



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	亜寒帯汽水湖の生物生産過程における微細藻類（植物プランクトン、付着微細藻、底生微細藻）の役割の評価
Author(s)	寺崎, 恵未
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(環境科学)
Dissertation Number	乙第6924号
Issue Date	2014-06-30
DOI	https://doi.org/10.14943/doctoral.r6924
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/56692
Type	doctoral thesis
File Information	Emi_Terasaki.pdf



亜寒帯汽水湖の生物生産過程における微細藻類（植物プランクトン、付着微細藻、底生微細藻）の役割の評価

Evaluation of the role of microalgae (phytoplankton, periphytic microalgae, and benthic microalgae) in biological production processes at subarctic coastal lagoon

北海道大学大学院環境科学院
寺崎 恵未

平成 26 年

亜寒帯汽水湖の生物生産過程における微細藻類（植物プランクトン、付着微細藻、
底生微細藻）の役割の評価

目次

要旨	1
第1章 緒論	
1.1 沿岸汽水湖の環境特性	4
1.2 亜寒帯汽水湖（サロマ湖）のホタテガイ養殖	5
1.3 本研究の目的	6
第2章 付着微細藻類群集の現存量と基礎生産量測定法の開発	
2.1 はじめに	9
2.2 方法	10
2.2.1 調査	10
2.2.2 総養殖施設表面積	11
2.2.3 基礎生産量の測定法	11
2.3 結果	14
2.3.1 現場観測	14
2.3.2 比増殖速度と基礎生産量	14
2.4 考察	18
2.4.1 付着藻類の現存量	18

2.4.2 付着藻類の基礎生産量測定法	19
第3章 三種微細藻類群集（植物プランクトン、付着藻類、底生藻類）の基礎生産量とその餌資源量	
3.1 はじめに	21
3.2 方法	22
3.2.1 調査地点	22
3.2.2 植物プランクトン、底生藻類の現存量	22
3.2.3 植物プランクトン、底生藻類の基礎生産量	23
3.3 結果	24
3.3.1 光量	24
3.3.2 植物プランクトン、底生藻類の現存量	24
3.3.3 底生藻類の比増殖速度	25
3.3.4 植物プランクトン、底生藻類の基礎生産量	25
3.4 考察	26
3.4.1 サロマ湖の総基礎生産量	27
3.4.2 三種微細藻類群集の総餌資源量	28
第4章 サロマ湖表層堆積物における有機物の空間分布と変遷	
4.1 はじめに	33
4.2 方法	34
4.2.1 調査	34
4.2.2 化学分析	35
4.2.3 統計分析	35

4.3 結果	36
4.3.1 化学的特徴	36
4.3.2 堆積物の分類	37
4.4 考察	37
4.4.1 生物化学的特徴	41
4.4.2 過去 40 年間の有機炭素量の変遷	43
第5章 サロマ湖表層堆積物における有機物起源の推定	
5.1 はじめに	46
5.2 方法	47
5.2.1 調査	47
5.2.2 炭素窒素安定同位体比	48
5.2.3 統計分析	50
5.3 結果	50
5.3.1 炭素窒素安定同位体比	50
5.3.2 堆積物の分類	53
5.4 考察	55
5.4.1 表層堆積物の有機物起源	55
5.4.2 陸起源、ホタテガイ起源、アマモ起源有機物の空間分布	57
第6章 総論	62
謝辞	68
引用文献	70

亜寒帯汽水湖の生物生産過程における微細藻類（植物プランクトン、付着
微細藻、底生微細藻）の役割の評価
(Evaluation of the role of microalgae (phytoplankton, periphytic microalgae, and
benthic microalgae) in biological production processes at subarctic coastal
lagoon)

要旨

沿岸汽水湖は河川を通して陸から栄養塩が供給されるが、半閉鎖的であるため湖内に滞留しやすい性質を持っている。加えて、養殖が盛んな汽水湖では水柱に膨大な量の養殖施設と養殖魚介類が存在するため、独自の生態系や物質循環系となっている。また、養殖の負荷により富栄養化が進行しやすく、貧酸素水塊などによって養殖業に影響が出ている。養殖域における独自の物質循環系を把握することは、環境収容力を評価するため、また、環境を改善維持するために必要な情報である。本研究では、ホタテガイ養殖が盛んなサロマ湖において、ホタテガイを中心とした物質循環系における物質とエネルギーの主な流れとなる摂餌と排泄に着目し、微細藻類群集（植物プランクトン、付着藻類、底生藻類）の役割について評価した。また、堆積物表層の有機物起源を推定し、基礎生産量と有機物起源から低次生産過程について明らかにすることを目的とした。

三種微細藻類群集の現存量、基礎生産量は水温の上昇とともに増加し、夏季はリン制限下にあるため減少が見られた。付着藻類の平均現存量は植物プランクトンの平均現存量の37%にしか満たず小さいことが明らかとなった。しかしながら、付着藻類の基礎生産量は植物プランクトンよりも高く、付着藻類は光合成速度が速いことが明らかとなった。サロマ湖における三種微細藻類群集の総基礎生産力は高く、生物生産性の高い湖で

あることが明らかとなった。これまで便宜的に植物プランクトンのみを物質循環系の起点である一次生産者として扱ってきた傾向がある。しかしながら、ホタテガイ養殖施設において付着藻類は重要な餌資源であり、これまで顧みられなかった付着藻類の新たな活動範囲と物質循環系に果たす役割を提示することができた。この情報は新知見であり、他垂下養殖域においても同様に付着藻類の寄与が働いていると推察される。二枚貝垂下養殖域において基礎生産量を評価する際は植物プランクトン、底生藻類だけでなく付着藻類を含めて考慮する必要がある。

ホタテガイが基礎生産者などを摂餌した後、排泄物として有機物が水柱に排出され堆積物表層に輸送される。そこで、炭素窒素安定同位体比を用いて表層堆積物における有機物起源とその影響範囲について明らかにした。第1湖口周辺では湧別川河川、東部は佐呂間別川、西部では芭露川の影響を受けていることが明らかとなった。湖盆域では同位体比などの生物化学的特徴から有機物起源はホタテガイ排泄物であると推察され、湖岸域では、アマモ起源有機物を反映していると考えられた。ホタテガイ養殖施設直下と隣接地点において、ホタテガイ排泄物の寄与率は平均 $50 \pm 7 \%$ と高く、ホタテガイ養殖施設、または周辺における表層堆積物の有機物の約半数はホタテガイ由来であることが明らかとなった。ホタテガイは摂餌排泄を通して底層への有機物輸送に重要な役割を果たしていることが明らかとなった。また、ホタテガイ排泄物や陸起源有機物の寄与率は陸側やくぼみにおいて高かったことから、サロマ湖内の環流に沿って移流・拡散した後、くぼみや深層に集積堆積していると考えられた。

本研究結果からサロマ湖のホタテガイを中心とした物質循環系の炭素収支を具体的に明らかにした。サロマ湖の水柱における植物プランクトン、付着藻類、底生藻類の平均基礎生産量はそれぞれ $0.4 \pm 0.3 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ 、 $0.2 \pm 0.1 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ 、 $0.3 \pm 0.1 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ であり（春

季ブルーム時を除く)、一年間の平均総基礎生産量は $329 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ となる。そのうちホタテガイが $220 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ を摂餌し、 $205 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ を排泄物として水柱に排出する。ゆえに、中層では沈降粒子量は $334 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ となることが明らかとなった。表層堆積物における TOC 量は $18 \pm 12 \text{ mg g}^{-1}$ であり平均堆積速度は $0.28 \pm 0.17 \text{ g cm}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ (菊池ら, 1984) であることから、埋没量は $64 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ と算出された。つまり、中層における沈降粒子量のうち 81 %が輸送堆積過程において分解され、最終的に 19 %が埋没することが明らかとなった。そのうち、ホタテガイ養殖域周辺では陸起源有機物が $25.6 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ 、ホタテガイ起源有機物が $32 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ 、アマモ起源有機物が $6.4 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ 埋没することが明らかとなった。

今後サロマ湖の環境を改善・維持するためには、サロマ湖に流入する有機物の負荷量を制限することが得策であると考えられる。その中でもコントロールしやすいホタテガイの養殖量を物質循環系の収支に合わせて推定するのが有効であると考えた。基礎生産者の餌資源量とホタテガイの摂餌量の点からは現在の養殖量は許容範囲内であった。しかしながら、底質環境の点からは養殖量過多であることが明らかであり、持続的な養殖業のためには養殖量を早急に再検討する必要があるだろう。

第 1 章 緒論

1.1 沿岸汽水湖の環境特性

汽水湖の塩分は地域の気象条件によって異なり淡水から高塩まで様々であるが (Moore and Slinn, 1984, Kjerfve, 1986, Knoppers et al., 1991)、沿岸汽水湖 (Coastal lagoon) は浅瀬の外海と同様の塩分値を示し、かつ、一つもしくは複数の湖口で外洋と接続していると定義されている (Phleger, 1969)。沿岸汽水湖は世界中の沿岸 15% に存在し自然と人為的活動の両方から影響を受けている (Mee, 1978, Sikora and Kjerfve, 1985)。沿岸に形成された砂州 (沿岸州) にはたいてい汽水湖が存在し、その数は世界で 32,068 湖に達する。その内 17.6% は北アメリカに、12.2% は南アメリカに、5.3% はヨーロッパに、17.9% はアフリカに、13.8% はアジアに、そして 11.4% はオーストラリアに存在している (Cromwell, 1971, Barnes, 1980)。周囲を海に囲まれた日本にも大小様々な汽水湖が存在し、中でも北海道は沿岸に多くの湖沼を持ちそのほとんどは汽水である。汽水湖の面積は様々であるが、ブラジルの Lagoa dos Patos の湖面積は 10,200km² で世界最大である。日本で湖面積が最も大きいのは本研究の調査地である北海道サロマ湖 (150 km²) で、島根鳥取両県にまたがる中海 (87 km²)、島根県の宍道湖 (79 km²)、静岡県 の浜名湖 (65 km²) の順に続く。水深は一般的に 1–3m 程度であり多くの汽水湖が 5 m 以浅となっている。サロマ湖は Restricted lagoon に分類され、最大水深 19.6 m、平均水深 9 m と比較的深い汽水湖である。サロマ湖とオホーツク海は幅 300–1000 m、高さ 3–16 m の海岸外州によって隔てられている。沿岸汽水湖は河川の流入や風、潮汐、降水と蒸発、表層加熱など様々な要因を受けている。また、上下層で塩分、水温に違いが見られ、成層が生じるため上下層間における物質輸送は著しく抑制される。上層では植物プランクトン

の光合成活動または、物理的な表層との循環によって水中の溶存酸素は飽和状態にある。一方、下層は有機物の分解過程で酸素が消費されて酸素濃度は激減（貧酸素化）し、富栄養化が進行する汽水湖では夏季には無酸素状態になる。汽水湖は半閉鎖系海域であるため環流や滞留時間、湖内の塩分差によって水流に滞りがおき結果として富栄養化が進行しやすい特徴を持っている。サロマ湖においても富栄養化が進行し、夏季には湖底からの厚さが最大 3m に及ぶ貧酸素水塊が発生し、底層の DO が 0.11mg l^{-1} とほぼ無酸素状態となる（西浜・干川, 1992）。このように、汽水湖は水質、生態系構造、物質の挙動が非常に複雑であり、沿岸汽水湖の環境を把握するためには物理的、化学的、地球科学的、生態学的特徴を理解することが重要である。また、沿岸汽水湖は河川からの無機栄養塩類を利用して高い基礎生産性を持つため二次生産量が高く (Kjerfve, 1994)、漁業や養殖が盛んに行われている。沿岸汽水湖は内陸部由来の無機物や有機物を外海に放出される前に捕らえ、物質の貯蓄または濾過する役目を持っている興味深い水域である。

1.2 亜寒帯汽水湖（サロマ湖）のホタテガイ養殖

沿岸汽水湖は利便性の良さから古来より開拓地として好適であり、水産業とともに発展していった。太平洋沿岸にある汽水湖岸では 4000–6000 年前の貝塚から二枚貝、魚の骨、釣り道具 1 式が見つかっており、汽水湖から漁獲を得ていたことがわかっている (Macintosh, 1994)。次第に漁業が発展し、さらなる漁獲量増加のために 10 世紀前に先駆的な魚類養殖が始まった。イタリアで初めてカキ養殖が実施され (Stewart, 1982)、現在では様々な魚介類が世界中で養殖されている。サロマ湖では、18 世紀ころからカキ漁業が始まり 1920 年にはカキ養殖が実施された。しかし、1929 年にオホーツク海への水路を開削した結果、湖内の塩分が増加しカキの自然繁殖が抑制されたためカキ養殖は

衰退した。代替となる漁業を模索する中ホタテガイ稚貝の発生が認められたことから、1960年代にホタテガイ養殖が開始されこの地域の重要な産業として発展してきた（西浜, 1994）。サロマ湖のホタテガイ養殖面積は 80 km² であり、サロマ湖面積の 53 %を占めている。ホタテガイ漁獲量は増大し続け 1979 年には最大 8600 t にまで達したが、赤潮の発生や養殖ホタテガイの異常斃死がみられ漁獲量は 3700 t まで激減した。湖内の環境が悪化したため 1972 年に湖口の開削と養殖許容量の暫定により 1990 年代には漁獲量が平均 6700t にまで回復し、現在は平均 6000 t の生産量となっている。ホタテガイは養成開始の翌年の春から秋にかけて（生後 2 年）出荷され、養殖ホタテガイは稚貝（0 齢貝）が 8 億個体、1 齢貝、2 齢貝はそれぞれ 37 百万個体ずつ養殖されている。稚貝はオホーツク海などで養殖するために翌年の春に出荷される（サロマ湖養殖漁業組合）。サロマ湖は稚貝育成場として重要な場所であり、サロマ湖だけでなく北海道におけるホタテガイ産業の起点となっている。

1.3 本研究の目的

今日まで世界の多くの地域で漁業、養殖業が発展しており、食事の中心となっている（Zann, 1993）。特に、水産養殖は過去 20 年以上の間に世界中の沿岸域で急激に拡大し、漁獲量は 2 倍以上に増加、また、人が消費する魚介類の 1/4 を占めている。そのため、養殖漁業は需要に量的・質的に応えつつ持続可能な生産を行わなければならない。沿岸汽水湖は農畜産業などからの栄養塩が河川を通して流入しているため、基礎生産力が高く有用な海産養殖種の生育に適している。世界各地における沿岸汽水湖の平均年間漁獲高は 11.3 t km⁻² yr⁻¹ であり (Table 1.1)、大陸棚や溜池、サンゴ礁、河川氾濫原などの中では最も高い生産量を誇る（Kapetsky, 1984）。しかしながら、近年流入河川や養殖由来の

Table.1.1 Fisheries yields of coastal lagoons (all groups included) as compared with the yields of other aquatic ecosystems from Kapetsky (1984)

Systems	Yields (t km ⁻² year ⁻¹)		
	Median	Mean	n
Coastal lagoons	5.1	11.3	107
Continental shelves	4.8	5.9	20
African/Asian reservoirs	4.2	7.5	41
Coral reefs	4.1	4.9	15
River floodplains	3.2	4.0	33
Reservoirs(U.S.A)	1.3	2.4	148
Natural lakes	0.5	2.8	43

有機物負荷により貧酸素あるいは無酸素水塊が発生し底生生物の斃死が見られる (Gowen et al., 1991、Pearson and Black, 2001、Danovaro, 2003)。また、貧酸素化により底泥からの栄養塩溶出が促進され、さらなる富栄養化により環境が悪化し生態系の劣化を招く悪循環となっている。沿岸汽水湖は水産業、また、観光資源などにとって重要な財産であり、湖内環境の把握や監視が必要である。湖内環境を改善維持するためには物質循環系の把握が有効であり、特に養殖が盛んな海域では環境収容力を基に推定した適正な養殖量を遵守することが効果的である。二枚貝養殖は無投餌であるため魚類養殖に比べて物質循環系に与える影響は小さいと考えられるが、二枚貝は摂餌排泄を通して底層への物質輸送を促進している。二枚貝は物質循環系において主に基礎生産と底質環境に大きく影響しており、この二点に着目することは生物生産環境を評価する上で重要な情報である。サロマ湖では早くから環境モニタリングが行われており、特に養殖に直接影響する貧酸素水塊を改善するために底質環境調査がされてきた。しかしながら、水柱と底質を統合的に評価した例はない。そこで本研究では、ホタテガイ養殖が盛んな亜寒帯汽水湖（サロマ湖）において、ホタテガイを中心とした物質循環系における物質とエ

エネルギーの主な流れとなる摂餌と排泄に着目した。ホタテガイの餌資源となる水柱の微細藻類群集（植物プランクトン、付着藻類、底生藻類）の役割について評価した。加えて排泄物が沈降堆積する堆積物表層の有機物量、またその起源を推定した。そして、これらの情報を基にサロマ湖における低次生産過程について明らかにすることを目的とした。

本稿は以下の構成からなる。はじめに、二枚貝垂下養殖域の最大の特徴である膨大な養殖施設であり、これによって養殖湖特有の生態系が構成されている。養殖施設の表面には微細性藻類が密に重なりあって付着し群落を形成している。しかし、これまで付着性微細藻類群集（付着藻類）は評価されておらず、現存量や基礎生産量などの知見はない。

そこで、第2章では養殖施設に生息する付着藻類の現存量を把握し、基礎生産量の測定方法を確立することを試みた。また、第3章では、サロマ湖の基礎生産者である水柱の植物プランクトン、養殖施設の付着藻類、底泥上に生息する底生微細藻類群集（底生藻類）の現存量や基礎生産量を比較し、サロマ湖の基礎生産力を評価した。加えて、ホタテガイに対する餌資源量とホタテガイの摂餌量の関係について明らかにすることを目的とした。次に、ホタテガイの排泄物が輸送堆積される底質環境の把握を試みた。第3章では、堆積物表層におけるホタテガイ排泄物に含まれる Chl *a*、phaeopigment、有機炭素、窒素の空間分布を明らかにし、ホタテガイ養殖が開始されてからこの40年間の有機炭素量の変遷と人為的活動との関係性を評価した。また、第4章では、有機物起源の推定に有効な炭素窒素安定同位体比を把握し、堆積物表層における有機物起源を推定した。加えて、ホタテガイ排泄物が堆積物表層に与える影響を明らかにすることを試みた。最後に、第5章ではこれら個別に取り組んだ課題を総合しサロマ湖の生物生産環境を概説して結びとした。

第2章 付着微細藻類群集の現存量と基礎生産量測定方法の開発

2.1 はじめに

水産養殖は世界中で拡大の一途を遂げており、Kishi et al. (2003)は、数値モデルを用いて、北日本のホタテ貝養殖場で、ホタテ貝が物質循環に果たす役割が大きいことを示した。ホタテガイ養殖法には垂下式と地まき式があり、地勢、水深、底質、潮流などの状況により適した方法が選択される。サロマ湖のように閉鎖的環境のため波が穏やかである養殖場では垂下式が取られている。垂下式養殖施設の構造は100 mの幹綱を浮かし玉、沈み玉を用いて任意の水深に設置し、幹綱に採苗器、中間育成器、仮養成器、本養成器をロープで結びつけたものである。サロマ湖ではこの幹綱が約12,000本設置されており、膨大な量の養殖施設が沈められている。これらの幹綱、育成器の表面には付着性微細藻類（付着藻類）が付着している。付着藻類はありとあらゆる水中の基質上に生息する特徴を持つことが知られている（河村, 1998）。従来、ホタテガイ餌資源は植物プランクトンであるとされてきたこともあり、付着藻類が餌資源候補に挙がることはなかった。しかし、近年、干潟などの浅海域において底生微細藻類（底生藻類）は、高次栄養段階生物の餌資源として大変重要であることが指摘され始めている（山口ら, 2006）。散在している植物プランクトンに比べて付着藻類は養殖ホタテガイの極近くで密に増殖していることを考慮すると餌資源として寄与しているのではないかと考えられた。また、付着藻類は増殖に適した環境条件の範囲は非常に広いことが報告されており（河村, 1998）、低温環境下でも基礎生産力があることから通年の餌資源供給が推察された。しかしながら、養殖施設に付着した付着藻類はこれまで注目されてこなかったため実験手法などの知見はない。そこで、本研究では付着性微細藻類の新たな活動範囲

と物質循環系で果たす役割を明らかにする糸口として、養殖施設に付着した付着藻類の現存量を把握し、基礎生産量の測定方法を確立することを目的とした。

2.2 方法

2.2.1 調査

サロマ湖中央部に調査定点 Stn.22 を設置し (Fig.2.1)、2010 年 7 月から 12 月、2011 年 4 月から 9 月にかけて表層水の水温、無機態栄養塩濃度と付着藻類の現存量を測定した。サロマ湖の平均塩分値は 34 ± 1 であった。

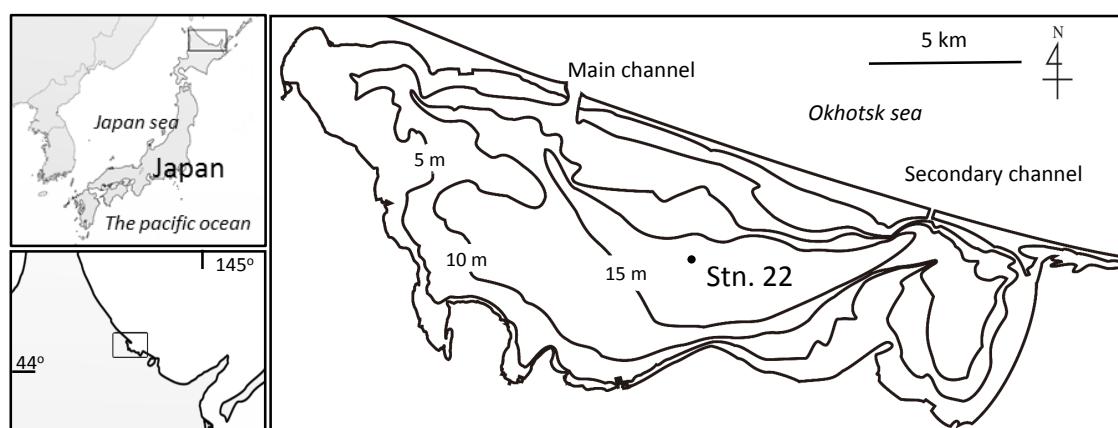


Fig.2.1 Study area and sampling stations in Lake Saroma, Hokkaido, Japan.

表層水を採水し、ディスマックフィルター (ADVANTEC、 $\Phi 0.45 \mu\text{m}$ セルロースアセテートフィルター) を用いて加圧濾過を行った。濾過した試料をポリエチレン製スピッツ管に移し分析まで -20°C で冷凍保存した。栄養塩は Auto Analyzer II (BRAN+LUEBBE 社) を用いて、DIN ($\text{NH}_4\text{-N}$ 、 $\text{NO}_3\text{+NO}_2\text{-N}$)、 $\text{PO}_4\text{-P}$ 、 $\text{SiO}_2\text{-Si}$ を同時定量した。Stn.22 の養殖施設に張られた幹綱に $\Phi 1 \times 10 \text{ cm}$ のロープ数本を数週間設置した。回収した後、ロープをガラス製スクリー管に入れ 90 %アセトン を 100 ml 加え 0°C で 24 時間抽出を行った。その後、その後、5 分間超音波処理し、3000 rpm で 10 分間遠心分離した後、

Turner designs 社製蛍光光度計を用いてクロロフィル蛍光強度を測定し (Brando et al., 1981)、現存量とした。

2.2.2 総養殖施設表面積

養殖施設に張られた $\Phi 16 \text{ mm} \times 100 \text{ m}$ の幹綱は 11,840 本であり、この幹綱にザブトンカゴ、ポケットカゴ、耳吊りが設置されている。ザブトンカゴは 1 連当り 8 段で構成され 1 施設当り 250 連が設置され、1 連当り 20 段あるポケットカゴは 1 施設当り 300 連設置されている。耳吊りは 1 連当り 35 段あり、1 施設当り 300 連設置されていることから、養殖施設一基あたりの表面積は 902 m^2 となった。つまり、総養殖施設表面積は約 11 km^2 となり、養殖面積 (80 km^2) から養殖施設の水柱 1 m^2 あたりの養殖ロープ表面積は 0.14 m^2 であると算出された。この値から付着藻類の Chl *a* 量を水柱 1 m^2 あたりに換算した。

2.2.3 基礎生産量の測定法

現場培養

2010 年 7 月から 11 月に Stn.22 の養殖施設に張られた幹綱に数週間設置されたロープの Chl *a* 現存量を 2 週間もしくは 4 週間ごとに上記の方法で測定し、その値から比増殖速度と基礎生産量を算出した。算出には以下の式を用いた。

室内流水培養

2011 年 6 月から 9 月に回収したロープを水温 23°C 、十分な栄養塩濃度、光量、流水下で室内にて数時間培養後、培養したロープと培養海水中の Chl *a* 濃度を測定し付着藻類の比増殖速度を算出した。培養の際、流水でロープが動かないようにおもりを用いて固

定した (Fig.2.2)。

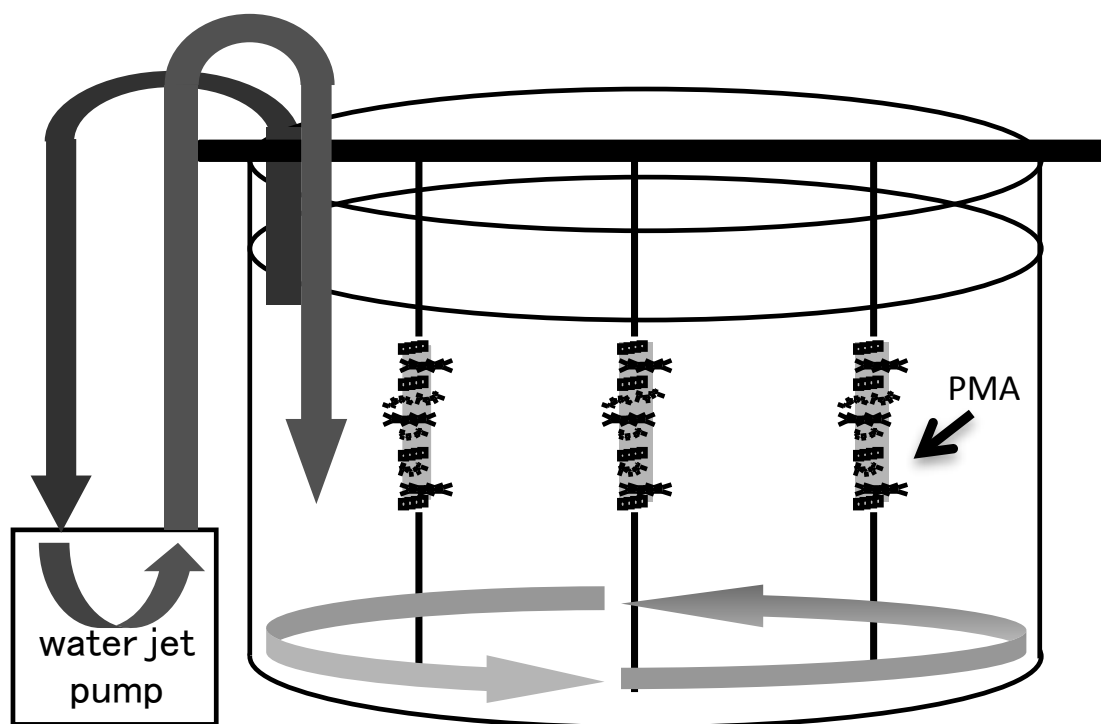


Fig.2.2 Schematic diagram of incubation equipment for periphytic microalgae (PMA).

また上記の式を用いて基礎生産量を算出した。光量は $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ としサロマ湖の 4–6 m 相当の光量である(第 3 章)。1951 年 4 月から 7 月に行われた調査において、サロマ湖内の 6 m における平均流速は 9.3 cm sec^{-1} であり、Stn.22 付近は $4\text{--}6 \text{ cm sec}^{-1}$ であった (田中ら, 1952)。このことから、培養中の流速を 6 cm sec^{-1} と設置した。養殖域における水柱 1 m^2 あたりの付着珪藻の基礎生産量に換算した。比増殖速度と基礎生産量の算出には下記の式を用いた。

比増殖速度

$$\mu = \ln(F_2 - F_1) / (t_2 - t_1)$$

F: Chl a 濃度; t: 時間

基礎生産量の算出

$$C_n = C_0 * e^{\mu t}$$

C_n: t 時間後の Chl a 現存量; C₀: 初期 Chl a 現存量; μ : 比増殖速度

t: 時間; C/Chl a = 30 (Banse, 1977)

室内静置培養

2010 年 9 月、10 月に Stn.22 に設置したロープを回収後実験室に持ち帰り、濾過海水で満たしたポリカーボネート製のボトルに入れた。ボトルに NaH¹³CO₂ を添加後直ちにインキュベーター内で培養を開始し、72 時間培養し 24 時間毎に試料を回収した。培養条件は 20°C、明暗周期 12 : 12h、光量 100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ とした。また、培養に用いたボトルは相対光量が 100、50、0 % となるように寒冷紗を用いて調整した。培養終了後、ボトルを攪拌しロープに付着した珪藻を剥離してから試料を Whatman GF/F フィルターでろ過し凍結乾燥した。その後、元素分析・質量分析計を用いて POC 濃度および炭素安定同位体比を定量した。また、同時に Chl a 濃度の分析も行った。Hama et al. (1983) に従い基礎生産量を算出し、植物プランクトンの基礎生産量とした。全無機炭素濃度は塩分値から近似式で算出した (Parsons et al., 1984)。

$$P_t = C_t * (A_{is} - A_{ns}) / (A_{ic} - A_{ns})$$

P_t : t 日後における生産された炭素の濃度

C_t : 試料中の有機炭素濃度

A_{is} : 試料中の有機炭素の ¹³C atom%

A_{ns} : トレーサーを添加する前の有機炭素の ¹³C atom%

Aic : トレーサーを添加した試料中の無機炭素の ^{13}C atom%

また、Ans は自然同位体比である 1.11%を用いた。

$$\text{TC}=(\text{S}*0.067-0.05)*0.96$$

TC:全無機炭素濃度

S:塩分値

2.3 結果

2.3.1 現場観測

表層水温は 4.6 (2010 年 4 月) – 24 °C (2010 年 8 月) で季節変動を示し、8 月、9 月がピークであった (Fig.2.3)。

無機態栄養塩は春季から夏季に少なく秋季に増加する季節変動を示し、2010 年は初夏に増加が見られた (Fig.2.3)。DIN は 0.08–5.0 μM の範囲で変動し、2010 年 7 月、11 月にピークが見られた (Fig.2.3)。PO₄-P は 0.002–0.53 μM の範囲で変動し、2010 年 7–12 月は増減を繰り返していたが、2011 年にはこの変動は見られず秋季から増加した (Fig.2.3)。SiO₂-Si は 0.18–161 μM の範囲で変動し、2010 年 7 月に若干増加し 11 月にピークが見られた (Fig.2.3)。

実験ロープ($\Phi 1\text{ cm} \times 10\text{ cm}$)の Chl *a* 濃度は 2010 年秋季に増加し、その後 4 月に著しい増加が見られ一定となった。水柱 1m² 当たりの付着藻類の現存量は最終的に 300 mg m⁻² 以上となった (Fig.2.4)。季節変動を示し春季及び秋季ブルームが見られ、5-8 月は Chl *a* 現存量の増加量が低かった (Fig.2.4)。

2.3.2 比増殖速度と基礎生産量

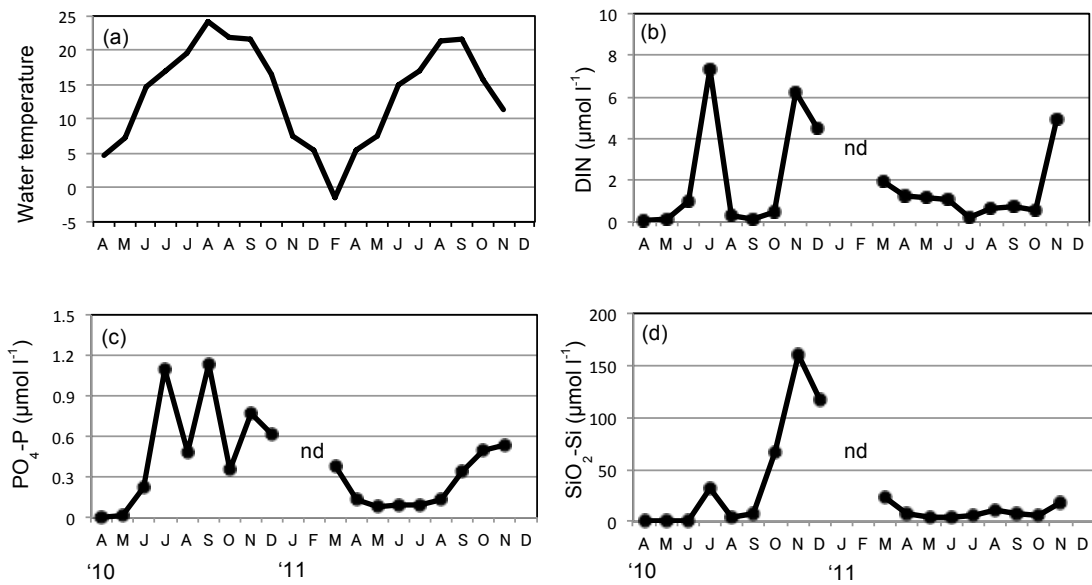


Fig.2.3 (a)The water temperature and (b) DIN, (c) $\text{PO}_4\text{-P}$, and (d) $\text{SiO}_2\text{-Si}$ concentration of surface layer in Saroma Lake.

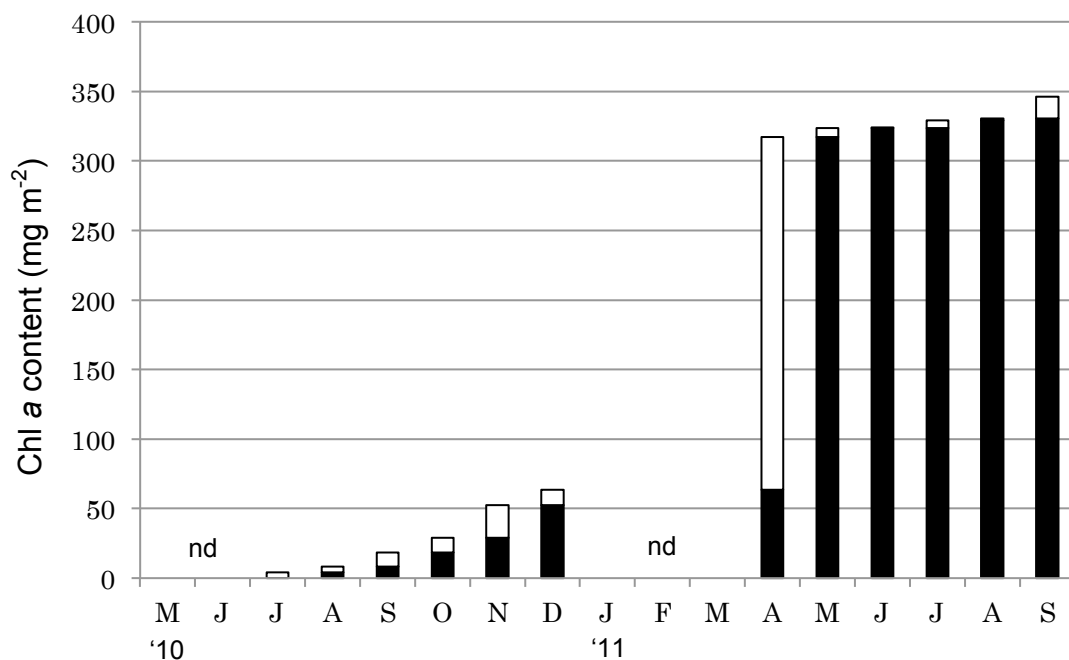


Fig.2.4 The standing stock of Chl a content of periphytic microalgae in Saroma Lake. □: the monthly increase; ■: the standing stock of previous month.

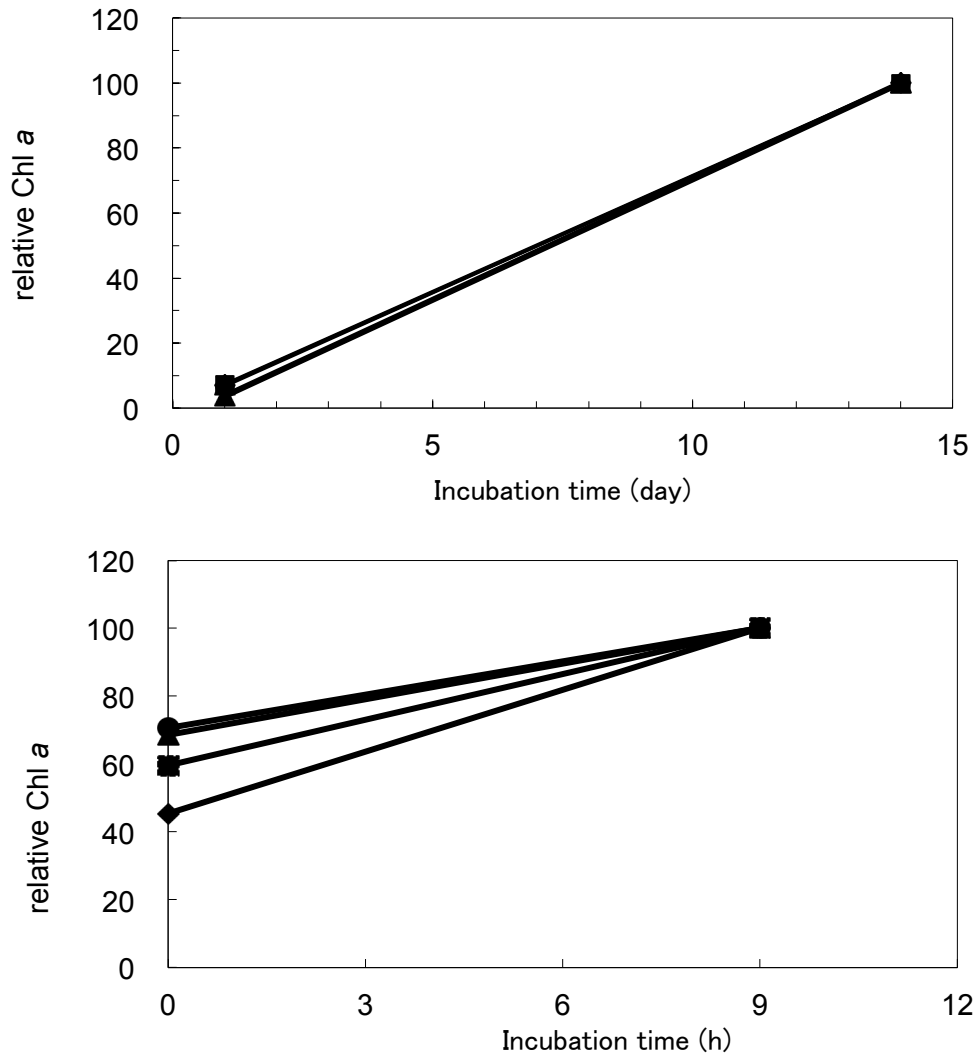


Fig.2.5 Growth curves of periphytic microalgae (a) *in situ* and (b) *in vitro*. ●: experiment 1; ■: experiment 2; ◆: experiment 3; ▲: experiment 4.

Table.2.1 Growth rate of periphytic microalgae *in situ* and *in vitro*.

	exp1	exp2	exp3	exp4	AVR
<i>In situ</i>	0.21	0.20	0.20	0.26	0.21±0.02
<i>In vitro</i>	1.05	0.46	0.50	0.69	0.68±0.27

現場培養で得られた平均比増殖速度は $0.21 \pm 0.02 \text{ d}^{-1}$ であった (Fig.2.5 (a))。一方、室内流水培養で得られた平均比増殖速度は $0.68 \pm 0.27 \text{ d}^{-1}$ であった (Fig.2.5(b))。現場培養から求めた比増殖速度よりも室内流水培養のほうが速かった (Table 2.1)。

現場培養と室内流水培養で算出した平均比増殖速度と現存量からそれぞれの基礎生産量を求めた。基礎生産量は 2011 年 6 月に最も低く、2011 年 4 月の春季ブルームが最大値であった。現場培養による生産速度は $2.73 \sim 9 \times 10^3 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ の範囲であり、平均基礎生産量は $310 \pm 251 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (春季ブルーム込では $1067 \pm 2633 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) であった (Fig.2.6)。

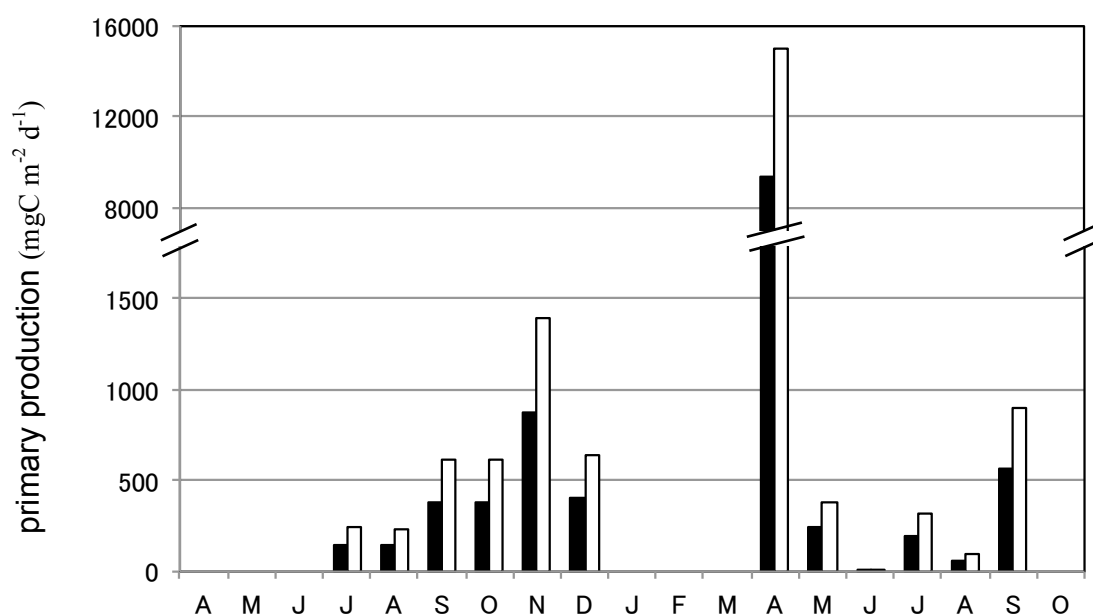


Fig.2.6 The primary production of periphytic microalgae *in situ* and *in vitro*. ■: *in situ*; □: *in vitro*.

室内流水培養による生産速度は $4.37 \sim 15 \times 10^3 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ の範囲であり、平均基礎生産量は $496 \pm 402 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (春季ブルーム込では $1707 \pm 4213 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) であった (Fig. 2.6)。室内静置培養で算出された基礎生産量は 9 月では $4.26 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ であり、10 月においては $1.83 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ であった。室内静置培養で測定した基礎生産量は非常に小さく、

比増殖速度の基礎生産量の最低値と同程度であった。また、室内流水培養で得られた基礎生産量が最も高かった。

2.4 考察

2.4.1 付着藻類の現存量

付着藻類現存量における各月の増加量は水温の推移に基本的には同調しており季節変動が見られた。付着藻類は 2010 年と 2011 年ともに春季ブルーム後は水温が上昇しているにもかかわらず現存量が著しく少なかった。この時期の N/P 比は 7 以上であり $\text{PO}_4\text{-P}$ 濃度は $0.1\ \mu\text{M}$ 以下であることから (Fig.2.3)、リン制限であることが推察された。一方、秋季以降は水温が減少するにもかかわらず現存量に減少が見られなかった。ここで、サロマ湖で同定された付着性珪藻は春～夏期は *Chaetoceros* spp.、*Asterionella* spp.、*Scrippsiella* spp.などが優占していたが、秋～冬期は好冷性の *Coscinodiscus* spp. *Navicula* spp. *Nitzschia* spp.などが優占種であった (サロマ湖養殖漁業組合、HP)。

つまり、秋季以降は夏季の制限要因であるリンが十分に存在しており、好冷性珪藻の増殖に好環境であったため高い現存量を維持できたと考えられた。

サロマ湖の水柱 Chl *a* 現存量は平均 $77\pm 69\ \text{mg m}^{-2}$ (第 3 章 参照) であり、閉鎖水域で知られる噴火湾や瀬戸内海の水柱 Chl *a* 現存量はそれぞれ $25\text{--}500\ \text{mg m}^{-2}$ 、 $20\text{--}125\ \text{mg m}^{-2}$ と報告されている (西浜, 1982、Tada et al., 2000)。定常状態に達した際の付着微細藻の現存量は $300\ \text{mg m}^{-2}$ 以上であることから、水柱 Chl *a* 現存量に匹敵するほど大きいことが明らかになった (Fig.2.6)。これらのことから、付着藻類は物質循環系において基礎生産者として与える影響は大きいと考えられた。本研究で付着藻類の現存量をはじめて把握することができた。また、本実験方法で付着藻類の現存量をモニタリングできること

が明らかとなった。

2.4.2 付着藻類の基礎生産量測定法

塩分、水温、光量の培養条件が本研究と同様、かつ、サロマ湖で確認された同属の珪藻の比増殖速度は以下のように報告されている。*Amphiprora paludosa* 1.28 d⁻¹ (Admiraal, 1977), *Nitzschia spp.* 0.53-1.60 d⁻¹ (Admiraal, 1977, Tanaka, 1984, Mizuno, 1992), *Navicula spp.* 0.50-1.33 d⁻¹ (Admiraal, 1977, Tanaka, 1984, Mizuno, 1992), *Amphora sp.* 0.67 d⁻¹ (Mizuno, 1992), *Pleuropsigma spp.* 0.35 d⁻¹, 0.44 d⁻¹ (Mizuno, 1992), *Grammatophra marina* 0.46 d⁻¹ (Tanaka, 1984) であった。現場培養で得られた比増殖速度はこれらの報告値よりも低かった (Table 2.1)。ここで、付着藻類は様々な付着、増殖の仕方をするため基質上では三次元的な構造の群落を形成する特徴を持つことが知られている (河村, 1998)。はじめに増殖速度が早く運動性に富む付着藻類がコロニーを形成し、次いで、徐々に大きな群体を形成する付着藻類が増加する。その後、好適な環境に移動できる能力を持つ付着藻類が群落の上に移動し増加する。最終的には上層部の群体が脱落し下層についた付着藻類が残るシステムとなっており、この遷移は速くて数週間、遅くとも 1,2 ヶ月かかることが報告されている (河村, 1998)。現場培養の培養期間は 4 週間であることから、現場培養で得られた比増殖速度は上層の付着藻類が剥離したため低い値を示したと考えられた。室内流水培養では、培養海水中の Chl *a* 濃度も合わせて測定したことから剥離した量を含めた真の比増殖速度が得られたと考えられた。

室内流水培養と室内静置培養は剥離した付着藻類を考慮して基礎生産量を算出したにもかかわらず、両者の結果には大きな差が見られた (Fig.2.6)。室内静置培養で得られた基礎生産量は室内流水培養に比べて 9 月では 0.7 %、10 月では 0.3 %にしか満たなかつ

た。付着藻類にとって水流は増殖を促進させる重要な要因であることが知られている (Duncan and Blinn, 1989、Ghosh and Gaur, 1998)。加えて、速い水流は付着藻類の栄養塩摂取や光合成を促進させることも報告されている (Whitford and Schumacher, 1962、Lock and John, 1979)。流速と付着藻類群落間には正の相関関係があるが (McIntire, 1966、Resen and Spencer, 1970)、 $0.76\sim 1.78\text{ m sec}^{-1}$ のような早すぎる流速には負の相関があることも報告されている (Antoine and Benson-Evans, 1982)。このように、適度な流速は付着藻類の増殖に不可欠であり、室内流水培養と室内静置培養の基礎生産量に差が生じた要因であると考えられた。養殖施設のように常に波浪や流れの影響を受けやすい基質に群落を形成する付着藻類を培養する際は実験系に水流を組み込む必要があることが明らかとなった。室内流水培養で得られた比増殖速度 (Table 2.1) は上記文献値の範囲内であることから、付着藻類の培養法は室内培養が適しており本章で基礎生産量測定方法を確立することができた。しかしながら、同様な培養条件であっても比増殖速度に変動が見られたことから、現場から実験室への輸送が付着藻類の生理状態に影響したと考えられた。また、実験装置の構造上水温を一定に保つのが数時間程度であったため本実験は短時間培養であった。これらを踏まえて、今後は微細藻類へのダメージが最小になるように実験装置を改良し、インキュベーター内での長時間培養を実施し検証する必要があると考えられた。

第3章 三種微細藻類群集（植物プランクトン、付着藻類、底生藻類）の基礎生産量とその餌資源量

3.1 はじめに

水産養殖は世界中で拡大の一途を遂げており、ホタテガイ養殖は北日本において重要な産業の一つとなっている。二枚貝養殖は通常無投餌で行われるため、その餌量供給を天然プランクトンの生産に依存している（神山ら, 2006）。基礎生産量は生態系構造や環境収容力を通じて魚類資源の変動に影響を及ぼしており（Smith and Eppley, 1982, Nixon, 1992）、漁獲量と正の相関関係（長田・小川, 1997）がある。二枚貝類の主要な食物は専ら植物プランクトンであるとされてきた（e.g. Cloern, 1982、Carlson et al., 1984、Loo & Rosenberg, 1988）。しかし、近年沿岸浅海域において底生微細藻類群集（底生藻類）の生物量と生産量は植物プランクトンよりも大きく上回ると報告されている（Underwood & Kromkanp 1999、Joint, 1978、Goto et al., 2000、Montani et al., 2003）。また、底生藻類は波浪の影響を受けて水柱に巻き上げられることが知られている（Shaffer & Sullivan, 1988、de Jonge & van Beuselcom, 1995、Lucasetat, 2001）。実際、二枚貝の消化管内容物から底生藻類が検出されている（小池ら, 1992、Kamermans, 1994）ことから、食物資源として植物プランクトンだけでなく底生藻類の重要性が示唆されている（山口ら, 2006）。その上、二枚貝垂下養殖域では、膨大な量の養殖施設が設置されており、そのすべての表面に付着性微細藻類群集（付着藻類）が付着繁茂している。このように、二枚貝垂下養殖域では二枚貝の餌源として植物プランクトン、底生藻類だけでなく付着藻類も寄与していると考えられる。しかし、これまで養殖施設に付着した付着藻類についての研究はない。付着藻類の知見がない理由として、現存量や比増殖速度などの測定手法が確立

されていないことがあげられるが、二枚貝養殖域において付着珪藻が一次生産者として重要視されてこなかったことが主な要因であろう。本研究では、植物プランクトン、底生藻類の現存量、基礎生産量を把握し、付着藻類（第2章）も加えたサロマ湖の基礎生産力を評価した。また、サロマ湖の三種微細藻類群集（植物プランクトン、付着藻類、底生藻類）のホタテガイ餌資源としての役割についても評価した。

3.2 方法

3.2.1 調査地点

第2章と同定点の Stn.22 において（Fig.2.1）、2010 年 4 月から 12 月、2011 年 4 月から 9 月にかけて毎月調査を行い、光量を測定した。

Stn.22 の水深 6m 層における過去 5 年間の微細藻類群集組成から 11 月、12 月では珪藻、ハプト藻が優占種であり、1 月–10 月は珪藻が優占種であった（サロマ湖養殖漁業組合）。春～夏期は *Chaetoceros* spp.、*Asterionella* spp.、*Scrippsiella* spp.などが優占していたが、秋～冬期は好冷性の *Coscinodiscus* spp. *Navicula* spp. *Nitzschia* spp.などが優占種であった。本研究では浮遊性を示すものを植物プランクトン、付着性を示すものを付着藻類、底生藻類とした。

3.2.2 植物プランクトン、底生藻類の現存量

2010 年 4 月–12 月、2010 年 4 月–9 月に表層水試料を Whatman GF/F フィルターで一定量ろ過した後、フィルターをザルスタット管に入れ 90%アセトンを 10 ml 加えた後 0℃ で 24 時間抽出を行った。その後、5 分間超音波処理し、3000 rpm で 10 分間遠心分離した後、Turner designs 社製蛍光光度計を用いてクロロフィル蛍光強度を測定し（Brand

et al., 1981)、現存量とした。

2010 年 4 月–12 月、2010 年 4 月–9 月にエクマンバージ採泥器 (15 cm*15 cm) を用いて堆積物を採取し表泥 (0-0.5 cm) を堆積物試料とした。表層堆積物試料を湿重量約 500 mg 精秤し、これをザルスタット管に入れ植物プランクトンと同様の方法で Chl *a* 量を測定した。また、堆積物表層の Chl *a* 量を以下の式を用いて、底泥の有光層を 0–0.1 cm として 1 m² 当たりの Chl *a* 量に換算し (Paolo and Montani, 1997) 、底生藻類の現存量とした。

1 m² 当たりの Chl *a* 量(mg m⁻²)

= 表層 0-0.1 cm の体積×堆積物粒子の密度×堆積物中の粒子の割合×堆積物表層の Chl *a* 量

= 1000 cm³ m⁻² * 2.5 g cm⁻³ * *f* * mg g⁻¹ Chl *a*

3.2.3 植物プランクトン、底生藻類の基礎生産量

2010 年 7 月–9 月、2010 年 9 月に表層水を採取しポリカーボネート製のボトルに一定量分注した後、それぞれに NaH¹³CO₂ を添加した。NaH¹³CO₂ を添加後直ちに湖上にて培養を開始し、24 時間後に回収した。また、培養に用いたボトルは相対光量が 100、75、50、25、0%となるように寒冷紗を用いて調整した。培養終了後、試料を Whatman GF/F フィルターでろ過し凍結乾燥した後、元素分析・質量分析計を用いて POC 濃度および炭素安定同位体比を定量した。また、同時に Chl *a* 濃度の分析も行った。Hama et al. (1983) に従い基礎生産量を算出し、植物プランクトンの基礎生産量とした。

堆積物試料中の底生藻類については上記と同様に室内にて培養後、水柱の Chl *a* 量を測定し比増殖速度と基礎生産量を下記の式より算出し、底生藻類の基礎生産量とした。

第2章で示した式を用いてそれぞれ算出した。

3.3 結果

3.3.1 光量

表層の平均光量は $311 \pm 270 \mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ であり、養殖施設がある水深 4 m 付近の平均光量は、 $121 \pm 99 \mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ であった (Fig.3.1)。底泥直上である水深 18m の平均 $4.4 \pm 3.8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ であり、晴天時、堆積物表層は有光層であった。

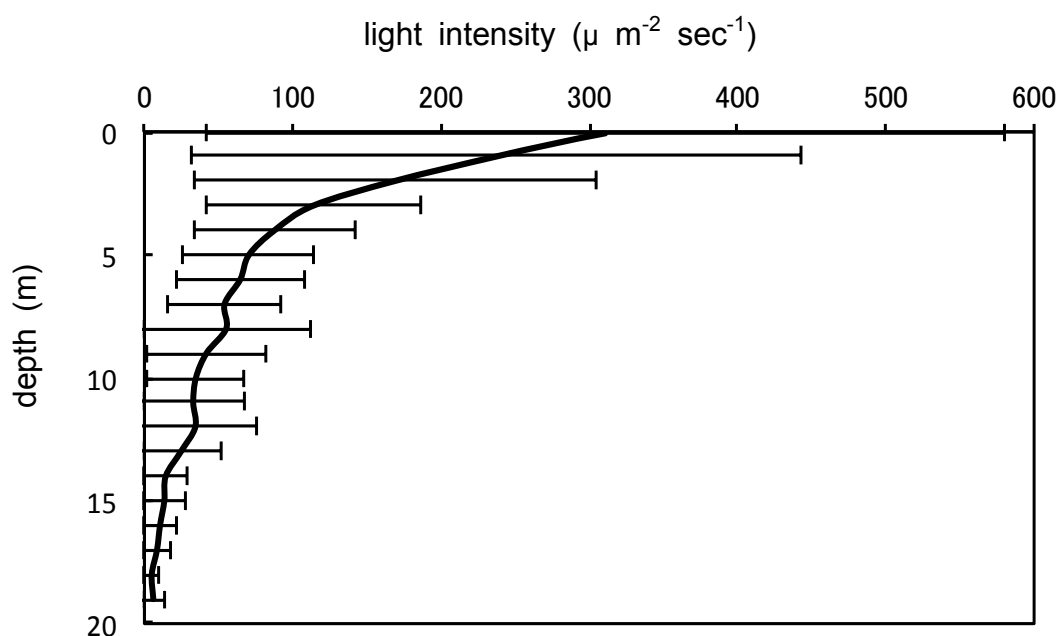


Fig.3.1 The averaged of light intensity in surface layer at lake saroma.

3.3.2 植物プランクトン、底生藻類の現存量

水柱の Chl *a* 量は 2010 年 5 月 8 m 層において最も低く $0.4 \mu\text{g l}^{-1}$ であったが、2011 年 4 月の 14 m 層で最大の $26.5 \mu\text{g l}^{-1}$ であった。平均 Chl *a* 量は $5 \pm 4 \mu\text{g l}^{-1}$ であった。全柱における植物プランクトンの現存量は 2011 年 4 月が最も高く 290mg m^{-2} であり、一方 2010 年 5 月が低く 19mg m^{-2} で平均 $77 \pm 69 \text{mg m}^{-2}$ であった (Fig.3.2)。堆積物表層の Chl *a* 量

は平均 $95 \pm 85 \mu\text{g m}^{-2}$ であり、2011 年 4 月の $373 \mu\text{g m}^{-2}$ が最大値であった。一方、2010 年 5 月に最小の $34 \mu\text{g m}^{-2}$ を示した。底生藻類の現存量は $88\text{--}348 \text{ mg m}^{-2}$ で平均 $225 \pm 83 \text{ mg m}^{-2}$ であった (Fig.3.2)。植物プランクトン、底生藻類ともに季節変動を示し、春季及び秋季ブルームが見られた。5, 6 月は Chl *a* 量が低かった (Fig.3.2)。

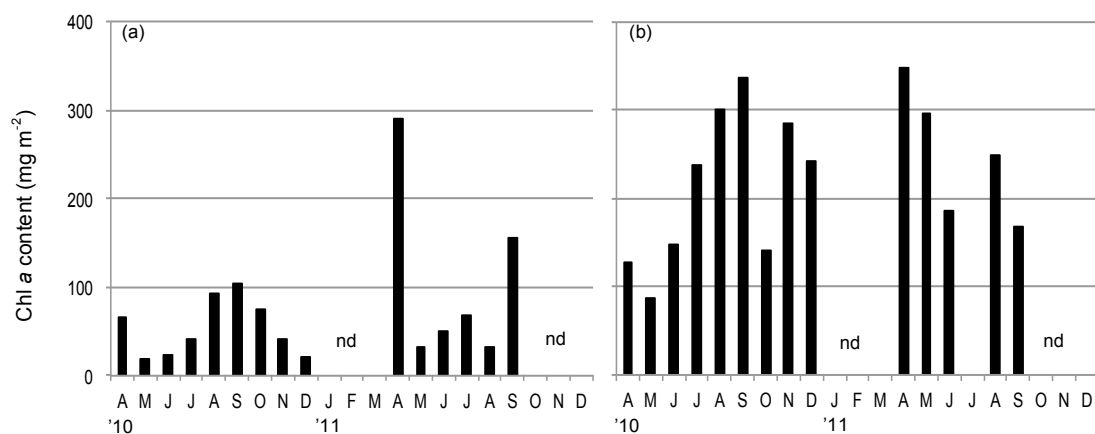


Fig.3.2 The standing stock of Chl *a* content of (a) phytoplankton and (b) benthic microalgae in Saroma Lake.

3.3.3 底生藻類の比増殖速度

底生藻類は 1.25 d^{-1} (exp. 1)、 0.48 d^{-1} (exp. 2)、 0.80 d^{-1} (exp. 3)、 0.81 d^{-1} (exp. 4)であり、平均 $0.84 \pm 0.31 \text{ d}^{-1}$ であった (Fig.3.3)。培養実験の光条件は $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ sec}^{-1}$ であり、ホタテガイ養殖施設がある 2-6 m の光強度と同程度である。底層での光強度は最大でも中層の 1/10 程度であることから、底生藻類が示した比増殖速度はポテンシャルを示すものであり、底生藻類が中層に巻き上がった際に示す比増殖速度であるとした。

3.3.4 植物プランクトン、底生藻類の基礎生産量

三種微細藻類群集の基礎生産量は現存量と同様に季節変動を示し、春季秋季ブルームが見られた (Fig.3.4)。植物プランクトンの基礎生産量は 2010 年 5 月が最も低く 0.1 gC

$\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$ であったが、2010年9月では $0.7 \text{ gC m}^{-2} \text{d}^{-1}$ と最大値を示した (Fig.3.4)。平均 $0.4 \pm 0.3 \text{ gC m}^{-2} \text{d}^{-1}$ であり、平均同化指数は $2.1 \pm 0.8 \text{ mg Chl } a \text{ h}^{-1}$ であった。底生藻類の基礎生産量は、 $6\text{--}24 \text{ gC m}^{-2} \text{d}^{-1}$ 、平均 $16 \pm 6 \text{ gC m}^{-2} \text{d}^{-1}$ であった (Fig. 3.4)。底生藻類の基礎生産量が最も高かった。

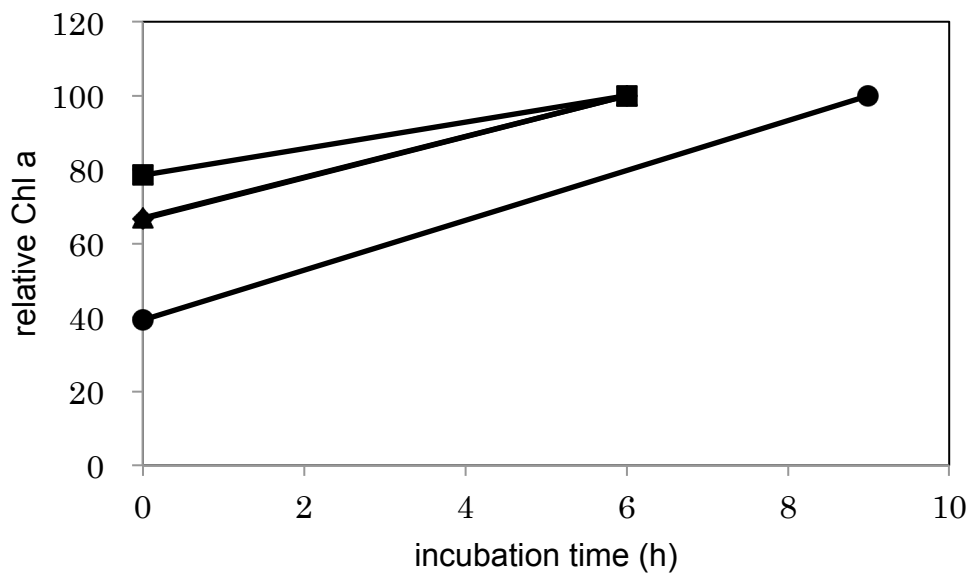


Fig.3.3 Growth curves of benthic microalgae. ●: experiment 1; ■: experiment 2; ◆: experiment 3; ▲: experiment 4.

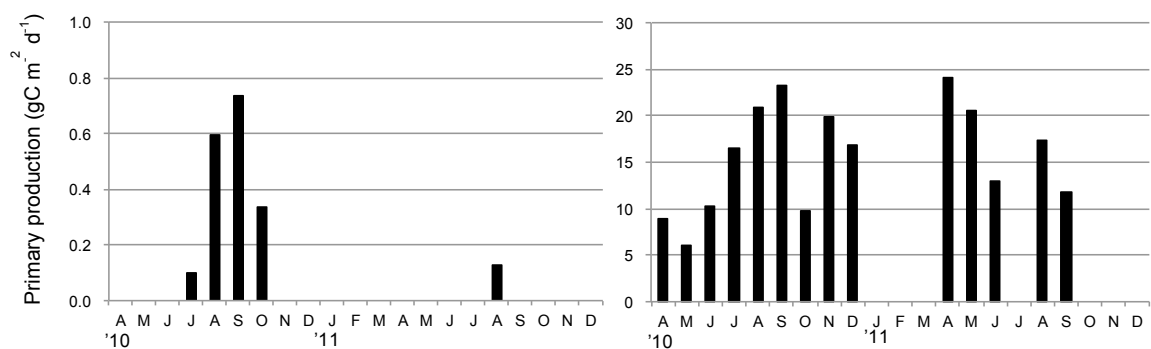


Fig.3.4 The primary production of (a) phytoplankton and (b) benthic microalgae.

3.4 考察

3.4.1 サロマ湖の総基礎生産量

植物プランクトン、底生藻類の現存量、基礎生産量は水温の上昇とともに増加がみられたが、5月-7月は少なかった。5-7月は全水柱の平均リン酸態リン濃度は $0.07 \pm 0.01 \mu\text{M}$ (第2章)である上、夏季には成層が発達しており底層からの栄養塩供給も制限されるためリン制限下にあることが示唆された。成層解消後の9月にブルームが見られ、その後植物プランクトンの現存量、基礎生産量は水温とともに減少する季節変動を示した。底生藻類は付着藻類 (2.3.1)と同様に水温が低い10月以降でも高かった。好冷性珪藻の増殖に好環境であったため、付着藻類や底生藻類は低水温でも高い現存量や基礎生産量を維持できたと考えられた。10月に底生藻類の現存量が低いのは底層の AVS 濃度が10月に最も高いこと (森田、未発表) と関係するかもしれない。植物プランクトンの現存量は二枚貝養殖が行われているフランスの Thau lagoon (De Casabianca et al., 1997) やカナダの Grande-Entrée Lagoon (Trottet et al., 2008)と同程度であった。また、底生藻類の現存量は二枚貝養殖が行われている France の Gulf of Fos (Plante-Cuny et al., 1993)、ニュージーランドの Tasman Bay (Christensen et al., 2003) よりも高かったが、亜寒帯に位置するスウェーデンの Skagerrak (Sundback et al., 1996)や北海道の火散布と同程度であった。三種微細藻類群集の中で底生藻類が最も現存量が高く底層において物質循環系に寄与していると考えられた。

沿岸域や lagoon における基礎生産量は Great south Bay (アメリカ)では $1.3 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Lively et al., 1983), Thau lagoon (フランス)では $0.6 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Vaulot and Frisoni, 1986)であった。また干潟域における堆積物中の基礎生産量は Ems-Dollard (オランダ) では $0.8\text{-}4.4 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Colijin and de Jonge, 1984), Bay of Fundy (カナダ) では $0.2\text{-}12 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Hargrave et al., 1983)であった。この様に、サロマ湖の植物プランクトンの基礎生産量は

他水域と比較して同程度であった。一方、付着藻類（2.3.1）や底生藻類の基礎生産量は他水域と同程度もしくは高かった。つまり、付着藻類は光合成速度が速いため植物プランクトンの基礎生産量よりも高いことが明らかとなった。また、サロマ湖における三種の微細藻類群集の総基礎生産力は高く、生物生産性の高い湖であることが明らかとなった。ここで、底生藻類の基礎生産量の算出に用いた増殖速度は底泥よりも強い光量で得られた値であるため底生藻類の基礎生産力のポテンシャルを示している。そのため、底生藻類の正確な基礎生産量を算出するためには表泥の光量で測定した比増殖速度を用いて算出する必要があり、本章で得られた堆積物表層における底生藻類の基礎生産量は過大評価であると考えられた。

これまで全く評価されてこなかった付着藻類は基礎生産力が非常に高く、垂下養殖域において付着藻類は基礎生産者として重要な役割を持つことが明らかとなった。このように二枚貝垂下養殖が行われている海域において基礎生産量を評価する際は植物プランクトン、底生藻類だけでなく付着藻類を考慮する必要がある。

3.4.2 三種微細藻類群集の総餌資源量

サロマ湖においてホタテガイは水深 2-6 m で養殖されており、ホタテガイの餌源となるのはこの深度に供給される三種微細藻類群集とした。ホタテガイは上層で生産された基礎生産者を摂餌していると推察されることから、植物プランクトンから供給される餌資源量は水深 2-6 m 層で生産された量とした。付着藻類は養殖ロープから剥離されない限りホタテガイが摂餌することは不可能であることから、付着藻類から供給される餌資源量は養殖ロープから剥離したものとした。ここで、4 週間で付着した付着藻類の現存量から一日の比増殖速度を算出したところ、すべての月において 0.2 d^{-1} であった (2.3.2)。

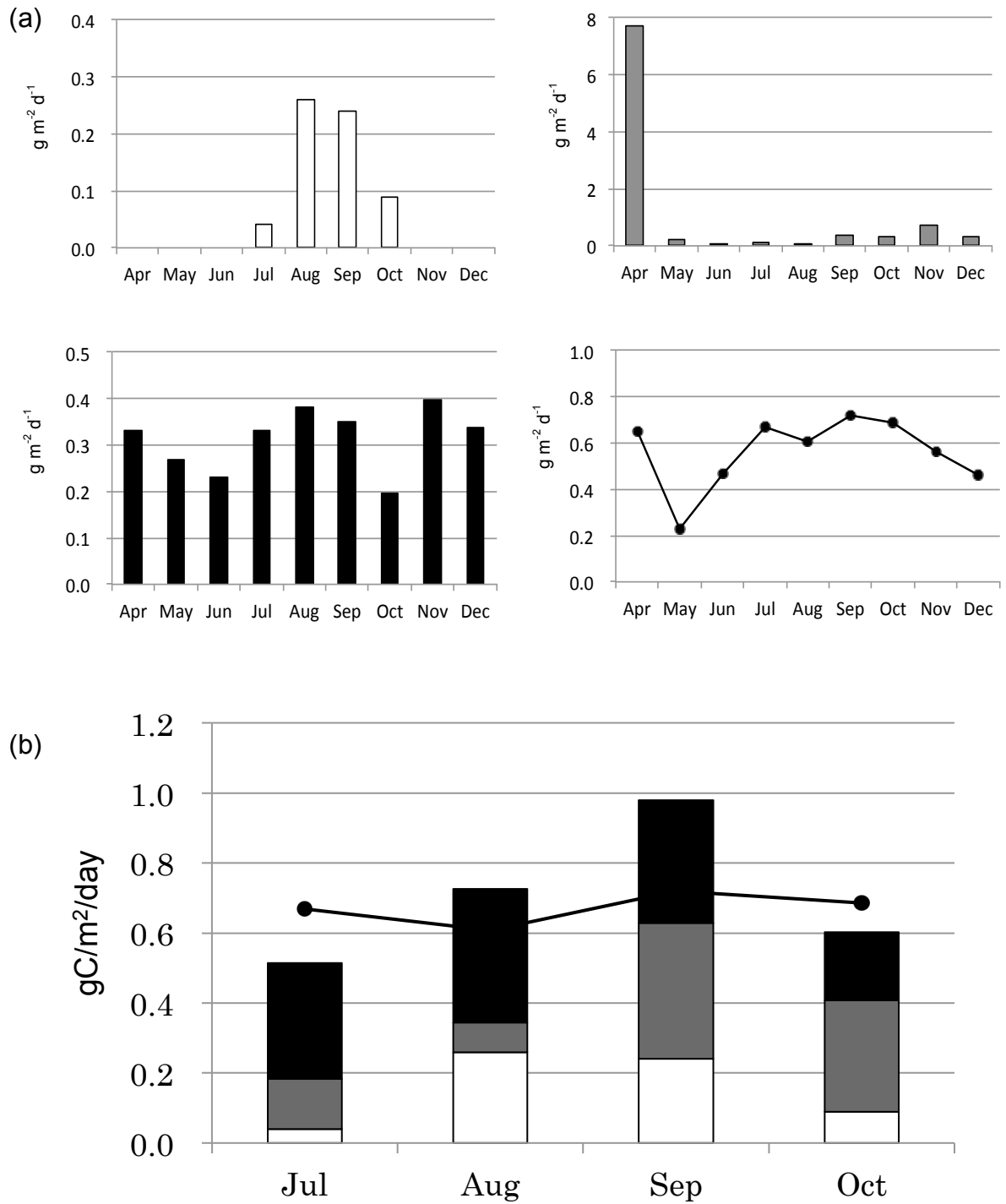


Fig.3.5 (a) The each amount of food stock for scallops of phytoplankton and (b) the total amount of food stock on summer, attached microalgae, and benthic microalgae and the threshold food amount of scallops. □: phytoplankton; ■: periphytic micro algae; ■: benthic micro algae; solid line: the threshold food amount.

これに対して、室内培養で得られた平均比増殖速度は 0.7 d^{-1} であり (2.3.2)、見かけの比増殖速度と真の比増殖速度に 72 % の差があった。これは、現場では波などによる衝撃で付着藻類が養殖ロープから剥離したためであり (2.4.2)、この差分を剥離した量としホタテガイの餌資源量とした。底生藻類はホタテ養殖施設がある水深 2-6 m に巻き上げられなければ餌資源に成り得ない。先行研究によるとサロマ湖の水深 4 m 層における Chl *a* 現存量のうち 6 % が底泥から供給された底生藻類であると報告している (門谷, 未発表)。この量は堆積物表層の全底生藻類の 2 % に相当することから堆積物表層の底生藻類現存量の 2 % が餌資源量として供給されるとした。以上を踏まえて、三種の微細藻類群集のホタテガイに対する餌資源量を算出した。植物プランクトンは $0.04\text{--}0.26 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ の範囲であり、平均 $0.2 \pm 0.1 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ であった (Fig.3.5)。付着藻類は $0.002\text{--}7.70 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ の範囲であり、平均 $1.1 \pm 2.5 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ であった (Fig.3.5)。底生藻類は $0.2\text{--}0.40 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ の範囲であり、平均 $0.3 \pm 0.1 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ であった (Fig.3.5)。

次に、この三種の微細藻類群集の餌資源量は、ホタテガイの餌要求量を賄えているのか検討した。サロマ湖の養殖ホタテガイの摂餌量は 2 齢貝、1 齢貝、0 齢貝ではそれぞれ $15\text{--}150 \text{ mgC ind}^{-1} \text{ d}^{-1}$, $4\text{--}120 \text{ mgC ind}^{-1} \text{ d}^{-1}$, $5 \text{ mgC ind}^{-1} \text{ d}^{-1}$ と報告されている (蔵田ら, 1991)。サロマ湖の総養殖量と養殖面積からホタテガイの総摂餌量は $39\text{--}122 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ と算出された。ここで、ホタテガイのろ水量は $100\text{--}300 \text{ L ind}^{-1} \text{ d}^{-1}$ であり、総ろ水量は $1.1 \times 10^{11} \text{ L d}^{-1}$ となる。サロマ湖の養殖場体積は $6.3 \times 10^{11} \text{ L}$ であることから、ホタテガイは養殖場の海水を 17 % しかろ過していないことになる。これを考慮すると、ホタテガイの総餌要求量は $0.23\text{--}0.72 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ となる (Fig.3.5)。サロマ湖のホタテガイ養殖では、0 齢貝は初夏から秋季にラーバから稚貝に成長し翌 4 月まで約 8 億個体が養殖され、その後 1 齢貝となり一年を通して約 3,700 万個体が養殖されている。2 齢貝は 3,700 万個体養殖

されているが、7月頃から出荷され10月には90%が、12月にはすべてが出荷される。

つまり、ホタテガイ餌要求量は養殖ホタテガイ個体数とともに推移しており、個体数の多い4月と7-10月に餌要求量が高くなっている (Fig.3.5)。

4月は春季ブルーム時であることから植物プランクトン、付着藻類の餌資源量も豊富であり、付着藻類は総餌資源量の90%以上を占めており付着藻類の寄与が高かった (Fig.3.6)。一方、5-7月は前述のとおりリン制限であるため (2.3.1)、付着藻類や植物プランクトンの餌資源量は低く底泥からの底生藻類の供給に依存していると考えられた (Fig.3.6)。8月は植物プランクトンの餌資源量も若干増加し、基礎生産者のみで餌要求量を賄っているように見える (Fig.3.5)。しかし、8月は成層が発達していると考えられるため、底層から底生藻類が供給されにくい環境にあると推察された。ゆえに、実際には底生藻類の供給量は少なく8月の底生藻類の供給量は過大評価されていると考えられ、8月においても餌資源量は不足していると推察された。餌不足の時期は、ホタテガイは動物プランクトンなどを摂餌していると考えられた。また、ホタテガイは十分な餌資源量がある4月に貝柱にグリコーゲンという形でエネルギーを蓄えることが知られており (蔵田, 1996)、餌不足時はこのエネルギーを用いて生息している可能性も考えられた。9月は貧酸素水塊も解消され秋季ブルームにより植物プランクトン、付着藻類、底生藻類から十分な餌資源量が供給されていることがわかった (Fig.3.5)。10月-12月においても植物プランクトン、付着藻類、底生藻類の餌資源量だけで餌要求量を賄っていた (Fig.3.5)。以上のことから、三種微細藻類群集の総餌資源量は餌要求量に対して夏季において不足しており餌要求量を基礎生産者だけで賄うことは難しいが、春季と秋季は基礎生産者だけで餌要求量を十分賄えることが明らかとなった。従来のように、植物プランクトン、付着藻類、底生藻類の基礎生産量を個別に評価しても餌資源量と餌

要求量の関係に対して正確な見解を得ることは難しいことがわかった。植物プランクトン、底生藻類、付着藻類は互いに補い合うことで餌要求量を賄っており、三種微細藻類群集の総基礎生産量を評価する必要がある。また、これまで注目していなかった付着藻類の現存量は、植物プランクトン、底生藻類だけでなく餌資源量に対して大きな役割を担っており、垂下養殖域において餌資源量を評価する際は付着藻類の基礎生産量を考慮しなければならない。

第4章 サロマ湖堆積物の有機物の空間分布と変遷

4.1 はじめに

汽水湖や沿岸域は直接的もしくは間接的に人為活動の影響を受けており、過度の栄養塩や有機物が流入している。汽水湖では豊富な窒素やリンなどを基に高い生産性を維持しており、多くの水産生物の生息場となっている。また、汽水湖や沿岸域では養殖産業が盛んであり、流入河川だけでなく養殖による有機物負荷により非常に複雑な物理・化学的環境を有しており、境界面では粒子や有機物の輸送過程は空間的に大きく変動する (Meade et al., 1972、Allen et al., 1980)。近年、養殖や河川からの過剰な有機物の供給により富栄養化を引き起こし、底層の貧酸素化が起これ底生生物に深刻な影響を与えているため (Gowen et al., 1991、Peason and Black, 2001)、生物量などが減少し養殖漁業に影響が出ている。

サロマ湖は二枚貝垂下養殖が盛んに行われており、稚貝の育成場としてオホーツク海の産業を支えている。近年、フランスやオーストラリアの養殖場でも見られるように (Mazouni, 2004、Costanzo et al., 2004)、サロマ湖では長期的なホタテガイ養殖や河川から直接供給される有機物により有機汚染が進み底層の貧酸素化を招いている。夏期には水深 15 m 以深での貧酸素化が確認されている (西浜・干川, 1992)。そのため、養殖ホタテガイだけでなく底層を利用する生物に斃死などの深刻な影響を与えている。これまで、サロマ湖の底質環境について多くの研究 (佐竹, 1967、菊池ら, 1984、西浜・干川, 1992、鹿島, 1996、三瓶ら, 1997、園田ら, 2002、Katsuki et al., 2009) から、ホタテガイ養殖の影響を受けていることが示唆されている。しかし、有機炭素窒素量から富栄養化が進行する表層堆積物における生物化学的特徴を統計的に評価した例はない。また、堆積物表

層においてこれまで基本的なパラメータである Chl *a* の空間分布についても未だに明らかにされていない。Chl *a* は基礎生産者の指標であり、濾過食者であるホタテガイ餌資源としても重要なデータである。ホタテガイ排泄物は Chl *a* もしくは pheopigment を含んでおり、堆積物表層の Chl *a*、pheopigment の空間分布を明らかにすることは、今後ホタテガイの物質循環系における役割を評価する上で不可欠なデータとなる。そこで、本研究ではサロマ湖の表層堆積物中の有機炭素窒素、植物色素含量の水平分布とその濃度レベルを評価し富栄養化が進行する地域を多変量解析から明らかにした。また、ホタテガイ養殖の歴史的な盛衰と表層堆積物の TOC 量の関係について明らかにした。

4.2 方法

4.2.1 調査

2005 年 9 月 26 日にサロマ湖に設けた 56 地点 (Fig.4.1) で調査を行い、エクマンバージ採泥器 (15 cm*15 cm) を用いて堆積物を採取し表泥 (0-1 cm) を堆積物試料とした。採取した堆積物は船上で冷蔵し、直ちに実験室に持ち帰り、3000 rpm で 10 分間遠心分離した後、間隙水を除去した。その後-20 °C で冷凍保存した。試料は、分析直前に凍結乾燥し、メノウ乳鉢を用いて粉末状とし、後の分析に供した。

湖内の還流 (満潮時) は第 1 湖口から流入した潮流が陸側に向かって南下する流れを主流とし東側と西側に循環する流れに分派する (佐竹, 1967)。また、第 2 湖口から流入した潮流はブルーム状に流入し湖口から 500 m で底層に流入し混合しながら中層を進行し、干潮時は逆向きの流れとなる (荻野ら, 1985)。第 1、第 2 湖口での流量は外海水との潮位差で算出されオーダーはそれぞれ 10^8 m^3 、 10^7 m^3 であり、その比はほぼ 9 : 1 である (武内ら, 1990)。

調査月は、Chl *a* 量や基礎生産量、ホタテガイの摂餌排泄量は比較的高い（3.4.2、蔵田ら 1991）時期である。

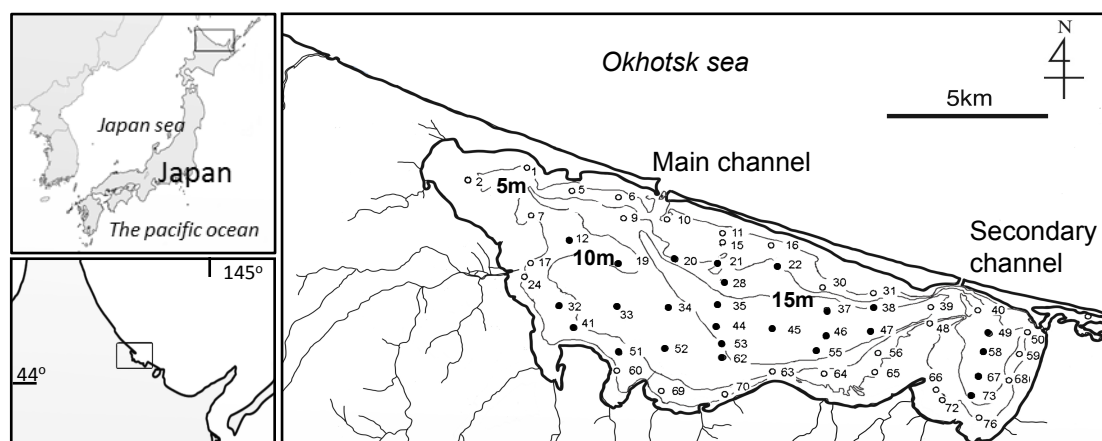


Fig.4.1 The study area and sampling stations in Lake Saroma, Hokkaido, Japan. ●: under the scallop culture facility.

4.2.2 化学分析

堆積物試料を湿重量約 500 mg 精秤し、これをザルスタット管に入れ 90 %アセトンを 10 ml 加えた後 0 °C で 24 時間抽出を行った。その後、5 分間超音波処理し、3000 rpm で 10 分間遠心分離した後、Turner designs 社製蛍光光度計を用いてクロロフィル蛍光強度を測定し（Brand et al., 1981）、Chl *a* および pheopigment 量を算出した。

乾燥堆積物試料に 1 N 塩酸を加え無機炭酸塩を除去し、真空デシケーター中で減圧乾燥後、FUSION 社製 CN アナライザーNA-1500 を用いて有機態炭素および窒素を同時定量した。

4.2.3 統計分析

クラスター分析と多次元尺度構成法（MDS）によりサロマ湖の表層堆積物を有機物

量で分類した。データは Chl *a*、phaeopigment、有機炭素・窒素の相対値を用い、クラスター分析（ワード法）では Euclidean distance technique を使用し堆積物を分類した。MDS でも同様に Euclidean distance technique を使用し堆積物を分類し二次元化した。

4.3 結果

4.3.1 化学的特徴

Chl *a* 量および phaeopigments 量はそれぞれ平均 $73 \pm 86 \mu\text{g g}^{-1}$ 、 $94 \pm 141 \mu\text{g g}^{-1}$ で、Chl *a* 量および phaeopigment 量はほぼ同様な分布を示していた。しかし、Stn.68 において Chl *a* 量が $155 \mu\text{g g}^{-1}$ であるのに対して phaeopigment 量が $25 \mu\text{g g}^{-1}$ と低く、Chl *a* と phaeopigment の分布に顕著な差がみられた (Fig.4.2.a.b)。Stn.1, 2, 72 において Chl *a* 量が $200 \mu\text{g g}^{-1}$ 以上が見られたが、一方 Stn.9, 11, 15, 22, 30, 63, 70 では Chl *a* 量が $10 \mu\text{g g}^{-1}$ 程度であり、中でも Stn.10 は $1.4 \mu\text{g g}^{-1}$ と非常に低い値であった (Fig.4.2.a)。Stn.1, 2, 39, 72 において phaeo-pigments 量は $200 \mu\text{g g}^{-1}$ 以上と非常に高かったが、Stn.11, 15, 30, 31, 59, 70 では phaeo-pigments 量が $10 \mu\text{g g}^{-1}$ 以下と低く、中でも Stn.48 は $0.6 \mu\text{g g}^{-1}$ と非常に低い値であった (Fig.4.2.b)。

Chl *a*/ (Chl *a*+phaeo pigment) (Chl *a*/total)は、Chl *a* や phaeopigment の水平分布よりも水深分布に類似しており、平均 0.50 ± 0.18 であった。Stn.16, 30, 31, 48, 59, 68 において高く、最大の 0.96 であった。一方、Stn. 39, 63, 67 で低く最小の 0.17 であった (Fig.4.2.c)。

TOC、TN 含有量はそれぞれ平均 $18 \pm 12 \text{ mg g}^{-1}$ 、 $2.0 \pm 1.3 \text{ mg g}^{-1}$ であり、phaeo pigment 量の水平分布と似ていた。TOC は Stn.66, 73 において 30 mg g^{-1} 以上と高く、特に Stn.24 において最大 38 mg を示した。一方、Stn.31, 48 で最も低く、 2.6 mg g^{-1} であった (Fig.4.3.a)。

TN も TOC と同様な分布を示し、Stn.6, 10, 16, 31, 48, 59 では低く 0.5 mg g^{-1} 以下で (Fig.4.3.b) あった。一方、Stn. 35, 44, 45, 46, 55, 67, 73 において 3 mg g^{-1} 以上と高く、特に Stn.24 では 4.1 mg g^{-1} と最大値を示した。C/N 比 (モル比) は平均 10 ± 1 であり、Stn. 30, 31, 68 において 6-8 であった (Fig.4.3.c)。一方、Stn. 17, 39, 40, 63, 66 において 12 程度であった (Fig.4.3.c)。

4.3.2 堆積物の分類

TOC、TN、Chl *a*/total の相対値を元にクラスター分析 (Ward 法) と MDS を行った (n=51/58)。その結果、Group A と B に分けられた (Fig.4.4)。A は Stn. 5-16, 19-22, 50, 30, 31, 48, 50, 56, 59, 65, 68 であり (Fig.4.4)、有機物過多域 (RA) とした。B は 1, 2, 17, 24-47, 49, 51-55, 58, 60-64, 66, 67, 69-76 であり (Fig.4.4)、有機物過少域 (PA) とした。また、RA と PA の空間分布は水深 10 m ライン、または、環流と一致していた。PA の粒度組成は砂質であり、RA ではシルト質砂から粘土であることが報告されている (西浜ら, 1992、三瓶ら, 1997)。また、PA の平均水深は $7.5 \pm 2.9 \text{ m}$ 、RA では $12.8 \pm 5.1 \text{ m}$ であり (Table 4.1)、RA のほうが水深が深くホタテガイ養殖施設が集中している特徴が挙げられた。Chl *a*、pheopigment 量は PA では $37 \pm 36 \text{ } \mu\text{g g}^{-1}$ 、 $19 \pm 20 \text{ } \mu\text{g g}^{-1}$ であり、RA では、 $91 \pm 102 \text{ } \mu\text{g g}^{-1}$ 、 $122 \pm 156 \text{ } \mu\text{g g}^{-1}$ であった (Table 4.1)。Chl *a*/total は PA では 0.7 ± 0.2 、RA では 0.4 ± 0.2 であった (Table 4.1)。TOC, TN は PA ではそれぞれ $6.3 \pm 3.1 \text{ mg g}^{-1}$ 、 $0.7 \pm 0.3 \text{ mg g}^{-1}$ であり、RA では $23.4 \pm 5.4 \text{ mg g}^{-1}$ 、 $2.5 \pm 0.6 \text{ mg g}^{-1}$ であった (Table 4.1)。

4.4 考察

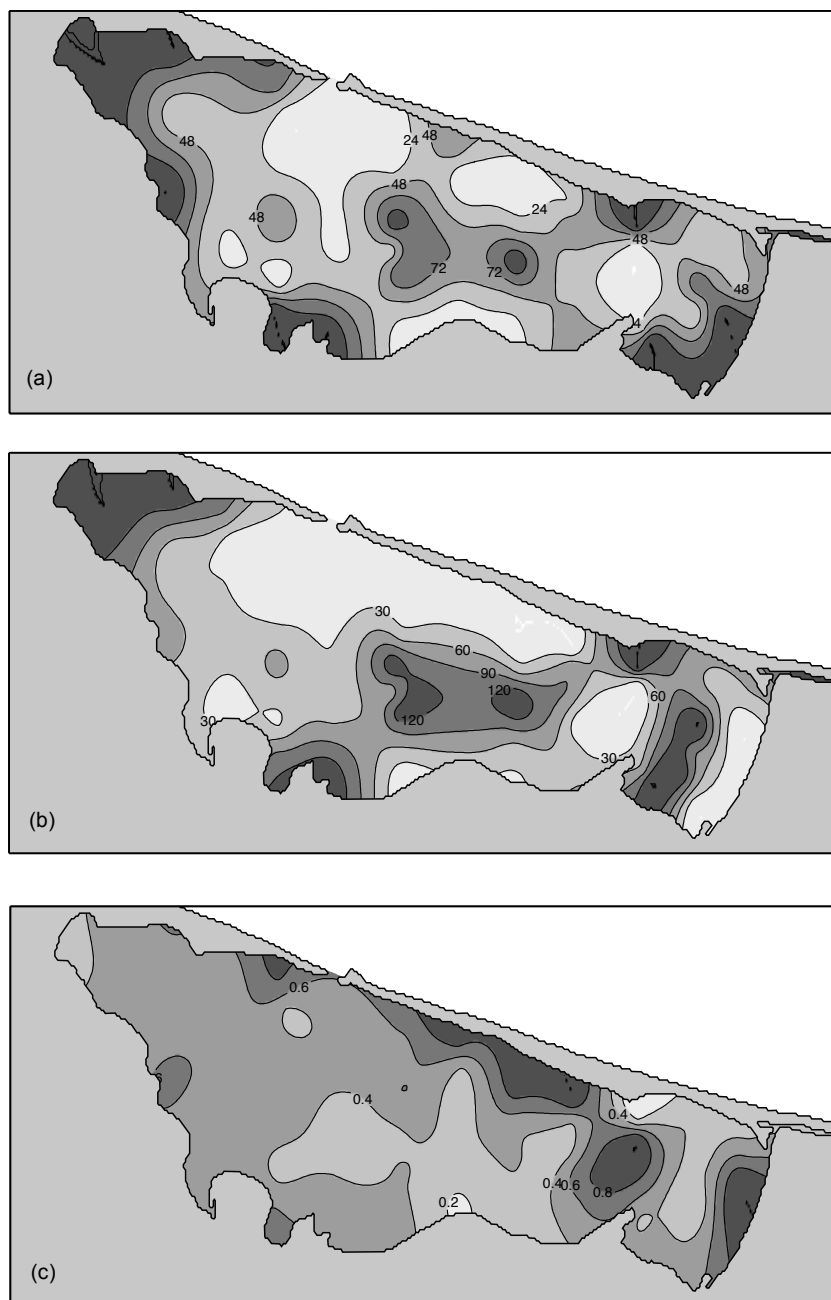


Fig.4.2 (a) Spatial distribution of chlorophyll-a (Chl a) content, (b) spatial distribution of phaeopigment content, and (c) spatial distribution of Chl a/total pigments (Chl a/total) ratio in the surface (0-1 cm) sediments of Lake Saroma.

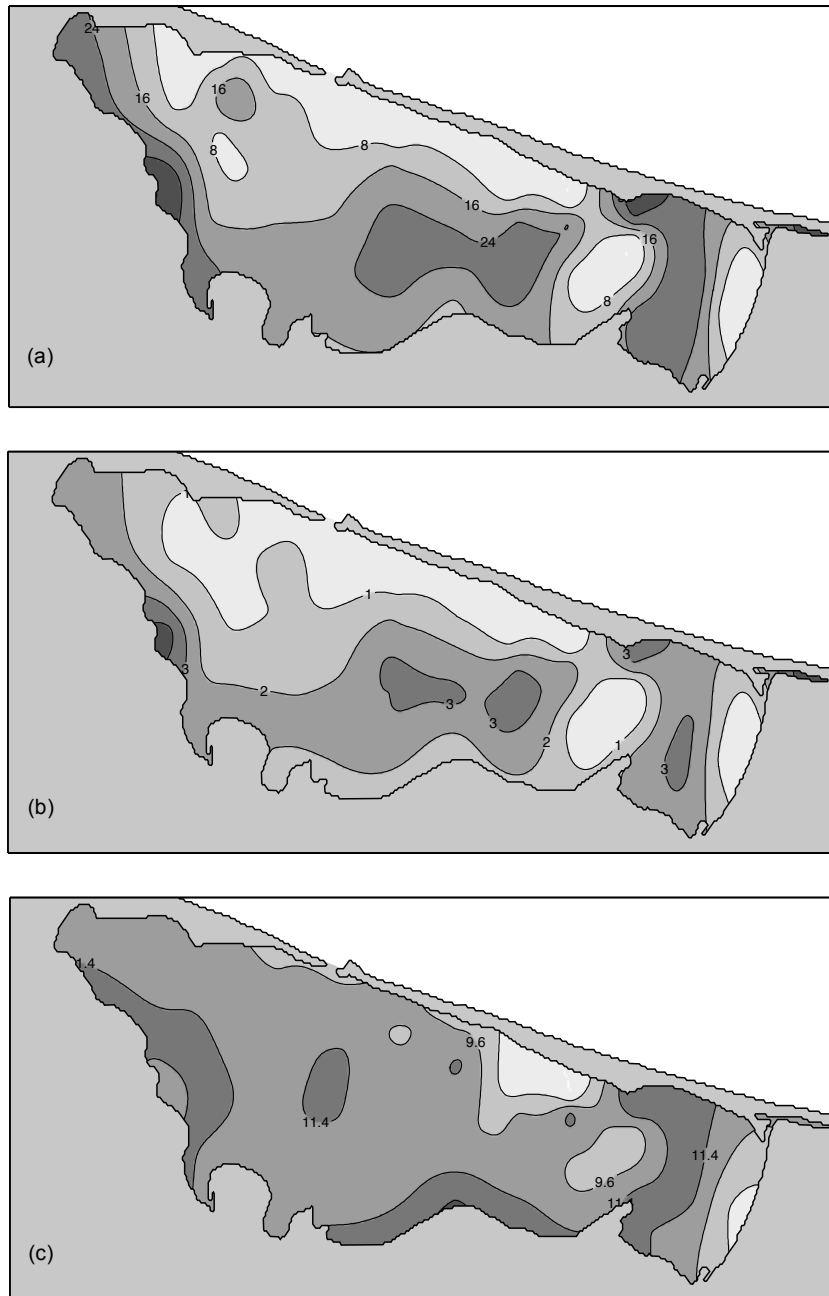


Fig.4.3 (a) Spatial distribution of the total organic carbon (TOC), (b) spatial distribution of total nitrogen (TN), and (c) carbon to nitrogen (molar; C/N) ratio in the surface (0-1 cm) sediments of Lake Saroma.

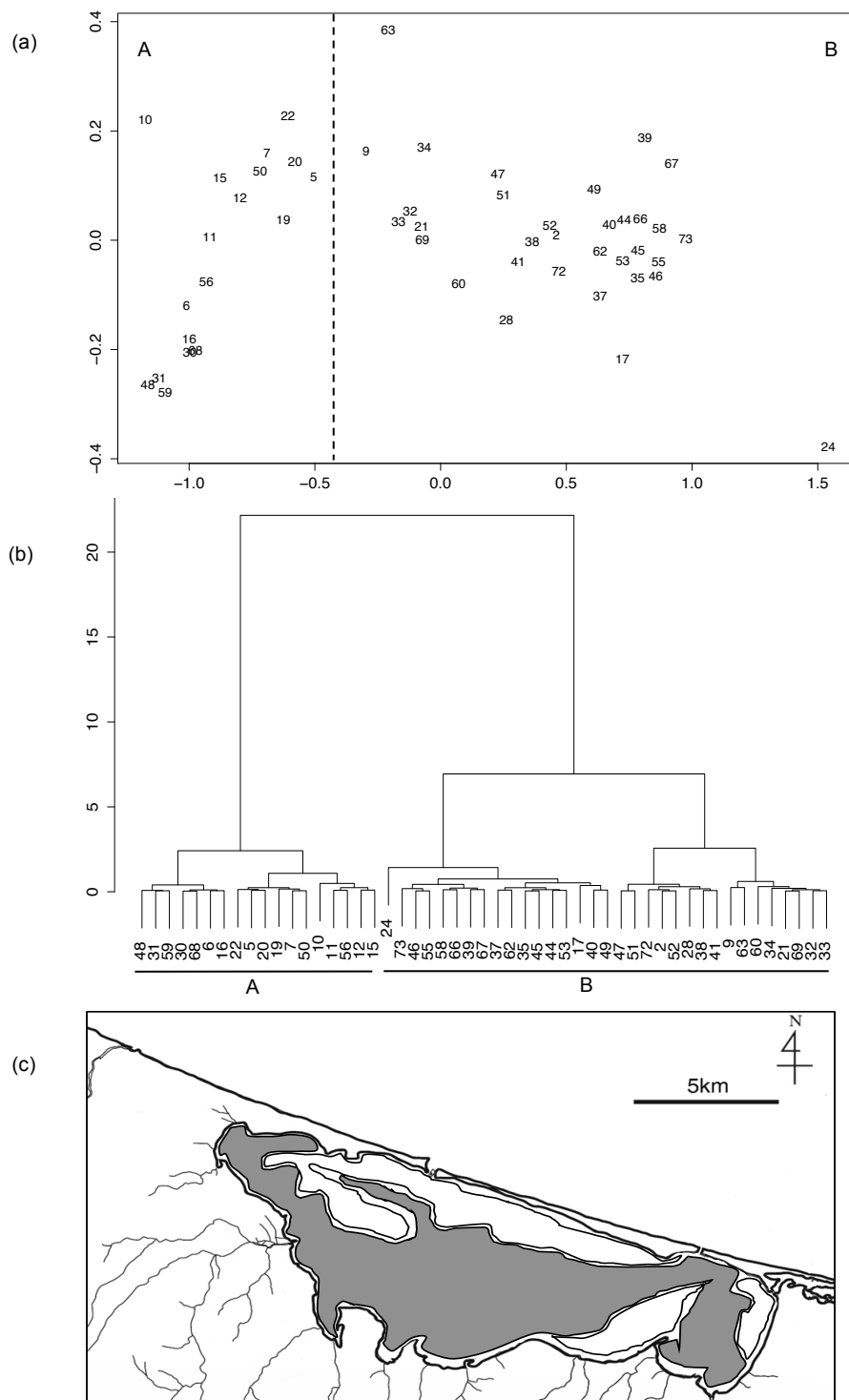


Fig.4.4 (a) Multidimensional scaling (MDS) ordination plots and (b) dendrogram produced using Ward's clustering method for total organic carbon (TOC) and total nitrogen (TN) contents and chlorophyll-a to total pigments (Chl a/total) ratio data of surface sediments from Lake Saroma. Group A: the organic poor area; Group B: the organic rich area. (c) Classification map derived from (a) and (b). □: the organic poor area; ■: the organic rich area.

4.4.1 生物化学的特徴

サロマ湖における Chl *a* 量、pheo-pigment 量の現存量はそれぞれ平均 $299 \pm 220 \text{ mg m}^{-2}$ 、 $325 \pm 259 \text{ mg m}^{-2}$ であった (Fig.4.2)。ホタテガイと同じ二枚貝養殖が行われているフランスの Gulf of Fos では Chl *a* 量と pheo pigment 量はそれぞれ $30 \pm 5 \text{ mg m}^{-2}$ 、 $215 \pm 58 \text{ mg m}^{-2}$ であり (Plante-Cuny et al., 1993)、ニュージーランドの Tasman Bay ではそれぞれ $23.7 \pm 18.0 \text{ mg m}^{-2}$ 、 $66.9 \pm 15.1 \text{ mg m}^{-2}$ であった (Christensen et al., 2003)。これらの養殖施設と比較するとサロマ湖の Chl *a* 量や pheo pigment 量は高かった。一方、亜寒帯に位置するスウェーデンの Skagerrak では Chl *a* 量と pheo-pigments 量はそれぞれ 330 mg m^{-2} 、 220 mg m^{-2} であり (Sundback et al., 1996)、北海道の火散布では Chl *a* 量は 226 mg m^{-2} であった (Kajihara et al., 2010)。亜寒帯地域の値と本研究で得られた値と同程度であったことから、亜寒帯地域では Chl *a* 量や pheo-pigment 量が高い傾向を示す可能性が示唆された。また、Chl *a* 活性の指標となる Chl *a*/total pigment (Chl *a*/total) は海側域、特に東端において 0.8 と最も高く (Fig.4.2.c)、スウェーデンの Skagerrak の水深 0.5m の 0.7–0.8 (Sundback et al., 1996) と同程度であった。一方、RA では 0.4 と低かったが (fig.4.2.c)、ニュージーランドの Tasman Bay の 0.01–0.3 (Christensen et al., 2003) よりも高かった。サロマ湖の PA では、他の二枚貝養殖地と比較して底生微細藻類の活性が高いことがわかった。2010 年 6 月から 9 月における PA と RA の平均 7 m と 13 m での平均相対光量は、表層を 100% とした場合、それぞれ $25 \pm 17 \%$ 、 $9 \pm 6 \%$ であり (3.3.1)、PA では水深が浅く底泥まで光が届きやすい環境にある。また、第 2 湖口の東側にある PA では、炭素窒素含有量、pheapigment 量は低いが Chl *a* 量が高いことから、砂質であるため炭素窒素含有量が低く、また光が十分量あるため底生藻類の活発に増殖していることが推察された。Chl *a* 量の TOC に対する寄与率を $C/\text{Chl } a = 50$ (Antia et al., 1963) として算出したところ、PA、

Table 4.1 The averaged of depth, chlorophyll a (Chl a), pheao-pigment, chlorophyll a/ total pigments (Chl a/total) ratio, total organic carbon (TOC), and total nitrogen (TN) of the surface sediments at the organic poor area (PA) and rich area (RA).

	Depth m	Chl a μg/g	pheao-pigment μg/g	Chl a/total ratio	TOC mg/g	TN mg/g
PA	7.5±2.9	37±36	19±20	0.7±0.2	6.3±3.1	0.7±0.3
RA	12.8±5.1	91±102	122±156	0.4±0.2	23.4±5.4	2.5±0.6

RA ではそれぞれ 36±28 %、17±15 %であった。生物生産環境において PA では底生藻類の役割は大きく、RA では底生藻類以外の役割が大きいと示唆された。

mussel 養殖が行われているアドリア海に面した Grado lagoon (Vittor et al., 2012)や NewZealand の Firth of Thames (Giles and Pilditch, 2006) では、TOC 含有量はそれぞれ 15 mg g⁻¹、18 mg g⁻¹であった。また、Canada の Prince Edward Island (Walker and Grant et al., 2009) や France の Thau lagoon (Anschutz et al., 2007) では、TOC 含有量はそれぞれ 43 mg g⁻¹、68 mg g⁻¹であった。ホタテガイ養殖施設のあるサロマ湖において、堆積物表層の有機物量は他の二枚貝養殖施設と同様であった。また、サロマ湖全域では園田ら (2002) が報告しているようにサロマ湖の湖底環境は極度の有機汚染の進行を指標する状態にはなっていないといえる。しかし、サロマ湖は近年局所的に富栄養化が進行しているという報告のとおり (Katsuki et al., 2009)、海側域に比べて陸側域において富栄養化が進行していた。また、一般的に植物プランクトンや底生珪藻起源有機物の C/N は 4-10、海草や陸上植物起源有機物の C/N 比は 12 以上であることが知られている (Bordowskiy, 1965、Hedges et al., 1986、Meyers, 1997)。このことから、海側域では植物プランクトンや底生珪藻であり、陸側域では海草や陸上植物であると推察された。このことは、三瓶ら (1997) が報告した湖中央付近の有機物はほぼプランクトン起源であり、

湖縁に向かうに従って陸起源有機物の割合が増加することと異なった。有機物起源の詳細については第 6 章に記述した。

4.4.2 過去 40 年間の有機炭素量の変遷

養殖は一般的に沿岸環境に悪影響を与えるといわれているが、二枚貝養殖は投餌を行う魚類養殖に比べて環境負荷は少ないといわれている (Inglis et al., 2000)。しかしながら、二枚貝が盛んに行われている地中海では、長期的な二枚貝の排泄物の負荷により堆積物に深刻な影響を与えている (Danovaro et al., 2004)。サロマ湖でも、先行研究からホタテ養殖施設により有機物が負荷され湖底環境が悪化していることが示唆されている (園田ら, 2002、Katsuki, 2009)。そこで、ホタテ養殖が開始された 1965 年から 2005 年までの有機物量の変遷について検討した。1965 年、1988 年、1995 年、2005 年の TOC 含有量の変遷について Table 4.2 に示した。の TOC の変遷とサロマ湖での人為的活動との関連について考察した。1965 年から企業化したホタテガイ養殖の漁獲高は 1966 年で 200 トンだったが、1980 年に 9000 トンに達していた。ホタテガイ養殖開始直後の 1965 年は堆積物表層の TOC は $10\text{--}20\text{ mg g}^{-1}$ の割合が多かった。特に貧酸素水塊が発生する水深 15 m 以深地点 (Stns.35, 37, 44–47, 49, 53, 55, 58, 67, and 73) では TOC 量は 25mg g^{-1} 以上であり、2005 年と同等であることから現在に近い底質環境であったと考えられた (Table 4.2)。1973 年ころから貧酸素水塊が発生し、漁場の改善を測るために 1978 年に第 2 湖口の開削が行われた。しかしながら、1980 年には赤潮が発生しホタテガイ養殖は深刻なダメージを受けたため、1985 年頃まで養殖を自粛した。この開削と養殖の自粛によって、1988 年の TOC は 1965 年よりも減少しており、15 m 以深の TOC も同様に $10\text{--}20\text{ mg g}^{-1}$ に減少しており (Table 4.2)、底質環境の改善がみられた。その後、漁獲量は

1990 年には 7000 t 近くまで回復し、1995 年における TOC は 20 mg g^{-1} 以上の割合が増加し、15 m 以深では TOC は平均 $24 \pm 1.8 \text{ mg g}^{-1}$ であった。その後も養殖ホタテガイ漁獲量は 6000～7000 t を維持していた。2005 年には TOC 量は $<10 \text{ mg g}^{-1}$ と $>25 \text{ mg g}^{-1}$ の割合が増加し、15 m 以深では平均 $27 \pm 2.0 \text{ mg g}^{-1}$ であった。また、1988 年（西浜・干川、1992）、1995 年（三瓶ら、1997）、2005 年からの TOC 量水平分布から、海側域では TOC 量が減少し、一方、陸側域では TOC が増加していた。つまり、陸側域では TOC の蓄積や集積が進み、さらにその範囲が拡大していたことが明らかとなった。ホタテガイ漁獲高が順調な 1988 年からの長期的な養殖ホタテガイ排泄物の負荷などにより 15 m 以深における TOC が少なくとも 7 mg g^{-1} 程度増加したと推察された。これらのことから、堆積物表層の TOC はホタテガイ養殖や開削によって直接的、間接的に影響を受けていることが明らかである。

Table 4.2 Change of spatial distribution of total organic in surface sediments for 40 years.
Unit: % (percentage of total area)

Year	All area (%)				depth >15m area (mg g^{-1})		Reference
	<10	10-20	20-25	>25	Range	AVR	
1965	14.4	51.8	16.1	17.7	>25	nd	Nishihama et al., 1992
1988	38.8	55.7	3.2	2.3	10-20	nd	Nishihama et al., 1992
1995	36.4	27.3	20.0	16.4	20-25	24 ± 1	Sampei et al., 1997
2005	32.7	19.2	15.4	32.7	>25	27 ± 2	This study

また、二枚貝の排泄物は生物高分子炭素化合物であり、微生物やメイオファウナ群集に悪影響を与えることが知られている (Mirto et al., 2000)。サロマ湖では、1975 年から 1995 年にかけて、サロマ湖の多毛類群集の構造が変化してきており、種数・総個体数密度は減少し、優占種構成が変化した (園田ら、2002)。また、Katsuki et al., (2009) は 2005

年の調査で富栄養の生物指標である *Cyclotella caspia* がホタテ養殖施設下の堆積物表層に相対的に多く存在していたことや、1995 年よりも *C. caspia* の個体群密度が増加したことを報告している。

陸側域の 15 m 以深では堆積物表層は人為的活動と TOC 変遷との関係からホタテガイ養殖などから影響を受けていることが明らかとなった。また、生物群集構成の変化からホタテガイ養殖施設からの長期的な有機物負荷により年々と底質環境が悪化し、今日まで富栄養化や貧酸素水塊が続いていることが報告されている (Katsuki et al., 2009)。ホタテガイ養殖が集中する陸側域では TOC 量が増加しており、この現状のままであれば今後も TOC 量が増加すると推察された。また、西浜らによると 1988 年は底質悪化が見られず 15 m 以深における TOC 量は 20 mg g^{-1} 以下であった。一方、底質が悪化し貧酸素水塊が発生した期間の TOC 量は少なくとも 1995 年の $24 \pm 1 \text{ mg g}^{-1}$ であったことから、良好な底質環境は 15 m 以深の堆積物表層において TOC 量は 20 mg g^{-1} 以下であると推察された。今後、陸側域の 15 m 以深における TOC 量に留意し、これ以上富栄養化が進行すればホタテガイ養殖の自粛や開削をすることで湖底環境が改善することは過去の事象から明らかである。2005 年現在では 15 m 以深における TOC 量は 27 mg g^{-1} であることから、早急な解決が求められる。

第5章 サロマ湖における有機物起源の推定

5.1 はじめに

汽水湖や沿岸域は直接的もしくは間接的に人為活動の影響を受けており、過度の栄養塩や有機物が流入している。汽水湖では豊富な窒素やリンなどを基に高い生産性を維持しており、多くの水産生物の生息場となっている。また、汽水湖や沿岸域では養殖産業が盛んであり、流入河川だけでなく養殖による有機物負荷により非常に複雑な物理・化学的環境を有しており、淡水と海水の境界面では粒子や有機物の輸送過程は空間的に大きく変動する (Meade et al., 1972、Edzwald et al., 1974、Kajihara, 1974、Allen et al., 1980、Li et al., 1998、Milligan et al., 2001)。一般的に沿岸域や汽水湖において有機物は河川由来の陸起源有機物と海洋で生産された海起源有機物に分けられる。有機物起源を把握するための手段として、生元素の安定同位体比を測定する方法が有効である。安定同位体比は種々の生物地球化学的過程によって変動するため、これを測定することで物質の起源やその生成経路を解析できることが知られている (山田・吉岡, 1999)。特に炭素安定同位体比は、河口、沿岸域における有機物の起源や輸送過程の解析に有効であり多くの研究例が報告されている (例えば、Peters et al., 1978、Mariotti et al., 1984、Wada et al., 1987、Matson et al., 1990、三戸ら, 2007、Barro et al., 2010)。 $\delta^{13}\text{C}$ 値は分解過程に伴う変動が少ないため、有機物の起源を反映した値を示すことが知られている (Fenton et al., 1988)。一般的に陸上植物の炭素安定同位体比は-27 ‰程度 (Wada et al., 1987、Cloern et al., 2002) であり、海洋植物プランクトンの炭素安定同位体比は-20 ‰程度 (Rau et al., 1982) である。また、窒素安定同位体比は、栄養段階が上がるに従って 3.4 ± 1.1 ‰高くなることが知られている (DeNiro and Epstein, 1978、Minagawa and Wada, 1984)。 $\delta^{13}\text{C}$ からは食物連

鎖の基点を、 $\delta^{15}\text{N}$ からは栄養段階に関する情報が得られ（山田・吉岡, 1999）、有効な手段である。

本研究対象の汽水湖であるサロマ湖では多数の河川が流入しており、第1第2湖口でオホーツク海と接している。加えて、ホタテガイ養殖が非常に盛んにおこなわれており、複雑な物理化学的環境を有している。このような海域では、養殖や河川からの過剰な有機物の供給により富栄養化を引き起こし、底層の貧酸素化が起こり底生生物に深刻な影響を与えているため（Gowen et al., 1991、風呂田, 1991、城, 1991、Pearson and Black, 2001）、生物量などが減少し養殖漁業に影響が出ている。サロマ湖でも近年局所的に富栄養化が進行しており（園田ら, 2002、Katsukiet al., 2009）、持続的なホタテガイ養殖が懸念されている。汽水湖や沿岸域において、堆積物表層の有機物起源や空間的な有機物輸送を明らかにすることは底質の環境を改善するうえで重要である。これまで、サロマ湖の底質環境について多くの研究（佐竹, 1967、菊池ら, 1984、西浜・干川, 1992、鹿島, 1996、三瓶ら, 1997、園田ら, 2002、Katsuki et al., 2009）が行われており、底質の生物量や有機物量について報告されている。しかし、有機物起源について炭素窒素安定同位体比をもとに評価した例はない。本研究では、サロマ湖表層堆積物における炭素窒素安定同位体の特徴から有機物起源を特定した。また、それぞれの有機物起源の空間分布を統計的に明らかにし、加えてその影響についても評価した。

5.2 方法

5.2.1 調査

第4章と同日同定点において（Fig.4.1）、調査を行いエクマンバージ採泥器（15 cm*15 cm）を用いて堆積物を採取し表泥（0-1 cm）を堆積物試料とした。採取した堆積物は船

上で冷蔵し、直ちに実験室に持ち帰り、3000 rpm で 10 分間遠心分離した後、間隙水を除去した。その後-20℃ で冷凍保存した。試料は、分析直前に凍結乾燥し、メノウ乳鉢を用いて粉末状とし、後の分析に供した。サロマ湖における平均堆積速度は 0.28 cm yr^{-1} であり（菊池ら, 1984）、堆積物表層の炭素安定同位体比は沈降粒子の炭素窒素安定同位体比を反映していると報告されている（Gälman et al., 2009）。本研究で得られたデータは数ヶ月の期間に堆積した有機物を反映し、初期続成作用の影響は小さいとした。生物化学的特徴は Table 5.1 に示しており、詳細は第 4 章に記載した。

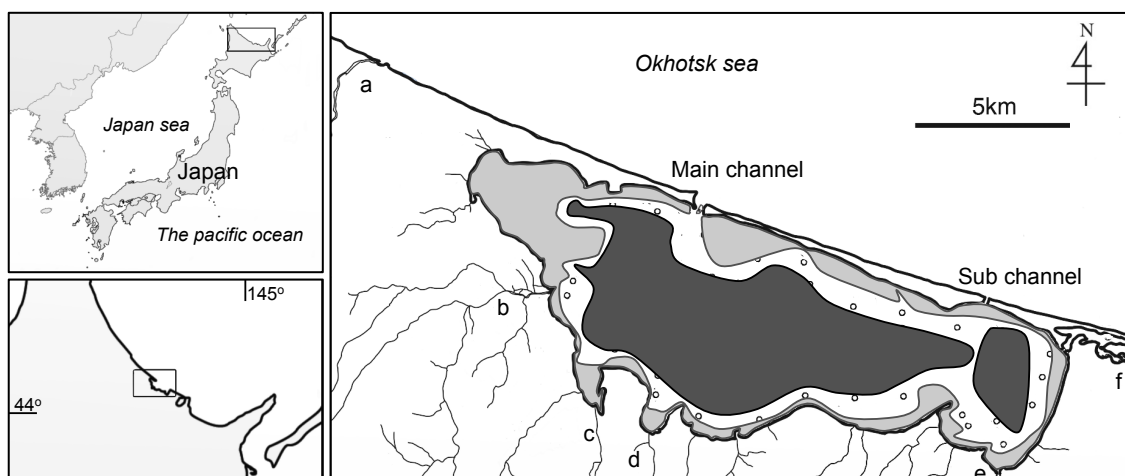


Fig.5.1 The study, scallop culture, and zosteria bed area in Lake Saroma, Hokkaido, Japan.
 ■: the scallop culture area; ■: the zosteria bed area.

5.2.2 炭素窒素安定同位体比

乾燥堆積物試料に 1 N 塩酸を加え無機炭酸塩を除去し保存した。2011 年 5 月の増水期に湧別川及びサロマ湖に流入する芭露川、計呂地川、床丹川、佐呂間別川、ライトコロ川（Fig. 1 a, b, c, d, e, and f）において河川水を採取し GF/F フィルター（Whatman 社製）でろ過し冷凍保存した。2010 年 7 月-12 月に Stn.45 において養殖されているホタテガイをろ過海水で一晩飼育した。その後、排泄物を GF/F フィルター上に採取し、冷凍

Table.5.1 Chlorophyll *a* (Chl *a*), pheao pigment, total organic carbon (TOC), and total nitrogen (TN) contents of the surface sediments from Lake Saroma.

Stn.	Chl <i>a</i> μg g ⁻¹	pheao pigment μg g ⁻¹	TOC mg g ⁻¹	TN mg g ⁻¹
1	488.2	354.5	nd	nd
2	347.5	487.0	23.7	2.5
5	68.5	76.3	10.4	1.2
6	76.8	21.0	4.5	0.5
7	31.1	37.1	8.3	0.9
9	10.1	15.5	13.3	1.4
10	1.4	1.5	1.8	0.2
11	10.8	5.9	5.6	0.6
12	39.4	31.4	7.1	0.8
15	11.1	9.8	5.4	0.7
16	61.3	10.5	4.7	0.6
17	94.1	57.2	29.1	2.7
19	23.9	18.2	9.2	1.0
20	16.4	19.0	9.9	1.0
21	22.6	23.2	16.4	1.8
22	10.4	16.7	9.4	1.0
24	119.3	72.0	38.0	4.1
28	71.8	47.8	20.8	2.3
30	12.1	2.0	3.9	0.7
31	31.0	2.4	2.6	0.5
32	34.3	37.7	16.6	1.6
33	68.6	69.4	15.4	1.6
34	18.6	34.8	16.8	1.7
35	102.0	138.8	26.2	3.2
37	41.9	45.9	24.5	2.9
38	68.0	82.0	22.7	2.3
39	201.1	787.7	29.2	2.8
40	42.8	71.0	27.5	2.6
41	19.4	20.5	21.5	2.3
44	37.4	77.3	25.7	3.0
45	69.8	117.2	26.1	3.1
46	113.4	161.1	27.3	3.2
47	42.3	83.9	19.9	2.2
48	14.7	0.6	2.7	0.4
49	36.1	76.2	26.1	2.6
50	52.8	54.1	7.3	0.9
51	18.5	30.3	20.5	2.2
52	36.4	55.5	22.7	2.5
53	94.2	135.0	26.1	3.0
55	63.9	100.9	28.1	3.2
56	33.9	12.7	5.2	0.7
58	89.5	169.5	29.9	3.0
59	39.9	1.7	3.5	0.5
60	115.5	85.5	18.6	2.0
62	60.7	87.7	25.2	2.8
63	13.1	63.4	15.3	1.4
64	29.0	47.6	nd	nd
65	50.0	41.3	nd	nd
66	44.3	78.3	30.1	2.7
67	26.9	95.3	29.9	3.0
68	154.9	24.9	4.5	0.7
69	158.6	144.2	16.9	1.7
70	9.3	10.5	nd	nd
72	220.8	232.5	24.4	2.5
73	66.9	132.2	30.3	3.2
76	nd	nd	nd	nd

保存した。以上のサンプルをそれぞれ真空デシケーター中で減圧乾燥後、元素分析ー質量分析計 Eager 300 および Delta V を用いて、安定同位体比を測定した。安定同位体比の表示方法は以下のとおりである。

$$\delta^{13}\text{C}、\delta^{15}\text{N}=[R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}}-1]\times 1000(\text{‰})$$

$$R = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}、{}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}$$

標準試料は、 $\delta^{13}\text{C}$ が PDB、 $\delta^{15}\text{N}$ が大気窒素である。

5.2.3 統計分析

クラスター分析と多次元尺度構成法 (MDS) によりサロマ湖の表層堆積物を有機物量で分類した。データは炭素窒素安定同位体比、Chl *a*、phaeopigments、有機炭素・窒素 (Table 5.1) を用い、クラスター分析 (ワード法) では Euclidean distance technique を使用し堆積物を分類した。MDS でも同様に Euclidean distance technique を使用し堆積物を分類し二次元化した。

5.3 結果

5.3.1 炭素窒素安定同位体比

サロマ湖表層堆積物(0-1 cm)中の $\delta^{13}\text{C}$ 値は平均 $-21.4\pm 1.7\text{‰}$ であり、第1湖口から舌下状に拡散する分布を示した(Fig.5.2.a)。Stn. 9, 10, 20 で最小値の -24.1‰ が見られた(Fig.5.2.a)。一方、Stn.2, 31, 66 では -19‰ 以下であり、St.1 では最大値 -16.7‰ であり(Fig.5.2.a)、アマモ場が存在する地点と一致していた(Fig.5.1)。 $\delta^{15}\text{N}$ 値は平均 $4.2\pm 0.9\text{‰}$ であり、 $\delta^{13}\text{C}$ 値と同様に第1湖口から舌状に広がる分布を示した(Fig. 5.2.a.b)。第1湖口周辺の Stn. 9, 10, 11 で低く、最小値は 1.3‰ であった(Fig.5.2.b)。また、芭露川河口

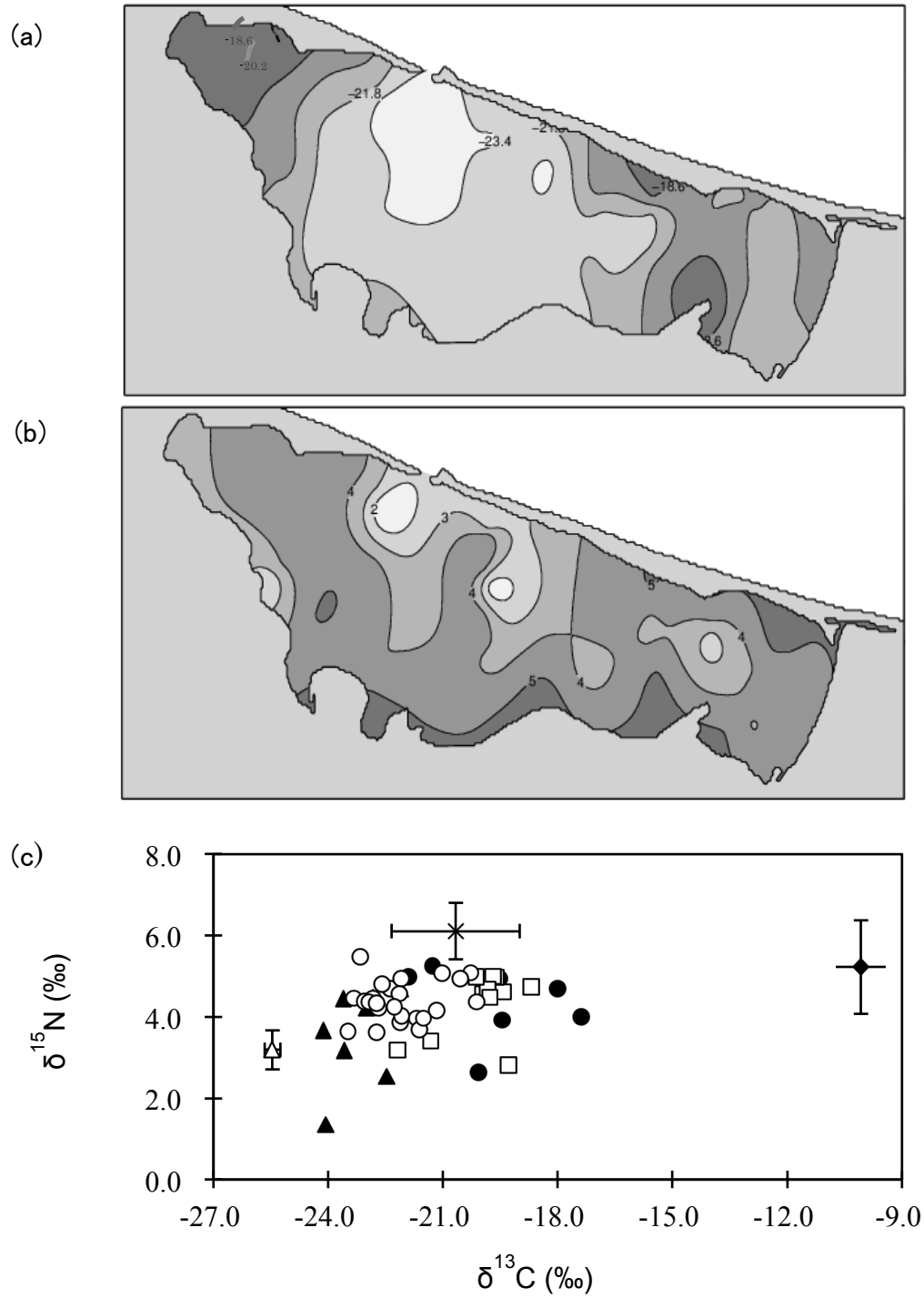


Fig.5.2 Spatial distributions of (a) $\delta^{13}\text{C}$ and (b) $\delta^{15}\text{N}$ in the surface (0-1cm) sediments of Lake Saroma. (c) Average of carbon and nitrogen stable isotope map at the surface sediments in Lake Saroma. $\blacktriangle$: the first channel area; $\square$: lake basin area; $\circ$: lakeside-a area; $\bullet$: lakeside-b area; $\times$: biodeposition of scallop; Δ : POM of river water; $\blacklozenge$: zosteria (Kajihara et al., 2010).

の Stn.24 でも低い 2.6 ‰であった(Fig.5.2.b)。一方、Stn.40, 49, 50, 56, 63, 68 において高く、最大値は 5.5 ‰であり、湖岸ほど高かった (Fig.5.2.b)。湧別川河川水の $\delta^{13}\text{C}$ 値と $\delta^{15}\text{N}$ 値はそれぞれ-25.7 ‰、2.6 ‰であった(Table 5.2)。サロマ湖に流入する芭露川、佐呂間別川、床丹川、ライトコロ川、計呂地川の河川水の $\delta^{13}\text{C}$ 値と $\delta^{15}\text{N}$ 値はそれぞれ -25.2~-25.7 ‰、2.9~3.9 ‰とほぼ同程度であり、平均-25.4 $\pm$ 0.2 ‰、3.3 $\pm$ 0.4 ‰であった (Table 5.2)。また、ホタテガイ排泄物の $\delta^{13}\text{C}$ 値は時期によって変動が見られ、-19.2 ~ -23.0 ‰の範囲であり、平均-20.7 $\pm$ 1.7 ‰であった(Table 5.2)。一方、 $\delta^{15}\text{N}$ 値は季節による大きな変化は見られず、5.2 ~ 6.8 ‰であり平均 6.1 $\pm$ 0.7 ‰であった(Table 5.2)。

Table.5.2 The $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of POM in rivers water and scallops biodeposition.

*The $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of zosteria were taken from Kajihara et al., 2010.

	‰	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
POM (river)	Yubetsu	-25.7	2.5
	Baro	-25.4	3.5
	Kerochi	-25.4	3.2
	Tokotan	-25.2	3.1
	Saromabetsu	-25.4	2.9
	Raitokoro	-25.7	3.9
	AVR	-25.5 $\pm$ 0.2	3.2 $\pm$ 0.5
POM (scallops biodeposition)	Jul.	-23.0	5.6
	Aug.	-21.8	6.7
	Sep.	-19.2	6.2
	AVR	-21.3 $\pm$ 1.9	6.2 $\pm$ 0.6
*Zostera		-10	5

5.3.2 堆積物の分類

TOC、TN、Chl *a*/total、炭素と窒素安定同位体の相対値からクラスター分析と MDS 解析を行った結果、大きく 4 つに分類された(Fig.5.3)。A は Stn. 9–15, 19–22 であり、B は Stn. 28–47, 49, 51–55, 58, 62, 63, 67, 73 であった(Fig.5.3)。C は Stn. 5–7, 16, 30, 31, 50, 56, 59, 64, 65, 68 であり、D は Stn. 1, 2, 17, 24, 60, 69, 70, 72, 76 であった (Fig.5.3)。炭素窒素安定同位体比はそれぞれ A で -23.2 ± 5.0 ‰、 3.6 ± 1.2 ‰、B で -22.1 ± 0.9 ‰、 4.4 ± 0.5 ‰、C で -20.0 ± 6.0 ‰、 4.3 ± 1.1 ‰、D で -19.7 ± 5.9 ‰、 4.4 ± 1.0 ‰ であった (Table 5.3)。TOC, TN 量はそれぞれ A で 9 ± 4 mg g⁻¹、 0.9 ± 0.5 mg g⁻¹、B で 24 ± 5 mg g⁻¹、 2.6 ± 0.6 mg g⁻¹、C で 5 ± 3 mg g⁻¹、 0.7 ± 0.2 mg g⁻¹、D で 26 ± 7 mg g⁻¹、 2.6 ± 0.8 mg g⁻¹ であった (Table 5.1)。Chl *a*/total は A では 0.5 ± 0.1 、B では 0.4 ± 0.1 、C では 0.7 ± 0.2 、D では 0.5 ± 0.1 であった(Table 5.1)。A は有機物量が少ない第 1 湖口域とし、第 1 湖口に近いため潮流が影響する地点である。B は有機物量が多い湖盆域とし、ホタテガイ養殖施設が集中している地点である。C は有機物量が少ない湖岸 a 域とし、D は有機物量が多い湖岸 b 域とした。CD はアマモの空間分布 (小松ら, 2006) と一致しており、アマモの群生地であった。

Table 5.3 The averaged of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ ratios, total organic carbon (TOC) and total nitrogen (TN) contents, and Chlorophyll *a*/ total pigments (Chl *a*/total) ratio of the surface

	$\delta^{13}\text{C}$ ‰	$\delta^{15}\text{N}$ ‰	TOC mg g ⁻¹	TN mg g ⁻¹	Chl <i>a</i> /total ratio
MCA	-23.2 ± 5.0	3.6 ± 1.2	9 ± 4	0.9 ± 0.5	0.5 ± 0.1
LBA	-22.1 ± 0.9	4.4 ± 0.5	24 ± 5	2.6 ± 0.6	0.4 ± 0.1
LSA	-20.0 ± 6.0	4.3 ± 1.1	5 ± 3	0.7 ± 0.2	0.7 ± 0.2
LSB	-19.7 ± 5.9	4.4 ± 1.0	26 ± 7	2.6 ± 0.8	0.5 ± 0.1

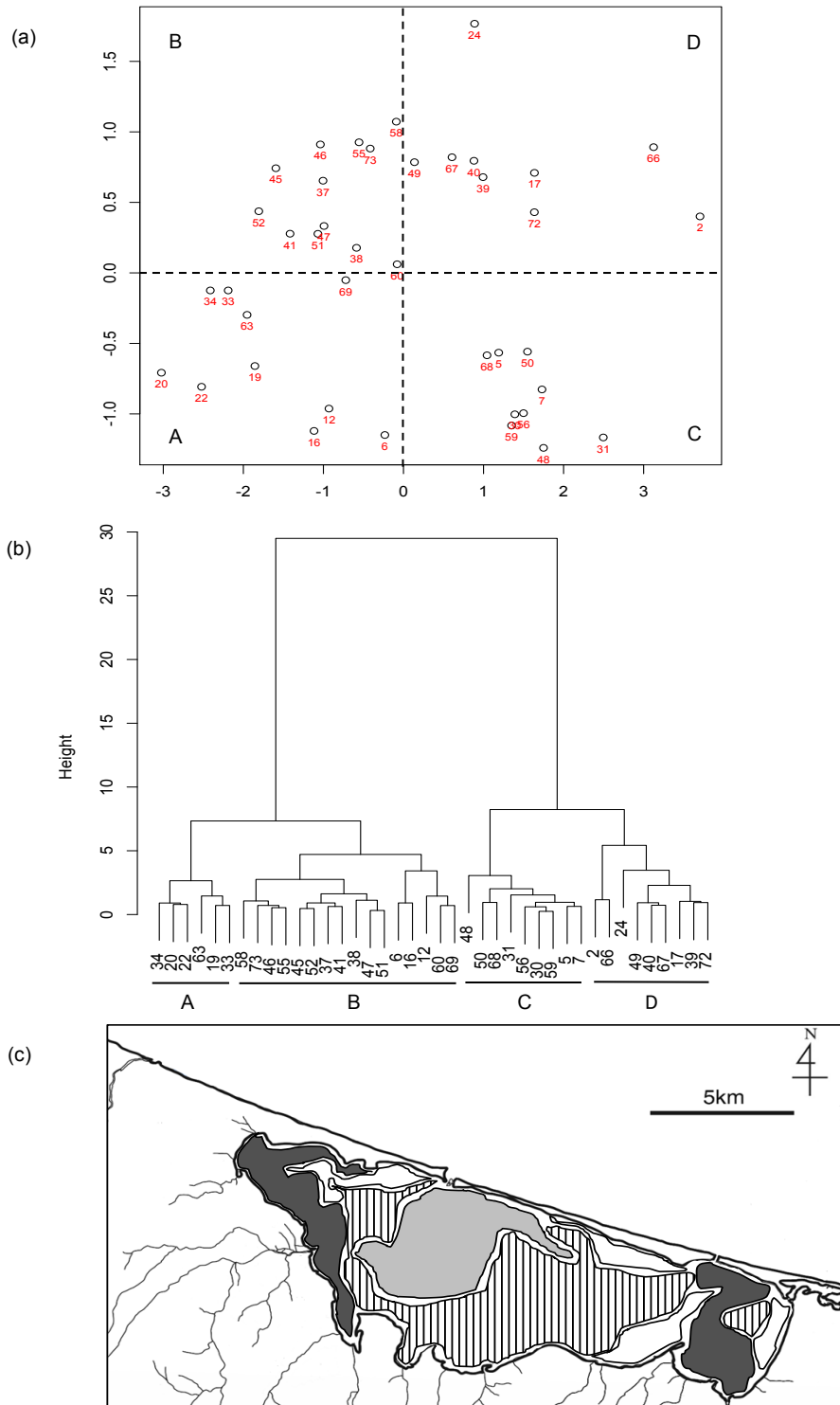


Fig.5.3 (a) Multidimensional scaling (MDS) ordination plots and (b) dendrogram of Ward's method clustering derived from TOC, TN, chl-*a* to total pigments, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ data of surface sediments in Lake Saroma. A, $\blacksquare$: the first channel area; B, ▨ : lake basin area; C, $\square$: lakeside-a area; D, $\blacksquare$: lakeside-b area.

5.4 考察

5.4.1 表層堆積物の有機物起源

水域生態系におけるこれまでの経験則では栄養段階が一つ上がるごとに $\delta^{13}\text{C}$ では 0–1 ‰、 $\delta^{15}\text{N}$ では 3.3 ‰ 上昇することが知られている (Wada et al., 1987)。サロマ湖の表層堆積物における $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ の範囲はそれぞれ -24.1–-16.7 ‰、1.3–5.3 ‰ であることから (Fig. 5.2.c)、複数の有機物起源が存在すること、少なくとも 2 つの栄養段階の有機物が混在していることは明らかである。

第 1 湖口周辺の $\delta^{13}\text{C}$ 値はサロマ湖北東に位置するオホーツク海沿岸の $\delta^{13}\text{C}$ 値 (-23 ‰) と同程度であった (Aya and Kudo, 2010) ことから、オホーツク海沿岸水がサロマ湖に流入していた。しかし、これらの $\delta^{13}\text{C}$ 値は一般的な海起源有機物が示す $\delta^{13}\text{C}$ 値より低く、どちらかと言うと、陸起源有機物が示す値に近かったことから、オホーツク海沿岸に河川水が流入していると考えられた。オホーツク海は宗谷暖流によって北海道の東岸に沿って南東流しており (青田ら, 1993)、サロマ湖の北西に位置する湧別川がサロマ湖沿岸への陸起源有機物の流入源として考えられた。第 1 湖口を通してサロマ湖に流入する湧別川河川水由来の陸起源物質の割合を以下の式を用いて算出した。

$$T(\%) = (\delta^{13}\text{C}_{\text{海}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{サ}}) / (\delta^{13}\text{C}_{\text{海}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{陸}}) * 100$$

T は陸起源有機物の割合、 $\delta^{13}\text{C}_{\text{海}}$ は海洋植物プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ 値 (Rau et al., 1982)、 $\delta^{13}\text{C}_{\text{陸}}$ は湧別川河川水の $\delta^{13}\text{C}$ 値、 $\delta^{13}\text{C}_{\text{サ}}$ は堆積物試料の $\delta^{13}\text{C}$ 値である。

第 1 湖口を通して流入する外海水の 70 ‰ は湧別川由来の陸起源有機物であり、サロマ湖北東のオホーツク海沿岸では 50 ‰ が陸起源有機物であることが明らかとなった。第

1 湖口から流入したこの陸起源有機物の輸送範囲を第 1 湖口からの距離に対する $\delta^{13}\text{C}$ 値の推移から検討したところ (Fig.5.4)、陸起源有機物は第 1 湖口から陸に向かって南西、南、南東方向へ輸送され中央域を経て南岸まで到達していることがわかった。また南東方向へは 8km 先まで輸送されていた (Fig.5)。ここで、サロマ湖内の流入河川である佐呂間別川と芭露川はそれぞれ $1.9 \text{ m}^3 \text{ sec}^{-1}$ 、 $3.3 \text{ m}^3 \text{ sec}^{-1}$ であった (サロマ湖養殖組合事業報告書, 2007)。一方、他の河川は流量が $0.1\sim 0.9 \text{ m}^3 \text{ sec}^{-1}$ の範囲であり、平均 $0.4\pm 0.3 \text{ m}^3 \text{ sec}^{-1}$ と微少である (サロマ湖養殖組合事業報告書, 2007)。そのため、第 1 湖口から流入した湧別川河川水は他河川に遮られることなく中央域を経て南岸まで到達したと考えられた。また、南東 8 km 先は佐呂間別川、南西 5 km 先は芭露川によって遮られ、その先はそれぞれの河川由来の陸起源有機物の安定同位体比を反映していると考えられた。これまでサロマ湖における陸起源有機物の流入源は佐呂間別川、芭露川と考えられていたが、第 1 湖口を通して湧別川河川水の陸起源有機物が流入していることが本研究で明らかとなった。

Stn.9、10 に比べて、湖盆域の $\delta^{13}\text{C}$ 値は 2 ‰程度、 $\delta^{15}\text{N}$ 値は 3 ‰程度高い。このことから、湖盆域は 1 つ上の栄養段階にある有機物が起源として考えられた。4.4.1 で述べたように植物プランクトン態炭素は TOC に対して 17%程度しか寄与していないこと、pheo pigment が高いことが明らかである。ここで、ホタテガイは Filter feeder であるため、排泄物に Chl *a* の分解物である pheo pigment 含む。このことから、ホタテガイ排泄物の負荷が推察された。サロマ湖では水柱の POM は沈降速度が遅いので外海水との海水交換によって外海に出て行くものが、ホタテガイによる摂餌、排泄によって糞として湖内にストックされ底層へと輸送されることが報告されている (西浜, 1994)。これらのことから、湖盆域の表層堆積物においてホタテガイ排泄物が有機物起源の一つである

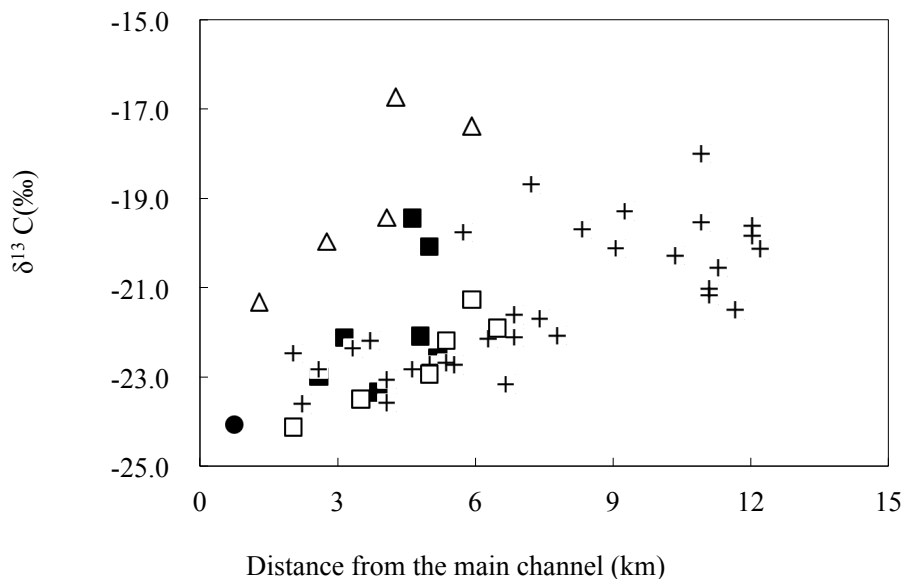


Fig.5.4 Carbon stable isotope ratio (‰) related to distance from the first channel. ●: main channel (Stn.10); △: western area; ■: southwest area; □: south area; +: southeast area.

と考えられた。

湖岸において非常に高い $\delta^{13}\text{C}$ 値が見られた。北海道のアマモ (Kajihara et al., 2010) やアドリア海のベニアマモ (Faganeli et al., 1986) の $\delta^{13}\text{C}$ 値は-10 ‰程度であることが報告されており、湖岸はアマモ起源有機物を反映していると考えられた。以上のことから、サロマ湖の表層堆積物における主な有機物起源は湧別川、佐呂間別川と芭露川、ホタテガイ排泄物、アマモであることが明らかとなった。

5.4.2 陸起源、ホタテガイ起源、アマモ起源有機物の空間分布

第4章では TOC、TN 量、Chl *a*/total pigmentns (Chl *a*+phaeopigment) のデータを用いて多変量解析し、サロマ湖の表層堆積物を有機物量から 2 つに分類している。Stn.24 と Stn. 58 は TOC 量が高いが (Table 5.1)、炭素窒素安定同位体比はそれぞれ $\delta^{13}\text{C}$: -20 ‰; $\delta^{15}\text{N}$:2.6 ‰、 $\delta^{13}\text{C}$: -21 ‰; $\delta^{15}\text{N}$:4.2 ‰と大きく異なる(Fig. 5.2)。TOC 量だけでなく有機物

起源によって堆積物を分類することでより詳細な底質環境を視覚的に把握することができる。本章では、第4章のデータに $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ 値を追加し有機物起源と有機物量によって表層堆積物を第1湖口域、湖盆域、湖岸 a, b 域に分類し (Fig.5.3)、区域毎の有機物起源からその空間分布について明らかにした。炭素窒素安定同位体比から堆積物表層に対するそれぞれの寄与率を以下の計算式を用いて算出した。エンドメンバーは陸起源 (河川水)、ホタテガイ起源 (ホタテガイ排泄物)、アマモ起源有機物とした。河川水の安定同位体比は湧別川、芭露川、佐呂間別川の平均値を用い、ホタテガイ排泄物は7月から12月の平均値を用いた。サロマ湖と同じ北海道に位置する火散布のアマモの安定同位体比 ($\delta^{13}\text{C}$: -10‰ ; $\delta^{15}\text{N}$: 5‰ ; Kajihara et al., 2010) を使用した。

$$f_R \delta^{13}\text{C}_R + f_S \delta^{13}\text{C}_S + f_Z \delta^{13}\text{C}_Z = \delta^{13}\text{C}_{\text{sample}}$$

$$f_R \delta^{15}\text{N}_R + f_S \delta^{15}\text{N}_S + f_Z \delta^{15}\text{N}_Z = \delta^{15}\text{N}_{\text{sample}}$$

$$f_R + f_S + f_Z = 1$$

f_R :河川の寄与率; f_S :ホタテガイ排泄物の寄与率; f_Z :アマモの寄与率

$\delta^{13}\text{C}_R$:河川水の炭素安定同位体素安定同位体比; $\delta^{13}\text{C}_Z$:アマモの炭素安定同位体比;

$\delta^{13}\text{C}_{\text{sample}}$:サンプルの炭素安定同位体比;

$\delta^{15}\text{N}_R$:河川水の窒素安定同位体比; $\delta^{15}\text{N}_S$:ホタテガイ排泄物の窒素安定同位体比; $\delta^{15}\text{N}_Z$:アマモの窒素安定同位体比; $\delta^{15}\text{N}_{\text{sample}}$:サンプルの窒素安定同位体比

堆積物表層において陸起源、ホタテガイ起源、アマモ起源有機物の平均寄与率はそれぞれ $45 \pm 17\%$ 、 $38 \pm 16\%$ 、 $17 \pm 12\%$ であった (Fig.5.5)。陸起源有機物の寄与率が最も高く、

第 1 湖口から流入する湧別川、芭露川、佐呂間別川起源の有機物がサロマ湖全域に分布しており、主な有機物起源であることが明らかとなった。アマモの平均寄与率は小さく、寄与率は浅瀬域において高いことから(Fig.5.5)、アマモは移流・拡散されず浅瀬域で分解堆積し、局所的に堆積物表層に影響していると推察された。第 1 湖口域、湖盆域では陸起源、ホタテガイ起源、アマモ起源有機物はそれぞれ $60\pm 18\%$ 、 $33\pm 17\%$ 、 $7\pm 5\%$ と $44\pm 13\%$ 、 $45\pm 16\%$ 、 $11\pm 7\%$ であった。第 1 湖口域と湖盆域では陸起源有機物とホタテガイ起源有機物が主な有機物であった。第 1 湖口域でホタテガイ養殖施設の隣接する地点においてホタテガイの寄与率が高かった。湖岸 a 域、湖岸 b 域では陸起源、ホタテガイ起源、アマモ起源有機物はそれぞれ $39\pm 18\%$ 、 $36\pm 17\%$ 、 $25\pm 4\%$ と $39\pm 18\%$ 、 $31\pm 24\%$ 、 $30\pm 16\%$ であった。湖岸域においても同様にホタテガイ養殖施設の隣接地点においてホタテガイの寄与率が高かった。このことから、ホタテガイ排泄物は養殖施設周辺にまで影響を与えていると考えられた。ホタテガイ養殖施設直下と隣接地点において、ホタテガイ排泄物の寄与率を算出したところ平均 $50\pm 7\%$ と高かった(Fig.5.5)。ホタテガイ養殖施設、または周辺における堆積物表層の有機物の約半数はホタテガイ由来であることが明らかとなった。ホタテガイは摂餌排泄を通して底層への有機物輸送に重要な役割を果たしていることが明らかとなった。また、ホタテガイ排泄物や陸起源有機物の寄与率は陸側やくぼみにおいて高かったことから、サロマ湖内の環流に沿って移流・拡散した後、くぼみや深層に集積堆積していると考えられた。

本章で得られた陸起源有機物、ホタテガイ排泄物の寄与率から中央域において陸起源、ホタテガイ起源有機物はそれぞれ 12 mg g^{-1} であることがわかった。ここで、4.4.2 で述べたように、底質環境を良好に保つためには TOC 量が 20 mg g^{-1} 以下にすることが望ましいことがわかっている。2005 年 9 月における中央域の TOC 量は $27\pm 2\text{ mg g}^{-1}$ であるこ

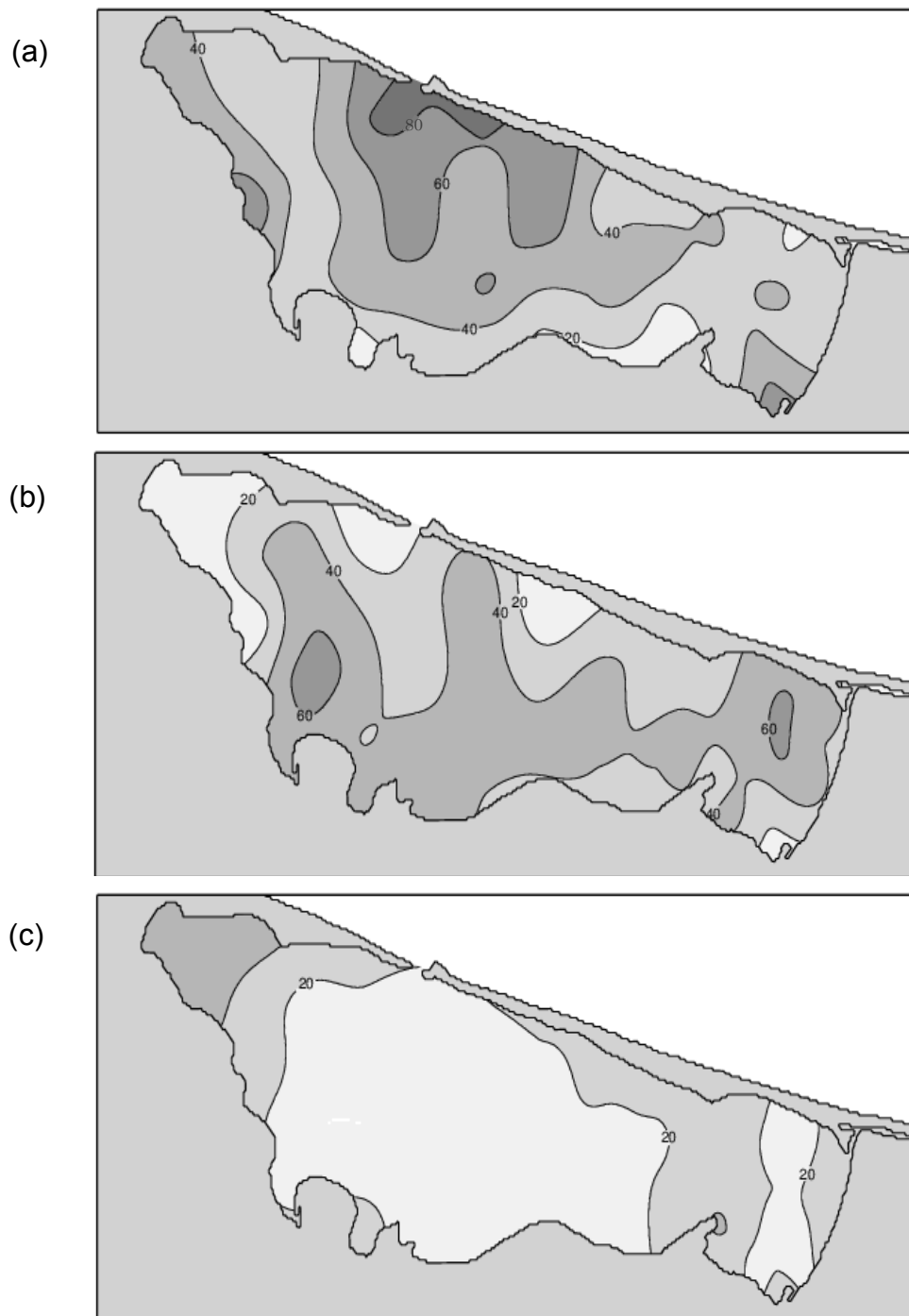


Fig.5.5 (a) Spatial distributions of contribution of river water, (b) spatial distributions of contribution of scallop biodeposition and (c) spatial distribution of contribution of zosteria in the surface (0-1cm) sediments of Lake Saroma.

とから、底質環境改善には主な有機物起源である河川とホタテガイ養殖からの負荷量を20 %程度削減することが必要である。本章においてホタテガイ養殖が盛んなサロマ湖において堆積物表層の有機物起源を明らかにすることが出来た。また、流入河川やホタテガイ養殖、アマモ起源有機物の影響について具体的に評価でき、底質環境を改善するための重要な情報が得られた。

第6章 総論

沿岸汽水湖は河川を通して陸から栄養塩が供給されるが、半閉鎖的であるため湖内に滞留しやすい性質を持っている。加えて、養殖が盛んな汽水湖では水柱に膨大な量の養殖施設と養殖魚介類が存在するため、独自の生態系や物質循環系構造となっている。また、養殖の負荷により富栄養化が進行しやすく、貧酸素水塊などによって養殖業に影響が出ている。養殖域における独自の物質循環系は、環境収容力を評価するため、また、環境を改善維持するために必要な基本的情報である。本研究では、ホタテガイ養殖が盛んなサロマ湖において、ホタテガイを中心とした物質循環系における物質とエネルギーの主な流れとなる摂餌と排泄に着目し、微細藻類群集（植物プランクトン、これまであまり顧みられなかった付着藻類および底生藻類）の役割について評価した。また、堆積物表層の有機物起源を推定し、基礎生産量と有機物起源からサロマ湖における低次生物生産過程について明らかにすることを目的とした。

これまで便宜的に植物プランクトンのみを物質循環系の起点である一次生産者として扱ってきた傾向がある。しかしながら、ホタテガイ養殖施設に付着した付着性微細藻類群集（付着藻類）は養殖施設が基質であるため、ホタテガイ餌資源として供給されやすい環境に生息していると推察された。そこで、第2章ではこれまで注目されてこなかったため知見がない付着藻類の現存量を把握し、基礎生産量測定法を確立した。付着藻類の現存量は $0.07\text{--}254\text{ mg m}^{-2}$ であり、付着藻類現存量は水温の推移に基本的には同調しており季節変動が見られた。付着藻類は2010年と2011年ともに春季ブルーム後は水温が上昇しているにもかかわらず現存量が著しく少なくリン制限下であることがわかった。また、秋季以降でも好冷性珪藻の増殖に好環境であったため高い現存量を示した。

付着藻類の現存量は水柱 Chl *a* 現存量に匹敵するほど大きく物質循環系に与える影響は大きいと推察された。また、本研究から付着珪藻の基礎生産量測定法は水流を発生された培養槽において培養海水中の Chl *a* 濃度も合わせて測定した比増殖速度から基礎生産量を測定する方法が最適であることが明らかとなった。

次に、第2章で確立した方法を用いて付着藻類、および、底生微細藻類群集（底生藻類）の基礎生産量を測定した。また、植物プランクトンの基礎生産量についても把握しサロマ湖の基礎生産力を評価した（第3章）。また、植物プランクトン、底生藻類、付着藻類の餌資源量を算出し、ホタテガイの餌要求量との関係を明らかにした（第3章）。その結果、植物プランクトン、付着珪藻、底生珪藻の基礎生産量は季節変動を示し、春季・秋季ブルームが見られた。付着藻類の Chl *a* 現存量は植物プランクトン、底生藻類に比べて低かったが、基礎生産量は $0.1-2.7 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ と高く光合成速度が速いことがわかった。これまで評価されてこなかった付着藻類は物質循環系において基礎生産者として大きな役割を果たしていることが明らかとなった。三種微細藻類群集の総餌資源量はホタテガイの餌要求量に対して夏季において若干不足していたが春季と秋季以降は十分に賄っていた。また、三種微細藻類群集は互いに補い合ってホタテガイの餌要求量を賄っていることが明らかとなった。垂下養殖域において養殖ロープに付着した付着藻類の餌資源としての役割は大きく、餌資源量を評価する際は植物プランクトン、底生藻類だけでなく付着藻類の基礎生産量を考慮する必要がある。ホタテガイの餌供給量が多くなる7月から9月の植物プランクトン、付着藻類、底生藻類の平均総基礎生産量は $0.5 \pm 0.3 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ であり、ホタテガイ餌要求量は $0.5 \pm 0.2 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ と同等であった。つまり、基礎生産量の点からは現在のホタテガイ養殖量は適量であり、環境収容力の範囲内であると推察された。今後も環境収容力に見合った養殖量を遵守することが持続的な養殖に

不可欠であり、三種微細藻類群集の基礎生産量のモニタリングを継続するべきである。

ホタテガイは基礎生産者を摂餌した後、水柱に排泄物として有機物を排出し表層堆積物に輸送される。そこで、第4章ではサロマ湖全域における堆積物表層の有機炭素(TOC)、有機窒素(TN)、ホタテガイの餌源である Chl *a* と排泄物に含まれる Chl *a* の分解物である phaeopigment の水平分布を明らかにした。また、養殖が開始されてから過去40年間の TOC の変遷と人間活動の関係についても評価した。サロマ湖は有機物量が多い地域(RA)と有機物量が少ない地域(PA)に分けられた。RAはPAに比べて富栄養化が進行しており、ホタテガイ養殖が集中している地域であった。TOC量は湖口の開削とホタテガイ養殖の自粛により減少したがホタテガイ養殖が再開されると再び増加した。ホタテガイ漁獲高が順調な1988年から水深15 m以深の表層堆積物において TOC 量が少なくとも 7 mg g^{-1} 程度増加しており、長期的な養殖ホタテガイ排泄物の負荷などが影響している推察された。底質環境が良好であった1988年では水深15 m以深における TOC 量は 20 mg g^{-1} 以下であった。一方、底質が悪化し貧酸素水塊が発生した期間の TOC 量は少なくとも $24 \pm 1 \text{ mg g}^{-1}$ (1995年)であったことから、良好な底質環境は水深15 m以深の表層堆積物において TOC 量は 20 mg g^{-1} 以下であると推察された。今後、RAの水深15 m以深における TOC 量に留意しなければならない。

第3章で明らかになった表層堆積物における有機物はホタテガイ排泄物由来なのだろうか。そこで、炭素窒素安定同位体比を用いて堆積物表層における有機物起源とその影響範囲について明らかにした(第4章)。サロマ湖の表層堆積物における $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ 値から、複数の有機物起源が存在すること、少なくとも2つの栄養段階の有機物が混在していることは明らかである。第1湖口周辺の $\delta^{13}\text{C}$ 値からサロマ湖の北西に位置する湧別川河川水がオホーツク海を通してサロマ湖に流入していることがわかった。また、

湧別川由来陸起源有機物は他河川に遮られることなく、第 1 湖口から陸に向かって南西、南、南東方向へ輸送され中央域を経て南岸まで到達していることが明らかとなった。またその先では東部は佐呂間別川、西部は芭露川の影響を受けていることが明らかとなった。湖盆域の $\delta^{13}\text{C}$ 値、 $\delta^{15}\text{N}$ 値から、湖盆域は 1 つ上の栄養段階にある有機物が起源として考えられた。加えて、TOC 量や phaeo pigment 量から有機物起源はホタテガイ排泄物であると推察された。湖岸において非常に高い $\delta^{13}\text{C}$ 値が見られたことから、アマモ起源有機物を反映していると考えられた。表層堆積物において陸起源、ホタテガイ起源、アマモ起源有機物の平均寄与率はそれぞれ $45\pm 17\%$ 、 $38\pm 16\%$ 、 $17\pm 12\%$ であった。陸起源有機物の寄与率が最も高く、第 1 湖口から流入する湧別川、芭露川、佐呂間別川起源の有機物がサロマ湖全域に分布しており、主な有機物起源であることが明らかとなった。アマモの平均寄与率は小さく、また、浅瀬域において高いことから、アマモは移流・拡散されず浅瀬域で分解堆積し、局所的に表層堆積物に影響していると推察された。ホタテガイ養殖施設直下と隣接地点において、ホタテガイ排泄物の寄与率は平均 $50\pm 7\%$ と高く、ホタテガイ養殖施設、または周辺における堆積物表層の有機物の約半数はホタテガイ由来であることが明らかとなった。ホタテガイは摂餌排泄を通して底層への有機物輸送に重要な役割を果たしていることが明らかとなった。また、ホタテガイ排泄物や陸起源有機物の寄与率は陸側やくぼみにおいて高かったことから、サロマ湖内の環流に沿って移流・拡散した後、くぼみや深層に集積堆積していると考えられた。底質環境の悪化が懸念されている湖盆域において、主な有機物起源は河川とホタテガイであった。湖盆域における表層堆積物の平均 TOC 量は $27\pm 2\text{ mg g}^{-1}$ であり、陸起源、ホタテガイ起源有機物はそれぞれ 12 mg g^{-1} であった。1995 年の平均 TOC 量は 24 mg g^{-1} であることから 2005 年までの 10 年間で 3 mg g^{-1} 増加しており、 m^2 あたりに換算すると 0.9 gC m^{-2}

yr⁻¹ ずつ堆積量が増加していたことが明らかとなった。サロマ湖の底質を良好な状態に改善するためには上記で述べたように、湖盆地における表層堆積物の平均 TOC 量を 20 mg g⁻¹ 以下にする必要が有る。つまり、河川からの陸起源有機物とホタテガイ養殖からの排泄物の負荷量を 20 % 程度削減することで底質環境が改善されと考えられた。本章において、ホタテガイ養殖が盛んなサロマ湖において堆積物表層の有機物起源を明らかにすることが出来た。また、流入河川やホタテガイ養殖、アマモ起源有機物の影響について具体的に評価でき、底質環境を改善するための重要な情報が得られた。

本研究結果からサロマ湖におけるホタテガイを中心とした物質循環系の炭素収支を具体的に明らかにした。サロマ湖の水柱における植物プランクトン、付着藻類、底生藻類の平均基礎生産量はそれぞれ 0.4±0.3 gC m⁻² d⁻¹、0.2±0.1 gC m⁻² d⁻¹、0.3±0.1 gC m⁻² d⁻¹ であり（春季ブルーム時を除く）、一年間の平均総基礎生産量は 329 gC m⁻² yr⁻¹ となる。そのうちホタテガイが 220 gC m⁻² yr⁻¹ を摂餌し、205 gC m⁻² yr⁻¹ を排泄物として水柱に排出する。ゆえに、中層では沈降粒子量は 334 gC m⁻² yr⁻¹ となることが明らかとなった。表層堆積物における TOC 現存量は 0.5 gC/m² であり平均堆積速度は 0.28±0.17 g cm⁻² yr⁻¹（菊池ら、1984）であることから、埋没量は 64 gC m⁻² yr⁻¹ と算出された。つまり、中層における沈降粒子量のうち 81 % が輸送堆積過程において分解され、最終的に 19 % が埋没することが明らかとなった。そのうち、ホタテガイ養殖域周辺では陸起源有機物が 25.6 gC m⁻² yr⁻¹、ホタテガイ起源有機物が 32 gC m⁻² yr⁻¹、アマモ起源有機物が 6.4 gC m⁻² yr⁻¹ 埋没することが明らかとなった。

今後サロマ湖の環境を改善・維持するためには、サロマ湖に流入する負荷量を制限することが得策であると考えられる。その中でもコントロールしやすいホタテガイの養殖量を物質循環系の収支に合わせて推定するのが有効であると考えた。基礎生産者の餌資源

量とホタテガイの摂餌量の点からは現在の養殖量は許容範囲内であった。しかしながら、底質環境の点からは養殖量過多であることが明らかとなった。持続的な養殖業のためには養殖量を早急に再検討する必要があるだろう。

謝辞

本研究は、著者が在籍した北海道大学大学院環境科学院において実施したものである。

本研究を行うに当たって、北海道大学大学院環境科学院教授 門谷 茂先生には主指導教官として、常に的確なご指導を賜った。また、副査として北海道大学大学院環境科学院教授 岸 道郎先生、北海道大学大学院環境科学院准教授 工藤 勲先生、北海道大学大学院環境科学院准教授 上野 洋路先生、東京農業大学生物産業学部教授 塩本 明弘先生には、本研究について貴重なるご助言とご校閲の労を賜った。

本研究を行うにあたってサロマ湖養殖漁業協同組合の平出 孝幸参事、前川 公彦研究部長、阪口 耕一主任技師、橋本 敏文みちしお船長に現地でのサポートやご助言を賜った。

東京農業大学生物産業学部講師 園田 武先生、北海道立環境科学研究センターの方々には共に調査を行った際にご協力ご助言を賜った。

National Research council, Institute for Coastal Marine Environment Dr. Paolo Mgniからは本稿に対する建設的な批評を頂き、また、有限会社シーベック柴沼成一郎氏からは現場調査にあたってご協力を頂いた。

共に調査分析を行った海洋圏科学コース卒業生の森田 康氏には多大なるご協力を賜った。また、2005年から2014年に海洋圏科学コースに在籍された学生の皆様にも多くのご協力を賜った。

これら諸先生方ならびに諸氏の協力の下に、本稿は執筆された。これらの方々に深く御礼申し上げる。

最後に、本研究を進めるにあたり全面的な協力と、心の支えとなってくれた西澤 周平氏、春希氏に深く感謝の意を表する。そして、学生生活を常に肯定的に見守り、物心面において支援を続けてくれた寺崎家、西澤家の両親に感謝の意を表する。

引用文献

- Admiraal, W. (1977): Influence of light and temperature on the growth rate of estuarine benthic diatoms in culture. *Marine Biology*, 39, 1-9.
- Allen, GP, J. C Salmon, P. Bassoullet, Y. D. Penhoat and P. C. de Grandpré (1980): Effects of tide on mixing and suspended sediment transport in macrotidal estuaries. *Sediment Geol*, 26, 69-90.
- Allen, G. P., J. C. Salomon, P. Bassoullet, Y. D. Penhoat and P. C. de Grandpré (1980): Effects of tide on mixing and suspended sediment transport in macrotidal estuaries. *Sedimentary Geology*, 26, 69-90.
- Anschutz, P., G. Chaillou and P. Lecroart (2007): Phosphorus diagenesis in sediment of the Thau Lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 72, 447-456.
- Antia, N. J., C. D. Mcallister, T. R. Parsons, K. Stephens and J. D. H. Strickland (1963): Further measurements of primary production using a large-volume plastic sphere. *Limnology Oceanography*, 8, 166-183.
- Antoine, S. E. and K. Benson-Evans (1982): The effect of current velocity on the rate of growth of benthic algal communities. *Int. Rev. Gesamten Hydrobiol*, 67, 575-583.
- 青田昌秋, 石川正雄, 松山優治, 山田俊郎, 鶴林隆久 (1993): 宗谷暖流の流れの特徴沿岸海洋研究ノート, 31: 49-56.
- Aya F. A. and I. Kudo (2010): Isotopic shifts with size, culture habitat, and enrichments between the diet and tissues of the Japanese scallop *Mizuhopecten yessoensis* (Jay, 1857). *Marin Biology*, 157, 2157-2167.
- Banse, K. (1977): Determining the carbon-to-chlorophyll ratio of natural phytoplankton. *Marin*

- Biology, 41, 199-212.
- Barnes, R. S. K. (1980): Coastal Lagoons. Cambridge University Press. Cambridge, UK, 106 pp.
- Barros, G. V., L. A. Martinelli, T. M. O. Novais, J. P. H. B. Ometto and G. M. Zuppi (2010): Stable isotopes of bulk organic matter to trace carbon and nitrogen dynamics in an estuarine ecosystem in Babitonga Bay (Santa Catarina, Brazil). *Sci Total Env*, 408, 2226-2232.
- Bordovski, O. K. (1965): Accumulation of organic matter in bottom sediments. *Marine Geology*, 3, 33-82.
- Brand, L. E., R. R. L. Guillard and L. S. Muphy (1981): A methods for the rapid and precise determination of acclimated phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, 3, 193-201.
- Carlson, D. J., D. W. Townsend, A. L. Hilyard and J. F. Eaton (1984): Effect of an intertidal mudflat on plankton of the overlying water column. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sience*, 41, 1523-1528.
- Christensen, P. B., R. N. Glud, T. Dalsgaard and P. Gillespie (2003): Impacts of longline mussel farming on oxygen and nitrogen dynamics and biological communities of coastal sediments. *Aquaculture*, 218, 567-588.
- Cloern, J. E., E. A. Canuel, D. Harris (2002): Stable carbon and nitrogen isotope composition of aquatic and terrestrial plants of the San Francisco Bay estuarine system. *Limnol Oceanogr*, 47, 713-729.
- Cloern, L. E. (1982): Does the benthos control phytoplankton biomass in South San Francisco Bay ? *Marine Ecology progress series*, 9, 191-202.
- Colijin, F. and V. N. de Jonge (1984): Primary production of microphytobenthos in the

- Ems-Dollard Estuary. *Marine Ecology Progress Series*, 14, 185-196.
- Costanzo, S.D., O'Donohue, M.J., Dennison, W.W. (2004): Assessing the influence and distribution of shrimp pond effluent in a tidal mangrove creek in north-east Australia. *Marine Pollution Bulletin*, 44, 1259-1268.
- Cromwell, J. E. (1971): Barrier coast distribution: a worldwide survey. In: *Second National Coastal Shallow Water Research Conference. Abstract*. Baton Rouge, LA. p.50.
- Danovaro, R. (2003): Pollution threats in the Mediterranean Sea: An overview. *Chemistry and Ecology*, 19, 15-32.
- Danovaro, R., C. Gambi, G. M. Luna and S. MIRTO (2004): Sustainable impact of mussel farming in the Adriatic Sea (Mediterranean Sea): evidence from biochemical, microbial and meiofaunal indicators. *Marine Pollution Bulletin*, 49, 325-333.
- De Casabianca, M. L., T. Laugier, and E. Marinho-soriano (1997): Seasonal changes of nutrients in water and sediment in a Mediterranean lagoon with shellfish farming activity (Thau lagoon, France). *Journal of Marine Science*, 54. 905-916.
- De Jonge, D. J. and J. E. E. van Beusekom (1995): Wind- and tide- induced resuspension of sediment and microphytobenthos from tidal flats in the Ems Estuary. *Limnology and Oceanography*, 40, 766-778.
- Dubois, S., N. Savoye, A. Grémare, M. Plus, K. Charlier, A. Beltoise and H. Blanchet (2012): Origin and composition of sediment organic matter in a coastal semi-enclosed ecosystem: an elemental and isotopic study at the ecosystem space scale. *Journal of Marine Systems*, 94, 64-73.
- Duncan, S. W. and D. W. Blinn (1989): Importance of physical variables on the seasonal

- dynamics of epilithic algae in a highly shaded canyon stream. *J. phycol*, 25, 455-461.
- Faganeli, J., B. Ogorelec, M. Mišič, T. Dolenc and J. Pezdič (1987): Organic geochemistry of two 40-m sediment cores from the Gulf of Trieste (Northern Adriatic). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 25, 157-167.
- Fenton, G. E. and D. A. Ritz (1988): Changes in carbon and hydrogen stable isotope ratios of macroalgae and seagrass during decomposition. *Estuar Coast Shelf Sci*, 26, 429-436.
- 風呂田利夫 (1991): 東京湾内底生生物の生き残りと繁栄. 沿岸海洋研究ノート, 29, 3-12.
- Ghosh, M. and J. P. Gaur (1998): Current velocity and the establishment of stream algal periphyton communities. *Aquatic Botany*, 60, 1-10.
- Giles, H. and C. A. Pilditch (2006): Effects of mussel (*Perna canaliculus*) biodeposit decomposition on benthic respiration and nutrient fluxes. *Marine Biology*, 150, 261-271.
- Gowen, R. J., D. P. Weston and A. Ervik (1991): Aquaculture and the benthic environment: a review. In *Nutritional Strategies and Aquaculture Waste*. COWEY, C.B. and C.Y. CHO (eds.), *Proceedings of the First International Symposium on Nutritional Strategies in Management of Aquaculture Waste*, University of Guelph, Ontario, Canada. Fish Nutrition Research Laboratory, University of Guelph, pp.187-205.
- 萩野静也 (1984): サロマ湖の海水交流に関する研究. 水産工学研究所研究報告, 6, 1-15.
- Hama, T., T. Miyazaki, Y. Ogawa, T. Iwakuma, M. Takahashi, A. Otsuki and Ishimura S. (1983): Measurement of photosynthetic production of a marine phytoplankton population using a stable ^{13}C isotope. *Marine Biology*, 73, 31-36.
- Hargrave, B. J., N.J.Prouse G. A. Phillips and P. A. Neame (1983): Primary production and

- respiration in pelagic and benthic communities at two intertidal sites in the upper Bay of Fundy. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 40, 229-243.
- Hedges, J. I., W. A. Clark, P. D. Quay, J. E. Richey, A. H. Devol and U. M. Santos (1986): Compositions and fluxes of particulate organic material in the Amazon River. *Limnology and Oceanography*, 31, 717-738.
- Hyland, J., L. Balthis, I. Karakassis, P. Magni, A. Petrov, J. Shine, O. Vestergard and R. Warwick (2005): Organic carbon content of sediments as an indicator of stress in the marine benthos. *Marine Ecology Progress Series*, 295, 91-103.
- Inglis, G. J., B. J. Hayden and A. H. Ross (2000): An overview of factors affecting the carrying capacity of coastal embayment for mussel culture. NIWA client Report: CHC00/69, Project No.: MFE00505, National Institute of Water & Atmospheric Research Ltd., Christchurch, New Zealand, pp 31.
- Joint, I. R. (1978): Microbial production of an estuarine mudflat. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 7, 185-195.
- 城 久 (1991): 大阪湾の開発と海域環境の変遷. 沿岸海洋研究ノート, 29, 3-12.
- Kajihara, R., T. Komorita, A. Hamada, S. Shibamura, T. Yamada and S. Montani (2010): Possibility of direct utilization of seagrass and algae as main food resources by small gastropod, *Lacuna decorata*, in a subarctic lagoon, Hichirippu, eastern Hokkaido, Japan with stable isotope evidences of carbon and nitrogen. *Plankton and Benthos Research*, 5, 90-97.
- Kamermans, P. (1994): Similarity in food source and timing of feeding in deposit- and suspension-feeding bivalves. *Marine Ecology Progress Series*, 104, 63-75.
- 神山孝史, 山内洋幸, 岩井拓郎 (2006): カキ養殖における餌料プランクトン環境 (石巻

湾の枝湾, 萩浜湾海域を中心に) . 日本ベントス学会誌, 61, 53-58.

Kapetsky, J. M. (1984): Coastal lagoon fisheries around the world: some perspectives on fishery yields and other comparative fishery characteristics. In Management of coastal lagoon fisheries. FAO Stud. Rev. GFCM No. 61. Volume 1, Rome (Kapetsy, J. M. and Lasserre, G., eds). 97-139.

鹿島 薫 (1996): 網走湖・サロマ湖の湖底堆積物から得られた珪藻遺骸群集. *Laguna*, 3, 33-39.

Katsuki, K., K. Seto, R. Nomura, K. Maekawa and B. K. Khim (2009): Effect of human activity on Lake Saroma (Japan) during the past 150 years: evidence by variation of diatom assemblages. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 81, 215-224.

河村和彦 (1998): 付着珪藻—その生態と付着生物群集における役割. *SESSILE ORGANISMS*, 15, 15-22.

菊池和夫, 野沢靖, 松本英二(1984): 堆積物からみたサロマ湖の環境変化について. 北海道水産試験場研究報告, 26, 11-24.

Kishi, M. J., N. Higashi, M. Takagi, K. Sekiguchi, H. Otobe, K. Furuya and T. Aki (2003): Effect of aquaculture on material cycled in Otsuchi Bay, Japan. *Otsuchi Marine Science*, 28, 1-7.

Kjerfve, B. (1986): Comparative oceanography of coastal lagoons. In: *Estuarine Variability*. (Wolfe D. A., ed.). Academic Press, New York. pp. 63-81.

Kjerfve, B. (1994): Coastal lagoons. In: *Coastal lagoons Processes*. (Kjerfve B. ed). Elsevier Science Publishers B.V. Elsevier Oceanography Series, 60. pp1-8.

小池裕子, 中島 徹, 中井信之(1992): 東京湾小櫃川河口干潟におけるアサリの植生と

- 貝殻成長. 水産工学, 29, 105-112.
- 小松輝久, 佐川龍之, 三上温子(2006): 干潟生態系における藻場の分布とその役割. 地球環境, 11, 207-213.
- 蔵田 護 (1996): オホーツク海における放流ホタテガイの呼吸量. 北海道水産試験場研究報告, 49, 7-13.
- 蔵田 護, 千川 裕, 西浜雄二 (1991): サロマ湖における垂下養成ホタテガイの摂餌量. 北海道水産試験場研究報告, 37, 37-53.
- Li, J. and Z. Chen (1998): Sediment resuspension and implications for turbidity maximum in the Changjiang Estuary. *Marine Geol.* 148, 117-124.
- Lively, J. S., Z. Kaufman and E. J. Carpenter (1983): Phytoplankton ecology of a barrier island estuary: Great South Bay, New York. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 16, 51-68.
- Lock, M. A. and P. H. John (1979): The effect of flow patterns on uptake of phosphorus by river periphyton. *Limnology and Oceanography*, 24, 376-383.
- Loo, L. and R. Rosenberg (1988): Bivalve suspension-feeding dynamics and benthic-pelagic coupling in an eutrophic marine bay. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 130, 253-276.
- Lucas et al., C. H., C. Banham and P. M. Holligan (2001): Benthic-pelagic exchange of microalgae at a tidal flat. 2. Taxonomic analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 212, 39-52.
- Macintosh, D. J. (1994): Aquaculture in coastal lagoons. In: *Coastal lagoons Processes*. (Kjefve B. ed). Elsevier Science Publishers B.V. Elsevier Oceanography Series, 60. pp401-442.
- Magni, P. and S. Montani (1997): Development of benthic microalgal assemblages on an

- intertidal flat in the Seto Inland Sea, Japan: effects of environmental variability. *La mer*, 35, 137-148.
- Magni, P., D. Tagliapietra, C. Lardicci, L. Balthis, A. Castelli and S. Como, G. Fragipane, G. Giordani, J. Hyland, F. Maltagliati, G. Pessa, A. Rismondo, M. Tataranni, P. Tomassetti and P. Viaroli (2009): Animal-sediment relationships: Evaluating the 'Pearson-Rosenberg paradigm' in Mediterranean coastal lagoons. *Marine Pollution Bulletin*, 58, 478-486.
- Mariotti, A., C. Lancelot, G. Billen (1984): Natural isotope composition of nitrogen as a tracer of origin for suspended organic matter in the Scheldt estuary. *Geochim Cosmochim Acta*, 48, 549-555.
- Matson, E. A., M. M. Brinson (1990): Stable isotope and the C:N ratio in the estuaries of the Pamlico and Neuse Rivers, North Carolina. *Limnol Oceanogr*, 35, 1290-1300.
- Mazouni, N. (2004): Influence of suspended oyster cultures on nitrogen regeneration in a coastal lagoon (Thau, France). *Marine Ecology Progress series*, 276, 103-113.
- Mazzola, A., S. Mirto and R. Danovaro (1999): Initial fish-farm impact on meiofaunal assemblages in coastal sediments of the western Mediterranean. *Marine Pollution Bulletin*, 38, 1126-1133.
- McIntire, C.D. (1966): Some effects of current velocity on periphyton communities in laboratory streams. *Hydrobiologia*, 27, 559-570.
- Meade, R. H. (1972): Transport and deposition of sediments in estuaries. In: *Environmental Framework of Coastal-plain Estuaries*. (Nelson, B. W. ed), Geological Society of America Memoirs, 133, pp.91-120.
- Mee, L. D. (1978): Coastal lagoons. In: *Chemical Oceanography*. (J. Riley and O. Skirrow,

- eds.). Academic Press. New York. Second edition. Vol. 7. pp. 441-490.
- Meyers, P. A. (1997): Organic geochemical proxies of paleoceanographic, paleolimnologic, and paleoclimatic processes. *Organic Geochemistry*, 27, 213-250.
- Minagawa, M. and E. Wada (1984): Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochim Cosmochim Acta*, 48, 1135-1140.
- Mirto, S., T. La Rosa, R. Danovaro and A. Mazzola (2000): Microbial and meiofaunal response to intensive mussel-farm biodeposition in coastal sediments of the Western Mediterranean. *Marine Pollution Bulletin*, 40, 244-252.
- 三戸勇吾, 山田佳裕, 山本敏哉, 中島沙知, 白金晶子, 堤 裕昭, 多田邦尚 (2007): 知多湾における堆積物柱の有機物の起源. *日本水産学会*, 73(1), 1-7.
- Mizuno, M. (1992): Influence of salinity on the growth of marine and estuarine benthic diatoms. *Japanese Journal of phycology (Sorui)*, 40, 33-37.
- Montani, S., P. Magni and N. Abe (2003): Seasonal and interannual patterns of intertidal microphytobenthos in combination with laboratory and areal production estimates. *Marine Ecology Progress Series*, 249, 79-91.
- More, N. H. and D. J. Slinn (1984): The physical hydrology of a lagoon system on the pacific coast of Mexico. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 19, 413-426.
- 長田 宏, 小川嘉彦 (1997): 日本周辺海域における漁業生産量と海域の基礎生産量の指標としての透明度との関係. *日本海区水産研究所研究報告*, 47, 23-32.
- 西浜 雄二 (1982): 噴火湾とホタテガイ養殖, *水産北海道協会*, pp56-57.
- 西浜雄二 (1994): オホーツクのホタテ漁業. *北海道大学出版*, pp. 112-118.

- 西浜雄二, 干川裕 (1992): サロマ湖における底泥の粒度組成と有機炭素含有率の分布.
北海道水産試験場研究報告, 39, 1-9.
- Nixon, S. W. (1998): Physical energy inputs and comparative ecology of lake and marine ecosystems, *Limnology and Oceanography*, 33, 1005-1025.
- Ogrinc, N., G. Fontolan, J. Faganeli, S. Covelli (2005): Carbon and nitrogen isotope compositions of organic matter in coastal marine sediments (the Gulf of Trieste, N Adriatic Sea): indicators of sources and preservation. *Marine Chemistry*, 95, 163-181.
- O'Leary, M. H. (1981): Carbon isotope fractionation in plants. *Phytochemistry*, 20, 553-567.
- Parsons, T. R., Y. Maita and C. M. Lalli (1984): (a). A manual of Chemical and Biological Analysis. Pergamon Press, Oxford, p.118, 173.
- Parsons, T. R., M. Takahashi and B. Hargrave (1984): (b). Biological Oceanographic Processes third edition., Pergamon press, pp. 48-49.
- Pearson, T. H. and K. D. Black (2001): The environmental impacts of marine fish cage culture. In *Environmental Impacts of Aquaculture*. Black, K.D. (ed.), Sheffield Academic Press, pp.1-31.
- Peters, K. E., R. E. Sweeney, I. R. Kaplan (1978): Correlation of carbon and nitrogen stable isotope ratios in sedimentary organic matter. *Limnol Oceanogr*, 23, 598-604.
- Phleger, F.B. (1969): Some general features of coastal lagoons. In *Lagunas Costeras, un Simposio* (Castañares, A. and Phleger, F.B., eds), Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF, pp.5-26.
- Plante-cuny, M. R., C. Barranguet, D. Bonin and C. Grenz (1993): Does chlorophyllide a reduce reliability of chlorophyll a measurements in marine coastal sediments? *Aquaculture*

Sciences, 55, 19-30.

Rau, G. H., R. E. Sweeney, I. R. Kaplan (1982): Plankton ^{13}C : ^{12}C ratio changes with latitude: differences between northern and southern oceans. *Deep Sea Research*, 29, 1035-1039.

Reisen, W. K., and D. J. Spencer (1970): Succession and current demand relationships of diatoms on artificial substrates in Prater's Creek, South Carolina. *J. Phycology*, 6, 117-121.

三瓶良和, 倉門由希子, 清水 紋, 高安克己, 石田聖 (1997): サロマ湖・網走湖底質の有機炭素・窒素・イオウ濃度. *日本有機地球化学会*, 12, 51-60.

サロマ湖養殖漁業組合 (2005): 2005 年調査結果報告書. サロマ湖養殖漁業組合出版, 北海道, p.16.

サロマ湖養殖漁業組合 (HP): <http://saromako.org/>

佐竹俊孝 (1967): サロマ湖の底質粒度組成. *日本地質学会*, 73, 429-440.

Shaffer, G. P. and M. J. Sullivan (1988): Water column productivity attributable to displaced benthic diatoms in well-mixed shallow estuaries. *Journal of Phycology*, 24, 132-140.

Sikora, W. B. and B. Kjerfve (1985): Factors influencing the salinity of Lake Pontchartrain, Louisiana, a shallow coastal lagoon: analysis of a long-term data set. *Estuaries*, 8, 170-180.

Smith, P. E. and R. W. Eppley (1982): Primary production and the anchovy population in the Southern California Bight: Comparison of time series. *Limnology and Oceanography*, 27, 1-17.

園田 武, 中尾繁, 高安克己 (2002): サロマ湖の多毛類群集の構造特性と漁場環境: 過去 20 年間の変更傾向. *Laguna*, 9, 19-30.

Sundbäck, K., P. Nilsson, C. Nilsson and B. Jönsson (1996): Balance between autotrophic and heterotrophic components and processes in microbenthic communities of sandy sediments: A

- field study. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 43, 689-706.
- Tada, K., S. Pithakpol, K. Ichimi and S. Montani (2000): Carbon, nitrogen, phosphorus, and chlorophyll a content of the large diatom, *Coscinodiscus wailesii* and its abundance in the Seto Inland Sea, Japan. *Fisheries Science*, 66, 509-514.
- Tagliapietra, D., M. Sigovini and P. Magni (2012): A unified view of benthic succession models for coastal lagoons. *Hydrobiologia*, 686, 15-28.
- 武内智行, 坂田年隆, 早瀬吉雄(1990): 亜寒帯域の海跡湖における環境保全に関する研究. 開発土木研究所報告, 92.
- Tanaka, N. (1984): The cell division rates of ten species of attaching diatoms in natural seawater. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 50 (6), 969-972.
- 田中正午, 小原昭雄, 上川慶蔵 (1952): ホタテガイ種苗確保調査. 道立総合研究機構水産研究本部網走水産試験場 (未公開).
- Trottet, A., S. Roy, E. Tamigneaux, C. Lovejoy and R. Tremblay (2008): Influence of suspended mussel farming on planktonic community in Grande-Entrée Lagoon, Magdalen Island (Québec, Canada). *Aquaculture*, 276, 91-102.
- Underwood, G. J. C. and J. Kromkamp (1999): Primary production by phytoplankton and microphytobenthos in estuaries. *Advances in Ecological Research*, 29, 93-152.
- Vaulot, D. and G. F. Frisoni (1986): Phytoplanktonic productivity and nutrients in five Mediterranean lagoons. *Oceanologica Acta*, 9, 57-63.
- Vittor, C. D., J. Faganeli, A. Emili, S. Covelli, S. Predonzani and A. Acquavita (2012): Benthic fluxes of oxygen, carbon and nutrients in the Marano and Grado Lagoon (northern Adriatic Sea, Italy). *Estuarine, Coastal Shelf Science*, 113, 57-70.

- Wada, E., M. Minagawa, H. Mizutani, T. Tsuji, R. Imaizumi, K. Karasawa (1987): Biogeochemical studies on the transport of organic matter along the Otsuchi river watershed, Japan. *Estuar Coast Shelf Sci*, 25, 321-336.
- Walker, T. R. and J. Grant (2009): Quantifying erosion rates and stability of bottom sediments at mussel aquaculture sites in Prince Edward Island, Canada. *Journal of Marine Systems*, 75, 46-55.
- Whitford, L.A. and G. J. Schumacher (1964): Effect of current on respiration and mineral uptake in *Spirogyra* and *Oedogonium*. *Ecology*, 45, 168- 170.
- 山田佳裕, 吉岡崇仁 (1999) 生態系の新たな切り口としての安定同位体比：安定同位体比からみえる生態系のダイナミズム 水域生態系における安定同位体解析. *日本生態学会誌*, 49, 39-45.
- Yamaguchi, H., S. Montani, H. Tsutsumi, K. Hamada, N. Ueda (2003): Estimation of particulate organic carbon flux in relation to photosynthetic production in a shallow coastal area in the Seto Inland Sea. *Mar Pollut Bull*, 47, 18-24.
- Yamaguchi, H., H. Tsutsumi, M. Tsukuda, S. Shibamura, T. Yamada and S. Montani (2006): Utilization of food sources by benthic suspension feeding bivalves in shallow coastal areas. *Japanese Journal of Benthology*, 61, 59-65.
- 環境庁自然保護局 (1994): 第4階自然環境保全基礎調査海域生物環境調査報告書(干潟, 藻場, サンゴ礁調査) 第2巻 藻場, 財団法人海中公園センター.
- Zann, L. P. (1983): Traditional management and conservation of fisheries in Kiribati and Tuvalu atolls. In *The Traditional Knowledge and Management of Coastal Systems in Asia and the Pacific* (Ruddlem K., and Johannes, R.E., eds.). Uesco-Postea Regional Seminar Papers.

UNESCO, Jarkarta, Indonesia. 55-77.