ分布の変遷. 佐賀県有明水産振興センター研究報告, 28, 47–49.

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.

堤裕昭, 木村千寿子, 永田沙矢香, 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部における大規模赤潮の発生メカニズム. 海の研究, 15(2), 165–189.

徳永貴久, 高橋篤, 増田壮佑, 松永信博 (2006): 有明海熊本沿岸の干潟底泥によるNH₄⁺吸着特性. 海岸工学論文集, 53, 1036–1040.

長崎慶三 (2012): ウィルスによる支配 (藻類ブルームの量的・質的コントロール). 遺伝, 60(4), 420–424.

中嶋雅孝, 横山佳裕, 内田唯史, 中野拓治, 中西弘 (2005): 有明海における冬季のノリ及び赤潮プランクトンの増殖特性. 水環境学会誌, 28 (5), 339–345.

中牟田弘典, 藤崎博, 吉田賢二 (2013): 2011年秋季から冬季に発生したサルボウの異常斃死. 佐賀県有明水産振興センター研究報告, 26, 33–48.

西川哲也 (2011): 養殖ノリ色落ち原因珪藻 *Eucampia zodiacus* の大量発生機構に関する生理生態学的研究. 兵庫県立農林水産技術総合センター研究報告, 42, 1–82.

- 西川哲也, 今井一郎 (2011): 有害藻類 *Eucampia zodiacus* による養殖ノリ色落ち発生予察. 日本水産学会誌, 77(5), 876–880.
- 西川哲也, 堀豊, 長井敏, 宮原一隆, 吉田陽一, 小玉一哉, 酒井康彦 (2000): 播磨灘における *Coscinodiscus wailesii* の発生と水質, 気象要因等との関係. 日本水産学会誌, 66(3), 388–394.
- 橋本俊也, 多田邦尚 (1997): 広島湾における海水の光学的特性. 海の研究, 6(3), 151–155.
- 長谷川健一, 林俊裕 (2009): 東京湾の栄養塩環境とノリ養殖. 海洋と生物, 31(2), 161–164.
- 濱田孝治, 経塚雄策 (2006): 有明海奥部における循環流とその変動について. 海の研究, 16(3), 203–221
- 原田和弘, 堀豊, 西川哲也, 藤原建紀 (2009): 播磨灘の栄養塩環境とノリ養殖. 海洋と生物, 31(2), 146–149.
- 真崎邦彦, 小野原隆幸 (2009): 有明海湾奥部におけるサルボウ稚貝の発生と気象条件について. 佐賀県有明水産振興センター研究報告, 24, 13–18.
- 松原賢 (2007): 渦鞭毛藻 *Akashiwo sanguinea* の赤潮発生機構に関する研究. 博士論文, 九州大学.
- 松原賢 (2017): 有明海佐賀県海域における赤潮研究－現状と課題－. 佐賀県有明水産振興センター研究報告, 28, 129–133.
- 松原賢, 三根崇幸, 伊藤史郎 (2016): ノリの色落ち原因珪藻 *Asteroplanus karianus* のブルームピーク時期の予察. 日本水産学会誌, 82(5), 777–779.
- 松原賢, 三根崇幸, 伊藤史郎 (2018): 有明海奥部, 塩田川河口域におけるノリ色落ち原因植物プランクトンの出現動態. 沿岸海洋研究, 55(2), 139–153.
- 松原賢, 横尾一成, 川村嘉応 (2014): 有害珪藻 *Asteroplanus karianus* の有明海佐賀県海

- 域における出現動態と各種環境要因との関係. 日本水産学会誌, 80(2), 222–232.
- 松原賢, 吉田幸史, 首藤俊雄 (2011): 有明海佐賀県海域におけるノリ漁期の植物プランクトンの出現動向 (1989–2010). 佐賀県有明水産振興センター研究報告, 25, 21–35.
- 三根崇幸, 増田裕二 (2017): 平成 26 年度佐賀県有明海におけるノリ養殖の概要. 佐賀県有明水産振興センター研究報告, 28, 135–141.
- 山口晴生, 足立真佐雄 (2010): 海洋真核植物プランクトンによる有機態リンの利用 (総説). 日本プランクトン学会報, 57, 1–12.
- 山口晴生, 西島敏隆, 西谷博和, 深見公雄, 足立真佐雄 (2004): 赤潮プランクトン 3 種の有機態リン利用特性とアルカリフォスファターゼ産生能. 日本水産学会誌, 70, 123–130.
- 山田真知子, 大坪繭子, 多田邦尚, 中野義勝, 松原賢, 飯田直樹, 遠藤宜成, 門谷茂 (2017): 亜熱帯から亜寒帯に及ぶ我が国の 5 海域における珪藻 *Skeletonema* 属の組成. 日本水産学会誌, 83(1), 25–33.
- 山本圭吾, 大美博昭, 佐野雅基 (2011): 2007 年春期に淀川感潮域で発生した有毒渦鞭毛藻 *Alexandrium tamarense* 赤潮とシストの分布. 日本プランクトン学界報, 58(2), 136–145.
- 山本浩一, 速水祐一, 笠置尚史, 宮坂仁, 大串浩一郎, 吉野健児, 平川隆一 (2006): 有明海奥部における表層底質の分布特性と底質環境のお形成要因. 海岸公害論文集, 53, 961–965.
- 吉田賢二 (2004): 有明海佐賀県海域に流入する主要河川感潮域における水質環境の長期変動. 佐賀県有明水産振興センター研究報告, 22, 81–89.
- 吉武愛子, 松原賢 (2017): ノリの色落ち原因珪藻 *Eucampia zodiacus* の有明海佐賀県海域における動態と環境特性. 佐賀県有明水産振興センター研究報告, 28, 5–8.
- 吉本宗央 (1998): 有明海湾奥部におけるアゲマキ資源の変動. 水産海洋研究, 62, 121–

125.

渡辺泰憲, 川村嘉応, 半田亮司 (2004) : ノリ養殖と栄養塩ダイナミクス. 沿岸海洋研究, 42(1), 47-54.