



Title	亜寒帯汽水湖における低次生産過程に果たす基礎生産者の多様性と懸濁物食性二枚貝の役割に関する研究 ： 現地観測と数値モデルの融合
Author(s)	阿部, 博哉
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(環境科学)
Dissertation Number	甲第12420号
Issue Date	2016-09-26
DOI	https://doi.org/10.14943/doctoral.k12420
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/63808
Type	doctoral thesis
File Information	Hiroya_Abe.pdf



博士論文

亜寒帯汽水湖における低次生産過程に果たす 基礎生産者の多様性と懸濁物食性二枚貝の役割に関する研究 ー現地観測と数値モデルの融合ー

Studies on the role of primary producer diversity and suspension-feeding bivalves
in the lower trophic ecosystem in subarctic estuaries and lagoons
-integration between field observation and numerical modelling-

平成 28 年度

北海道大学大学院 環境科学院

阿部 博哉

目次

緒論	1
第1章 厚岸湖・厚岸湾の環境特性	
1. 1 はじめに	6
1. 1. 1 背景及び目的	6
1. 1. 2 厚岸湖・厚岸湾の概要	6
1. 2 方法	8
1. 2. 1 調査域・調査時期	8
1. 2. 2 調査・採取方法	8
1. 2. 3 処理・分析方法	9
1. 3 結果	10
1. 3. 1 厚岸湖・厚岸湾の水質	10
1. 3. 2 厚岸湖の底質	12
1. 3. 3 流入河川	12
1. 4 考察	13
1. 4. 1 河川水の特徴	13
1. 4. 2 外海水の特徴	14
1. 4. 3 栄養塩と微細藻類の増殖環境	15
第2章 数値モデルを用いた亜寒帯汽水湖（北海道東部厚岸湖）におけるアサリ（ <i>Ruditapes philippinarum</i> ）の成長と底生微細藻類の再懸濁の評価	
2. 1 はじめに	35
2. 1. 1 アサリ漁業の現状	35
2. 1. 2 アサリの餌料源	35
2. 1. 3 アサリの成長モデル	36
2. 1. 4 目的	36
2. 2 現地調査	37
2. 2. 1 定期調査	37
2. 2. 2 連続観測	38
2. 3 数値モデル	38

2. 3. 1	物理 - 生態系結合モデル	38
2. 3. 2	アサリの個体群動態モデル	39
2. 3. 3	初期条件・境界条件	42
2. 4	結果	42
2. 4. 1	現地調査	42
2. 4. 2	数値モデル	43
2. 5	考察	44
2. 5. 1	アサリの生物量及び成長速度	44
2. 5. 2	アサリの生息環境	45
2. 5. 3	アサリの成長と制限要因の関係	45

第3章 厚岸湖・厚岸湾における基礎生産者の多様性が果たす役割の定量的評価

ー浮遊系と底生系のカップリングー

3. 1	はじめに	60
3. 1. 1	生態系機能の評価	60
3. 1. 2	浅海域における基礎生産者の動態	60
3. 1. 3	研究対象域の特徴と生態系モデルの適用	61
3. 1. 4	目的	61
3. 2	現地調査	62
3. 3	数値モデル	62
3. 3. 1	物理モデル・生態系モデル	62
3. 3. 2	計算手順・計算条件・初期条件	63
3. 3. 3	境界条件	63
3. 4	結果	64
3. 4. 1	モデルの精度検証	64
3. 4. 2	水底質の時空間変動	65
3. 4. 3	二枚貝類の餌料源	67
3. 4. 4	物質循環の定量化	67
3. 5	考察	67
3. 5. 1	基礎生産者の現存量及び生産量の変動要因・資源を巡る競合	67
3. 5. 2	沖合生態系の特徴	69
3. 5. 3	極浅海域生態系の特徴	69

3. 5. 4	海草藻場生態系の特徴	70
3. 5. 5	基礎生産者の多様性がもたらす効果	71

第4章 数値モデルを用いた厚岸湖・厚岸湾におけるマガキ (*Crassostrea gigas*) の成長とその物質循環に果たす役割の評価

4. 1	はじめに	85
4. 1. 1	カキ養殖の現状とカキの成長モデル	85
4. 1. 2	厚岸湖・厚岸湾の概要	85
4. 1. 3	目的	86
4. 2	現地調査	86
4. 2. 1	現地調査の方法	86
4. 2. 2	現地調査の結果	88
4. 3	数値モデル	89
4. 3. 1	モデルの概要	89
4. 3. 2	モデルの計算条件	93
4. 3. 3	モデルの結果	94
4. 4	考察	95
4. 4. 1	カキの成長速度の空間変動	95
4. 4. 2	カキの餌料組成	95
4. 4. 3	カキ養殖のインパクトと環境収容力の推定	96

第5章 生態系モデルを用いた北海道東部汽水湖の低次生産構造の比較と脆弱性の評価

5. 1	はじめに	111
5. 1. 1	沿岸域の抱える問題	111
5. 1. 2	統合的沿岸域管理の必要性	111
5. 1. 3	研究対象域の特徴	112
5. 1. 4	目的	113
5. 2	現地調査	113
5. 3	数値シミュレーション	114
5. 3. 1	計算条件	114
5. 3. 2	初期条件	114
5. 3. 3	境界条件	115

5. 3. 4	計算シナリオ	116
5. 4	結果	116
5. 4. 1	現地調査結果	116
5. 4. 2	モデルの検証	116
5. 4. 3	水底質・基礎生産者の時空間変動	117
5. 4. 4	物質循環過程の定量化	119
5. 4. 5	環境変化に対する応答	120
5. 5	考察	120
5. 5. 1	物理・生物化学環境の比較	120
5. 5. 2	物質循環過程の比較	121
5. 5. 3	低次生産構造の比較	122
5. 5. 4	河川負荷量の変動に対する応答	123
5. 5. 5	海草藻場の減少に対する応答	124
5. 5. 6	沿岸域の生態系の脆弱性と指標	124
総論		146
謝辞		148
付録A		149
付録B		165
引用文献		194

結論

● 沿岸域の生産性の特徴

沿岸域は陸と海の接点に位置し、河川水と外洋水のそれぞれの流入の影響を強く受けることが多い。沿岸域（陸岸から水深 180 m までの陸棚域）は生産性が高い海域であり、単位面積当たりの基礎生産量は外洋の約 2 倍、魚類生産量は全海洋の 50%を担っている (Ryther, 1969)。また、沿岸生態系、特に海草藻場は陸域も含めた生態系の中でも非常に高い生態系サービスを誇る (Costanza et al., 1997)。

沿岸域は水深が浅いため、海底まで十分に光が到達することが多い。そのため、植物プランクトンだけでなく、海草類や海草類の葉上に付着する付着藻類、海底の堆積物上に付着する底生微細藻類、海藻類といった様々な基礎生産者が存在している。水深の深い潮下帯では植物プランクトンが主要な基礎生産者となるが、浅海域では単位面積当たりの底生微細藻類の現存量が植物プランクトンと同等か上回ることもある (Cahoon, 1999 ; Underwood & Kromkamp, 1999)。また、水中のデトリタスが分解されずに海底まで沈降することが多く堆積物－水柱間の栄養塩フラックスが大きいこと (e.g., Falcao & Vale, 1990) や堆積物の再懸濁 (e.g., Lund-Hansen et al., 1999) 等を通じて、底生系と浮遊系の関係が密である。したがって、生物生産を通じた物質循環過程を論じる際には、浮遊生態系に加えて底生生態系の役割を考慮する必要がある (山口・門谷, 2002)。

Nixon (1988) は汽水域での単位面積当たりの漁獲量が他の水域と比較して高いことを示し、その理由として汽水域では一次生産によって生成された有機物が水産物へと移行する効率が高いことを挙げた。これまでに、植物プランクトンの基礎生産量とマクロベントスの現存量に正の相関がみられることが報告されている (Kemp et al., 2005)。加えて、基礎生産量が大きい海域ほど漁獲量が多い傾向がみられることが示されている (Nixon, 1982, 1988)。また、この傾向は湖沼でも同様に確認されている (Oglesby, 1977 ; Downing et al., 1990)。そのため、沿岸域の基礎生産量を見積もることは水産資源の管理（漁獲圧の設定や適正養殖量の検討）の上で重要な課題といえ、基礎生産量の見積りに加えてそれを支えるメカニズムを明らかにすることが重要である。

● 二枚貝養殖の特徴

沿岸域において高い生物量で生息する（養殖される）懸濁物食性二枚貝類は、高い濾過能力、栄養塩の液体排泄、排泄物の堆積 biodeposition を通じて物質循環に大きな影響を与える (山室, 1992 ; Souchu et al., 2001 ; Newell, 2004 ; Forrest et al., 2009)。二枚貝類の現存量は場所によって大きく異なるため、物質循環への影響の程度は様々であると考えられる。沿岸域での漁業資源として無給餌システムによる二枚貝養殖は重要な位置を占めることが多いが、二枚貝類の成長を支配する要因や二枚貝生産を支えるメカニズムは十分に解明されていない。また、水質の悪化等によって二枚貝資源の激減が発生することもあり

(e.g., Suzuki, 2001 ; 関口・石井, 2003 ; 岡村ら, 2010), 水底質の管理及び持続的な養殖方法の検討が求められている。

環境収容力 (carrying capacity) は持続的な開発や生物資源の利用に関する議論において鍵となる概念である。これまで生態系における環境収容力については様々な議論がなされており、その定義は様々である (Kashiwai, 1995)。McKindsey et al. (2006) は環境収容力の機能的な分類として “physical carrying capacity”, “production carrying capacity”, “ecological carrying capacity”, “social carrying capacity” の4つの定義を挙げている。これらの定義からも分かるように、二枚貝類の環境収容力を検討する際には成長速度だけでなく、生産量、水揚高、生態系、社会への影響を考慮する必要がある。

● 沿岸域の抱える問題と生態系モデルの適用

沿岸域は高い生物生産性を示すが、都市部に近接していることが多いことから人間活動の影響を受けやすい場所でもある。陸域からの流入負荷の増加(減少)による富栄養化(貧栄養化)や、浅海部の開発、地球温暖化などの気候変動による環境変化等が問題となっている。日本国内での具体例を挙げると、赤潮の発生 (Montani et al., 1989 ; 野村, 1998 ; 堤ら, 2003 ; 山田ら, 2011), 貧酸素水塊・青潮の発生 (Suzuki, 2001 ; 堤ら, 2003 ; 柳, 2004), 藻場・干潟の減少 (菊池, 1993 ; 小松ら, 2003 ; 山北ら, 2005), 魚介類の大量へい死 (小泉ら, 1996 ; 岡村ら, 2000 ; 近藤ら, 2012), 漁業生産性の低下 (松岡ら, 2005 ; 多田ら, 2010), 温暖化に伴う分布域の変化 (屋良ら, 2009 ; Takao et al., 2015) など様々な問題が報告されている。そのため、人間活動と自然環境の保全、漁業生産の維持を両立させていくことが求められる。

水産資源の管理においては、従来の単一種の管理に加えて、生態系の考慮やさらには合意形成や政策といった社会的要素も含んだ漁業への生態系アプローチ Ecosystem Approach to Fisheries (EAF) や生態系ベース管理 Ecosystem Based Fisheries Management (EBFM) という考えが広まってきている (Pikitch et al., 2004 ; Garcia & Cochrane, 2005 ; Jennings, 2005 ; Curtin & Prellezo, 2010)。しかしながら、EAF や EBFM の実用上の課題として、生態系の健全性に関する指標が確立されていないことや、利用できるツールが限られていることが挙げられる (Fréon et al., 2005)。また、前述の EAF や EBFM に加えて、統合的沿岸域管理 Integrated Coastal Zone Management (ICZM) の考えが提唱されている (e.g., Fabbri, 1998 ; McKenna et al., 2008)。ICZM の概念は、「沿岸域の環境や資源を好ましい状態で維持するために、それに影響を与える人間の利用を調整する考え方とその仕組み、そしてその実践」(敷田・末永, 2003) である。これらの概念からも分かるように、水質基準の設定だけでなく、生態系全体や社会的要素の考慮が今後の沿岸域管理に求められている。

これまで、水底質の変動要因の解明 (e.g., Plus et al., 2006 ; Wild-Allen et al., 2013), 物質循環の定量化 (e.g., Hata & Nakata, 1998 ; Neumann, 2000 ; Solidoro et al., 2005 ; 屋良ら, 2006 ; Kittiwonich et al., 2007), 環境評価 (e.g., Sohma et al., 2001 ; Lancelot et al., 2002), 養殖場の管理 (e.g., 岸, 1994 ; Ferreira et al., 2007)

等を目的とした様々な海洋生態系モデルが開発・適用されてきた。海洋生態系モデリングは計算機の能力の向上等に伴い大きく発展してきた分野の一つであり、その変遷は岸（2008）によってまとめられている。計算精度の検証がなされたモデルは観測値を補間する有効な手段となるとともに、流動モデルと生態系モデルを結合させたモデルは、物理過程と生物化学過程の相対的重要性を明らかにするのに役立つ。加えて、生態系モデルは仮想的な環境を表現する場合に非常に有用な手段の一つとなりうるが、一方で、モデルで用いるパラメータの多さやその不確実性などが指摘されている。

● 研究対象域の特徴

北海道東部（Fig. 1；以後、道東域）では汽水湖が数多く存在し、厚岸湖、火散布沼、藻散布沼、温根沼、風蓮湖などがある。本研究ではこのうち、厚岸湖（及び厚岸湾）、火散布沼、風蓮湖の3つの地域を対象とする。“lagoon”と“estuary”の定義はいくつか提唱されているものの統一的ではなく（Tagliapietra et al., 2009；Newton et al., 2014）、また対応した日本語での名称も不明瞭である。本研究では日本語での呼び名に倣い、厚岸湖、厚岸湾、火散布沼、風蓮湖を英語ではそれぞれ Akkeshi Lake, Akkeshi Bay, Hichirippu Lagoon, Furen Lake と表記することにする。

これらの汽水湖の特徴として水深が非常に浅く（平均水深 1～2 m 程度）、海草藻場（アマモ *Zostera marina*, コアマモ *Zostera japonica*）が広く分布していることである。また、冬季には湖面の一部が結水する。道東域の多くの汽水湖は、「ラムサール条約」や環境省の「日本の重要湿地 500 選」に登録されるなど豊かな自然環境が残されている。これらの汽水湖では漁業生産性が高く、アサリ（*Ruditapes philippinarum*）やマガキ（*Crassostrea gigas*）といった二枚貝類の養殖やニシン、チカ、ワカサギ等の漁が盛んである。しかしながら、厚岸湖では過去にマガキ資源の激減が生じた（Inukai & Nishio, 1937）。また、近年風蓮湖ではシジミ資源量の低迷が続いている（三上ら, 2008；辻・門谷, 2016）。寒流の影響を大きく受ける道東沿岸域ではコンブ類の生産が盛んであり、産業的に重要な位置を占めている（水田, 2003）。また、陸棚域はスケトウダラ稚魚の成育場や成魚の索餌場となっている（本田ら, 2003；志田ら, 2008）。このように道東域では汽水域から沿岸域にかけて良好な漁場環境が形成されていることが分かる。

道東域の気象の特徴は、冬季は晴天乾燥の日数が多いのに対して、夏季は北太平洋高気圧から噴き出す暖気塊が沖合を流れる親潮の上を通過する際に冷却され移流霧が多発する点である（伊豫部ら, 2003）。夏季でも気温が低く日照時間も少ないため、冷涼・多湿な環境が形成される。

● 本研究の目的

沿岸域、特に汽水湖は多様な基礎生産者の存在によって高い一次生産性が維持されていることが想定されるとともに、養殖されている懸濁物食性二枚貝類が系に大きな影響を与えていると考えられる。沿岸域は漁業生産性が高い場所であるが、人間活動の影響を受けやすく、過去には漁業資源の減少（激減）

が生じたこともある。漁業資源を安定的に利用してくためには、その生産を支えるメカニズムを解明することが不可欠である。しかし、一次生産によって生成した粒子がどのような過程を経て消費者に転送されるかといった生物生産に関する議論は十分でない。そのため、調査域における生物生産機構を明らかにするためには、生物生産に不可欠な主要元素（親生物元素 C, N, P, Si）の循環過程を低次生産との関係を踏まえて把握する必要がある。物質循環を考慮した汽水湖の低次生態系の動態に関する研究例は温帯域では数多く報告されているが、亜寒帯域では比較的少ないのが現状である。亜寒帯汽水湖の生産性の特徴を整理することは、地域による構造の違いの有無を評価する上で重要な知見になると考えられる。

時空間的な水質変動が非常に大きな汽水域では、現地調査のみでは低次生産構造の把握は十分とはいえず、また、環境変化に対して低次生態系がどのように応答するかを室内実験等で見積もることは容易ではない。このような課題に対して、数値シミュレーション（生態系モデル）を用いることで現象への理解をより深めることができるようになると考えられる。これまでに、厚岸湖では物質循環過程に着目したいくつかの生態系モデルが適用されてきた（e.g., Oshima et al., 1999；赤羽ら, 2003；大島ら, 2006；Yoon et al., 2011）。しかしながら、浅海域での物質循環に密接に関わる底生系の動態は十分に考慮されておらず、また、主要な漁業品目で物質循環に大きく寄与すると考えられる二枚貝類の成長（個体群動態）も表現されていかなかった。本研究で開発する数値モデルを用いることで、浮遊系と底生系をつなぐ物質循環過程の定量化だけではなく、二枚貝類の成長と低次生産構造の関係や、環境変化に対する低次生態系の応答について多角的に議論することができるようになる。

以上のような背景から本研究では、1) 多様な基礎生産者の動態の把握、2) 二枚貝類の成長と環境要因の関係性の解明、3) 物質循環の定量化と基礎生産者と懸濁物食性二枚貝類が物質循環に与える影響の評価、4) 環境変化に対する生態系の応答（脆弱性）評価、を主な目的とした。

● 本論文の構成

1 章では厚岸湖・厚岸湾及びそれらの流入河川において周年（結氷期を除く）にわたって調査を広域的に実施し、水底質の時空間変動を明らかにした。また、同時に生態系モデルの構築・検証のためのデータを取得した。

2 章では、厚岸湖のアサリを対象とし、アサリの生産を支えるメカニズムを解明するため、複数年にわたる個体群動態調査に加えて漁場での連続観測を行った。また、アサリの個体群動態モデルをこれまで厚岸湖に適用されてきた 3 次元の生態系モデルに新たに組み込み、成長速度の時空間変動を支配する要因について定量的に評価した。

3 章では、複数の基礎生産者（植物プランクトン、アマモ、付着藻類、底生微細藻類）の動態を考慮できる浮遊－底生系結合モデルを開発し、それぞれの基礎生産者の現存量と生産量の季節変動を見積もつ

た．また，二枚貝類の生産に対する各基礎生産者の寄与を評価した．さらに，基礎生産者の多様性が物質循環にどのような影響をもたらしているかを明らかにした．

4 章では，厚岸湖・厚岸湾で養殖されているマガキを対象とし，マガキの個体群動態モデルを 3 章で開発した 3 次元の生態系モデルに組み込み，2 章のアサリと同様に成長速度の変動要因について定量的に検証した．また，環境収容力を推定するとともに物質循環の定量化を通じて懸濁物食性二枚貝が系内の物質循環にどのような影響を与えているかについて評価した．

5 章では，北海道東部に位置する 3 つの汽水湖（厚岸湖，火散布沼，風蓮湖）を対象とし，2 章から 4 章にかけて開発した生態系モデルを適用し，水底質環境や物質循環過程の比較を行った．また，環境変化（河川負荷量の増減，海草藻場面積の減少）に対する低次生態系の応答を評価した．

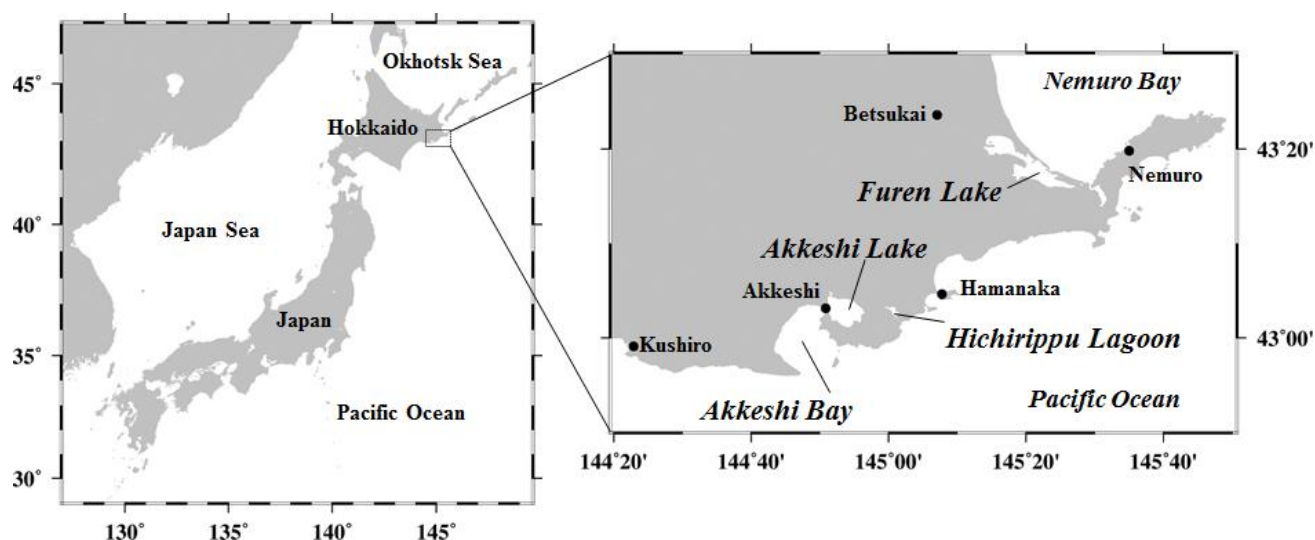


Fig. 1. Location of study area (Akkeshi Lake, Akkeshi Bay, Hichirippu Lagoon, and Furen Lake).

第1章 厚岸湖・厚岸湾の環境特性

1. 1 はじめに

1. 1. 1 背景及び目的

沿岸域は外洋域と比較して生産性が高い海域であり (Gattuso et al., 1998), 単位面積当たりの基礎生産量は外洋の約2倍, 魚類生産では全海洋の約半分を担っている (Ryther, 1969). 沿岸浅海域では海底まで十分に光が到達することが多いため, 水柱内の植物プランクトンだけでなく, 堆積物上に生息する底生微細藻類やアマモ (*Zostera marina*) などの海草類, 海草類上に生息する付着藻類などが一次生産者として存在している (Varela & Penas, 1985 ; Cahoon, 1999 ; Hasegawa et al., 2007).

北海道東部に位置する厚岸湖及び厚岸湾 (Fig. 1.1.1-1) ではアサリ (*Ruditapes philippinarum*) とマガキ (*Crassostrea gigas*) が盛んに養殖されており (Fig. 1.1.1-2), 北海道における主要漁場の一つとなっている. 比較的安定した水揚げが維持されているが, 二枚貝類の資源管理を進めていくためには, 生産を支えるメカニズムの解明, 資源動態及び餌料環境の把握が不可欠である (沼口, 2001). そのため, 基礎生産者の動態やその生産に必須である栄養塩類の挙動を明らかにすることが重要となる.

沿岸域は陸と海の接点に位置しているため河川水と外海水の双方の影響を受けるが, 厚岸湖は高い閉鎖性から水質変動に果たす河川の役割が, 厚岸湾は高い開放性から水質変動に果たす外海水の役割が大きいことが想定される. 厚岸湖内の栄養塩濃度の分布には河川からの供給が大きく寄与していることが知られているものの (Iizumi et al., 1995 ; 赤羽ら, 2003), 外海水の流入と厚岸湾・厚岸湖の水質変動の関係について言及した研究例はみられない.

近年, 漁業への生態系アプローチ Ecosystem Approach to Fisheries (EAF) や生態系ベース管理 Ecosystem Based Fisheries Management (EBFM) の必要性が議論されている (Pikitch et al., 2004 ; Garcia & Cochrane, 2005 ; Jennings, 2005 ; Curtin & Prelezo, 2010). しかしながら, これらの実用上の課題として, 生態系の健全性に関する指標が確立されていないことや, 利用できるツールが限られていることが挙げられる

(Fréon et al., 2005). このような生態系の管理においては, 物理場と生物化学要素の相互作用を表現でき, また, 仮想的な計算を行うことができる数値シミュレーション (ここでは, 3次元物理-生態系結合モデル) の適用が非常に有効な手段となるが, モデルの構築・適用に当たっては現場での調査結果の取得が不可欠である.

以上の背景から本研究では, 1) 水質・底質の時空間変動の把握, 2) 水質変動に果たす河川-厚岸湖-厚岸湾-太平洋のつながりの解明, 3) モデルの構築・検証のためのデータの取得, を目的とした.

1. 1. 2 厚岸湖・厚岸湾の概要

● 厚岸湖

厚岸湖は 43°03' N, 144°54' E に位置する汽水湖であり (Fig. 1.1.1-1), 南北約 6 km, 東西 7 km に広がっている。厚岸湖の平均水深は約 1.5 m, 面積は約 31.8 km² であり, 幅約 500 m の水路によって厚岸湾へと続いている。厚岸湖の主要な流入河川である別寒辺牛川の河口では, 大別川や尾幌川といった河川が合流して流入しており, また, 湖の東部には流量は少ないもののトキタイ川や東梅川が注いでいる。流域の土地利用形態は各流入河川によって大きく異なる (Table 1.1.2-1)。本海域ではアサリ及びカキの養殖が盛んであり, アサリは主に昔のカキ礁に客土などを行い整備された干潟に生息しており, カキは垂下養殖が行われている。また, アサリ漁場を除く湖内のほぼ全域にアマモ (一部コアマモ) が分布している (Hasegawa et al., 2007)。

● 厚岸湾

厚岸湾は南北約 13 km, 東西約 12 km に広がり (Fig. 1.1.1-1), 面積は 102.6 km², 湾口部の最大水深は 25 m 前後である。湾に流入する大きな河川はないが, 湾西部に尾幌分水が流れ込んでいる。厚岸湾の沖合域では親潮や沿岸親潮, 宗谷暖流水が季節的に変化しながら流れている (Oguma et al., 2008 ; 日下ら, 2009)。親潮は千島列島に沿って南西に流れる東カムチャッカ海流が列島海峡部から太平洋側へ流出したオホーツク海水と混合して形成される (Kono & Kawasaki, 1997)。親潮域は春季に植物プランクトンの大増殖 (春季ブルーム) が起こる海域として知られており, 世界でも有数の高い生物生産性を有する海域と考えられている (葛西, 2000)。道東海域では, いわゆる親潮の沿岸寄り (大陸棚上) に沖合親潮 (親潮第一分枝) とは性質が異なった道東沿岸を南下する流れの存在が知られている (田中ら, 1991)。この道東沿岸流 (永田ら, 2009) のもたらす水系は, 春季に勢力を強めオホーツク海の融氷水を起源とする低温・低塩分の沿岸親潮水 (大谷, 1971) と, 秋季に勢力を強めオホーツク海の宗谷暖流水を起源とする高温・高塩分の宗谷暖流変質水 (Takizawa, 1982) に分けられる。

● 先行研究

厚岸湖に流入する別寒辺牛川及びその流域では, 栄養塩濃度と土地利用の関係 (Woli et al., 2004 ; Hayakawa et al., 2006) や懸濁態有機炭素の組成 (Nagao et al., 2010) に関する研究などが報告されている。厚岸湖ではこれまで, 水質の時空間変動 (Iizumi et al., 1995) やアマモ場の役割 (Hasegawa et al., 2007, 2008), アミ類の個体群動態 (Yamada et al., 2007 ; Yamada & Kumagai, 2012) に着目した研究が行われてきた。また, 数値シミュレーション (生態系モデル) により, 二枚貝類 (大島ら, 2006) やアマモ場 (Oshima et al., 1999 ; Yoon et al., 2011), 河川負荷量の変動 (赤羽ら, 2003) が湖内の物質循環に与える影響の評価などが行われてきた。一方, 厚岸湾では植物プランクトン (Taughci et al., 1977) や動物プランクトン (Taguchi & Fukuchi, 1975 ; Taguchi, 1976 ; Saito & Taguchi, 1996) の生産に関する研究は報告されているものの, 水質変動に関する知見は非常に乏しい。沖合域に着目すると, 厚岸沖の太平洋では北海道区水産研究所・

東北区水産研究所が調査測線（A-line）を設定していることもあり

(http://tnfri.fra.affrc.go.jp/seika/a-line/a-line_index.html), 数多くの調査研究が行われてきた (e.g., Kasai et al., 1997 ; 葛西, 2000 ; Saito et al., 2002) .

1. 2 方法

1. 2. 1 調査域・調査時期

水質の調査地点を厚岸湖, 厚岸湾, 流入河川 (別寒辺牛川, 大別川, 尾幌川, 尾幌分水) に, 底質・アサリの調査地点を厚岸湖内に設定した (Fig. 1.2.1-1, 1.2.1-2). 調査を 2014 年 4 月から 2016 年 7 月にかけて (2015 年 3 月, 2016 年 1 月~3 月を除く) 基本的に月 1 回の頻度で行った. なお, 本章では原則として 2014 年に得られた結果を中心に説明することにする. 調査期間中の気象状況は Fig. 1.2.1-3 の通りであった.

1. 2. 2 調査・採取方法

● 水質調査

各定点において船上から多項目水質計 (ASTD102, JFE アドバンテック社製) を垂下し, 海面から海底まで 10 cm 間隔で水温, 塩分, 溶存酸素, 蛍光値, 濁度を測定した. 各定点においてバケツにより表層水を, 湾口部の AB16 ではバンドン採水器により底層水 (水深約 22 m, 海底上約 3 m) を併せて採取した. 採取した水試料は酸洗浄済のポリエチレンボトルに分取し, 調査終了時まで冷暗所で保管した. 厚岸湾では透明度板 (直径 30 cm 白色セッキ板) を用いて透明度を測定した. 実験室に持ち帰った後, chlorophyll *a* (Chl-*a*) 濃度, 栄養塩濃度, 懸濁物濃度 (SS), 懸濁態有機炭素・窒素 (POC, PON) を測定した.

厚岸湖北西部に流入する別寒辺牛川, 大別川, 尾幌川, 厚岸湾西部に流入する尾幌分水の計 4 河川において, 橋脚の上もしくは河岸からバケツを用いて流心部の表層水を採取した. 採取した水試料は洗浄済のポリエチレンボトルに分取し, 調査終了時まで冷蔵保存した. 実験室に持ち帰った後, Chl-*a* 濃度, 栄養塩濃度, 懸濁物濃度, 懸濁態有機炭素・窒素濃度を測定した. 水温は棒状温度計を用いて現場で測定した. なお, 調査は潮汐の影響を避けるため原則として下げ潮時に行った.

● 底質調査

干潟 (Stn A, Stn B) では干出時にアクリルコア (直径 2.9 cm), 潮下帯 (AL2, AL4) ではエクスマンバー採泥器もしくは柱状採泥器を用いて底質を採取した. 粒度組成用のサンプルは表層 5 cm までを ($n=1$), 含水率及び Chl-*a* 分析用のサンプルは干潟では表層 1 cm, 潮下帯では表層 0.5 cm を採取した ($n=3-5$).

間隙水用のサンプルは潮下帯で表層 2 cm を採取した ($n=1$)。採取した底質試料は調査終了まで冷蔵保存した。

● アサリ調査

アサリ漁場（干潟）の 2 定点（湖央 Stn A, 湖口 Stn B）において干出時にステンレス製枠（縦 20 cm×横 20 cm×高さ 20 cm）を砂面に差し込んで枠内の底質（表層下 15 cm 分）を各地点で採集し ($n=5$)、実験室に持ち帰った。

1. 2. 3 処理・分析方法

● Chl-*a*

定量した水試料を、GF/F フィルター（孔径 0.7 μm , Whatman 社製）上に濾過捕集し、濾紙を 6 mL の *N,N*-ジメチルホルムアミド（DMF）溶液に浸出させ（Suzuki & Ishimaru, 1990）、分析まで冷暗所で保存した。抽出した溶液は蛍光光度計（10-AU, Turner Design 社製）を用いて Welschmeyer 法（Welschmeyer, 1994）により Chl-*a* 濃度を算出した。堆積物試料は湿泥約 1 g を精秤し、6 mL の DMF 溶液に浸出させ分析まで冷暗所で保存した。溶液の Chl-*a* 濃度は水試料と同様に測定した。なお、含水率は堆積物を 60°C で 48 時間以上乾燥させ、乾燥前後の重量差から算出した。また、単位面積当たりの Chl-*a* 現存量は Montani et al. (2003) に従い算出した。

● 栄養塩

水試料を DISMIC フィルター（孔径 0.45 μm , Advantec 社製）で濾過し、濾液を分析まで -80°C で凍結保存した。また、堆積物試料から遠心分離（3000 rpm, 15 分間）により間隙水を採取し、水試料と同様に処理した。解凍したサンプルは適宜希釈し、栄養塩自動分析装置（QuAAtro, BRAN+LUEBBE 社製）を用いて比色定量により栄養塩（アンモニア態窒素 $\text{NH}_4\text{-N}$, 亜硝酸態窒素 $\text{NO}_2\text{-N}$, 硝酸態窒素 $\text{NO}_3\text{-N}$, リン酸態リン $\text{PO}_4\text{-P}$, ケイ酸態ケイ素 $\text{SiO}_2\text{-Si}$ ）濃度を算出した（Strickland & Parsons, 1972）。なお、2014 年 8 月から 2015 年 2 月にかけての厚岸湾の一部の地点では $\text{NH}_4\text{-N}$ の測定を行っていない。 $\text{NH}_4\text{-N}$, $\text{NO}_2\text{-N}$, $\text{NO}_3\text{-N}$ の三態窒素の合計を溶存態無機窒素（DIN）、 $\text{PO}_4\text{-P}$ を溶存態無機リン（DIP）、 $\text{SiO}_2\text{-Si}$ を溶存態ケイ素（DSi）とした。

● 懸濁物

定量した水試料を、予め重量を測定した GF/F フィルター上に濾過捕集し、少量の蒸留水で洗浄後 -80°C で凍結保存した。その後、凍結乾燥させ、再度フィルターの重量を測定した。濾過前後の重量の差から懸濁物（SS）濃度を算出した。懸濁態有機炭素・窒素（POC・PON）分析用のフィルターは、凍結乾燥

させた後に HCl 蒸気を一昼夜通気してフィルター上の無機態炭素を炭酸塩として除去した。その後脱酸のために真空デシケーター中で NaOH とシリカゲルとともに 3~4 週間放置した上で、元素分析計 (NA1500, Fisons 社製) にて定量した。

● 粒度組成

堆積物試料をビーカーに入れ、水道水を加えよく攪拌し、1 日間静置後上澄みを捨て脱塩した。この処理を 3 回繰り返して行った。続いて、30%過酸化水素水を 20 mL 加えて 1 日間放置し有機物を分解した。これらの前処理が済んだ試料について、ウェットシービング法により以下の粒径 (2 mm 以上, 63 μm 以上 2 mm 未満, 63 μm 未満) に分画し粒度組成を分析した (Erftemeijer & Koch, 2001)。

● アサリ

実験室にて殻長 5 mm 以上のアサリを選別し、個体数と殻長を計測した。また、全体の湿重量を測定し、地点ごとの現存量を算出した。ここで得られたアサリの密度と現存量を 3 章に示すモデルの計算条件の参考にした。

1. 3 結果

1. 3. 1 厚岸湖・厚岸湾の水質

● 鉛直分布

AB8 (湾央) では、冬季以外は、水温は表層から底層にかけて若干低下した。塩分は底層にかけて若干増加していたものの、躍層の形成の度合いは小さかった。冬季には表層から底層にかけて一様で、十分に混合されていた。AL1 (湖口) では、表層と底層の塩分差は調査回によって大きく異なり、潮汐の影響を大きく受けていた。AL2 (湖央) では、水温、塩分ともに表層と底層の差は小さく、躍層は形成されていなかった。AL1 と比べると潮汐による水温、塩分の変動は小さいことが分かる。AL9 (河口) では、調査回によって表層の塩分は大きく異なったものの、底層の塩分は 30 を超えることもあり、底層にはこの地点まで海水が大きく流入していることが分かる。

● 水平分布

2014 年 4 月から 2015 年 2 月にかけての水質の水平分布の季節変化を Fig. 1.3.1-1~1.3.1-8 に示す。表層水温は明瞭な季節変化を示し、7 月から 9 月にかけて高く、湖の奥部では 20°C 以上になった。一方、2 月には水温が最も低く、0°C 以下にもなった。表層の塩分は厚岸湖で低く (20~25 程度)、厚岸湾の湾口に向かうにつれて高くなった (32 前後)。2014 年 6 月には調査前の降雨の影響を受け、厚岸湾内でも広範囲で 30 以下と低い塩分が観測された。溶存酸素濃度は 2014 年 4 月に最も高く、過飽和状態であった。

7月から10月にかけてやや低くなったものの、概ね 6 mg L^{-1} 以上であった。NO₂+NO₃濃度は顕著な季節変化を示し、11月から2月にかけて高い値であった。厚岸湖内では年間を通して河口側の地点で最も高かった。4月から8月にかけては厚岸湾内で特に低濃度であった ($< 0.5 \text{ } \mu\text{M}$)。NH₄はデータ数が限られるものの、4月から7月の厚岸湾での観測値は非常に低濃度であった。厚岸湖内では変動が大きいものの、秋季に高くなる傾向がみられた。PO₄は厚岸湖と厚岸湾で異なる特徴を示した。厚岸湖では2014年9月に湖奥側で高い値であった。厚岸湾では4月から8月にかけて比較的低濃度で推移したが、9月以降は概ね $1 \text{ } \mu\text{M}$ 程度であり、変動が小さかった。SiO₂濃度は顕著な空間変化を示し、別寒辺牛川河口から厚岸湾湾口に向けて濃度が低下する傾向にあった。Chl-*a*濃度は、厚岸湾では2014年4月に全域で高かったもののその後減少し、8月から9月にかけて再び高くなった。2015年1月と2月には全域で低濃度であった。厚岸湖内では変動が大きく、明確な傾向を捉えることができなかった。

● 鉛直断面

別寒辺牛川河口 (AL9N) から厚岸湖湖口 (AL1) にかけての水質の鉛直断面図を Fig. 1.3.1-9 に示す。塩分は河口側で低かったものの、その値は調査回によって大きく異なった。河口でも底層の塩分が20を超えることもあり、海水が流入していることが分かる。密度はAL6よりも河口側では表層と底層の差が大きく、躍層が形成されていることが多かった。溶存酸素濃度は場所による差は小さく、概して高かった ($> 6 \text{ mg L}^{-1}$)。

厚岸湾湾奥 (AB1) から厚岸湾湾口 (AB16) にかけての断面図を Fig. 1.3.1-10 に示す。水温は冬季を除いては表層で高く、底層にかけてやや低くなった。冬季には鉛直的に一様であった。塩分はAB1の表層から中層にかけて低く (< 30)、湾口に向けて高くなった。季節的にみると春季から秋季にかけて高くなった。密度は湾奥側で鉛直差がややみられたものの、湾口側では成層している傾向が弱かった。溶存酸素濃度は概して高く ($> 6 \text{ mg L}^{-1}$)、貧酸素水塊は周年を通じて確認されなかった。

● 時系列変化

厚岸湾湾口 (AB16) における水質の時系列変化を Fig. 1.3.1-11 に示す。水温は明瞭な季節変化を示し、8月から9月にかけて最高値を示した ($> 15^{\circ}\text{C}$)。一方、最低値は2月に観測された ($< 0^{\circ}\text{C}$)。塩分は春季にやや低く、9月から11月にかけては比較的高い値を示した。密度 (σ_t) は夏季にやや低く、11月から4月にかけて比較的高い値であった。溶存酸素濃度は概して高かった ($> 6 \text{ mg L}^{-1}$)。蛍光値は春季に高く、特に2014年4月は全層で高い値を示した。一方、9月から2月にかけては概して全層で低かった。

● 光環境

厚岸湾における透明度の期間平均値は、湾奥（AB1）で最も小さく（約 2 m）、湾口に向かうにつれて大きくなり、湾口（AB16）で最も大きかった（約 5 m）。Poole & Atkins (1929) は透明度 Z_{sd} (m) と水柱平均消散係数 K (m^{-1}) について $K=1.7/Z_{sd}$ という関係を示した。一方、Holmes (1970) は濁度の高い海域では $K=1.57/Z_{sd}$ が好ましいと述べている。本海域では Holmes の関係式を用い、透明度の観測結果から水柱内の光の消散係数を推定した。表層の Chl-*a* 濃度と透明度から推定した水柱の光の消散係数の関係 (Fig. 1.3.1-12) からは、調査時期によって若干異なるものの、Chl-*a* 濃度が高いほど消散係数が大きくなる傾向がみられた。

1. 3. 2 厚岸湖の底質

● 粒度組成

アサリ漁場内（湖央 Stn A、湖口 Stn B）、アマモ場内（湖央 AL2、湖南 AL4）における堆積物の粒度組成を Table 1.3.2-1 に示す。アサリ漁場内では礫分（粒径 2 mm 以上）が、アマモ場内では泥分（粒径 63 μm 未満）が大部分を占めていた。

● 間隙水中栄養塩

アマモ場内の AL2 と AL4 における間隙水中の栄養塩濃度の推移を Fig. 1.3.2-1 に示す。水柱の栄養塩濃度と比べると季節変動の程度は小さかった。間隙水中の NH_4 濃度は水柱と比べて非常に高く、DIN のほとんどを NH_4 が占めていた。この傾向は先行研究 (Hasegawa et al., 2008) と同じものであった。また、 PO_4 濃度も水柱と比べて 1 桁程度高い値であった。AL2 と AL4 の間には濃度の顕著な差はみられなかった。

● 底生微細藻類

アサリ漁場内（Stn A、Stn B）、アマモ場内（AL2、AL4）における堆積物の Chl-*a*（底生微細藻類）現存量の推移を Fig. 1.3.2-2 に示す。アマモ場内と比べてアサリ漁場内で現存量が顕著に高かった。アサリ漁場内では 4 月に最も高い値を示し、冬季にかけて減少する傾向がみられた。アマモ場内では明瞭な季節変化はみられなかった。

1. 3. 3 流入河川

厚岸湖へと流入する別寒辺牛川、大別川、尾幌川、そして厚岸湾へと流入する尾幌分水における水温・栄養塩濃度の季節変化を Fig. 1.3.3-1 に示す。水温は明瞭な季節変化を示し、結氷時（1～3 月）を除いては 12 月に最も低かった。 NO_2+NO_3 、 NH_4 は地点間の差は比較的大きかったものの、季節変化は顕著でな

かった。PO₄とSiO₂は地点間の差が小さかった。SiO₂-Siは春季から秋季にかけて濃度が増加する傾向がみられた。

1. 4 考察

1. 4. 1 河川水の特徴

● 土地利用と栄養塩濃度の関係

調査を行った4河川（別寒辺牛川、大別川、尾幌川、尾幌分水）の期間平均の各態栄養塩濃度をTable 1.4.1-1に示す。NO₂+NO₃濃度は大別川で顕著に高かった。一方、NH₄濃度は尾幌川で高い傾向にあった。PO₄濃度は別寒辺牛川でやや低かったものの、その他3河川は同程度であった。SiO₂の濃度は尾幌分水で低く、その他3河川では同程度であった。大別川は別寒辺牛川、尾幌川と比較して流域における農地の占める割合が高い（Table 1.1.2-1）。一般的に河川水中のNO₃濃度と土地利用形態には強い関係が見られることが知られている。NO₃濃度は農地の占める割合に比例（森林の占める割合に反比例）することが北海道での研究で報告されており（Woli et al., 2004 ; Ileva et al., 2009 ; 岩波ら, 2013）、本研究でも同様の傾向が確認された。ケイ酸塩鉱物の風化によって供給されるSiO₂の濃度は人間活動の影響を受けにくく（Jickells, 1998 ; Nedwell et al., 1999）、本研究でも尾幌分水を除く3河川では有意な差はみられなかった。

河川水中の栄養塩濃度について、北海道の他地域との比較を行った（Table 1.4.1-2）。データ数は限られるものの、今回示した中では厚岸湖・厚岸湾に流入する河川水の栄養塩濃度は特別高い値はみられず、本地域では河川水質に対する人為的な影響は比較的小さいものと考えられた。

● 河川からの栄養塩負荷量

河川水中の平均栄養塩濃度（Table 1.4.1-1）と降水量から推定した流量（Yoon et al., 2011）から各河川による淡水と栄養塩の負荷量を算出した（Table 1.4.1-3）。どの栄養塩についても別寒辺牛川からの負荷量が最も多かった。但し、NH₄については別寒辺牛川での濃度が大別川、尾幌川と比べて非常に低かったため、負荷量はそれぞれ別寒辺牛川のそれと比べて40%程度であった。芳村・工藤（2003）は噴火湾（面積2080 km²）に流入する8河川及び発電所排水路1か所において、流量及び栄養塩濃度を周年にわたり観測した。その結果、河川から噴火湾への1年間の淡水負荷量は 2.1×10^9 m³であり、DIN、PO₄の負荷量はそれぞれ798 ton N、19.5 ton Pであることを示した。また、門谷ら（2011）は、風蓮川、ヤウシュベツ川、ポンヤウシュベツ川から風蓮湖への年間のDIN、DIPフラックスをそれぞれ529 ton N、58 ton Pと見積もっている。これらの事例を比較すると、酪農業が発達した流域を有する風蓮湖と比較して厚岸湖への栄養塩の流入量は多くないことが分かる。河川負荷量の見積りとしてここでは溶存態無機物（DIN、DIP）に着目したが、河川水中の溶存態有機物（DON、DOP）濃度も無視できない量存在することが知られている（例えば、Seitzinger & Sanders, 1997 ; Retamal et al., 2008）。また、出水時には膨大な量の懸濁物

が河川を通じて供給される（田中ら，2003）．そのため，河川からの物質供給については溶存態無機物，溶存態有機物，懸濁物のすべてを定量的に評価することが必要である．

1. 4. 2 外海水の特徴

● 水塊の由来

厚岸湾に流入する水塊の性質を明らかにするため，厚岸湾湾口（AB16）において海面から海底まで鉛直的に 10 cm 間隔で観測された水温，塩分の値を用いて TS ダイアグラムを作成した（Fig. 1.4.2-1）．一般的に，TS ダイアグラムは水塊の区分に用いられる（e.g., Emery & Meincke, 1986 ; 日下ら，2009）．本研究では，日下ら（2009）で示された水塊区分と同様の区分を用いた．即ち，大谷（1971）の“沿岸親潮水（COW）”，Takizawa (1982) のオホーツク海における“宗谷暖流水（SW）”，Hanawa & Mitsudera (1986) の沖側の“親潮水（OW）”の区分である（Table 1.4.2-1）．沿岸親潮は低温低塩，宗谷暖流水は比較的高温高塩という特徴を有することが分かる．親潮は西部亜寒帯循環の西岸境界流であるが（磯田・岸，2003），沿岸親潮の起源はオホーツク海の融氷水であると推測されている（大谷，1971）．そして，オホーツク海から太平洋への流出した沿岸親潮の水塊は沖合の親潮水よりも低密度であるため，陸棚域に捕捉された沿岸流の形態をとって道東を南下する（清水・磯田，1999）．オホーツク海において宗谷暖流水は，宗谷海峡から知床半島まではほぼ北海道の沿岸に平行で，しかも沖合の水とあまり混合せずに流れている（米田・戸屋，1986）．

全調査回のうち，全層が沿岸親潮の定義に該当するのは 2014 年 4 月，2015 年 1 月，2 月であった．なお，親潮，宗谷暖流水のそれぞれの定義（Table 1.4.2-1）に該当する水塊は本地点では確認されなかった．2014 年 4 月 15 日，2015 年 4 月 23 日，2016 年 4 月 5 日に観測された水温，塩分，溶存酸素飽和度の鉛直プロファイルと比較したところ（Fig. 1.4.2-2），2014 年の水温，塩分は 2015 年，2016 年と比べて顕著に低い値であった．このことから，沿岸親潮の接岸状況もしくは強度が年によって大きく異なることが想定される．これによって厚岸湾ひいては厚岸湖の生産性にどのような影響が生じているかについての検討が今後求められる．

● 春季ブルームの時期・規模

北海道の多くの太平洋沿岸域では植物プランクトンの春季ブルームが概ね 2 月から 4 月にかけて発生するが（Taguchi et al., 1977 ; Kudo & Matsunaga, 1999 ; 工藤・芳村，2000），春季ブルームをもたらす要因として，水柱の成層化が大きく寄与していることが指摘されている（Kasai et al., 1997 ; Shinada et al., 1999）．春季ブルームでは珪藻類が優占するが（Shinada et al., 1999），DIN，DIP，DSi の存在量（比）と消費量（比）の関係から窒素態栄養塩の枯渇によってブルームの終焉を迎える（Kudo et al., 2000）．

厚岸湾では1～2月にかけてはChl-*a*濃度が低かったものの、2014年4月には高い値が観測された (Fig. 1.3.1-8). 一方、栄養塩濃度は1～2月に高濃度であったが、4月のブルーム時には低い濃度であった (Fig. 1.3.1-4～1.3.1-7). 多くの場合春季ブルームの時期や期間は年によって一様でないものの (Kasai et al., 1997; Kudo & Matsunaga, 1999; Okamoto et al., 2010), 本海域では3月前後に春季ブルームが始まったと考えられる. 厚岸湾の東岸に位置する厚岸臨海実験所前の栈橋 (43°01.3'N, 144°50.2'E) では、2月下旬以降高濃度のChl-*a*が観測されており (伊佐田, 私信), 本調査では春季ブルームの発生を十分に捉えられていないものと考えられる. Taguchi et al. (1977) による厚岸湾での基礎生産量も1, 2月に低く、3月以降急激に高くなるという結果もこれを支持している. 厚岸湾で4月観測された高濃度のChl-*a*が現場で生産されたものであるのか、高Chl-*a*濃度の外海水が流入したものかどうか、更にはブルームの発生機構についての議論が必要である.

1. 4. 3 栄養塩と微細藻類の増殖環境

微細藻類の生産がどの栄養塩 (DIN, DIP, DSi) に制限されているかを明らかにするために①バイオアッセイ (e.g., Vince & Valiela, 1973; Granéli & Sundbäck, 1985), ②各態栄養塩の組成比 (e.g., Boynton et al., 1982), ③半飽和定数と各態栄養塩濃度の関係 (e.g., 西川・堀・2004; 菅ら, 2011), 等の指標・実験が用いられている. 微細藻類の組成比はC: N: P: Si = 106: 16: 1: 16 に近い値をとることが知られている (Redfield et al., 1963; Brzezinski, 1985). この考えについては問題が指摘されているものの (例えば, 山本ら, 2002), 試水中のDINとDIP, DSiの比 (DIN/DIP, DIN/DSi) を、どの元素が微細藻類の増殖に対して制限しているかについての簡便な指標とすることができる (Howarth, 1988; Del Amo et al., 1997; Slomp & Cappellen, 2004; 井上ら, 2005; 菅ら, 2011). Del Amo et al. (1997) に従ってDSi/DIN及びDIN/DIPをプロットしたものがFig. 1.4.3-1である. 河川水のNP比についてみると、NP比が16を上回り、概してリン制限環境下にあると考えられた. 一方、厚岸湖・厚岸湾では河口に近いAL6を除いてNP比が16を上回ることがほとんどで、概して窒素制限環境下にあると考えられた. また、厚岸湾湾口の表層ではDIN/DIPは16、DIN/DSiは1よりも著しく低い値を示し、窒素源が枯渇していることがうかがえた (Fig. 1.4.3-1). 続いて、各態栄養塩の濃度から増殖に関する制限要因を検討する. 植物プランクトン (珪藻類) のDIN, DIP, DSi取り込みの半飽和定数は値が大きいものでそれぞれ $5.9 \mu\text{mol N L}^{-1}$, $0.68 \mu\text{mol P L}^{-1}$, $1.31 \mu\text{mol Si L}^{-1}$ である (菅ら, 2011). この半飽和定数を現場の栄養塩濃度と比較すると、栄養塩濃度はDIP, DSiの半飽和定数と比較してDINのそれを下回ることが多かった. そのため、先に示した栄養塩の組成比と同様に窒素が制限要因であることがうかがえた. 一般的に微細藻類の増殖に関しては、淡水域ではリンが制限要因 (Nedwell et al., 1999; 井上ら, 2005; Elser et al., 2007), 汽水域の河川側ではリン、外洋側では窒素が制限要因 (Murrell et al., 2007), 海水域では窒素が制限要因となることが多く (Nixon, 1982; Howarth, 1988; Nedwell et al., 1999; Elser et al., 2007), この傾向は本調査でも同様に確認された.

Table 1.1.2-1. Land use configuration of basin area of main inflow river. Data were obtained from Akabane et al. (2003) and Geospatial Information Authority of Japan (<http://nlftp.mlit.go.jp/ksj/jpgis/datalist/KsjTmplt-W07.html>)

River	Catchment area land use	Area (km ²)	Percentage (%)
Bekanbeushi River	woods or bogs	213.90	56.4
	farm	28.85	7.6
	others	136.22	36.0
	total	378.97	
Obetsu River	woods or bogs	13.25	34.3
	farm	25.43	65.7
	total	38.68	
Oboro River	woods or bogs	29.30	100.0
	total	29.30	
Tokitai River	woods or bogs	19.51	100.0
	total	19.51	
Tobai River	woods or bogs	7.59	100.0
	total	7.59	

Table 1.3.2-1. Grain size fractions of sediment in clam fishery grounds (Stn A and Stn B) and in eelgrass beds (AL2 and AL4) of Akkeshi Lake in April 2015

Grain size fractions (%)	Station			
	Stn A	Stn B	AL2	AL4
Gravel (>2 mm)	61.5	48.4	0.4	0.7
Sand (63 μ m to 2 mm)	26.5	43.3	33.4	41.7
Silt + clay (<63 μ m)	12.0	8.3	66.2	57.6

Table 1.4.1-1. Mean (Minimum-Maximum) annual ammonia, nitrate + nitrate, phosphate, and silicate concentrations for year 2014-2015.

River	<i>n</i>	NO ₃	NH ₄	PO ₄	SiO ₂
		(μ mol N L ⁻¹)	(μ mol N L ⁻¹)	(μ mol P L ⁻¹)	(μ mol Si L ⁻¹)
Bekanbeushi	17	3.05 - 38.23 (18.56)	0.21 - 1.91 (0.81)	0.44 - 1.79 (0.88)	11.84 - 120.95 (64.97)
Obetsu	17	3.46 - 101.76 (50.66)	0.95 - 9.21 (3.30)	0.67 - 2.13 (1.29)	18.55 - 214.60 (71.80)
Oboro	8	16.75 - 42.55 (28.23)	1.67 - 8.30 (4.48)	0.70 - 1.64 (1.20)	23.67 - 200.86 (74.77)
Oboro-diversion	11	2.74 - 27.30 (10.23)	1.07 - 4.77 (1.96)	0.66 - 2.19 (1.24)	9.36 - 68.84 (33.46)

Table 1.4.1-2. Comparison of river nutrient concentrations (mean or minimum-maximum) in Hokkaido. NR means not reported

Inflow area	River	NO ₂ +NO ₃ -N (μmol N L ⁻¹)	NH ₄ -N (μmol N L ⁻¹)	PO ₄ -P (μmol P L ⁻¹)	SiO ₂ -Si (μmol Si L ⁻¹)
Akkeshi Lake	Bekanbeushi ¹	18.6	0.8	0.9	65.0
Akkeshi Lake	Obetsu ¹	50.7	3.3	1.3	71.8
Akkeshi Lake	Oboro ¹	28.2	4.5	1.2	74.8
Akkeshi Bay	Oboro diversion ¹	10.2	2.0	1.2	33.5
Biwase Bay	Biwase ²	3.5	0.9	0.4	19.3
Funka Bay ³		24	2.9	0.30	270
Japan Sea	Teshio ⁴	14.3 - 42.9	NR	NR	NR
Tokachi River	Toshibetsu ⁴	24.3-49.2	NR	0.22-0.78	229.6-395.6
Tokachi River	Otofuke ⁴	109.1-180.5	NR	0.85-1.96	379.3-418.5
Tokachi River	Satunai ⁴	35.4-87.1	NR	0.14-0.17	37.5-69.9
Tokachi River	Shikaribetsu ⁴	161.7-202.2	NR	0.28-1.40	416.4-547.5
Tokachi River	Sarubetsu ⁴	319.5-428.2	NR	0.23-0.43	106.6-289.5

1: This study, 2: Abe (unpublished data), 3: Yoshimura & Kudo (2003)

4: Ileva et al. (2009), 5: Iwanami et al. (2013)

Table 1.4.1-3. Annual (from April to December) freshwater discharge and nutrients load from Bekanbeushi River, Obetsu River, and Oboro River

	Unit	Bekanbeushi	Obetsu	Oboro	Total
Water discharge	(m ³ year ⁻¹)	6.65×10 ⁸	6.90×10 ⁷	5.36×10 ⁷	7.87×10 ⁸
NO ₃ load	(ton N year ⁻¹)	167.0	45.8	17.7	230.4
NH ₄ load	(ton N year ⁻¹)	8.2	3.2	3.2	14.6
DIN load	(ton N year ⁻¹)	175.2	49.0	20.9	245.1
PO ₄ load	(ton P year ⁻¹)	18.1	2.8	2.1	23.0

Table 1.4.2-1. Classification of water mass

Parameter	Water mass	Coastal Oyashio Water ¹ (COW)	Oyashio Water ² (OW)	Soya Warm Water ³ (SW)
Temperature (°C)		<2	0-7	7-20
Salinity		<33.0	33.0-33.7	33.6-34.3
σ _t			<26.7	

1: Ohtani (1971), 2: Hanawa & Mitsudera (1986), 3: Takizawa (1982)

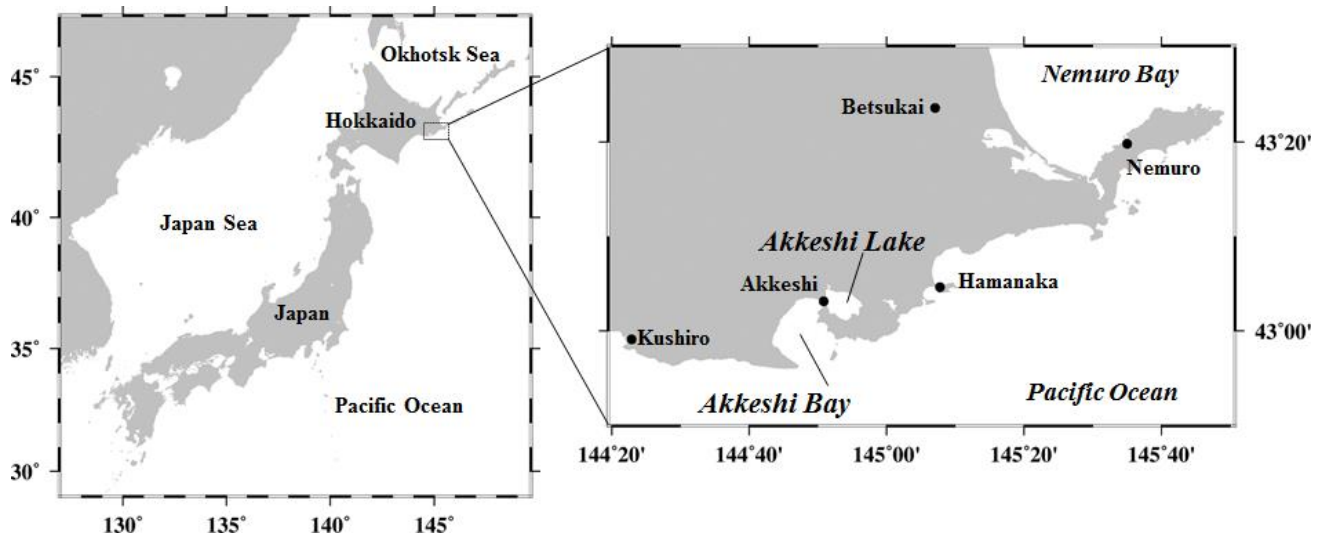


Fig. 1.1.1-1. Location of study area (Akkeshi Lake and Akkeshi Bay).

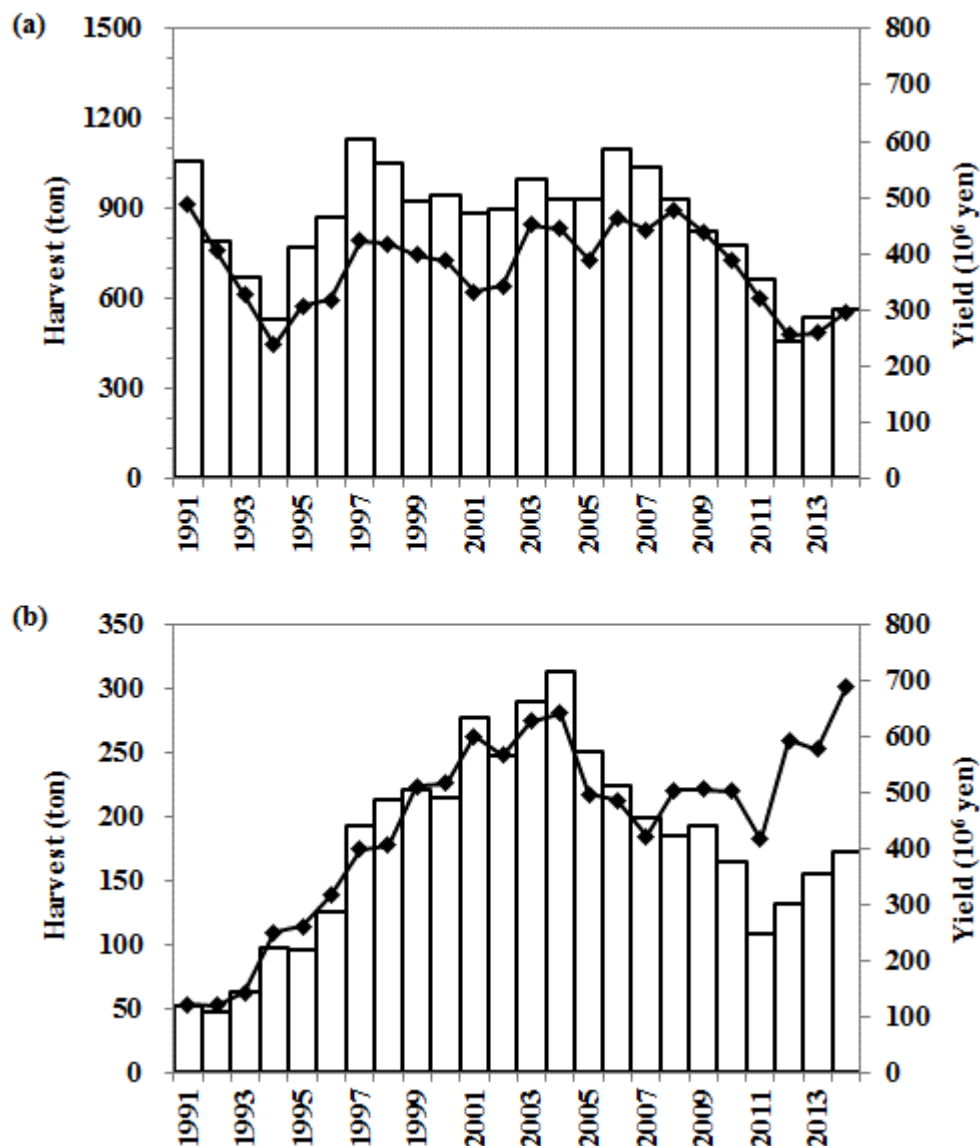


Fig. 1.1.1-2. Annual variations in harvest (bar chart) and yield (line chart) of the Manila clam *Ruditapes philippinarum* (a) and the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (b) in Akkeshi Town. Data were obtained from Hokkaido Research Organization, Fisheries Research Department Marine Net Hokkaido (<http://www.hro.or.jp/list/fisheries/marine/h3mfcd0000000ge0.html>). Harvest of the clam and the oyster are expressed as the wet weight including shell and the tissue wet weight, respectively.

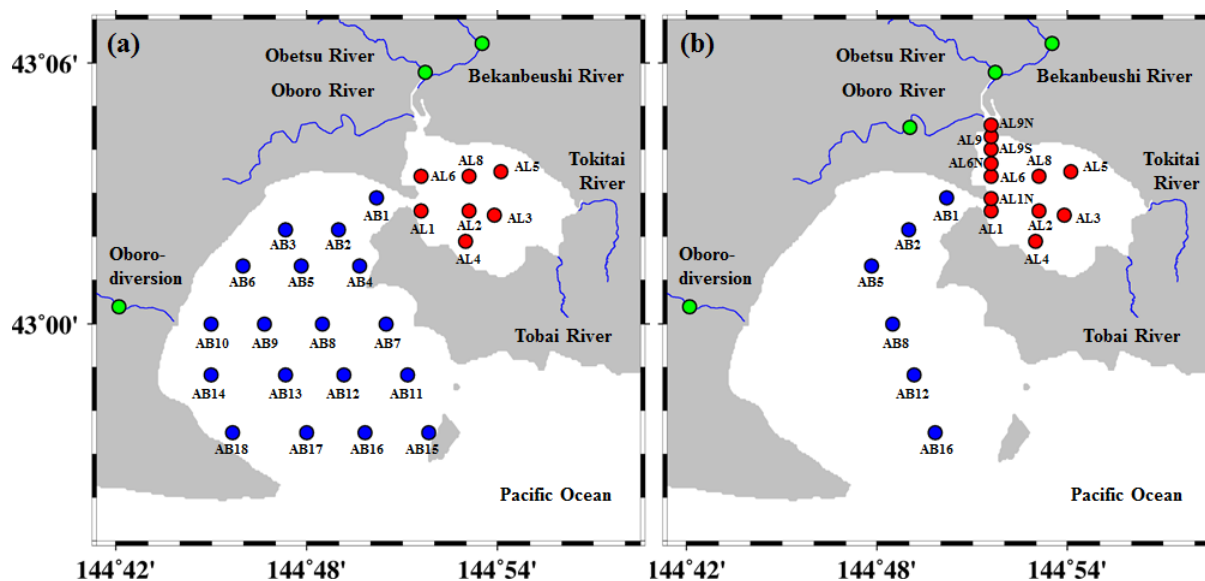


Fig. 1.2.1-1. Location of sampling station for water quality in 2014 (a) and 2015-2016 (b).

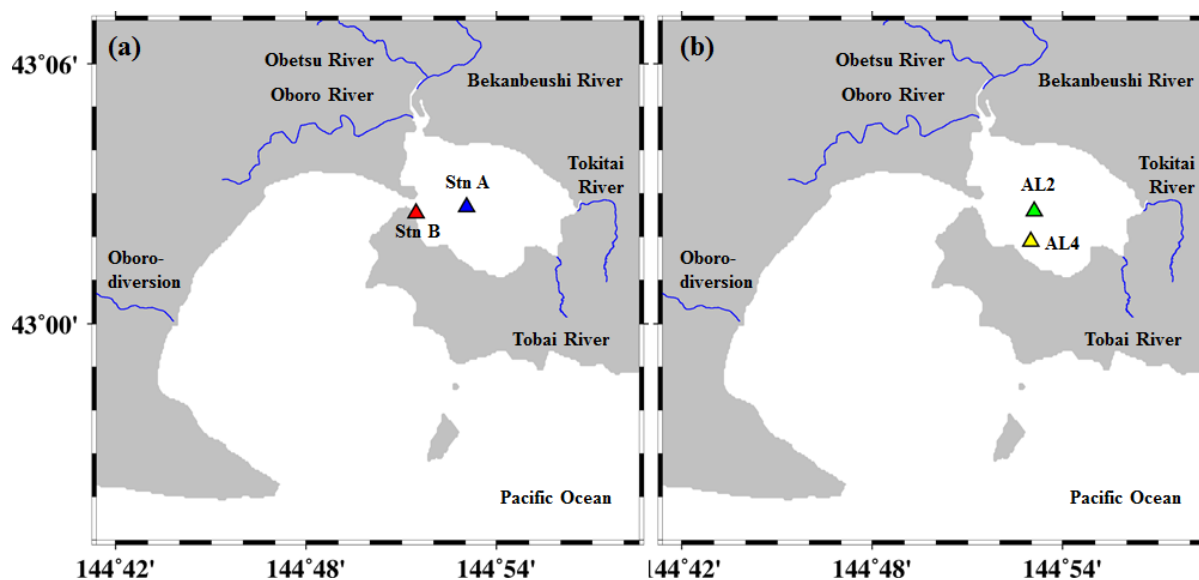


Fig. 1.2.1-2. Location of sampling station for (a) sediment and clam (Stn A and Stn B in clam fishery grounds) and (b) sediment (AL2 and AL4 in eelgrass beds) in 2014 and 2015.

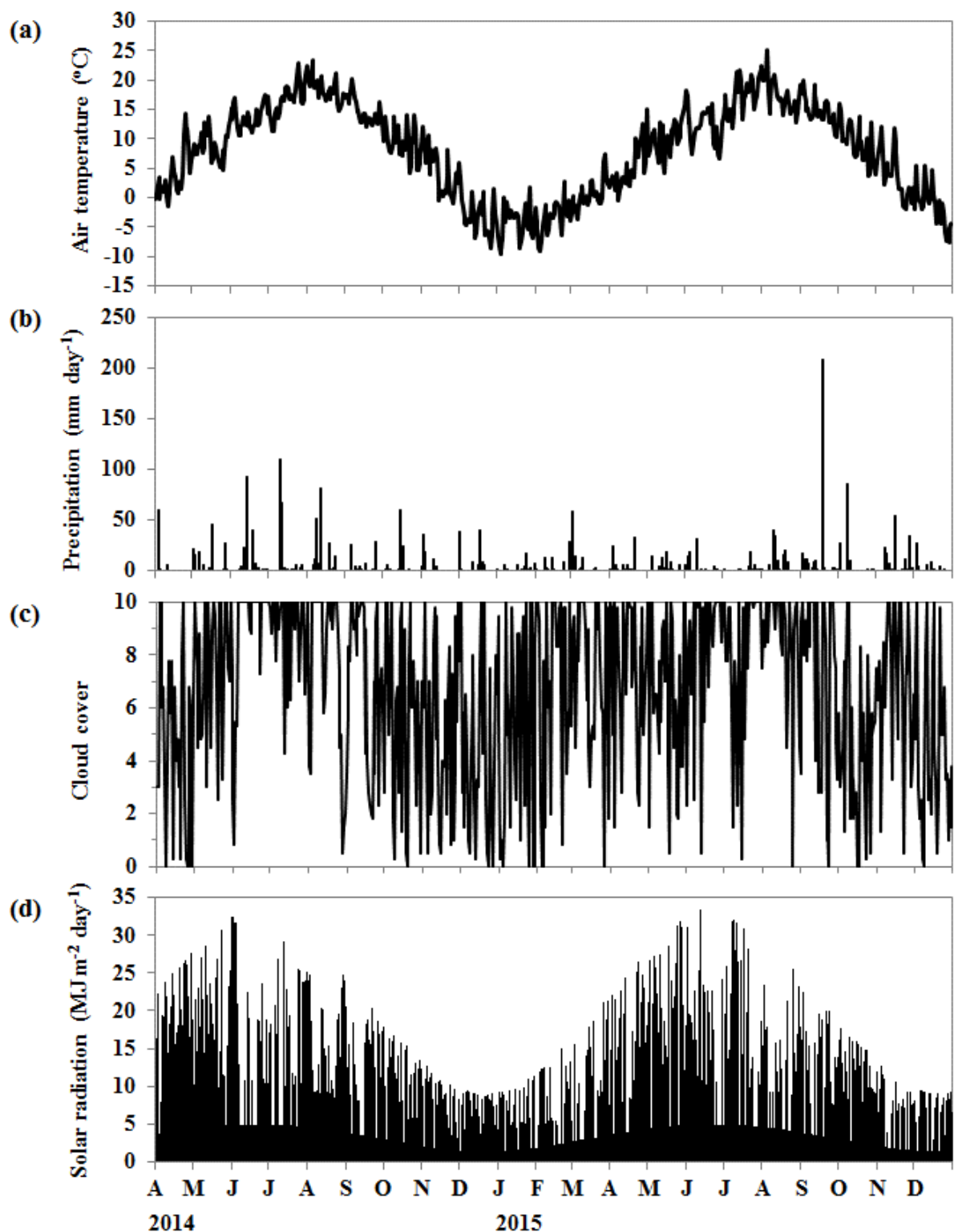


Fig. 1.2.1-3. Time variation of daily mean air temperature (a), daily precipitation (b), daily mean cloudiness (c) observed by AMeDAS operated by JMA (Japan Meteorological Agency), and accumulated solar radiation (d) estimated from model by NARO (National Agriculture and Food Research Organization) at Ohta or Kushiro from April 2014 to December 2015.

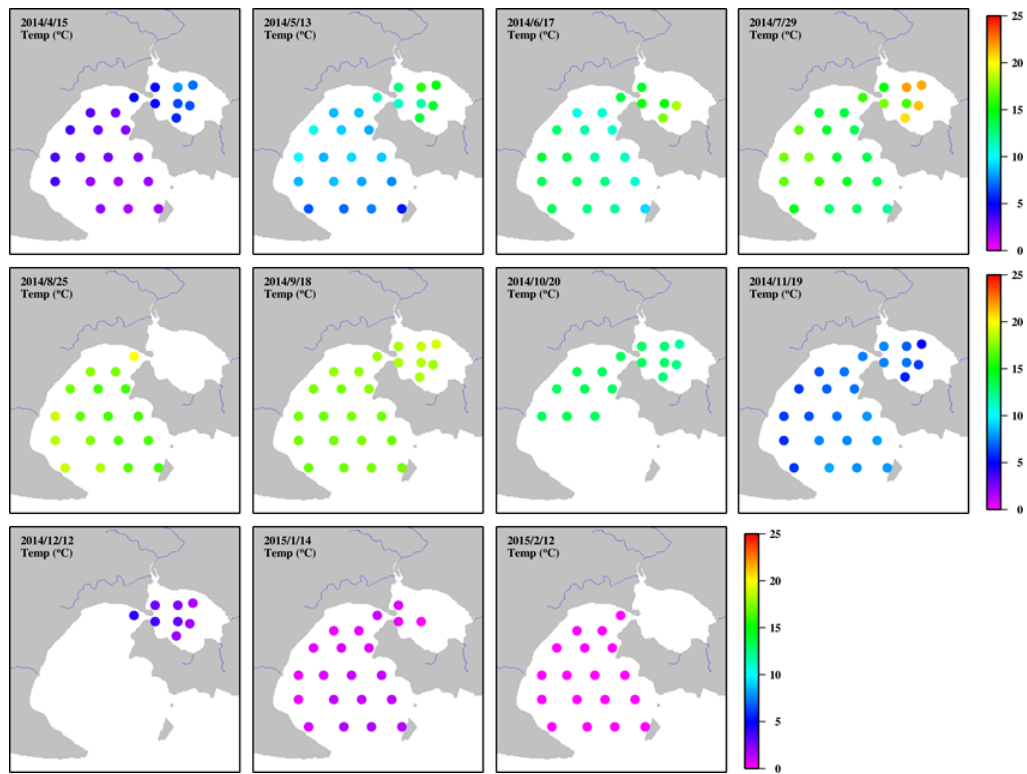


Fig. 1.3.1-1. Seasonal variation of horizontal distribution of surface water temperature (°C) from April 2014 to February 2015.

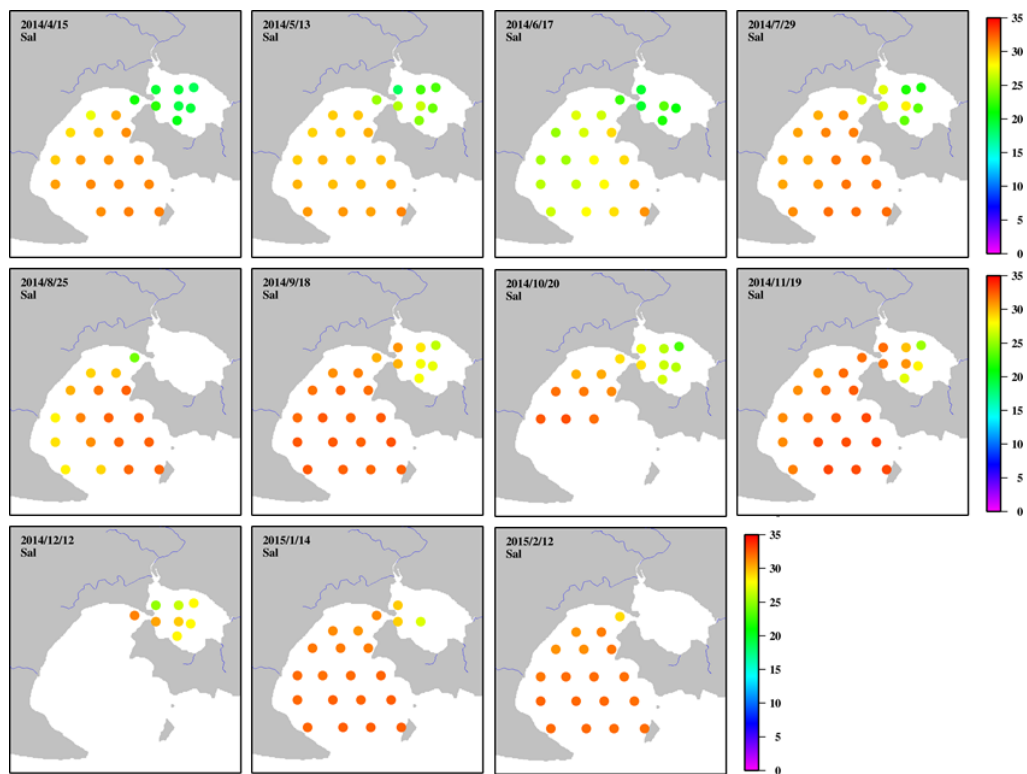


Fig. 1.3.1-2. Seasonal variation of horizontal distribution of surface salinity from April 2014 to February 2015.

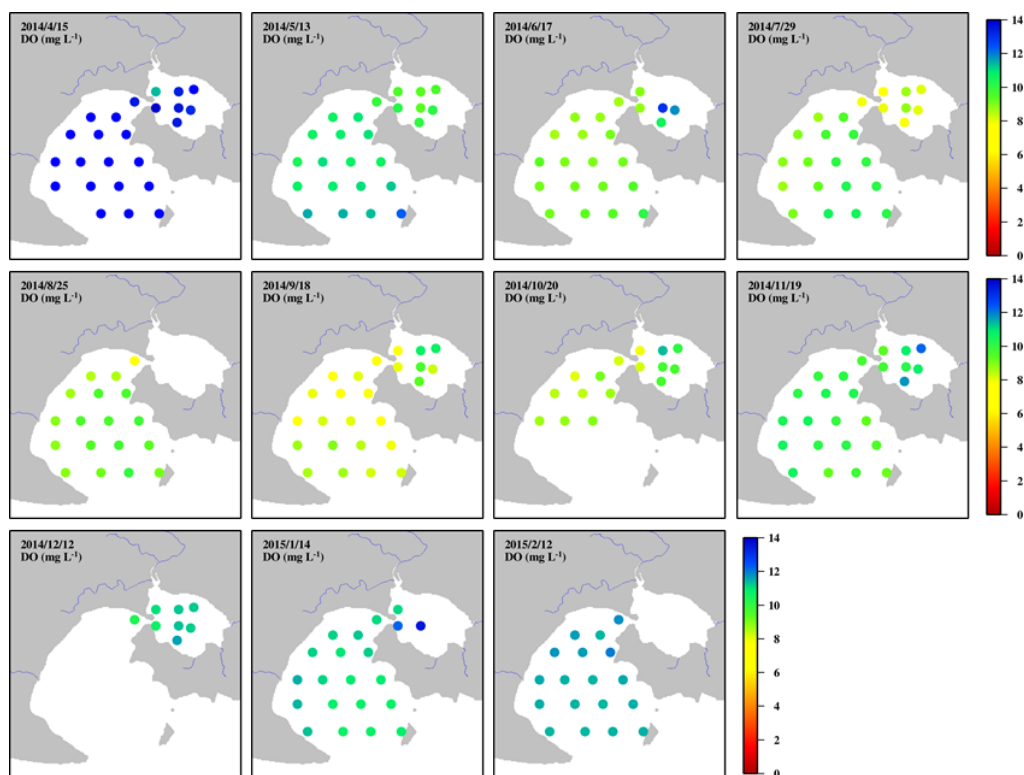


Fig. 1.3.1-3. Seasonal variation of horizontal distribution of surface dissolved oxygen concentration (mg L^{-1}) from April 2014 to February 2015.

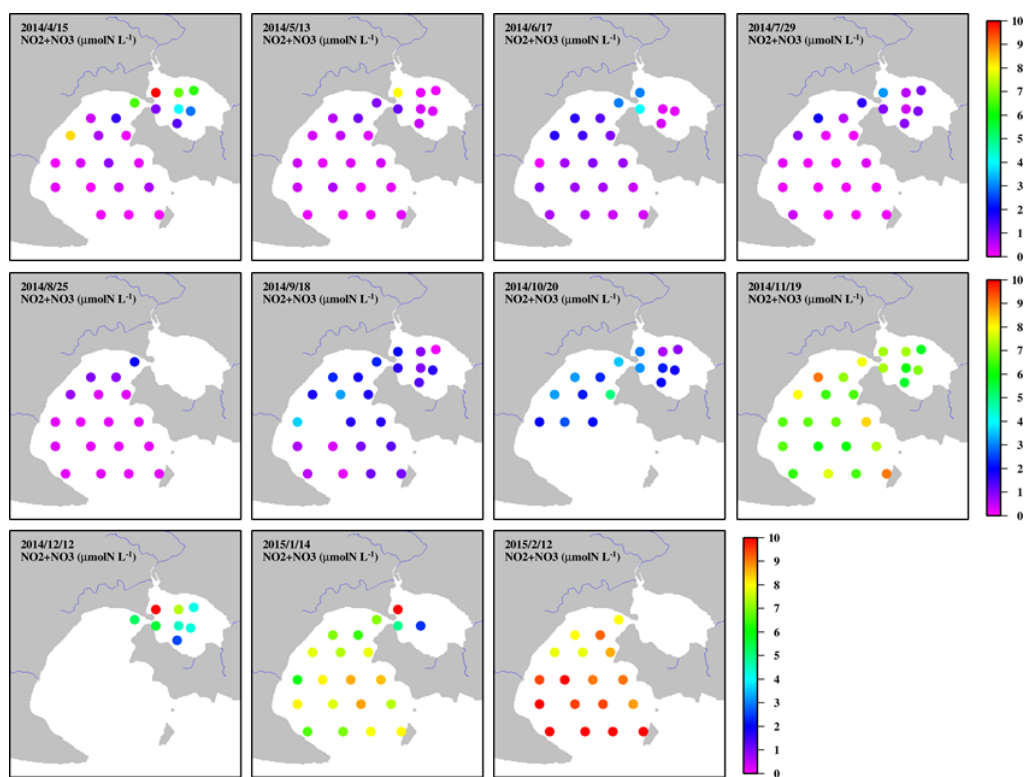


Fig. 1.3.1-4. Seasonal variation of horizontal distribution of surface $\text{NO}_2+\text{NO}_3\text{-N}$ concentration ($\mu\text{mol N L}^{-1}$) from April 2014 to February 2015.

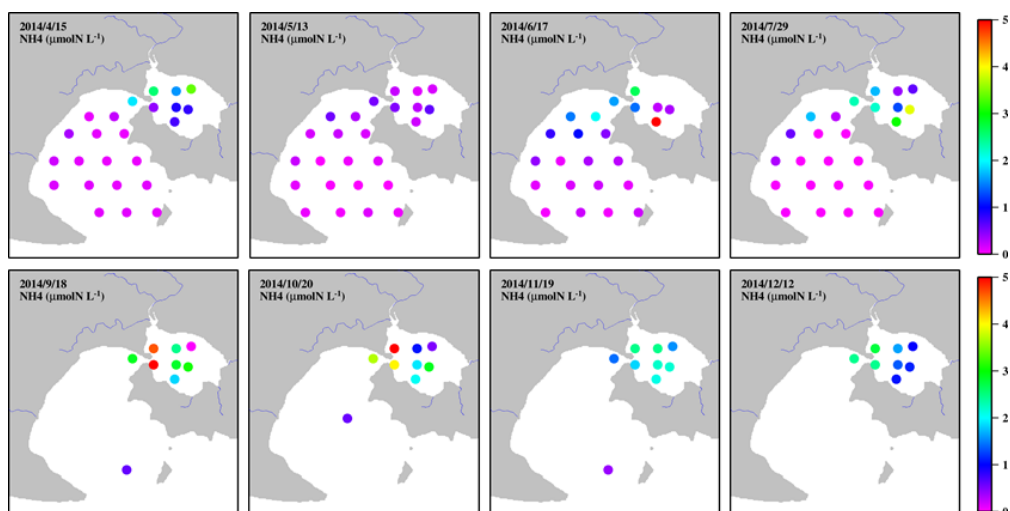


Fig. 1.3.1-5. Seasonal variation of horizontal distribution of surface $\text{NH}_4\text{-N}$ concentration ($\mu\text{mol N L}^{-1}$) from April 2014 to February 2015 (except in August 2014, January and February 2015).

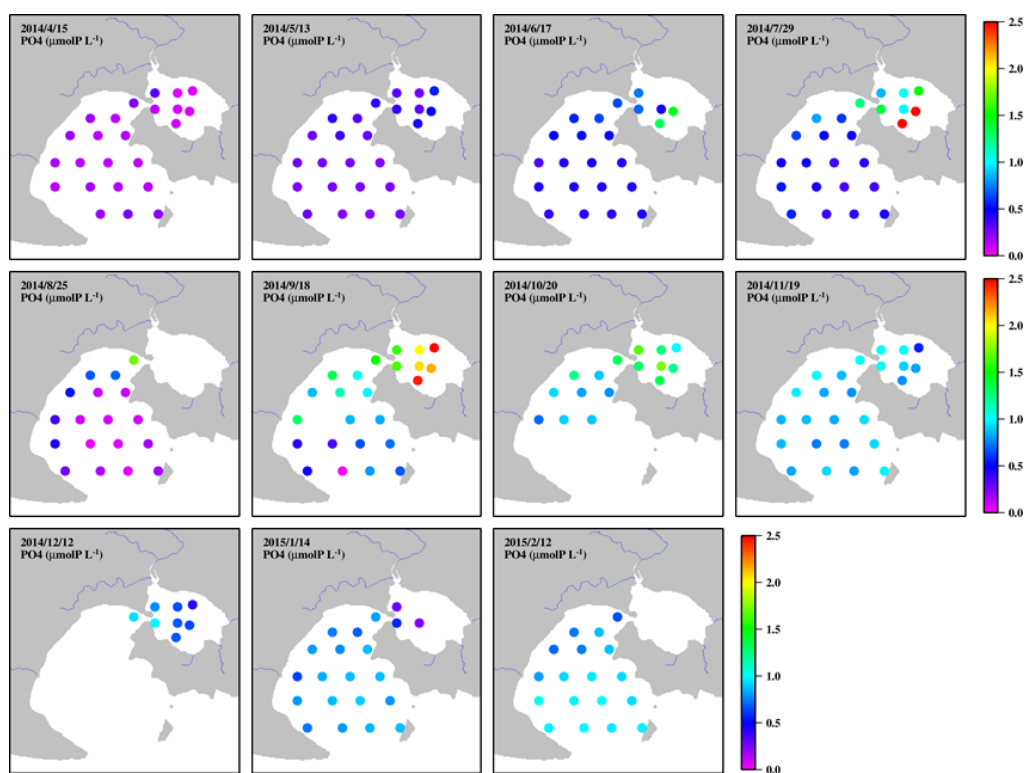


Fig. 1.3.1-6. Seasonal variation of horizontal distribution of surface $\text{PO}_4\text{-P}$ concentration ($\mu\text{mol P L}^{-1}$) from April 2014 to February 2015.

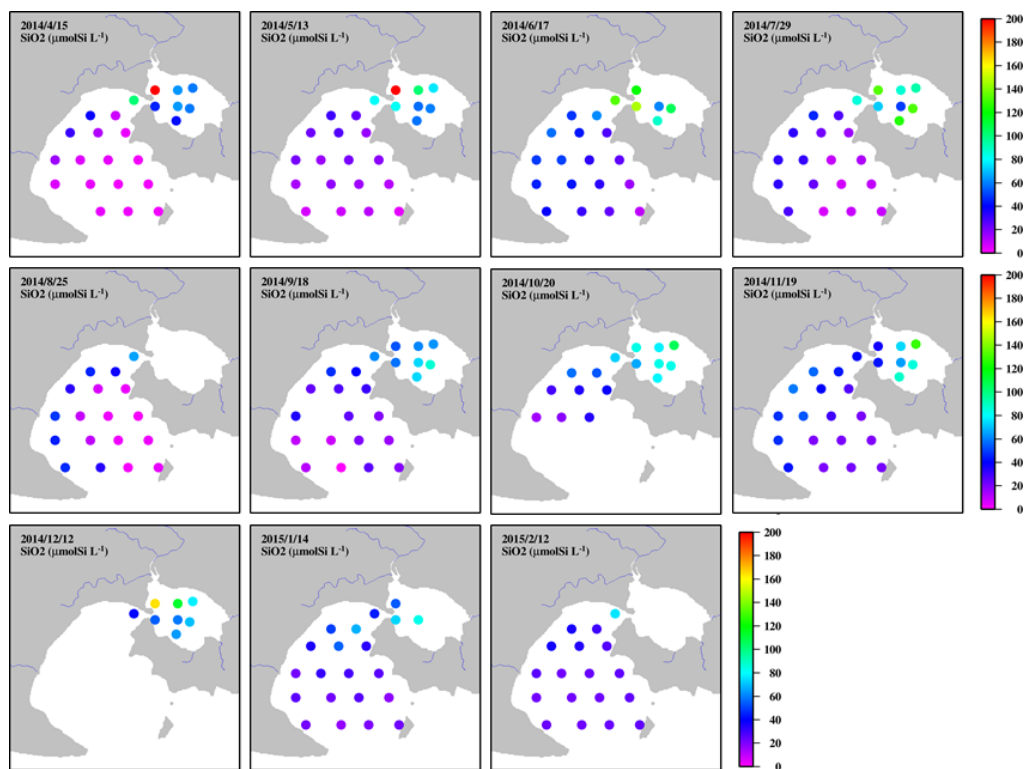


Fig. 1.3.1-7. Seasonal variation of horizontal distribution of surface $\text{SiO}_2\text{-Si}$ concentration ($\mu\text{mol Si L}^{-1}$) from April 2014 to February 2015.

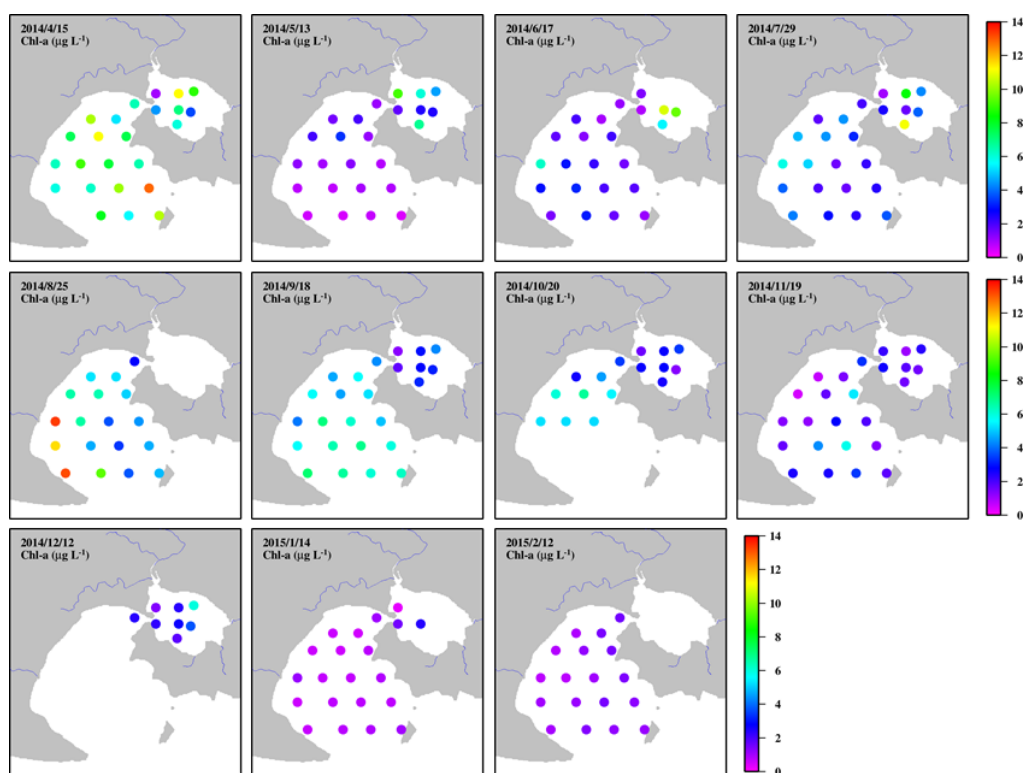


Fig. 1.3.1-8. Seasonal variation of horizontal distribution of surface Chl-a concentration ($\mu\text{g L}^{-1}$) from April 2014 to February 2015.

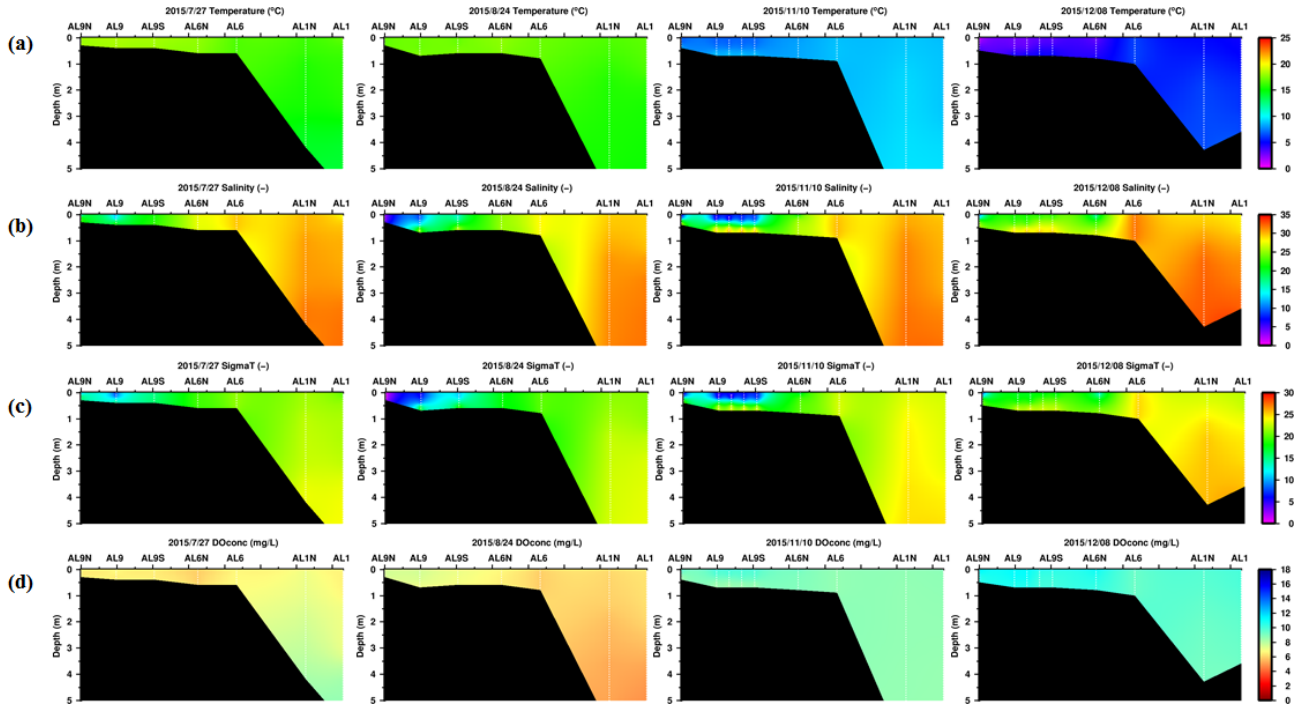


Fig. 1.3.1-9. Seasonal variation of vertical distribution of water temperature (a), salinity (b), density (c), and dissolved oxygen concentration (d) from AL9N (river-mouth) to AL1 (lake-mouth) in July, August, November, and December 2015.

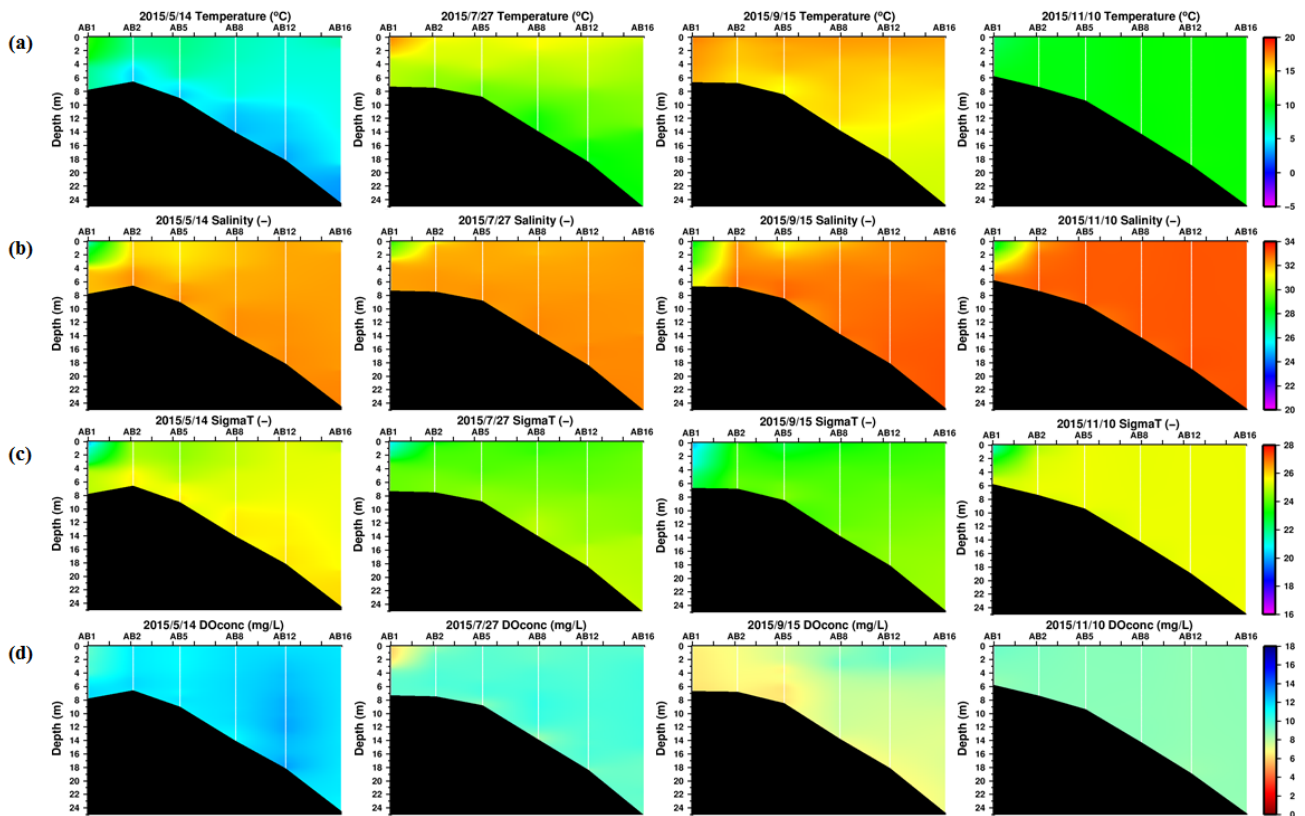


Fig. 1.3.1-10. Seasonal variation of vertical distribution of water temperature (a), salinity (b), density (c), and dissolved oxygen concentration (d) from AB1 (bay-back) to AB16 (bay-mouth) in May, July, September, and November 2015.

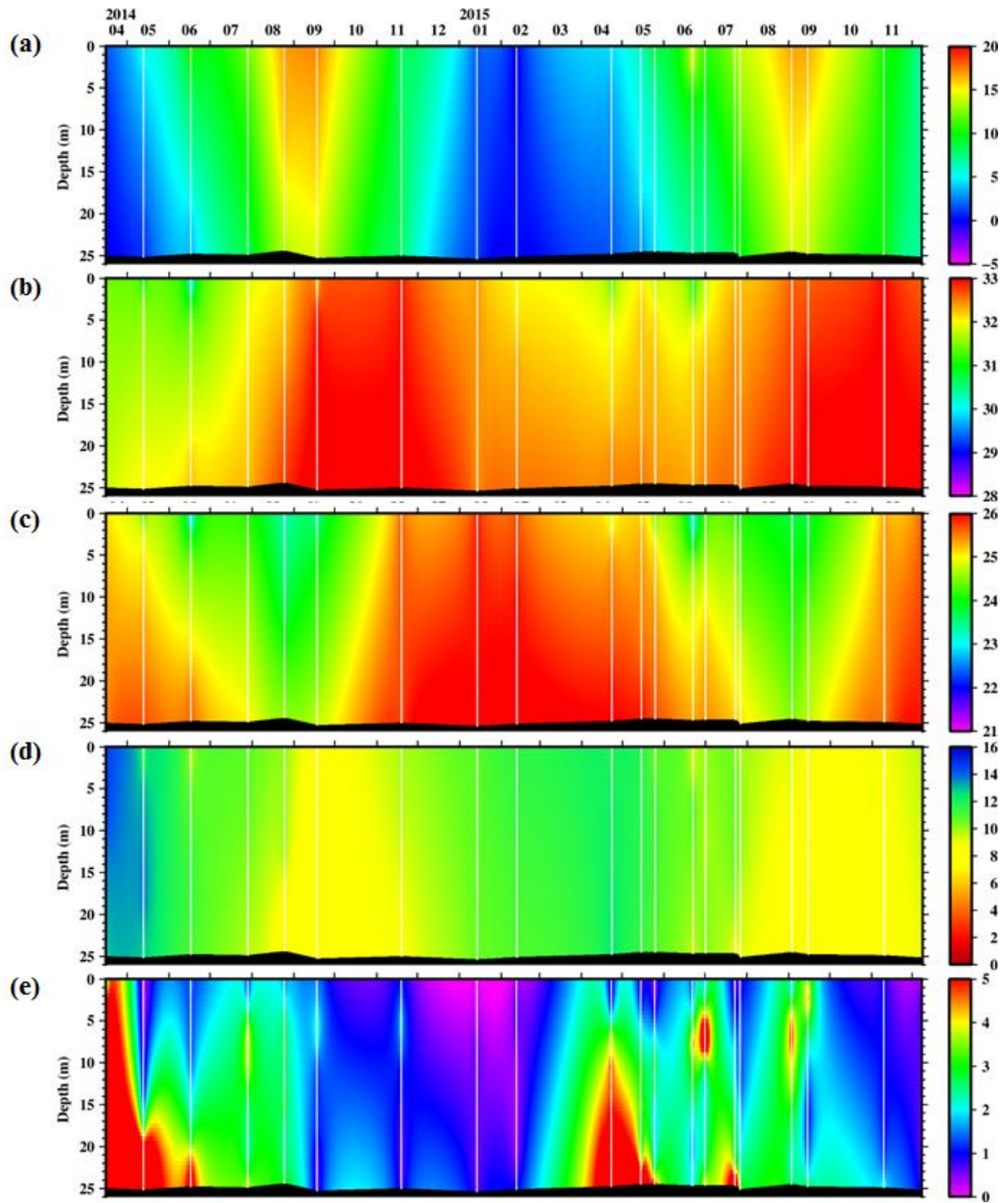


Fig. 1.3.1-11. Time variation of (a) water temperature (°C), (b) salinity (no dimension), (c) sigma-t (no dimension), (d) dissolved oxygen concentration (mg L⁻¹), and (e) fluorescence value (no dimension) at AB16 (bay-mouth) from April 2014 to December 2015.

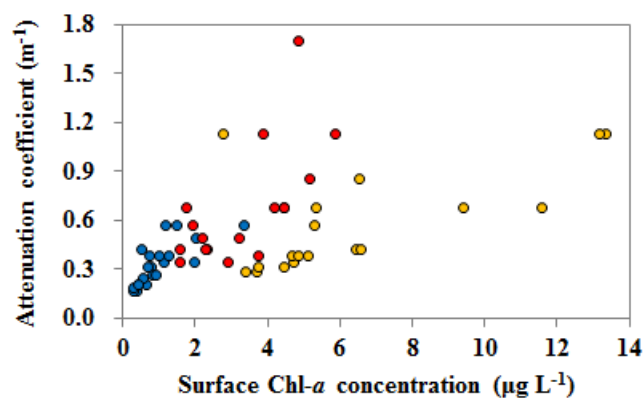


Fig. 1.3.1-12. Relationship between the Chl-a concentration and the attenuation coefficient in water column (K) in May 2014 (blue circle), July 2014 (red circle), and August 2014 (yellow circle). Attenuation coefficient was calculated by Secchi disk depth (Z_{sd}) from Holmes (1970).

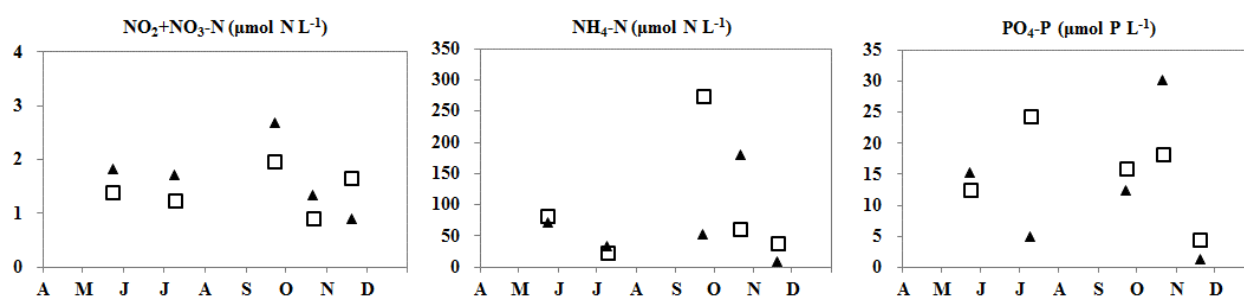


Fig. 1.3.2-1. Seasonal fluctuations of $\text{NO}_2+\text{NO}_3\text{-N}$ (a), $\text{NH}_4\text{-N}$ (b), and $\text{PO}_4\text{-P}$ (c) concentrations in the porewater (topmost 2 cm) at AL2 (□) and AL4 (▲) in eelgrass beds of Akkeshi Lake from April 2014 to December 2014.

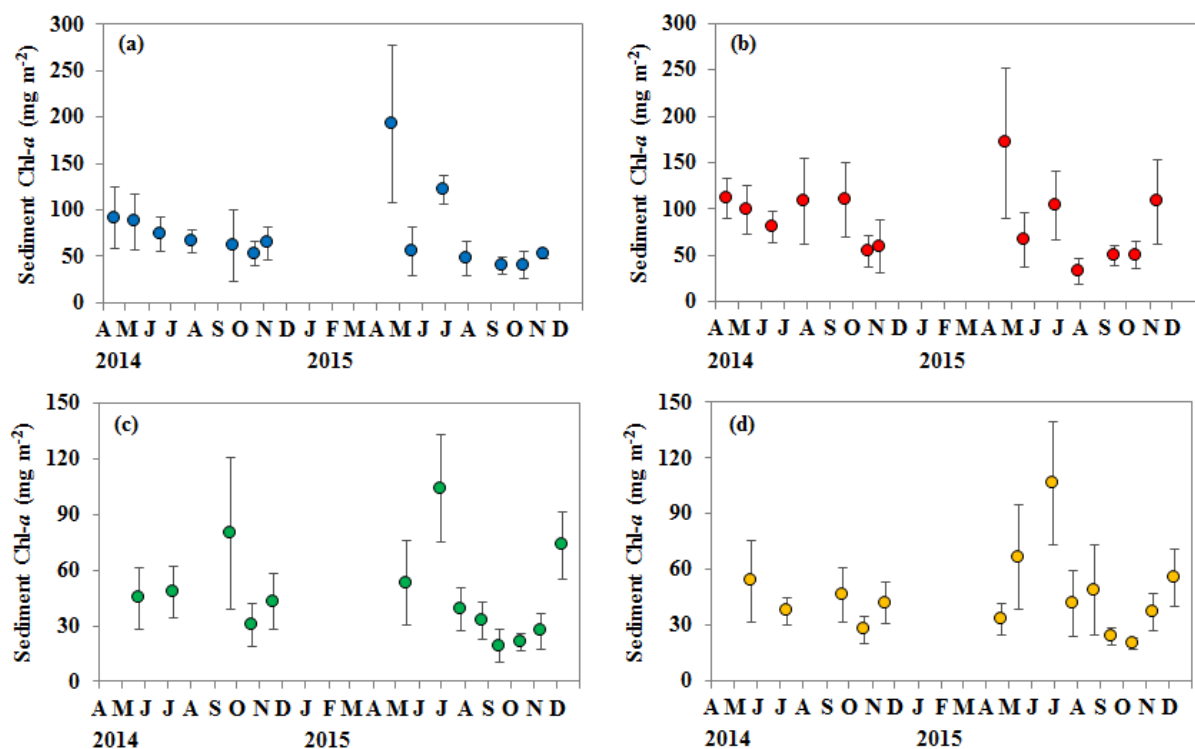


Fig. 1.3.2-2. Seasonal fluctuations of microphytobenthos biomass at Stn A (a), Stn B (b) in tidal flat, AL2 (c), and AL4 (d) in subtidal zone of Akkeshi Lake from April 2014 to December 2015. Data are shown as mean values ($n=3-5$) and ± 1 SD.

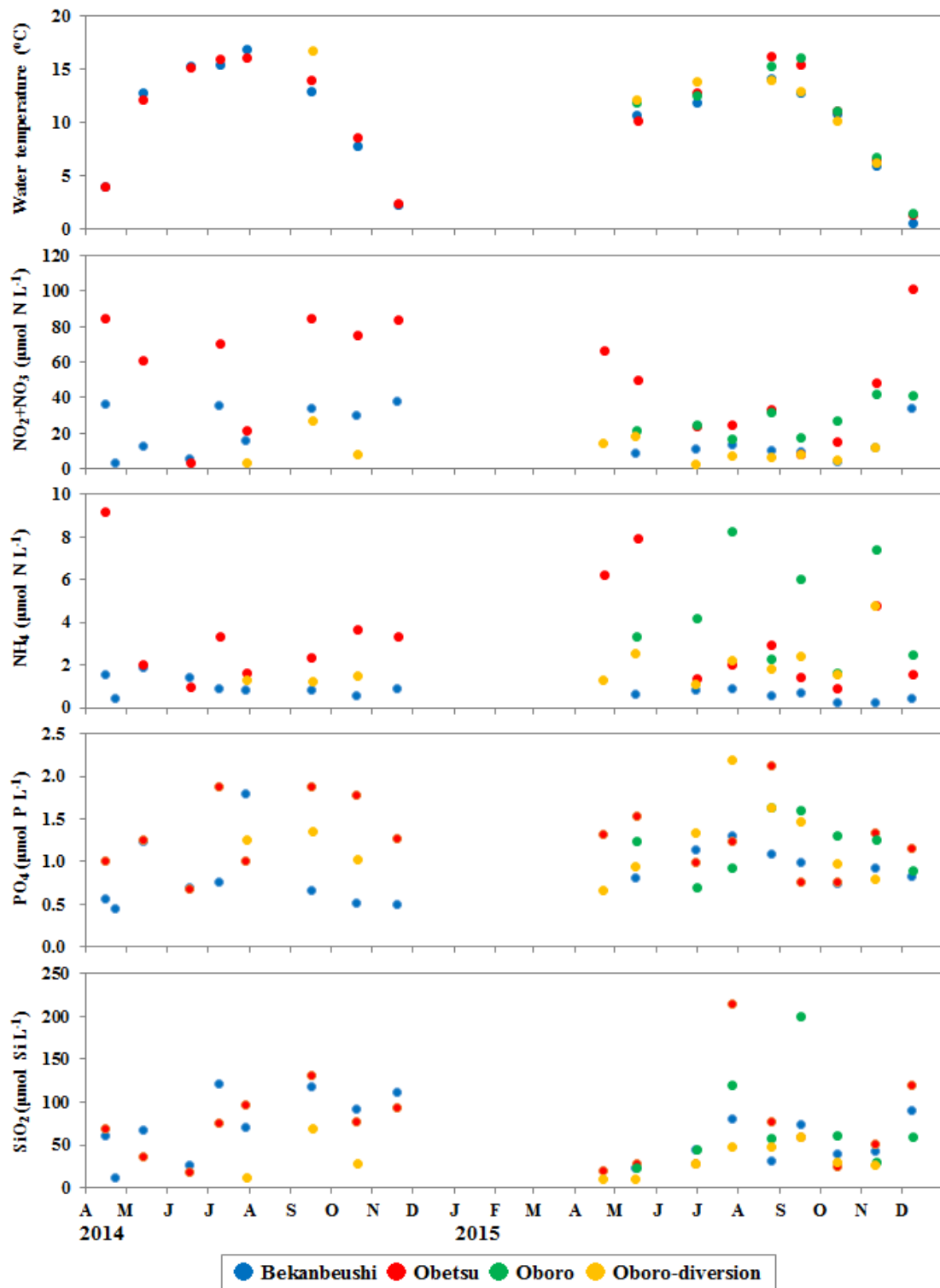


Fig. 1.3.3-1. Seasonal fluctuations of water temperature, NO₂+NO₃-N, NH₄-N, PO₄-P, and SiO₂-Si concentrations in Bekanbeushi River, Obetsu River, Oboro River, and Oboro-diversion from April 2014 to November 2014 and April 2015 to December 2015.

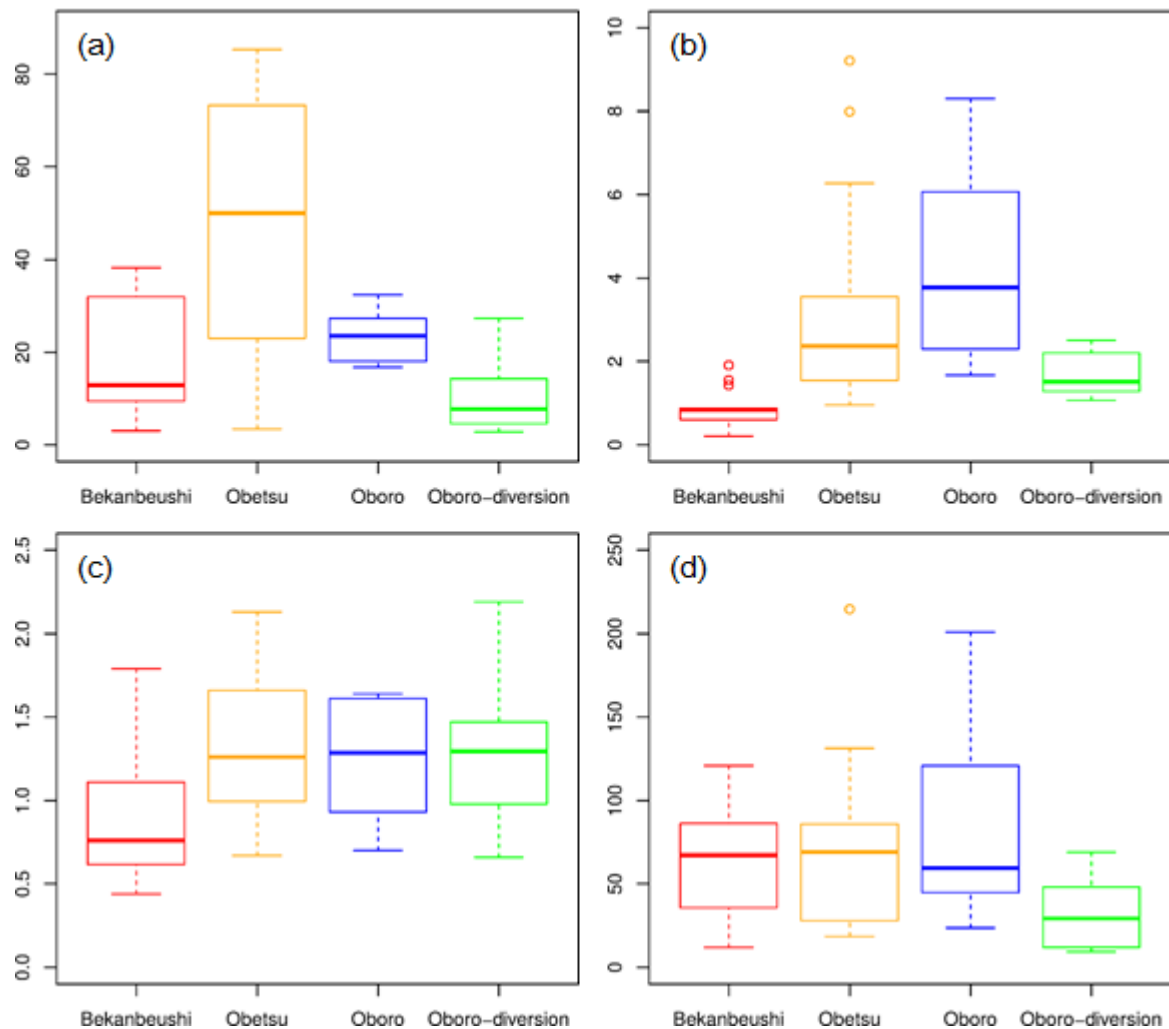


Fig. 1.4.1-1. Box plots of nitrate + nitrite (a), ammonium (b), phosphate (c), and silicate (d) concentrations ($\mu\text{mol L}^{-1}$) in four rivers (Bekanbeushi River, Obetsu River, Oboro River and Oboro-diversion). Box plots depict the median (line within the boxes), 25th and 75th percentiles (lower and upper edges of the boxes), and 10th and 90th (lower and upper error bars) of the data.

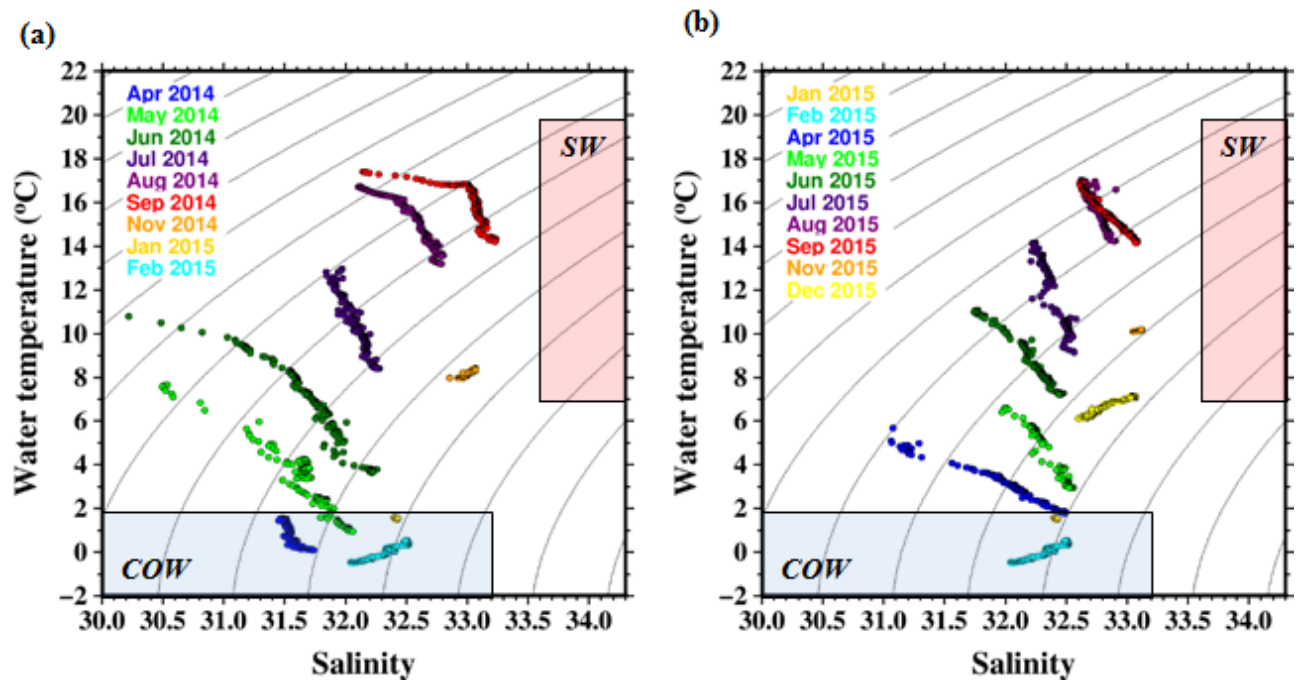


Fig. 1.4.2-1. Monthly variations in Temperature-Salinity diagram at the AB16 (bay-mouth) from April 2014 to February 2015 (a) and January 2015 to December 2015 (b). Shaded area of COW and SW denote the Coastal Oyashio Water (Ohtani, 1971) and the Soya Warm Water (Takizawa, 1982), respectively.

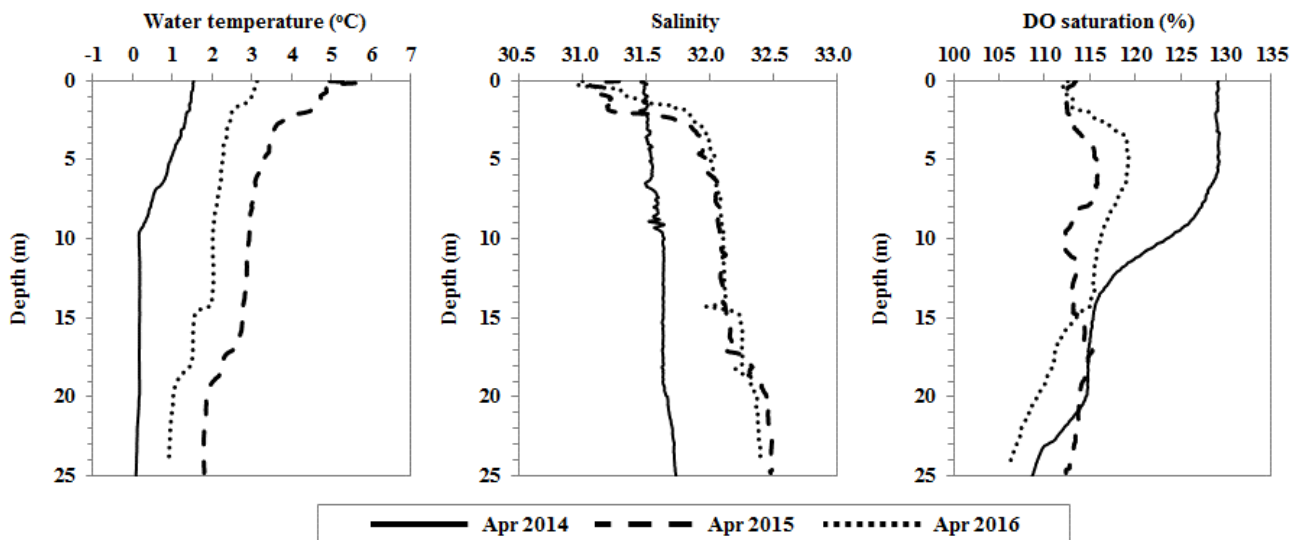


Fig. 1.4.2-2. Vertical profiles of water temperature, salinity, and dissolved oxygen saturation at AB16 (bay-mouth) of Akkeshi Bay in April 15, 2014 (solid lines), April 23, 2015 (broken lines), and April 5, 2016 (dotted lines).

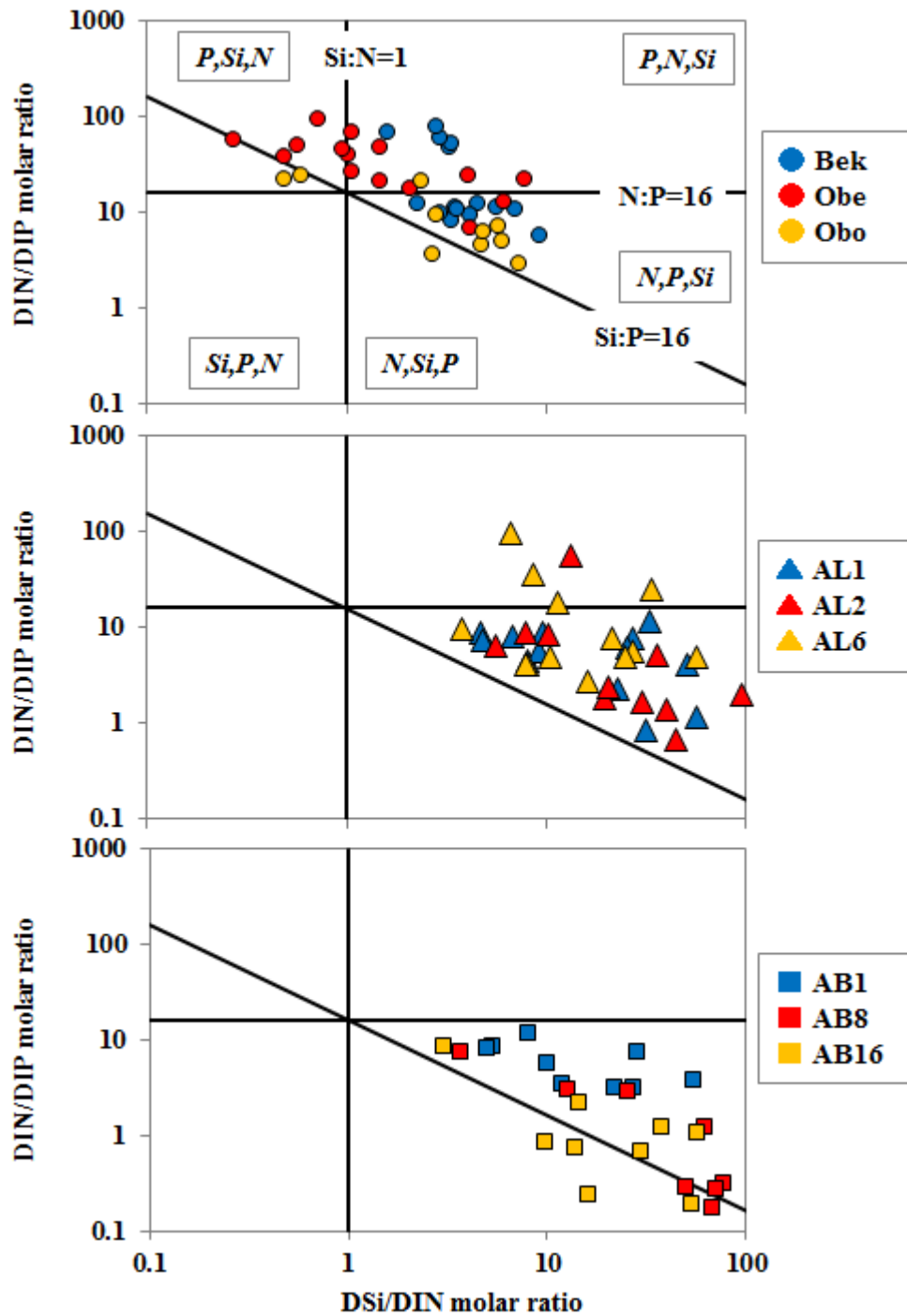


Fig. 1.4.3-1. Representation of Si: N: P molar ratios in the water column of inflow rivers (a), Akkeshi Lake (b), and Akkeshi Bay (c) from April 2014 to December 2015 (Bek: Bekaubeushi River, Obe: Obetsu River, Obo: Oboro River). Each area is delimited by Brzezinski ratio (Brzezinski, 1985) and Redfield ratio (Redfield et al., 1963) of Si: N: P=16: 16: 1. Order of priority is maintained for the potentially limiting nutrients.

第2章 数値モデルを用いた亜寒帯汽水湖（北海道東部厚岸湖）におけるアサリ（*Ruditapes philippinarum*）の成長評価

2. 1 はじめに

2. 1. 1 アサリ漁業の現状

アサリ *Ruditapes philippinarum* (Adams & Reeve, 1850) は北東アジアや北アメリカ、ヨーロッパに分布し (Rodríguez-MoscOSO et al., 1992 ; Nakamura et al., 2002 ; Humphreys et al., 2007 ; Kang et al., 2007 ; Nizzoli et al., 2007 ; Ponurovskii, 2008 ; Ren et al., 2008 ; Dang et al., 2009 ; Çolakoğlu & Palaz, 2014 ; Ruesink et al., 2014), 潮間帯～水深 20 m 前後の砂泥底に生息する二枚貝である。日本国内では北海道から九州にかけて広範囲に分布している。

かつて我が国では、1980 年代まで年間 11～16 万トンのアサリが漁獲されていた。しかし、その後急速に漁獲量が減少し、近年では 3～4 万トン前後と低迷している (Fig. 2.1.1-1)。この減少要因は様々であり (松川ら, 2008), 埋め立てや干拓などによる生息・繁殖場である干潟・浅場の減少 (鳥羽, 2002), 底質の変化 (堤ら, 2002), 貧酸素水塊・青潮による大量斃死 (Suzuki, 2001 ; Toba et al., 2008 ; 平野ら, 2010), 浮遊幼生の発生量の減少 (関口・石井, 2003), 寄生虫の感染 (浜口ら, 2002) 等が挙げられている。これを受けてアサリの資源量の回復に向けた取り組みが積極的に行われている (町口, 2006)。一方、北海道では 2000 年代にかけて漁獲量が増加傾向にあり、伊勢湾・三河湾や有明海、東京湾といった本州の主産地と比べて漁獲量は多くないものの、比較的安定した生産が維持されている (Fig. 2.1.1-1)。安定した生産を支えるメカニズムを解明することは資源管理において重要な課題であり、厚岸湖を中心とした道東海域のアサリ漁業は安定供給を支える上で、北海道だけでなく全国的にも大きな位置を占めるようになると考えられる。

2. 1. 2 アサリの餌料源

アサリは干潟や水深の浅い潮下帯に分布するが、浅海域では水柱内の植物プランクトンだけでなく、底生微細藻類も主要な基礎生産者として機能している (e.g., 門谷, 2004 ; 山口, 2011)。海底の堆積物上に生息する底生微細藻類は潮汐や波浪によって水柱に再懸濁することが知られている (Delgado et al., 1991 ; de Jonge & van Beusekom, 1995 ; Lucas et al., 2000 ; Koh et al., 2006 ; Suga et al., 2011)。近年、アサリをはじめとした懸濁物食性二枚貝類の餌料源として、浮遊幼生の植物プランクトン (Yokoyama et al., 2005 ; 児玉ら, 2008 ; Dang et al., 2009) に加えて、再懸濁した底生微細藻類の重要性が指摘されている (小池ら, 1992 ; Kamermans, 1994 ; 伊藤ら, 2009 ; Komorita et al., 2014)。そのため、植物プランクトンと底生微細藻類による基礎生産がどのようにアサリの生産に寄与しているかを明らかにすることが求められる。

2. 1. 3 アサリの成長モデル

流動場と生物化学要素の変動を計算する 3 次元の生態系モデルは、物理環境と低次生態系のつながりを明らかにする上で重要なツールとなり得る。また、仮想的な計算を行うことで、様々な方策や環境変化に対して生態系がどのように応答するかを予測・評価することができるようになる。アサリは濾過食者であり、直上水中の懸濁物質を水管から取り込んで摂餌している。埋在性の懸濁物食性二枚貝であるアサリは浅海域の物質循環に大きく寄与することが知られており、その役割として高い摂餌圧 (Officer et al., 1982; Nakamura, 2001), 栄養塩の排泄 (Bartoli et al., 2001; Welsh et al., 2005; Nizzoli et al., 2007; Komorita et al., 2010), 硝化・脱窒の促進 (Welsh et al., 2005) 等が報告されている。アサリが物質循環に果たす役割や成長を評価するためには生物化学モデルにアサリの個体群動態を組み込む必要がある。

Melià et al. (2004) はアサリの密度と成長の変動を計算する個体群動態モデルを開発し、Sacca di Goro lagoon に適用した。このモデルを用いることで収量が最大となるような種苗投入・漁獲時期と種苗投入量について示した。また、Flye-Sainte-Marie et al. (2007) は Marennes-Oléron Bay のアサリを対象に成長モデル (生物エネルギーモデル) を適用し、水温と Chl-*a* 濃度の観測値を与えることで成長速度と産卵時期の高い再現性を得た。一方で、水柱内の Chl-*a* 濃度はアサリの餌料量の指標としては十分でないことを指摘している。このように、これまで多くの研究者によってアサリの成長モデルが開発されてきた (Table 2.1.3-1)。しかしながら、それらのモデルの多くはアサリの餌料源として植物プランクトンのみを対象としており、底生微細藻類による餌料の供給は考慮されていなかった。また、餌濃度を観測値から与えていることが多く、生態系モデルに組み込み相互作用を表現した例は少なかった。

2. 1. 4 目的

本研究の対象域である厚岸湖ではアサリ漁業が盛んであり、2000 年代にはおよそ年間 1000 トン前後の水揚げがあった (Fig. 2.1-2)。アサリは主に湖口から湖央にかけての干潟 (かつてのカキ礁に山砂を加えて造成された漁場) で漁獲されている。湖内に点在するアサリ漁場の総面積は 1.5 km² 程度である。厚岸では資源管理の一環として、禁漁期の設定 (7 月中旬～8 月末) や漁獲サイズの設定 (殻長 35 mm 以上) が行われている。厚岸湖におけるアサリの資源動態に関する知見は乏しいのが現状である。山本・岩田 (1956) は厚岸湖のアサリ漁場においてアサリの冬輪に基づく年齢査定を行い、4 月における各年群の平均殻長を推定した (1 年群 : 8.8 mm, 2 年群 : 21.3 mm, 3 年群 : 34.4 mm, 4 年群 : 40.9 mm, 5 年群 : 44.3 mm, 6 年群 : 49.0 mm)。しかしながら、地点間による成長様式の違いは明らかにされておらず、またアサリの餌料環境や成長速度を支配する要因に関しても言及されていない。

二枚貝類の資源管理においては漁場の環境収容力の把握が不可欠であり、その際には餌料環境の解明が重要な位置を占める (沼口, 2001)。また、水温は二枚貝類の成長や成熟を左右する主要な要因の一つ

である (e.g., Mann, 1979 ; Page & Hubbard, 1987 ; Uddin et al., 2012). そのため、餌料環境及び水温の時空間変動を明らかにすることが二枚貝類の動態を把握する上で重要である。

亜寒帯域に生息するアサリは温帯域のものに比べて寿命が長いため (山本・岩田, 1956 ; Ohba, 1959 ; 五嶋ら, 1996), 長期間に渡ってその成長と漁場環境をモニタリングし続けることは容易ではない。そこで、数値シミュレーションを活用することで、成長速度に及ぼす環境要因の影響を継続的に検証することができるようになる。浅海域に高い生物量で生息するアサリは、物質循環に果たす役割が大きいことから、成長モデル (個体群動態モデル) を生態系モデルと結合することで、その役割を定量的に評価することができるようになる。これまで厚岸湖に適用されてきた生態系モデルではアサリの個体成長は考慮されてこなかった (e.g., 赤羽ら, 2003 ; 大島ら, 2006 ; Yoon et al., 2011)。また、本海域でアサリの主要な餌として機能している底生微細藻類 (Kasim & Mukai, 2006) も考慮されていない。

そこで本研究では、1) 現地調査によりアサリの個体群動態及び生息環境を明らかにすること、2) 数値シミュレーション (生態系モデル) によりアサリの成長速度の時空間変動を支配する要因を定量的に検証すること、3) 高い生産性を支えるメカニズムを解明すること、を目的とした。

2. 2 現地調査

厚岸湖内のアサリ漁場 (干潟) 内に湖央 Stn A (43°02.7' N, 144°53.1' E), 湖口 Stn B (43°02.6' N, 144°51.5' E) の2定点を設置し (Fig. 2.2-1), 2010年から2011年にかけて定点において定期調査と連続観測を実施した (Table 2.2-1)。なお、2定点の地盤高 (干出時間) は同程度である。

2. 2. 1 定期調査

● 採取方法

干出時にアクリルコア (直径 2.9 cm) を用いて底質を採取した。粒度組成用のサンプルは表層 10 cm までを、含水率及び Chl-*a* 分析用のサンプルは表層 1 cm を対象とした。採取した底質試料は調査終了まで冷蔵保存した。アサリの定量採集用のサンプルは、ステンレス製コア (20 cm×20 cm, 深さ 5 cm) を用いて各定点において堆積物を採取した ($n=4-8$)。その後、1 mm 目の篩を用いて篩い、篩上の残渣からアサリを選別し測定まで実験室においてかけ流し海水の中で放置した。

● 処理・分析方法

粒度分析用の堆積物試料は 60°C で乾燥後、以下の粒径 (2 mm 以上, 2~1 mm, 1000~500 μ m, 500~250 μ m, 250~125 μ m, 125~63 μ m, 63 μ m 以下) に分画し、それぞれの重量を測定した。

堆積物試料は湿泥約 1 g を精秤し、6 mL の *N,N*-ジメチルホルムアミド (DMF) 溶液に浸出させ (Suzuki & Ishimaru, 1990), 分析まで冷暗所で保存した。抽出した溶液は蛍光光度計 (10-AU, Turner Design 社製)

を用いて Welschmeyer 法 (Welschmeyer, 1994) により堆積物の乾重量当たりの Chl-*a* 濃度 ($\mu\text{g Chl-}a \text{ g DW}^{-1}$) を算出した。なお、含水率は堆積物を 60°C で 48 時間以上乾燥させ、乾燥前後の重量差から算出した。また、単位面積当たりの Chl-*a* 現存量 ($\text{mg Chl-}a \text{ m}^{-2}$) は Montani et al. (2003) に従い算出した。

杓取り採集で得られたアサリは、殻長 5 mm 以上の個体について全個体の殻長をノギスにより測定し、その後各杓での殻付きの合計重量を計測した。加えて、殻長、殻付き湿重量、軟体部乾重量間での換算式を得るために各定点で 50 個体のアサリを選別し、各項目を計測した。なお、軟体部乾重量は軟体部を 60°C で 48 時間以上乾燥させた後に重量を測定したものである。ここで得られた換算式をもとに、殻長を測定した全個体の軟体部乾重量を推定し、軟体部乾重量換算のバイオマスを算出した。また、肥満度測定用の試料として各地点で殻長 35~45 mm 前後のアサリを 10 個体選別した。選別されたアサリは殻長 *SL* (mm)、殻高 *SH* (mm)、殻幅 *SW* (mm)、軟体部湿重量 *WW* (g) を測定し、肥満度 *Condition index* (西沢ら, 1992) を以下の式により算出した。

$$\text{Condition index} = \frac{WW}{SL \cdot SH \cdot SW} \cdot 10^5$$

凍結乾燥させた軟体部を粉末状にした試料を CHNS Analyzer (NA-1500NC, Fisons 社製) を用いて軟体部乾重量当たりの炭素及び窒素含有量を算出した。

2. 2. 2 連続観測

流れの測定には電磁流速計 (Compact EM, アレック電子社製) を用いた。サンプリング間隔 0.5 秒、サンプル個数 600 個、バースト間隔 1 時間もしくは 2 時間の条件で測定を行った。解析ソフト TSMaster 及び TSEditor (http://cse.fra.affrc.go.jp/matasan/home_page.html) を用いて、平均的な流向流速である移流成分と波を主体とする変動成分に分けた (長谷川ら, 2012)。蛍光値及び濁度の測定には多項目水質計 (ACL2180-TPM, アレック電子社製; 以後 TPM) 及びワイパー式クロフィル濁度計 (INFINITY-CLW, アレック電子社製; 以後 CLW) を使用した。CLW に関しては各測定時の 10 秒間 (1 秒おきに計 10 回測定) の平均値を算出した。なお、各測器ともにセンサー部は海底から 20 cm 程度離れている (Fig. 2.2.2-1)。

2. 3 数値モデル

2. 3. 1 物理 - 生態系結合モデル

先に対象域に適用された 3 次元物理-生態系結合モデル (Yoon et al., 2011) に新たにアサリの個体群動態モデルを組み込んだ (Fig. 2.3.1-1)。計算領域は厚岸湖及び厚岸湾とし (Fig. 2.3.1-2)、河川水及び外海水の流入を考慮した。物理モデルの計算条件を付録 Table A-5a に、生態系モデルの構成要素を付録 Table

B-0a に、相互作用図を付録 Fig. B-0a に示す。以下に示すアサリの個体群動態モデル以外の説明については付録に記載した。

2. 3. 2 アサリの個体群動態モデル

アサリは 1 年群（前々年の秋に着底）から 5 年群までの 5 つの年級群を設定した。モデルの計算期間は 4 月から 12 月までであるが、 i 年群の 12 月 31 日時点の体重の 96% が次年度の 4 月 1 日の $i+1$ 年群の体重に引き継がれるものとした。なお、1 年群の初期重量は毎年一定の値を与えた。

アサリの成長モデルは Solidoro et al. (2000) で示されたものを採用した。Solidoro et al. (2000) で示された個体成長モデルの特徴は、餌の熱量・アサリ自身の熱量を考慮したエネルギー論を背景に、成長速度を最大にするための必要な餌の最低濃度を「制限餌濃度」として設定している点である。これにより二枚貝の飽食状態が表現されている。 i 年群のアサリの軟体部乾重量 DW_i (g DW ind.⁻¹) の時間変化は同化量、呼吸量から以下の式で表される (Solidoro et al., 2000)。なお、以下に続く式中で用いたパラメータの値は Table 2.3.2-1 に示した。

$$\frac{dDW_i}{dt} = \text{Assimilation} - \text{Respiration}$$

なお、計算によって求められた i 年群の軟体部乾重量 DW_i (g) は換算係数 a , b , p を用いて次式により殻長 SL_i (mm) 及び殻付き湿重量 FW_i (g) に換算した。これらの換算係数は現地調査の結果をもとに Excel の回帰式から算出した (Fig. 2.4.1-5 参照)。

$$FW_i = a \cdot SL_i^3$$

$$DW_i = b \cdot FW_i^p$$

● 同化

i 年群の個体の同化量 (g DW ind.⁻¹ day⁻¹) は Solidoro et al. (2000) から次式で表される。

$$\text{Assimilation}_i = G_{d\max} \cdot f_{gF}(F) \cdot f_{gT}(T) \cdot DW_i^{1-\frac{1}{3-p}}$$

ここで、 $G_{d\max}$ (g DW^{0.309} day⁻¹) は軟体部乾重量の最大成長速度、 F (μg C L⁻¹) は炭素量に換算された餌濃度、 $f_{gF}(F)$ は成長に関する餌制限関数、 T (°C) は水温、 $f_{gT}(T)$ は成長に関する水温制限関数である。

餌制限関数及び水温制限関数は 0 から 1 までの値をとり、値が大きいほど成長にとって条件が好適であることを示し、最大値 1 のときはその要素による律速がかからない。餌制限関数は次式により表される。

$$f_{gF}(F) = \min\left(1, \frac{F}{F^*}\right)$$

ここで、 F^* ($\mu\text{g C L}^{-1}$) は制限餌濃度であり、次式から求められる。

$$F^* = \frac{G_{d\max} \cdot f_{gT}(T) \cdot DW_i^{1-\frac{1}{3 \cdot p}} \cdot \varepsilon_C}{V_f \cdot f_{vT}(T) \cdot DW_i^q \cdot \varepsilon_F}$$

ここで、 ε_C (J g DW^{-1}) はアサリの熱量、 V_f ($\text{L g DW}^{-q} \text{ day}^{-1}$) は、 $f_{vT}(T)$ は濾水に関する水温制限関数、 q は、 ε_F ($\text{J } \mu\text{g C}^{-1}$) は微細藻類の熱量である。成長に関する水温制限関数と濾水に関する水温制限関数はそれぞれ次式で表現される。

$$f_{gT}(T) = \left(\frac{T_{mg} - T}{T_{mg} - T_{og}} \right)^{\beta_g(T_{mg} - T_{og})} \cdot \exp\{\beta_g \cdot (T - T_{og})\}$$

$$f_{vT}(T) = \left(\frac{T_{mv} - T}{T_{mv} - T_{ov}} \right)^{\beta_v(T_{mv} - T_{ov})} \cdot \exp\{\beta_v \cdot (T - T_{ov})\}$$

ここで、 T_{mr} ($^{\circ}\text{C}$) は呼吸に関する最大水温、 T_{or} ($^{\circ}\text{C}$) は呼吸に関する最適水温、 β_r ($^{\circ}\text{C}^{-1}$) は呼吸に関する水温係数、 T_{mv} ($^{\circ}\text{C}$) は濾水に関する最大水温、 T_{ov} ($^{\circ}\text{C}$) は濾水に関する最適水温、 β_v ($^{\circ}\text{C}^{-1}$) は濾水に関する水温係数である。

制限餌濃度はアサリのサイズの増加とともに大きくなり、殻長との関係から Fig. 2.3.2-1 のように表すことができる。アサリの餌資源として植物プランクトンに加えて底生微細藻類の重要性が先行研究により指摘されているため (e.g., Kasim & Mukai, 2006 ; Komorita et al., 2014), 本モデルでは植物プランクトン及び再懸濁した底生微細藻類の 2 種類を餌料として設定した (Fig. 2.3.1-1)。底生微細藻類の再懸濁量には流速が大きく寄与しているという報告 (de Jonge & Bergs, 1987; Delgado et al., 1991; Lucas et al., 2000) を参考に、水柱の最下層における再懸濁した底生微細藻類の濃度 SBA ($\mu\text{g Chl-a L}^{-1}$) は以下の式で算出した。

$$SBA = \alpha \cdot \sqrt{u^2 + v^2} \cdot MPB$$

ここで、 u (m s^{-1}) は x 方向の流速、 v (m s^{-1}) は y 方向の流速、 MPB ($\text{mg Chl-}a \text{ m}^{-2}$) は底生微細藻類の単位面積当たりの現存量である。なお、底生微細藻類の生物量は強制関数（観測値から線形補間）として与えた（Fig. 2.4.1-2 参照）。

● 呼吸

i 年群の個体の呼吸量 ($\text{g DW ind.}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は Solidoro et al. (2000) から次式で表される。

$$Respiration\ n_i = R_{d\max} \cdot f_{rT}(T) \cdot DW_i$$

ここで、 $R_{d\max}$ (day^{-1}) は呼吸による軟体部乾重量の最大減少速度、 $f_{rT}(T)$ は呼吸に関する水温関数である。 $f_{rT}(T)$ は次式で求められる。

$$f_{rT}(T) = \left(\frac{T_{mr} - T}{T_{mr} - T_{or}} \right)^{\beta_r \cdot (T_{mr} - T_{or})} \cdot \exp\{\beta_r \cdot (T - T_{or})\}$$

ここで、 T_{mr} ($^{\circ}\text{C}$) は呼吸に関する最大水温、 T_{or} ($^{\circ}\text{C}$) は呼吸に関する最適水温、 β_r ($^{\circ}\text{C}^{-1}$) は呼吸に関する水温係数である。

i 年群のアサリの密度 $Density_i$ (ind. m^{-2}) の時間変化は自然死亡量、漁獲量、加入量から次式により表した。

$$\frac{dDensity_i}{dt} = -Mortality_i - Harvest_i + Recruitmen\ t_i$$

● 自然死亡

自然死亡量 ($\text{ind. m}^{-2} \text{ day}^{-1}$) はアサリの自然死亡率 $Nmor_{MC}$ (day^{-1}) を用いて次式により表した。なお、アサリのサイズによって死亡率は変化しないものとした。

$$Mortality = Nmor_{MC} \cdot Density_i$$

● 漁獲

漁獲量 (ind. m⁻² day⁻¹) は次式で表した.

$$Harvest_i = \frac{Catch_{MC}}{Area_{MC} \cdot FW_i}$$

ここで, $Catch_{MC}$ (g FW day⁻¹) は厚岸湖全体での日漁獲量, $Area_{MC}$ (m²) はアサリの漁場面積である. 日漁獲量は北海道立総合研究機構で報告されている各月の水揚量

(<http://www.fishexp.hro.or.jp/marineinfo/internetdb/>) から算出した. 厚岸湖では7月16日から8月31日にかけて禁漁期間が設定されているため, 本モデルでも同期間は漁獲が行われなかったとした. なお, 漁獲対象は5年群のみとした.

● 加入

山本・岩田 (1956) は厚岸湖のアサリ漁場において1年群の平均殻長が8.8 mmであったと報告している. 本モデルでは1~5年群までのアサリを対象としており, 各年の計算開始日 (4月1日) に新たに1年群が加入するように設定している. そこで, 殻長8.8 mmの個体群が一定量4月1日にモデルに追加されるものとした.

● 計算条件

計算開始時のアサリ個体群の全体の密度は観測値から, 各年群の比率は自然死亡率から推定した. なお, 初期密度は地点によらず一定とした (Table 2.3.2-2). アサリの分布域は, 航空写真を用いてモデルのグリッドと重なる部分を参考に設定した (付録 Fig. B-1).

2. 3. 3 初期条件・境界条件

物理要素の初期条件, アサリを除く生物化学要素の初期条件は Yoon et al. (2011) に従った.

気温, 風向風速, 相対湿度, 全天日射量, 雲量は気象庁の AMeDAS (太田もしくは釧路) による観測値を用いた. 河川流量, 河川水温, 河川水中の栄養塩, 溶存態有機物, 懸濁態有機物濃度は Yoon et al. (2011) に従った. 開境界における潮位は主要4分潮 (M2, S2, K1, O1) から設定した. 開境界における水温及び塩分は FRA-ROMS (<http://fm.dc.affrc.go.jp/fra-roms/index.html>) から設定した. 開境界における栄養塩, 溶存態有機物, 植物プランクトン・動物プランクトン濃度は Yoon et al. (2011) に従った.

2. 4 結果

2. 4. 1 現地調査

● 定期調査

粒度組成は両地点ともに粒径が 2 mm 以上の礫分が 50%以上を占めていた。粒径 1 mm 以下の粒子が占める割合は湖口よりも湖央の方が高かった (Table 2.4.1-1)。

堆積物の Chl-*a* (底生微細藻類) 現存量は 4 月に最も高く、8 月以降は低い水準で推移した (Fig. 2.4.1-1)。

殻長 5 mm 以上のアサリの密度は両地点ともに 2010 年 10 月に最大となった。このときの湖口での密度は湖央の 2 倍程度と高かった。2010 年 11 月には両地点の密度は同程度であったものの、翌年の 4 月には湖口でのみ密度の大きな減少が観測された。これは 2011 年 3 月に発生した津波による影響を反映したものである。湖口では 2011 年は常に湖央よりも低密度であった (Fig. 2.4.1-2a)。生物量でみたとき、2010 年の湖口では湖央と比べて 2 倍程度の高い値であった。密度と同様に 2010 年 11 月から 2011 年 4 月にかけて湖口では生物量が大きく減少し、その後も低水準で推移した。

アサリのヒストグラムの季節変化を Fig. 2.4.1-3 に示す。火散布沼でみられたような明瞭な複数のコホート (Komorita et al., 2014) は両地点では確認できなかった。殻長 10 mm 未満の稚貝の量は 2010 年と 2011 年には大きく異なり、卓越年級群の存在が示唆された。また、殻長 40 mm 以上の個体群に着目すると、湖央と湖口では出現状況が大きく異なった。湖央では調査期間を通じて殻長 40 mm を超えるような個体の出現割合が非常に低かった。一方、湖口では殻長 40 mm 以上の個体も比較的高い頻度で出現した。

アサリの肥満度は、2010 年は常に湖央よりも湖口の方が高い値であった。2011 年には 4、5 月を除いて湖口の方が高かった。肥満度は夏季以降減少する傾向にあったものの、その時期は地点によって異なり、湖央では湖口と比べて早い時期から減少した (Fig. 2.4.1-4)。

殻長と殻付き湿重量、殻付き湿重量と軟体部乾重量の関係を Fig. 2.4.1-5 に示す。ここで得られたパラメータをモデルで使用した。

● 連続観測

同期間に観測された湖央と湖口における海底直上の流れに関して、移流成分（主に潮汐由来）と変動成分（主に波浪由来）のどちらが卓越しているかを検証した。湖央では移流成分と変動成分が同程度であったものの、湖口では移流成分が卓越していた。地点間で各成分を比較すると (Fig. 2.4.1-6)、移流成分は湖央よりも湖口で大きかった。一方、変動成分については地点間で有意な差はみられなかった。

2010 年 6 月に各地点で測定された堆積物直上の蛍光値の推移を Fig. 2.4.1-7 に示す。湖央では、一部の期間を除いて比較的低い値で推移していた。一方、湖口では蛍光値の上昇が頻繁に観測され、検出限界値を記録することも多かった。

2. 4. 2 数値モデル

水温、植物プランクトン (PHY) 濃度、底生微細藻類の現存量と流速から算出した再懸濁した底生微細藻類 (SBA) 濃度の推移を Fig. 2.4.2-1 に示す。水温は明瞭な季節変化を示し、8 月から 9 月にかけて最も高かった。地点間の差をみると、4 月から 10 月にかけては湖央、11 月以降は湖口の方が若干高い値であった。また、成長に関する水温制限関数も水温と同様の傾向を示した。植物プランクトンと再懸濁した底生微細藻類は地点間で濃度が大きく異なり、両者とも周年を通じて湖央よりも湖口で高かった。湖央では夏季以降餌濃度が低い水準 ($< 3 \mu\text{g Chl-}a \text{ L}^{-1}$) で推移していた。

5 年間のアサリの殻長成長の様子は地点によって大きく異なった (Fig. 2.4.2-2)。湖央では年を経るごとに成長速度が鈍化し、5 年目には殻長成長が 40 mm 程度で停滞した。一方、湖口では殻長 50 mm 以上まで成長した。殻長 40 mm の個体成長は籠飼育試験、シミュレーションともに同様の傾向がみられた (Fig. 2.4.2-3a)。湖央ではシミュレーションで成長速度をやや過大評価していたものの、成長が停滞する様子が再現できた。一方、湖口では順調な殻長成長がみられた。この個体の餌制限関数は湖央で低い値が推移し、餌濃度による成長制限が強く作用していることが分かる (Fig. 2.4.2-3b)。

2. 5 考察

2. 5. 1 アサリの生物量・成長

アサリの成長速度のモニタリングは国内では備讃瀬戸 (Ohba, 1959)、大分県中津干潟 (Tezuka et al., 2012)、有明海 (Ishii et al., 2001 ; 堤ら, 2002) などで報告されている。しかしながら、厚岸湖の湖央でみられたような殻長成長の停滞 (Fig. 2.4.2-3) について記述した報告はみられない。岸沖方向でのアサリの成長の違いが東京湾盤洲干潟 (西沢ら, 1992) や東京湾三番瀬 (Nakamura et al., 2002) で報告されている。盤洲干潟では、アサリの成長率は潮下帯で最も高く、潮間帯の沖寄り、潮間帯岸寄りの順に低下していく。この要因として、冠水時間の差や海水交換量の違いが指摘されている。また、小櫃川河口でも同様の傾向が確認されている。本研究の定点である Stn A (湖央) と Stn B (湖口) は先に示した研究のように単純な岸沖方向には位置していないが、水路に近接した湖口と海水交換が少ないと考えられる湖央であることから、流動場の違いによって成長様式が異なっていることが考えられる。

2010 年には生物量 (密度) は湖央よりも湖口で大きく、成長も湖央よりも湖口で良好であることがうかがえた。これまで多くの海域において二枚貝類の成長に関する密度効果が指摘されているものの (e.g., Jensen, 1993 ; Weinberg, 1998), 本調査の結果からは生物量 (密度) では成長速度の地点間の違いを説明できないことが分かる。厚岸湖におけるアサリの生物量は近接した火散布沼と同程度 (Komorita et al., 2014) であり、その他の海域と比べると非常に高い値であった (Table 2.5.1-1)。高い生物量 (生産量) を支えるためには植物プランクトンや底生微細藻類の高い一次生産と効率的な餌料の供給が不可欠であり、本海域ではその機構が形成されていると考えられる。

肥満度の推移に着目すると (Fig. 2.4.1-4), 湖央では大よそ 6 月以降, 湖口では大よそ 8 月以降肥満度の低下が確認され, 地点によって時期は若干異なるものの夏季に一度産卵しているものと考えられた. アサリの産卵期は北海道では夏季に 1 回 (五嶋ら, 1996) とされており, 本研究でも同様の傾向がみられた.

2. 5. 2 アサリの生息環境

二枚貝類の成長速度は生物の生理作用が積み重なった結果であり, 環境に対する適合性の指標として適している (MacDonald & Thompson, 1985). 二枚貝類の成長速度を支配する要因として水温や冠水時間, 塩分, 溶存酸素, 流速, 餌料濃度, 餌料組成等が挙げられる (Ferreira et al., 2011). 塩分や溶存酸素濃度はアサリの生存に影響するような値 (e.g., 櫻井ら, 1996) は継続して観測されず, また, 冠水時間の地点間の差はほとんどなかった. そこで, ここでは水温及び餌環境 (流速や餌濃度を含む) について漁場間の違いを考察する. 漁場直上の水温は春から夏にかけては湖央よりも湖口で若干低くなる傾向がみられたものの, その差は小さかった. そのため, 水温によって地点間の成長速度の差が生じているとは考えにくい. 湖口では, 堆積物直上の蛍光値 (Chl-*a*) が急激に上昇する現象が頻繁に観測された (Fig. 2.4.1-7). この値の上昇が, 現場での植物プランクトンの増殖によるものとは考えにくく, 堆積物から水柱への底生微細藻類の供給, つまり再懸濁を反映したものであると考えられる. 野村・中村 (2002) は, 東京湾盤洲干潟において水質の連続観測を実施し, その中で濁度に関して, 冠水始めと終わりの流速の増大に伴って底泥を巻き上げるにより高い値を示すことを明らかにした. また, Koh et al. (2006) は有明海に干潟における連続観測の結果から, 底生微細藻類の再懸濁量は潮汐に伴う流速の増加に対応していることを示した. 湖口での速い流速は, 海水交換量の大きさから単位時間当たりの餌料供給量を増加させるとともに, 底生微細藻類の再懸濁に大きく寄与していると考えられる. このことから, 流動場の違いによって湖央と比べて湖口では餌料環境が好適であることがうかがえる.

2. 5. 3 アサリの成長と制限要因の関係

殻長組成のモニタリング結果からは, 湖央で殻長 40 mm 前後での成長停滞が示唆され (Fig. 2.4.1-3), 殻長 40 mm 前後の個体を用いた籠飼育試験の結果からも湖央で同様の傾向が示された (Fig. 2.4.2-3). 地点間の成長速度の違い及び湖央での殻長成長の停滞の要因について生態系モデルを用いて定量的に検証していく. アサリの同化速度は水温と餌濃度による制限を受ける. 水温による成長制限の度合いは地点間で大きな差はみられなかった. そのため, 餌環境の違いが成長速度に大きな影響を与えていることが分かる. Solidoro et al. (2000) に基づく成長モデルでは制限餌濃度を設定し, 現場の餌濃度がこの制限餌濃度を下回ると餌不足による成長制限が作用することになる. 制限餌濃度はアサリのサイズによって異なり (Fig. 2.3.2-1), 殻長 40 mm であれば $2\sim 3 \mu\text{g Chl-}a \text{ L}^{-1}$ となることが分かる. 現場の餌濃度が湖央で

はこの Chl-*a* 濃度を下回ることが多いため、成長制限が強く作用し成長が停滞していることがモデルで示された。モデルで底生微細藻類の再懸濁を考慮しなかった場合、アサリの成長速度は大きく低下した。このことから、アサリの生産を支える上で底生微細藻類の再懸濁が大きく寄与していることが明らかとなった。これまで多くの研究によって、アサリの餌料源として再懸濁した底生微細藻類の重要性が指摘されており（小池ら, 1992 ; Kasim & Mukai, 2006 ; Komorita et al., 2014）、本研究でも同様の結果が示された。

Grizzle & Morin (1989) は、ホンビノスガイ (*Mercenaria mercenaria*) の成長について野外実験を行い、水平方向のセストンフラックスが懸濁物食性二枚貝の成長に大きく関係すると指摘した。本研究の結果からも、堆積物直上でのクロロフィルフラックス（蛍光値×流速）が餌料環境の指標としてより有効であると言える。そして、湖口では高いクロロフィルフラックスによってアサリの高い生産性が維持されていると考えられた。一方、湖央のような流れの緩やかな漁場では、餌料の不足によってアサリの成長が停滞していることが示された。餌料環境を好適化させるためには間引きの実施などが必要であると考えられる。成長速度の改善や生産力の向上に向けた対策について、アサリや底生微細藻類の動態を含んだ底生系と浮遊系の相互作用を表現できる生態系モデルによるシミュレーションを実施し、その効果について検証していくことが求められる。

Table 2.1.3-1. Previous studies on the growth model of the Manila clam (*Ruditapes philippinarum*)

References	Study area	Assumed food source
Solidoro et al. (2000)	Northern Adriatic Sea, Italy	Phytoplankton
Pastres et al. (2001)	Venice Lagoon, Italy	Phytoplankton+Detritus
Solidoro et al. (2003)	Northern Adriatic Sea, Italy	Phytoplankton
Melià et al. (2004)	Sacca di Goro lagoon, Italy	*
Flye-Sainte-Marie et al. (2007)	Marennes-Oléron Bay, France	Phytoplankton
Spillman et al. (2008)	Barbamarco Lagoon, Italy	Phytoplankton+Detritus
Bald et al. (2009)	Arcachon Bay, France	*
Hanamachi et al. (2010)	Ise Bay, Japan	Phytoplankton
Saurel et al. (2014)	North Puget Sound, USA	Phytoplankton

*: Growth rates were independent of food availability

Table 2.2-1. List of observation dates

Survey item	Station	Date
Routine observations		
Clam	A, B	2010/7/26, 10/6, 11/25 2011/4/19, 5/31, 7/13, 9/15, 10/12, 11/8
Microphytobenthos	A, B	2010/4/2, 5/13, 6/11, 7/8, 8/12, 9/8, 10/6, 11/25
In situ experiment	A, B	2010/5/21, 6/11, 7/8, 8/12
Continuous observations		
Current speed	A, B	2010/5/13-6/7
Water temperature	A, B	2010/4/15-8/7
Fluorescence, Salinity	A	2010/6/1-6/11
	B	2010/6/14-6/24

Table 2.3.2-1. Parameters used in the clam population sub-model.

Parameters	Description	Value	Unit	References
a	Coefficient of allometric equation relating full wet weight to shell length	0.000195	no dimension	Calculated from observed data
b	Coefficient of allometric equation relating tissue dry weight to full wet weight	0.0325	no dimension	Calculated from observed data
$G_{d\max}$	Maximum growth rate on a tissue dry weight basis	0.010	$\text{g DW}^{0.309} \text{ day}^{-1}$	Calculated from observed data and Komorita et al. (2014)
$R_{d\max}$	Maximum respiration rate on a tissue dry weight basis	0.005	day^{-1}	Solidoro et al. (2000)
p	Coefficient of allometric equation relating tissue dry weight to full wet weight	1.08	no dimension	Calculated from observed data
q	Coefficient of allometric filtration rate	0.32	no dimension	Solidoro et al. (2000)
V_f	Maximum filtration rate	55.2	$\text{L g DW}^{-q} \text{ day}^{-1}$	Solidoro et al. (2000)
ε_C	Energetic content of clam	19200	J g DW^{-1}	Solidoro et al. (2000)
ε_F	Energetic content of microalgae	0.0478	$\text{J } \mu\text{g C}^{-1}$	Platt & Irwin (1973)
T_{mg}	Maximum temperature for growth	32.0	$^{\circ}\text{C}$	Solidoro et al. (2000)
T_{og}	Optimal temperature for growth	23.0	$^{\circ}\text{C}$	Solidoro et al. (2000)
β_g	Coefficient of temprature for growth	0.20	$^{\circ}\text{C}^{-1}$	Solidoro et al. (2000)
T_{mr}	Maximum temperature for respiration	35.0	$^{\circ}\text{C}$	Solidoro et al. (2000)
T_{or}	Optimal temperature for respiration	20.5	$^{\circ}\text{C}$	Solidoro et al. (2000)
β_r	Coefficient of temprature for respiration	0.17	$^{\circ}\text{C}^{-1}$	Solidoro et al. (2000)
T_{mv}	Maximum temperature for filtration	32.0	$^{\circ}\text{C}$	Solidoro et al. (2000)
T_{ov}	Optimal temperature for filtration	23.0	$^{\circ}\text{C}$	Solidoro et al. (2000)
β_v	Coefficient of temprature for filtration	0.20	$^{\circ}\text{C}^{-1}$	Solidoro et al. (2000)
α_{MC}	Assimilation efficiency of clam	0.62	no dimension	Nakamura (2004)
$Nmor_{MC}$	Natural mortality rate of clam	0.0017	day^{-1}	Komorita et al. (2014)
$Area_{MC}$	Cultured area of clam	1.5×10^6	m^2	Estimated from aerial photograph

Table 2.3.2-2. Initial condition of clam size and density

Year-class	Shell length (mm)	Density (ind. m^{-2})
1st	8.8	1065.0
2nd	21.3	572.6
3rd	34.4	307.9
4th	40.9	165.5
5th	44.3	89.0

Table 2.4.1-1. Grain size distribution (topmost 5 cm of sediment) at Stn A (lake-center) and Stn B (lake-mouth) of Akkeshi Lake in 2011.

	Grain size (%)						
	< 63 μm	63-125 μm	125-250 μm	250-500 μm	500-1000 μm	1-2 mm	2 mm <
Stn A	1.35	3.18	3.51	5.20	8.76	23.56	54.45
Stn B	0.77	2.66	2.01	3.95	8.18	31.71	50.71

Table 2.5.1-1 Comparison of the Manila clam (*Ruditapes philippinarum*) biomass in Japan. The biomasses are expressed as wet weight including shell.

Area	Biomass (g m^{-2})	References
Akkeshi Lake (center), Hokkaido	1781 - 7239	This study
Akkeshi Lake (mouth), Hokkaido ¹	10656 - 13374	This study
Akkeshi Lake (mouth), Hokkaido ²	222 - 1922	This study
Hichirippu Lagoon, Hokkaido	1980 - 5590	Komorita et al. (2014)
Isshiki tidal flat, Mikawa Bay	29 - 1855	Aoyama & Suzuki (1997)
Takamatsu, Seto Inland Sea	52 - 563	Magni & Montani (1998)
Midori River estuary, Ariake Bay	max. ca. 3000	Yamaguchi et al. (2004)

1: pre-tsunami, 2: after-tsunami

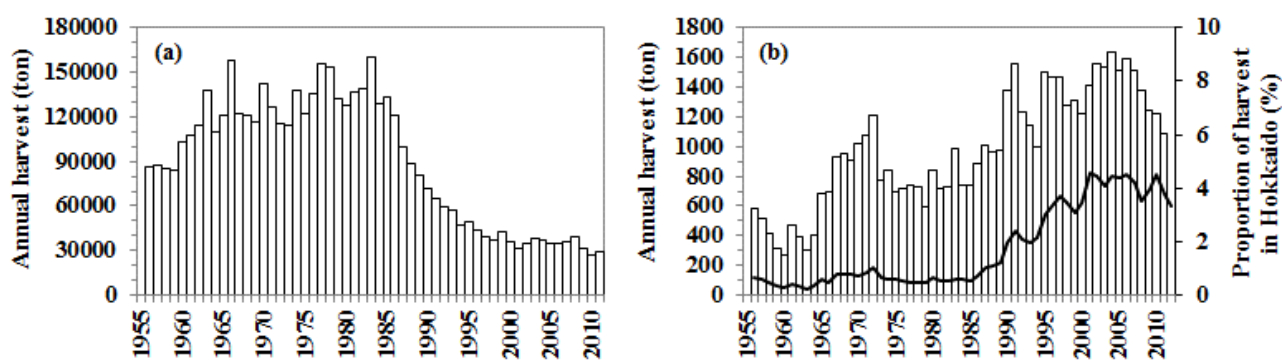


Fig. 2.1.1-1. Variations in (a) annual harvest of the Manila clam *Ruditapes philippinarum* in Japan and (b) annual harvest in Hokkaido (bar chart) and proportion of harvest in Hokkaido (line chart) from 1956 to 2012. Data were obtained from Ministry of Agriculture, Forestry and Fisheries (<http://www.e-stat.go.jp/SG1/estat/List.do?bid=000001024930&cycode=0>).

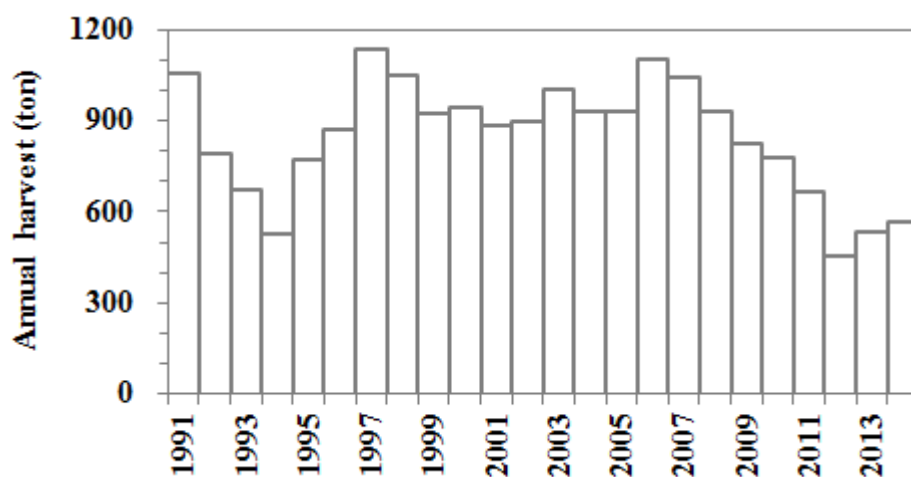


Fig. 2.1.4-1. Annual variation in harvest of the Manila clam (*Ruditapes philippinarum*) in Akkeshi Town from 1991 to 2014. Data were obtained from Hokkaido Research Organization, Fisheries Research Department Marine Net Hokkaido (<http://www.hro.or.jp/list/fisheries/marine/h3mfcd0000000ge0.html>).

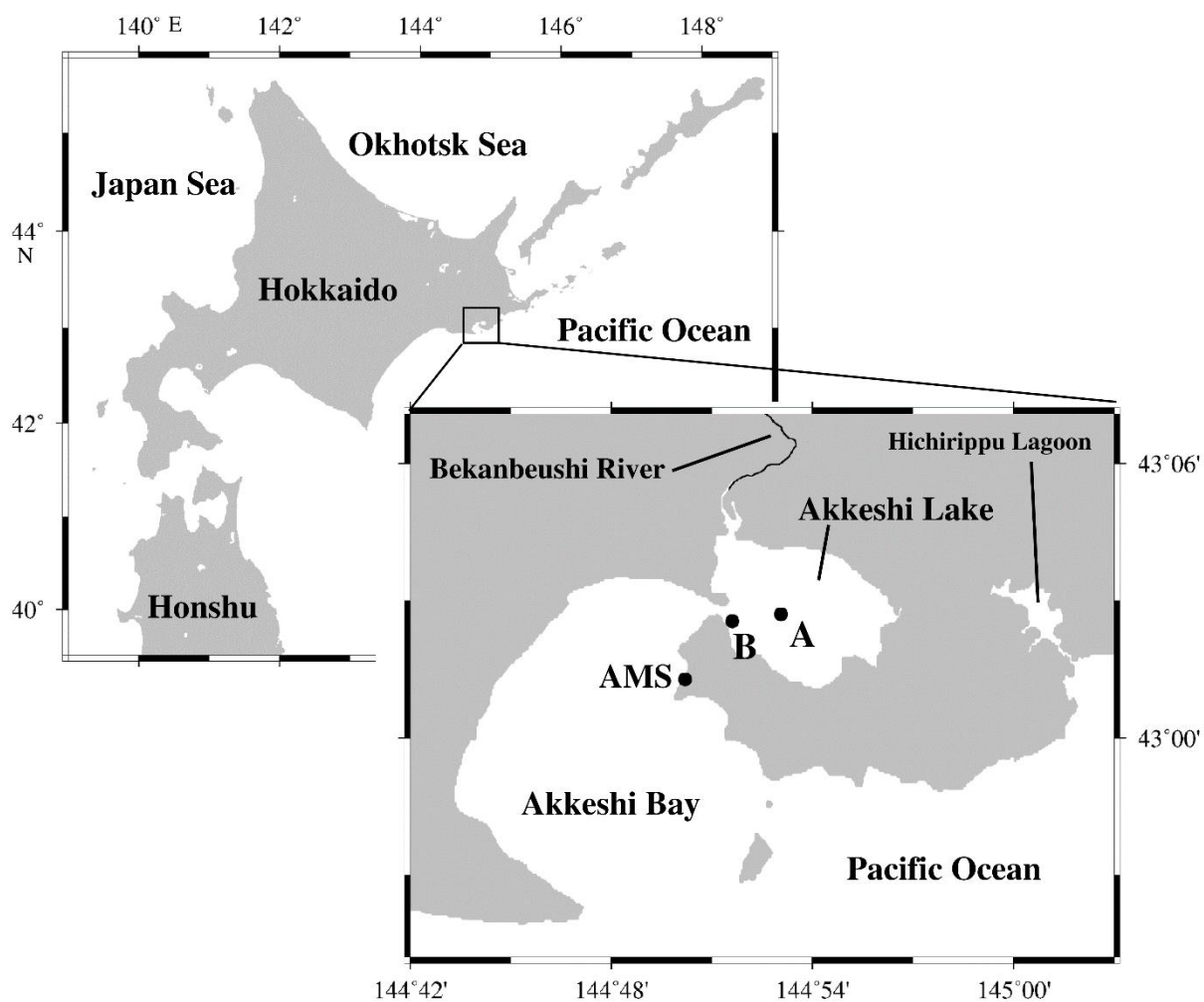


Fig. 2.2-1. Location of sampling station.



Fig. 2.2.2-1. Photograph of instruments (left: multiple-parameter probes, right: magnetic current meters) placed in the clam fishery ground.

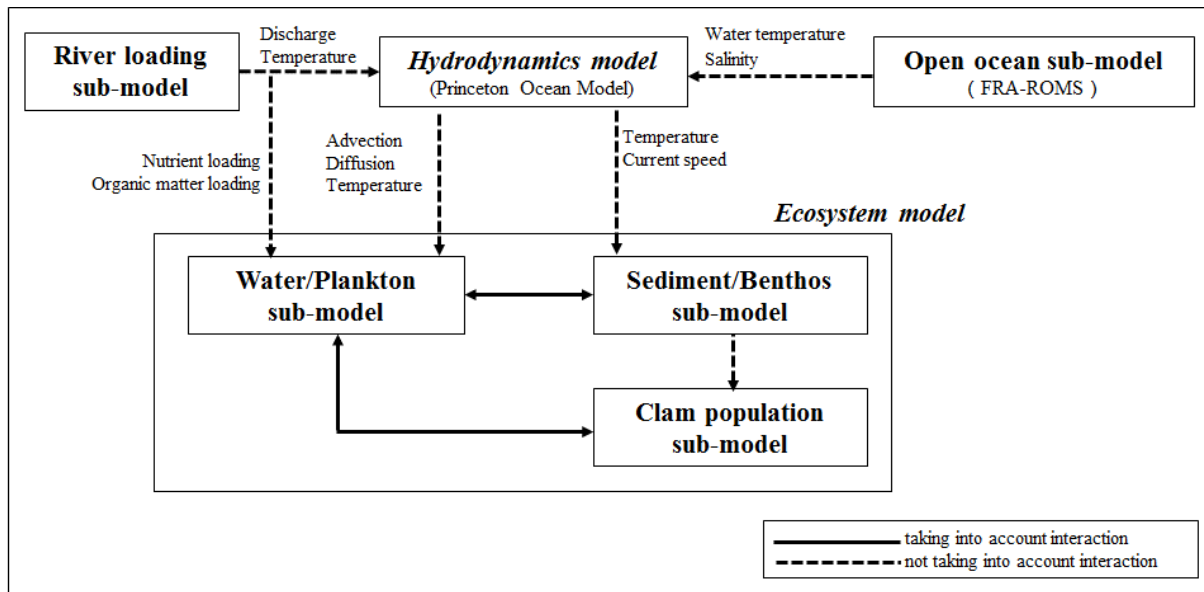


Fig. 2.3.1-1. Framework of the three-dimensional hydrodynamic-ecosystem coupled model including the clam population sub-model.

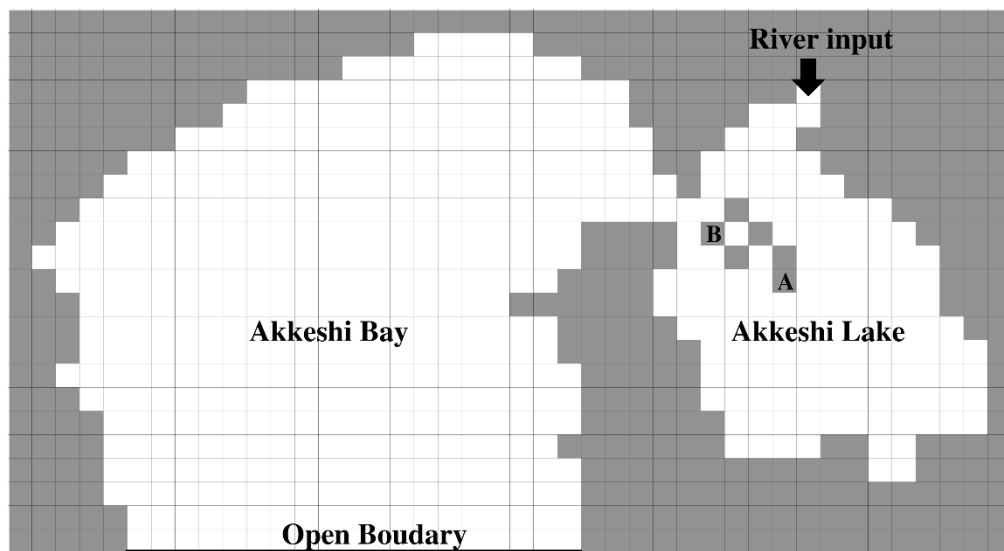


Fig. 2.3.1-2. Model domain and distribution of clam.

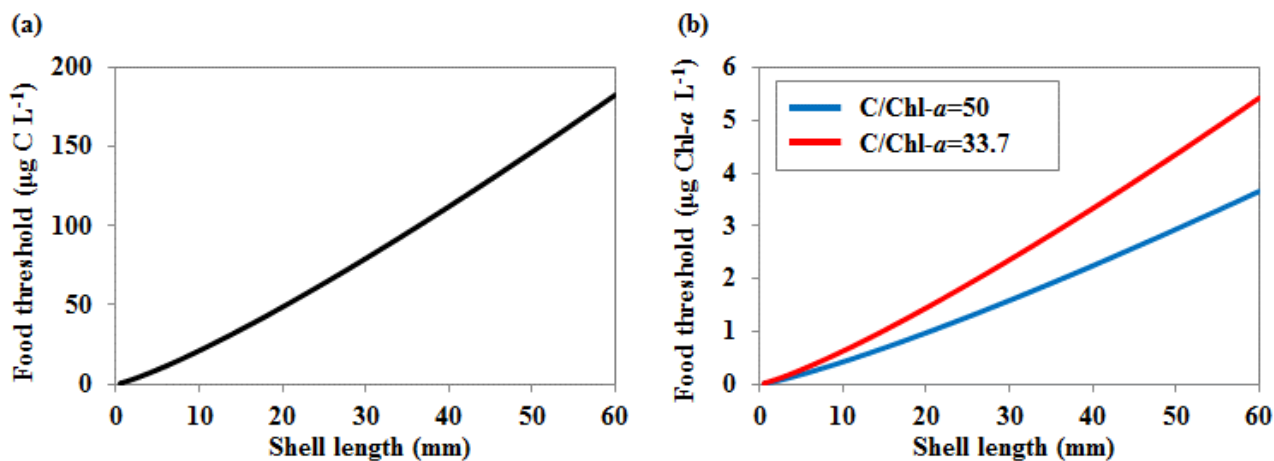


Fig. 2.3.2-1. Relationships between shell length of clam and food concentration threshold based on carbon concentration (a) and Chl-*a* concentration (b).

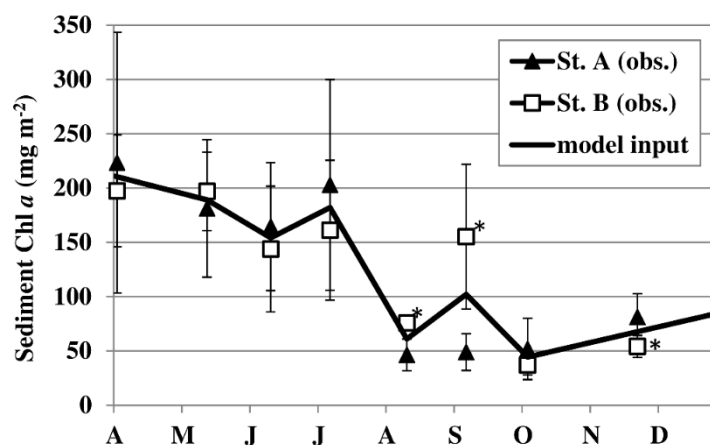


Fig. 2.4.1-1. Seasonal variation of microphytobenthos biomass at Stn A (▲) and Stn B (□) from April 2010 to November 2010. Error bars represent ± 1 SD. Solid line shows model input data from April to December 2010.

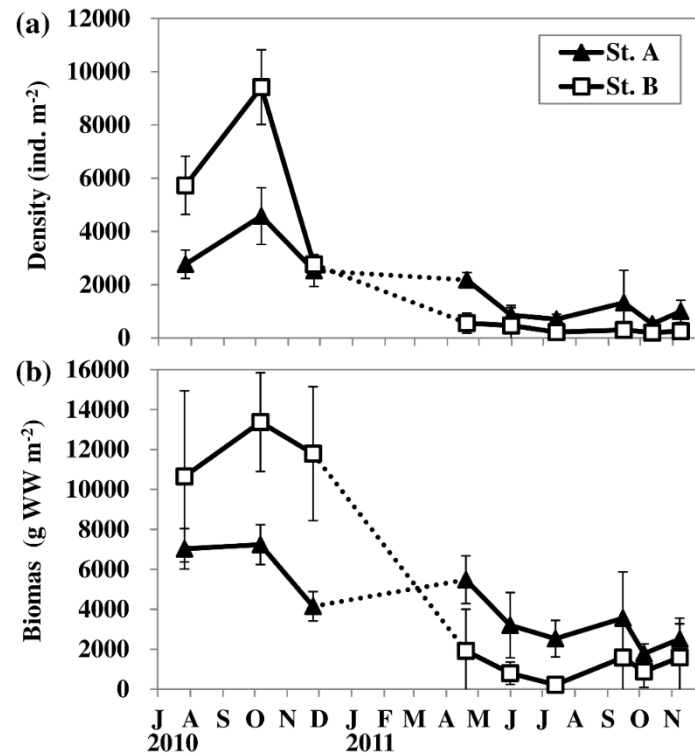


Fig. 2.4.1-2. Seasonal fluctuations of density larger than 5 mm in shell length (a) and biomass in terms of wet weight including shell (b) of the Manila clam (*Ruditapes philippinarum*) at Stn A (near-center) and Stn B (near-mouth) from July 2010 to November 2011. Error bars represent ± 1 SD.

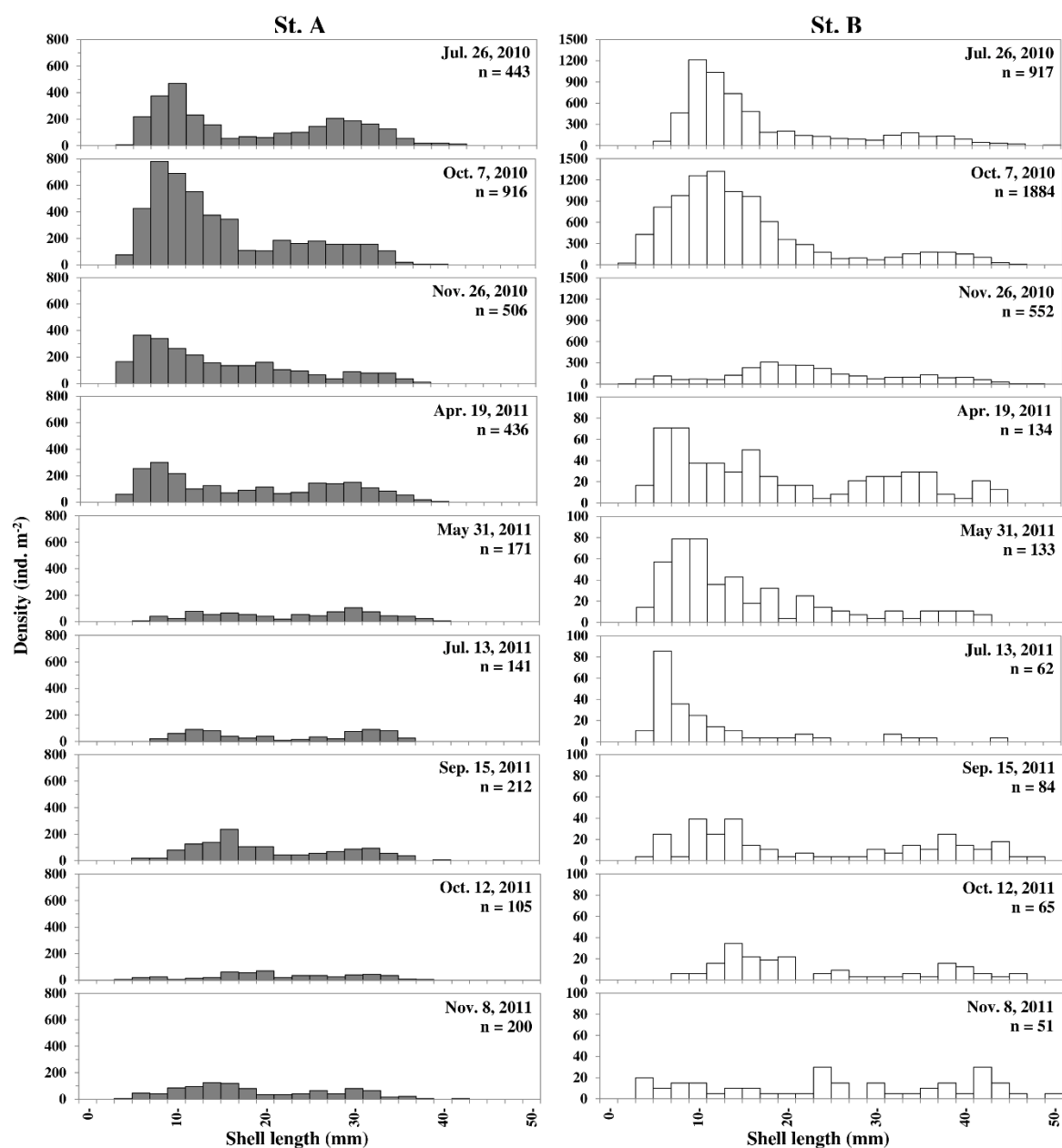


Fig. 2.4.1-3. Seasonal fluctuations of size frequency distribution larger than 5 mm in shell length of the Manila clam (*Ruditapes philippinarum*) population at (a) Stn A (lake-center) and (b) Stn B (lake-mouth) of Akkeshi Lake from July 2010 to November 2011.

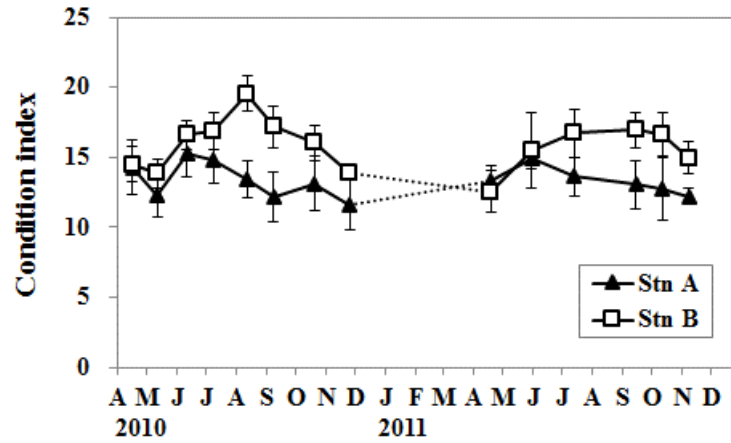


Fig. 2.4.1-4. Seasonal fluctuations of condition index of the Manila clam (*Ruditapes philippinarum*) at Stn A (lake-center) and Stn B (lake-mouth) of Akkeshi Lake from April 2010 to November 2011. Error bars represent ± 1 SD.

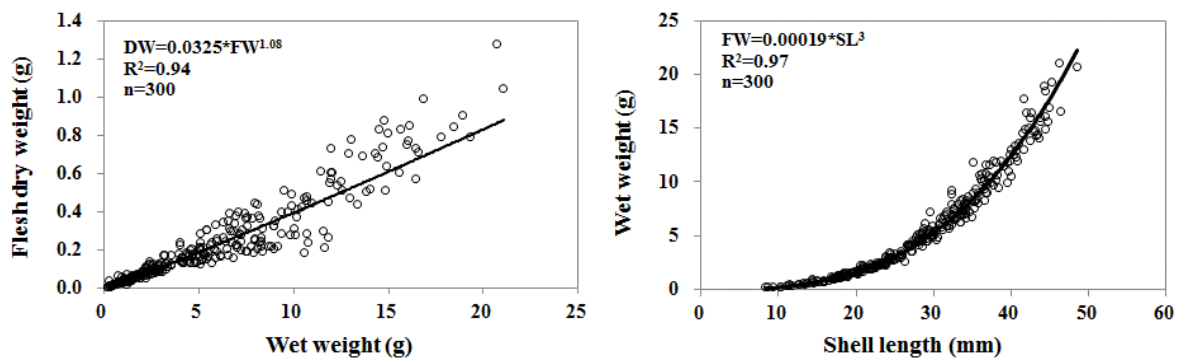


Fig. 2.4.1-5. Allometric relationships between wet weight including shell *FW* and flesh dry weight *DW* (a) and shell length *SL* and wet weight including shell *FW* (b) of the Manila clam (*Ruditapes philippinarum*) collected in July, October and December 2010.

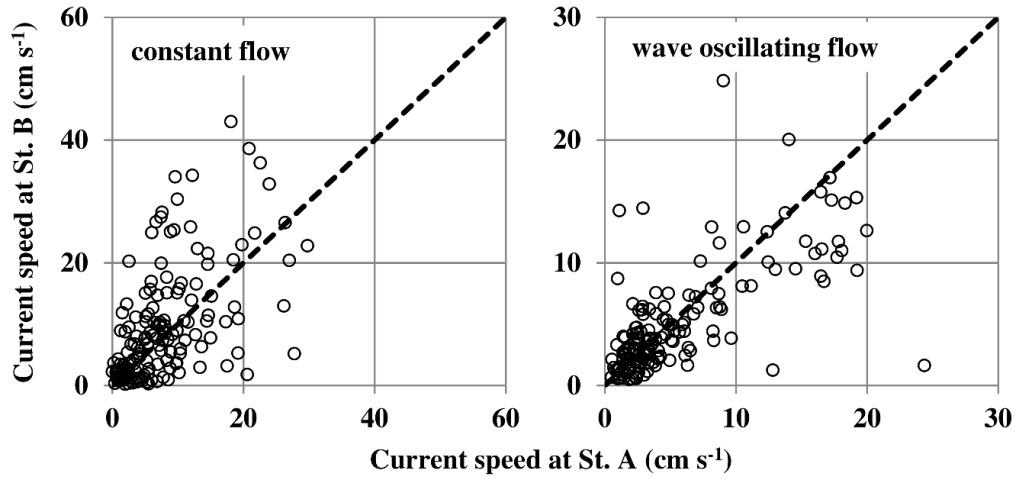


Fig. 2.4.1-6. Plots of constant flow speed and wave oscillating flow speed at St. A (lake-center) and St. B (lake-mouth) of Akkeshi Lake from May 21 to June 4, 2010.

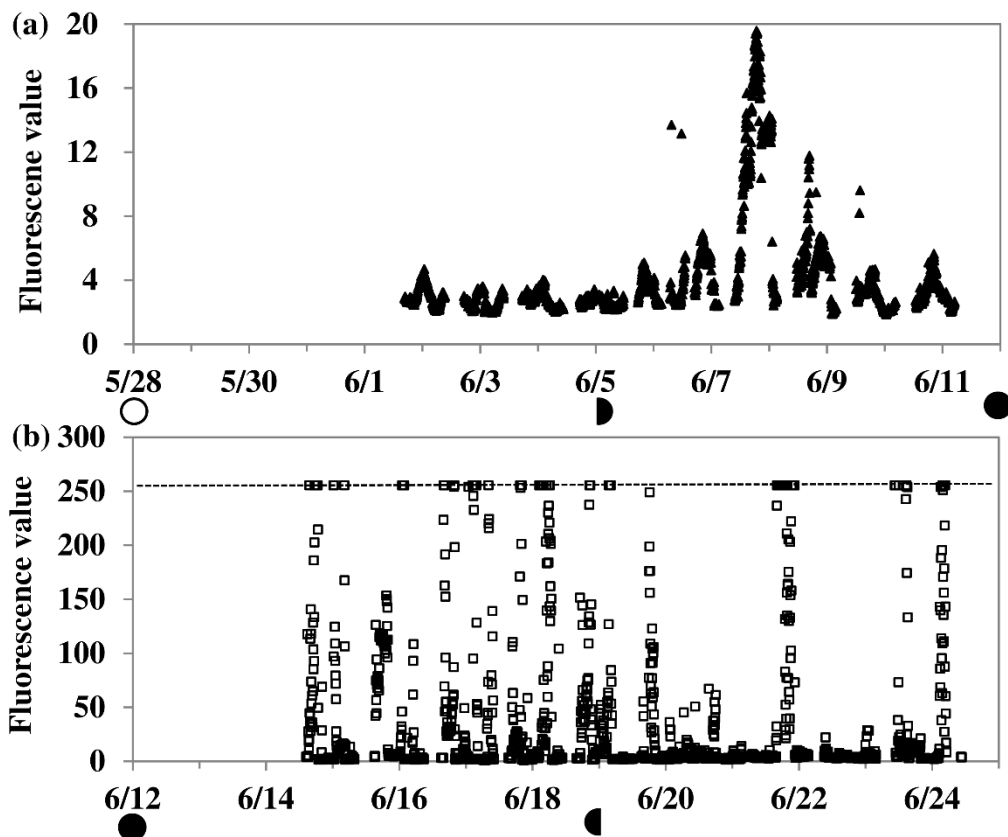


Fig. 2.4.1-7. Time variation of the fluorescence value of water above the sediment at St. A (lake-center) of Akkeshi Lake from June 1 to 11, 2010 (a) and St. B (lake-mouth) of Akkeshi Lake from June 14 to 24, 2010. Symbols outside the framework of figure denote the phases of the moon. The dashed line indicates the detection limit of the apparatus.

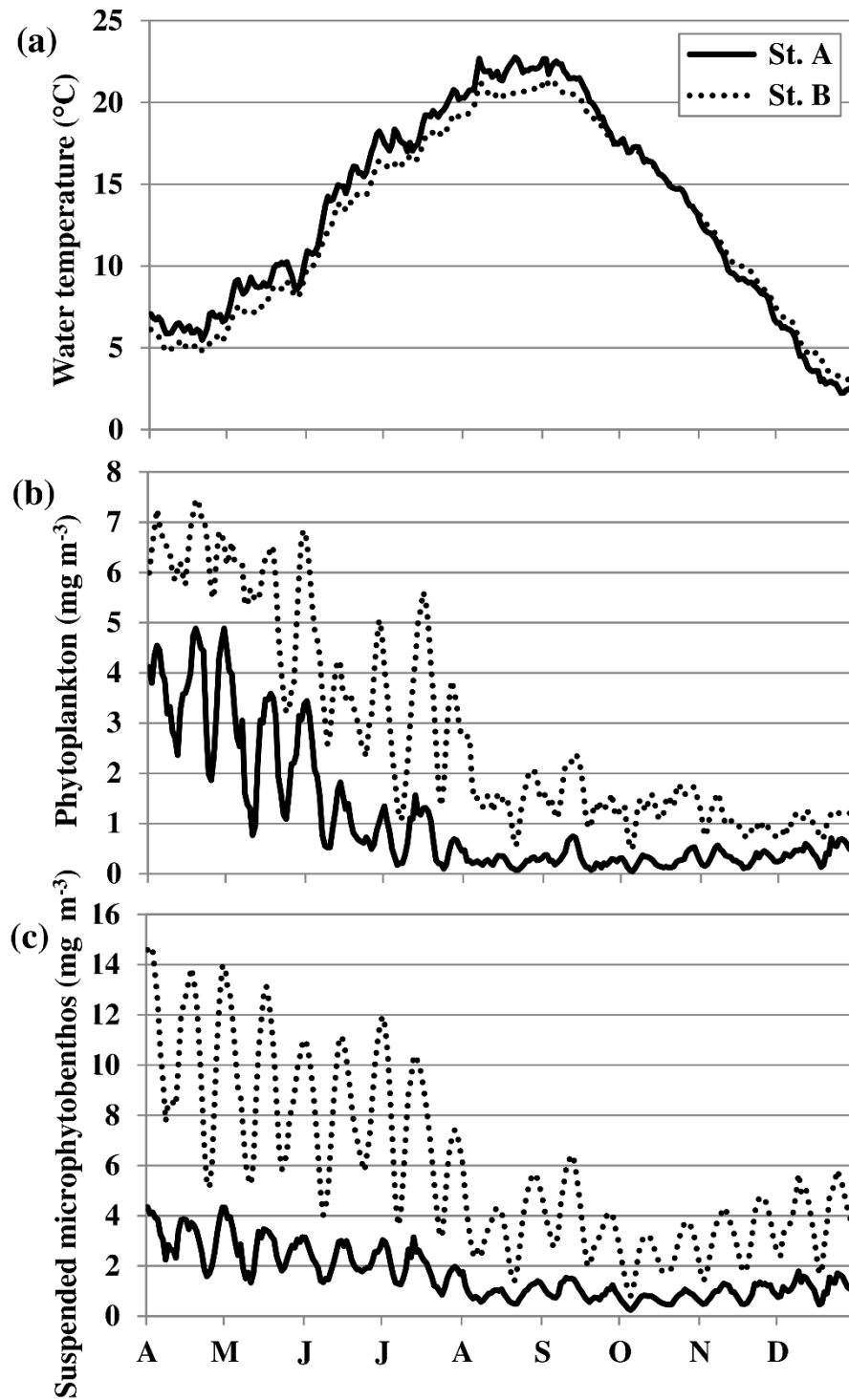


Fig. 2.4.2-1. Time-dependent characteristics of water temperature (a), chlorophyll a concentration of phytoplankton (b) and resuspended microphytobenthos (c) at the bottom layer of St. A (lake-center) and St. B (lake-mouth) of Akkeshi Lake from April to December 2010. The model results are expressed as daily mean values.

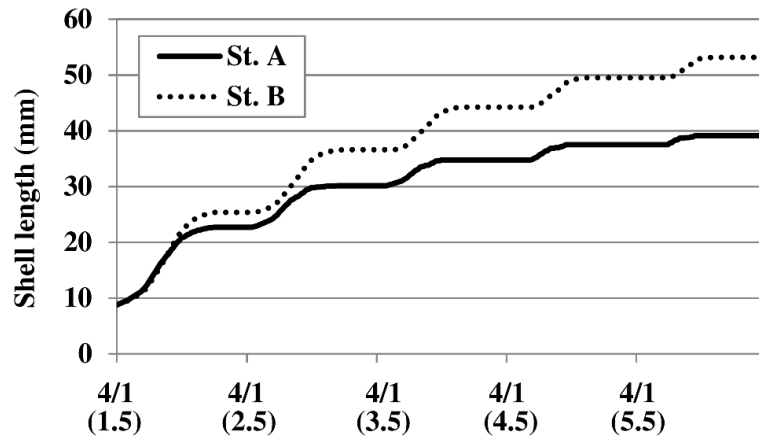


Fig. 2.4.2-2. Time-dependent characteristics of clam shell length at St. A (lake-center) and St.B (lake-mouth) of Akkeshi Lake over 5 years. Values in parentheses denote elapsed time (years) after settlement.

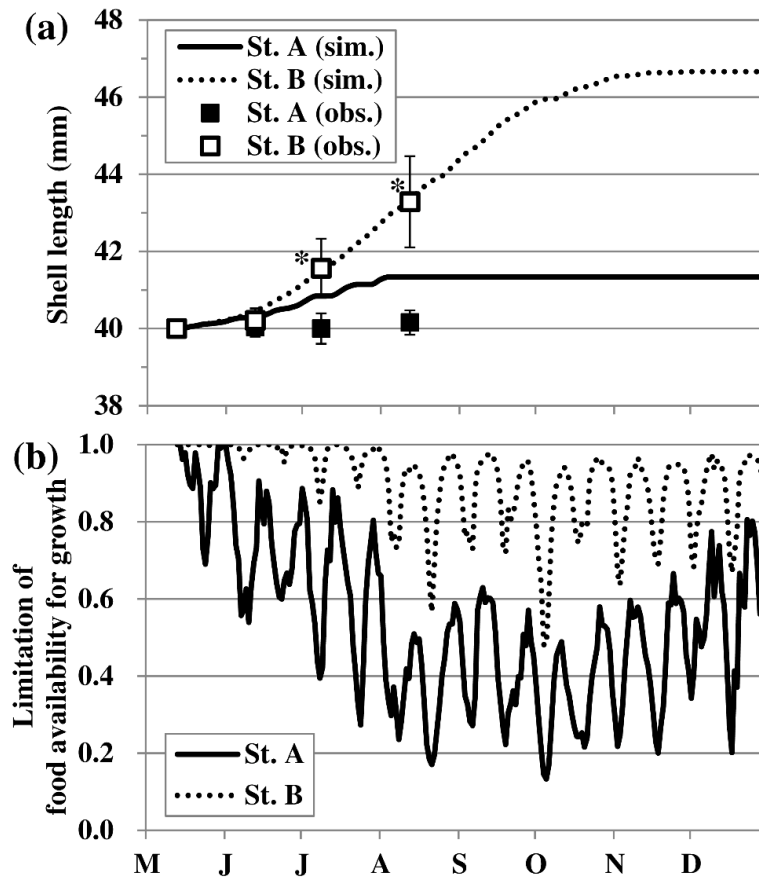


Fig. 2.4.2-3. Comparison of the model results with observations derived from the cage experiment (by courtesy of Dr. N. Hasegawa) on clam growth (a) and limiting the index of food availability for clam growth (b) at St. A (lake-center) and St. B (lake-mouth) of Akkeshi Lake from May to December 2010. A limitation index of 1.0 indicates no limitation for food availability.

第3章 厚岸湖・厚岸湾における基礎生産者の多様性が果たす役割の定量的評価 ー浮遊系と底生系のカップリングー

3. 1 はじめに

3. 1. 1 生態系機能の評価

生態系機能とは、各々の生態系に特徴付けられる多様な生物的・物理化学的プロセスをさし、生態系機能のうち、特に人類にとって恩恵のある生態系機能の部分集合が生態系サービスと呼ばれる（堀ら，2007）。沿岸域には沖合の潮下帯だけでなく、干潟・極浅海域や海草藻場といった多様な生態系がみられるが、それぞれの生態系が有する機能は多岐にわたる。

海草藻場は様々な生態系サービスを生み出す有用なシステムであることが知られている（Costanza et al., 1997）。海草藻場が沿岸域の生態系に果たす役割としてこれまでに、小型無脊椎動物の餌資源の供給（Nienhuis & Groenendijk, 1986；野島，1996；Moncreiff & Sullivan, 2001；Kharlamenko et al., 2011）、炭素固定（Pendleton et al., 2012；Tokoro et al., 2014）、栄養塩の溶出の抑制（Lillebø et al., 2004；Hasegawa et al., 2008）、アンモニア化成・硝化・脱窒作用の促進（Caffrey & Kemp, 1990）等が報告されてきた。また、干潟や極浅海域は水質浄化機能（青山・鈴木，1997；Kohata et al., 2003；武田ら，2007）や水産資源の漁獲、幼稚仔魚の保育場を含んだ生物の生息場の提供（Kuipers, 1977；Cattrijsse et al., 1997）等を通じて高い生態系サービスを供給する（Costanza et al., 1997）。

このように沿岸域では、様々な環境を有することで豊かな生態系が維持されていると考えられる。沿岸域の資源を持続的に利用していくためには、生態系の構造とその価値を適切に評価することが不可欠である。

3. 1. 2 浅海域における基礎生産者の動態

海草藻場では海草自身だけでなく、葉上に付着している付着藻類、浮遊性の植物プランクトン、海底の基質上に付着している底生微細藻類、大型藻類といったように様々な一次生産者が存在する（Fig. 3.1.2-1）。本研究の対象域である北海道東部の汽水湖ではアマモ（*Zostera marina*）が広範囲に分布することが多い（Hasegawa et al., 2007；Kajihara et al., 2010；京田ら，2012）。アマモは亜熱帯から亜寒帯にかけて広範囲な緯度帯にまたがって分布している（Olesen et al., 2015）。アマモは一般に多年生草本であり、浅海域の比較的波の穏やかな砂泥域にアマモ場と呼ばれる大規模な群落を形成することで、沿岸生態系において重要な場を提供している（阿部ら，2004）。アマモはその高い生物量から浅海域の主要な基礎生産者となることが多い。海草類の草体上に生息する付着藻類は光や栄養塩を巡って海草類と競合することがある（Sand-Jensen, 1977；Silberstein et al., 1986；Brush & Nixon, 2002）。アマモ場においては、アマモ自身の現存量や生産量に関する報告は数多くみられるものの、同時に存在する他の基礎生産者の動態に関する知見は乏しいのが現状である。海底まで光量が十分に達する浅海域では底生微細藻類も主要な一

次生産者として加わる．一般に底生微細藻類は非常に低い光強度においても生長を維持する能力を持っており，植物プランクトンが光制限のため生長できない深度においても底生微細藻類は生産性を示すことがある (Cahoon, 1999)．Blackford (2002) は潮下帯における底生微細藻類の生長の時空間変動を支配する要因として光環境が最も重要であることを示した．浮遊性の植物プランクトンと海草葉上の付着藻類，堆積物上の底生微細藻類では微細藻類の種組成が大きく異なるが，再懸濁によって付着藻類と底生微細藻類は水柱に供給されることもある (Kita & Harada, 1962 ; Kasim & Mukai, 2006)．これらの基礎生産者は資源（光，栄養塩）を巡って競合関係にあることが示されている (e.g., Yamaguchi et al., 2007 ; Chatterjee et al., 2013)．このような浅海域の複雑な系において，物理要素と生物化学要素の相互作用，そして生物間の競合を表現できる生態系モデルは生産構造の解明に関して有効な解析手法となると考えられる．

3. 1. 3 研究対象域の特徴と生態系モデルの適用

北海道東部に位置する厚岸湖は，面積約 31.8 km²，平均水深約 1.5 m の汽水湖である．湖の北西部には別寒辺牛川，大別川，尾幌川が流入している．湖口から湖央にかけて点在するアサリ漁場（干潟）を除いて，湖内のほぼ全域にアマモが濃密に分布している (Hasegawa et al., 2007)．厚岸湖は幅約 500 m の狭い水路を通じて厚岸湾へと続いている．厚岸湾は面積約 102.6 km²，最大水深はおよそ 25 m で，幅 9 km ほどの湾口部によって太平洋へと面している．厚岸湖ではアサリ (*Ruditapes philippinarum*) 及びマガキ (*Crassostrea gigas*)，厚岸湾ではマガキの養殖が盛んに行われている．

流動場と低次生態系の変動を計算する 3 次元の物理－生態系結合モデルは，物質循環過程の定量化や生物化学要素の変動に与える物理場の影響の評価等において有効な手段となり得る．厚岸湖にはこれまで，赤羽ら (2003)，大島ら (2006)，Yoon et al. (2011)，Yoon et al. (2013) などいくつかの生態系モデルが適用されてきた．赤羽ら (2003) は厚岸湖内の水質変動に及ぼす河川水の影響を評価した．大島ら (2006) は厚岸湖内の物質循環に果たす二枚貝類の役割について評価し，アサリとマガキが植物プランクトン群集に高い摂餌圧を与えていることを明らかにした．また，Yoon et al. (2011) は厚岸湖から厚岸湾へと炭素フラックスを見積り，枯死したアマモによる輸送量が大きいことを示した．

3. 1. 4 目的

沿岸域の物質循環において底生生態系は重要な役割を果たすが (e.g., Nixon, 1981)，これまで厚岸湖に適用されてきた生態系モデル (Oshima et al., 1999 ; 赤羽ら, 2003 ; 大島ら, 2006 ; Yoon et al., 2011) では，懸濁態有機物の沈降量に対して一定の割合で水柱に栄養塩を回帰させるのみで底生系の役割は十分に考慮されていなかった．また，厚岸湖で養殖されている二枚貝類（アサリ・マガキ）の主要な餌料として機能している底生微細藻類 (Kasim & Mukai, 2006) の動態もモデルには含まれていなかった．

沿岸域では多様な生態系がみられるが、本研究で対象とする潮下帯生態系、極浅海域生態系（特にアサリ漁場内）、海草藻場生態系（Fig. 3.1.2-1）では低次生産構造がそれぞれ異なる特徴を有することが考えられる。この特徴を把握することで沿岸域の高い生産性を支えるメカニズムの解明につながることを期待される。そこで本研究では、浅海域に多様に存在する基礎生産者に着目し、1）基礎生産者の時空間変動を支配する要因、2）二枚貝類の餌料として基礎生産者が果たす役割、3）基礎生産者の多様性による生態系機能、を生態系モデルにより定量的に明らかにすることを目的とした。

3. 2 現地調査

調査定点を厚岸湖内、厚岸湾内に設置し（Fig. 3.2-1）、2014年4月から2014年12月にかけて基本的に月1回の頻度で調査を行った。調査の詳細は第1章を参照されたい。本研究では基礎生産者の動態に着目するが、植物プランクトン及び底生微細藻類の現存量は本調査により、アマモ及び付着藻類の現存量については Yoon et al. (2011) による観測値を引用した。

3. 3 数値モデル

系内における生態系の変動を計算する数値モデルは、流動場や水温・塩分を計算する物理モデルと、低次生態系の変動を計算する化学・生物モデル（生態系モデル）とが結合されたモデルである（Fig. 3.3-1）。以下に物理モデルと生態系モデルについて示す。なお、モデルの詳細は巻末の付録に記した。

3. 3. 1 物理モデル・生態系モデル

モデルの計算条件を付録 Table A-5 に示す。計算メッシュの間隔は水平方向に 475 m×475 m とし、鉛直方向には水柱内は 6 層に等分割した（ σ 座標系）。厚岸湖は冬季に湖面の一部が結氷するが、本モデルでは海水の結氷・解氷過程は考慮していない。そのため、計算期間は結氷期を除く 4 月 1 日から 12 月 31 日までとした。堆積物内は鉛直方向に深度 15 cm まで（鉛直方向の解像度は、0～0.5 cm までは 0.1 cm 間隔、0.5～1 cm は 0.5 cm、それ以深の 15 cm までは 1 cm 間隔）を対象とした。なお、堆積物内の水平方向の移流拡散は考慮していない。また、底生生物による攪乱（bioturbation, bioirrigation）の効果も含まれていない。

生態系モデルの状態変数を付録 Table B-0b に、状態変数の相互作用図を付録 Fig. B-0b に示す。各生物化学要素の時間変化式とその詳細は付録 B に記載した。ここで用いた生態系モデルは Yoon et al. (2011) をベースとし、アサリの個体群動態（2 章）及び底生系の動態を新たに加えたものである。なお、アマモ（地上部、地下部）の現存量の変動はモデル内では計算しておらず、観測値を内挿し、強制関数として与えた（Yoon et al., 2011）。また、再懸濁した底生微細藻類の水柱内での基礎生産は考慮しておらず、枯死、

沈降、被食過程のみを取り扱っている。アサリは水柱の最下層の植物プランクトンと再懸濁した底生微細藻類を取り込むが、液体排泄による栄養塩は堆積物の表層 2 cm に均一に放出されるものとした。

3. 3. 2 計算手順・計算条件・初期条件

モデルの計算手順 Fig. 3.3.2-1 に示す。はじめに、大領域の流動モデルのみを動かし、小領域の流動モデルの境界条件を取得した。また、4 月の平均的な気象条件の下で底生生態系モデルを計算結果が安定するまで動かした。このとき、浮遊系の要素の値は一定とした。続いて、先ほど得られた底生生態系モデルの結果を初期値とした浮遊-底生系結合モデルを 4 月の平均的な気象条件の下で 50 日間実行した

(spin-up)。このとき二枚貝類の重量と密度は変化しないものとした。その後本計算 (4 月 1 日から 12 月 31 日) に移った。また、本モデルでは二枚貝類を複数の年級群 (アサリ : 1~5 年群) に分けている。そこで、12 月 31 日の計算終了時の二枚貝類のサイズを考慮し、4 月 1 日の初期値とする計算を繰り返し (5 年以上) 行った。

水質の各パラメータの初期値は全層、全地点で一定とした (付録 Table B-9)。なお、PON, POP, SBA の初期濃度は 0 とした。アサリの初期条件は 1 章で得られた結果を参考にして Stn A (湖央漁場) で 1600 ind. m⁻², Stn B (湖口漁場) で 5500 ind. m⁻², それ以外の地点で 2200 ind. m⁻² とした。

● 地形

大領域 (沿岸域スケール) 及び小領域 (汽水湖スケール) モデルでの計算領域と海底地形をそれぞれ付録 Fig. A-10, A-12 に示す。流入河川は別寒辺牛川, 大別川, 尾幌川, トキタイ川, 東梅川の計 5 河川を対象とした。厚岸湖ではアサリ漁業は主に湖央から湖口にかけての干潟で行われているが、本モデルでは干潟の干出は考慮していない。

● 生物の分布域

アマモの分布域は GIS データ (北海道大学北方生物圏フィールド科学センター水圏ステーション 厚岸臨海実験所), マガキ及びアサリの分布域は航空写真を用いて、モデルのグリッドと重なる点を参考に設定した (付録 Fig. B-1 参照)。

3. 3. 3 境界条件

● 気象

気象条件の設定方法は巻末の付録 A を参照されたい。計算対象期間の気温は顕著な季節変化を示し、最低値は -8.5°C (12 月), 最高値は 23.3°C (8 月) であった。全天日射量は 1.4~32.5 MJ m⁻² day⁻¹ の間で推移し、日ごとの変動が大きかった。

● 河川

流入河川の水温と流量の設定方法は付録 A に記載した。なお、河川水の塩分は常に 0 とした。河川水中の溶存態無機物、溶存態有機物、懸濁態有機物濃度は付録 Table B-12 のように設定した。また、河川水中の溶存酸素は常に飽和状態にあるものとし、溶存酸素飽和濃度は Weiss (1970) から算出した。

● 開境界

開境界における潮位変動は主要 4 分潮 (M2, S2, K1, O1) から計算して与えた。水温・塩分の条件は付録 A に記載した。開境界における溶存態無機物、植物プランクトン濃度は観測値 (1 章) から、溶存態有機窒素 (DON) 濃度は Hasegawa et al. (2001) の厚岸湾における観測値から、動物プランクトン量は Yoon et al. (2011) から付録 Table B-10 のように設定した。溶存態有機リン (DOP) 濃度は、DON/DOP=10 (Yoon et al., 2011) として算出した。なお、PON, POP, SBA の濃度は 0 とした。

● 堆積物

生態系モデルでは、堆積物の深度 15 cm までを計算の対象としている。堆積物の計算対象の最下層 (14-15 cm) とそれ以深の間での溶存態の物質交換についても考慮する必要がある、その計算では境界以深の濃度が必要となる。境界以深の溶存態の物質濃度は季節、地点によらず一定の値とした (付録 Table B-13)。

3. 4 結果

3. 4. 1 モデルの精度検証

● 水温・塩分・溶存酸素・栄養塩・Chl-*a* 濃度

湾央 (AB8)、湖口 (AL1)、湖央 (AL2) における水質の計算値と観測値の比較を Fig. 3.4.1-1, 3.4.1-2 に示す。どの地点においても水温は高い再現性が得られた。塩分については湖内で観測された低塩分はモデルで再現することができていなかったものの、それ以外は概ね変動を捉えることができた。NO₃ と Chl-*a* に関してはモデルで季節変動を捉えることができていた。NH₄ 濃度は厚岸湾内ではモデルで過大評価していたものの、厚岸湖内では比較的高い再現性が得られた。PO₄ は春から夏にかけて高くなる傾向は捉えていたが、湖央では濃度をやや過大評価していた。

● 間隙水中栄養塩

厚岸湖のアマモ場内の AL2 (湖央) と AL4 (湖南) における間隙水中栄養塩濃度の計算値と観測値の比較を Fig. 3.4.1-3 に示す。NO₃ 濃度は、観測値は 0.9~2.0 $\mu\text{mol N L}^{-1}$ 、計算値は 0.2~3.2 $\mu\text{mol N L}^{-1}$ 程度

で推移し、冬季を除いてモデルで若干過小評価する傾向にあった。NH₄とPO₄に関しては、計算値は観測値と概ね同程度の範囲内にあった。間隙水中のNO₃濃度はNH₄濃度と比べて圧倒的に低く、DINのほとんどをNH₄が占めていた。

● 堆積物 Chl-*a* 現存量

厚岸湖のアサリ漁場内 (Stn B) とアマモ場内 (AL2) における堆積物の Chl-*a* (底生微細藻類) 現存量の計算値と観測値の比較を Fig. 3.4.1-4 に示す。Stn B では観測値は 54~111 mg Chl-*a* m⁻², 計算値は 49~116 mg Chl-*a* m⁻², AL2 では観測値は 30~80 mg Chl-*a* m⁻², 計算値は 22~73 mg Chl-*a* m⁻² の間で変動し、高い再現性が得られた。加えて、アサリ漁場とアマモ場における現存量の差をモデルで再現することができた。

● 付着藻類現存量

AL2 における付着藻類の現存量は、観測値 (Yoon et al., 2011) は 15~138 mg Chl-*a* m⁻², 計算値は 21~122 mg Chl-*a* m⁻² の間で変動した。春季~秋季にかけての変動はモデルで捉えることができたものの、冬季に観測された高い生物量はモデルでは表現できなかった (Fig. 3.4.1-5)。

3. 4. 2 水底質の時空間変動

● 水質の水平分布

厚岸湖・厚岸湾における表層の栄養塩 (NO₃, NH₄, PO₄) 濃度及び Chl-*a* 濃度の季節変化を Fig. 3.4.2-1 に示す。NO₃濃度は河口部で最も高く、厚岸湾側に向かうにつれて低くなった。冬季には全域で高くなり、空間的な差は小さかった。NH₄濃度は春から夏にかけて低く、秋には厚岸湾と比べて厚岸湖で高い値を示した。秋から冬にかけては全域でやや濃度が低下した。PO₄濃度はNH₄と似たような季節変動を示した。Chl-*a*濃度には大きな季節変動がみられた。4月には全域で高い値を示したものの、夏から秋にかけては湖奥部を除いて低かった。冬季には全域で低い濃度であった。河口部は周年を通じて低濃度であった。

● 底質の鉛直分布

間隙水中の栄養塩 (NO₃, NH₄, PO₄) の鉛直プロファイルについてみると、NO₃は表層で高く、深度とともに減少、NH₄とPO₄は表層で低く、深度とともに増加した。この傾向は水深の浅い多くの汽水域・海域で同様に確認されている (例えば、小池, 1986 ; Trimmer et al., 1998 ; 築田・米田, 2000 ; 鈴村ら, 2003 ; Corbett, 2010 ; Percuoco et al., 2015)。堆積物中の有機態窒素は深度とともに減少する傾向であった。

● 基礎生産者（植物プランクトン、付着藻類、底生微細藻類）の現存量と生産量

アマモを除く基礎生産者の単位面積当たりの現存量の季節変化を Fig. 3.4.2-2 に、生産量の季節変化を Fig. 3.4.2-3 に示す。単位面積当たりの植物プランクトン量は水深の深い厚岸湾の湾奥部～湾口部にかけて最も多く、厚岸湖内では少なかった。季節的にみると厚岸湾では4月に最大値を示した。再懸濁した底生微細藻類の現存量は、厚岸湖内では植物プランクトンと同程度であった。付着藻類は湖内でのみみられるが、空間的な現存量の差は小さかった。季節的には夏季に最も高い現存量であった。底生微細藻類は厚岸湖のアサリ漁場で最も高い現存量を示し、湖内のそれ以外の地点と厚岸湾の岸寄りの地点では植物プランクトンと比べてやや高い現存量であった。一方、水深の深い湾口部では底生微細藻類はほとんどみられなかった。年間（4月～12月）の単位面積当たりの生産量の水平分布をみると（Fig. 3.4.2-4）、植物プランクトンは厚岸湖の奥部を除いて湖よりも湾でやや高かった。付着藻類の生産量の空間的な変動は小さかった。一方、底生微細藻類の生産量は湖内の浅海部、特にアサリ漁場内で高かった。

厚岸湾湾央 AB8、湖口アサリ漁場 Stn B、湖央アマモ場 AL2 における微細藻類による基礎生産量の月変化を Fig. 3.4.2-5 に示す。各地点での生産量の観点からみた主要な基礎生産者（アマモを除く）、AB8 では植物プランクトン、Stn B では底生微細藻類、AL2 では底生微細藻類及び付着藻類であった。

厚岸湖全域及び厚岸湾全域における寄与率の月変化は Fig. 3.4.2-6 のようになり、厚岸湾では生産量の大部分が植物プランクトンによるものであった。一方、厚岸湖では各微細藻類が概ね同程度寄与していることが分かる。

● 基礎生産者の光合成の制限要因

厚岸湖のアサリ漁場内とアマモ場内では底生微細藻類の現存量が数倍程度異なっていた。また、両地点ともに単位面積当たりの現存量は底生微細藻類の方が大きかった。光合成速度は光量、栄養塩濃度による制限を受けるため、この2つの要素を比較することで現存量の地点間及び生物間の差異を生み出す要因について検討することができる。Stn B（湖口アサリ漁場）及び AL2（湖央アマモ場）における植物プランクトンと底生微細藻類の光合成に関する光量と栄養塩濃度による制限の度合いの推移をそれぞれ Fig. 3.4.2-7, 3.4.2-8 に示す。縦軸の値が小さいほど、光合成を制限する度合いが大きいことを意味している。なお、ここで示した値は光合成を行わない夜間も含めた日平均値であることに注意されたい。

植物プランクトン、底生微細藻類ともに光制限の度合いは春から初夏にかけて増加し、その後減少する傾向を示した。日長は6月に最大となり、全天日射量も最大値を6月上旬に記録したため（付録 Fig. A-1）、これを反映した季節変化となった。同じ地点でみると、植物プランクトンよりも底生微細藻類のほうが光制限の度合いが小さかった。本モデルは、植物プランクトンの光制限を強光阻害を考慮した Steele 型（Steele, 1962）、底生微細藻類の光制限を飽和型（Montani et al., 2003）で設定しているとともに、最適な光強度は底生微細藻類のほうが小さいという特徴を有する。このため水深が浅い場所では植物プランク

トンよりも底生微細藻類のほうが光環境が好適となることがある。一方、栄養塩制限の度合いは光制限と逆の夏季に最小となる季節変動がみられた。栄養塩制限の推移をみると、底生微細藻類は日変動が大きいものの、全体としては植物プランクトンよりも制限の度合いはやや小さかった。これは間隙水中の高濃度の栄養塩を利用できるためであるが、1日の中での変動をみると日中には栄養塩濃度が低下することにより制限を強く受けることもあった。

3. 4. 3 二枚貝類の餌料源

● アサリ

厚岸湖の湖央 (Stn A) 及び湖口 (Stn B) におけるモデルで設定したアサリの餌料源 (植物プランクトン, 再懸濁した底生微細藻類) の割合の月変化を Fig. 3.4.3-1 に示す。Stn A では植物プランクトンと底生微細藻類の摂餌量が同程度であり, Stn B では植物プランクトンの寄与がやや大きかった。季節的にみると, 植物プランクトンの寄与率は4月に70~80%程度と最も高く, 一方で底生微細藻類の寄与はアサリの成長期である初夏に50~60%と比較的高かった。

● マガキ

厚岸湖 AL5 および厚岸湾 AB8 におけるモデルで設定したマガキの餌料源 (植物プランクトン由来有機物, 底生微細藻類由来有機物, 付着藻類由来有機物) の割合の月変化を Fig. 3.4.3-2 に示す。AB8 では周年を通じて植物プランクトン由来の有機物の寄与が70%以上と最も大きく, 一方で付着藻類の寄与はほとんどなかった。AL5 では4月に植物プランクトンの寄与が40%程度とやや大きかったものの, それ以外の時期には底生微細藻類と付着藻類の寄与が大きかった。このことから, 厚岸湖内では多様な基礎生産者由来の有機物をマガキが利用していることがモデルにより示された。

3. 4. 4 物質循環の定量化

厚岸湖及び厚岸湾における年間の窒素 (栄養塩) の収支を Table 3.4.4-1 に示す。厚岸湖では水柱内の基礎生産者による栄養塩の取り込み量はアマモが最も多く, 次いで付着藻類, 植物プランクトンの順であった。栄養塩の供給源に着目すると, 有機物 (特に DON) の分解が最も高い寄与率を示した。また, 河川からの流入量よりも堆積物からの溶出量が多かった。DIN に関して厚岸湖と厚岸湾の間の収支をみると, 年間では厚岸湖から厚岸湾へと流出していた。厚岸湾についてみると, 厚岸湖と同様に有機物の分解が栄養塩の最大のソースであった。植物プランクトンへの摂餌圧は厚岸湖では動物プランクトンよりもマガキのほうが高かった。

3. 5 考察

3. 5. 1 基礎生産者の現存量及び生産量の変動要因・資源を巡る競合

基礎生産者の現存量は主に水温、光強度、栄養塩濃度（組成比）、被食量によって変動する。浅海域における基礎生産者による資源（光、栄養塩）の競合については、これまで多くの論文で議論されてきた（e.g., Sand-Jensen & Borum, 1991 ; Zaldívar et al., 2009）。植物プランクトンの増殖は水柱内の光の消散係数の増加（海底に到達する光量の低下）をもたらすため（Lorenzen, 1972 ; Krause-Jensen & Sand-Jensen, 1998 ; Yamaguchi et al., 2007）、海底に生息する底生微細藻類は植物プランクトンに対して光の競合において不利であると考えられる。しかしながら、底生微細藻類は植物プランクトンよりも低光量でも適応できることが知られており、単純な光量の大小で制限の度合いを比較することは困難である。Yamaguchi et al. (2007) は瀬戸内海の潮下帯では水柱積算の植物プランクトン現存量と堆積物中の底生微細藻類現存量の間には負の相関がみられることを明らかにした。同様に、Chatterjee et al. (2013) も水柱内の光の消散係数と底生微細藻類現存量に関する負の相関を示した。アマモ場内の AL2 において水柱の Chl-*a* 現存量と底生微細藻類の現存量の関係をみたところ、アマモの生物量が少なく Chl-*a* 濃度が高い春季には先に挙げたような負の相関がみられた。

底生微細藻類の生産を考慮したいくつかの生態系モデルでは鉛直的な解像度が荒く、底生微細藻類の光合成には栄養塩がほとんど制限しないという結果が得られている（e.g., Blackford, 2002 ; Yara et al., 2006）。一方、鉛直解像度が高い本モデルでは Hochard et al. (2010) と同様に、一時的に栄養塩制限が強くなる様子が捉えられた。これは、底生微細藻類による取り込み量が有機物の無機化速度や堆積物下層からの拡散量を上回ったためである。

アマモ場の有無に対する植物プランクトン及び底生微細藻類の光合成に関する制限要因（光、栄養塩）の変化をみたところ（Table 3.5.1-1）、アマモ場が無かった場合、植物プランクトンの栄養塩制限は大きく緩和された。これはアマモ及び付着藻類による栄養塩の取り込みが無くなり、水柱の栄養塩濃度が上昇したためである。一方、光環境に大きな変化はなかった。また、底生微細藻類にとって光環境はわずかに改善される程度であった。アマモの草体が無い場合底生微細藻類が利用できる光量は増加するが、水柱内の光の消散係数は Chl-*a* 濃度によっても変動するため、底生微細藻類の光環境が大きく緩和されることはなかった。これらの結果から、浅海域、特にアマモ場内において基礎生産者が光及び栄養塩を巡って競合関係にあることが示された。

先にも述べたように海草類の草体の存在により海底に届く光量は減少する（Morris, 1989 ; Pinckney & Zingmark, 1993）。一方で、海草類の存在が堆積物の再懸濁を抑制し、底生微細藻類の光環境の好適化につながるなどの指摘もある（Carr et al., 2010）。また、水質の悪化によって透明度が低下し、その結果としてアマモの生育が悪化することや分布域が縮小することが指摘されている（Valiela et al., 1997 ; Buzzelli et al., 1998 ; Zaldívar et al., 2009 ; Plus et al., 2015）。アマモ群落に到達する光量が、アマモの生育水深を決定する重要な要因の一つであることが報告されている（Abe et al., 2003）。付着藻類の増殖が宿主である海草

類の生長を抑制するが (Sand-Jensen, 1977 ; Sand-Jensen & Borum, 1984). 本モデルではアマモの生物量は観測値から強制関数として与えているため, 他の基礎生産者との資源の競合によってその生物量が変化することは考慮されておらず, モデルの改良が不可欠である.

3. 5. 2 沖合生態系の特徴

Taguchi et al. (1977) は厚岸湾中央部において植物プランクトンの一次生産量の測定を周年に渡って行い, 季節的にみると春季に最も高く, 次いで秋季に小さなピークがみられ, その値は $-0.030 \sim 1.5 \text{ g C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ の範囲で変動したと報告した. また, 年間の一次生産量は $146 \pm 25 \text{ g C m}^{-2}$ (4月から12月の場合約 107 g C m^{-2}) であった. 本モデルでは, AB8 (湾央) では秋季にのみ生産量のピークがみられた. また, 4月から12月にかけての一次生産量は約 $70 \text{ g C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ であり, Taguchi et al. (1977) と比べてやや低い値であった. 4月の生産量をモデルで過小評価した要因としては, 強い栄養塩制限と低水温による光合成速度の律速が挙げられる. 厚岸湾の栄養塩濃度は開境界の濃度に大きく依存するが, 4月の栄養塩濃度は観測値に基づき低く設定されている (1章を参照). また, 本モデルでは植物プランクトンの光合成に関する水温の項は $Q_{10}=2$ で応答するようになっているが, 4月の水温は 5°C 未満と非常に低いため活性が低下した状況にある. 植物プランクトンの光合成速度が最大となる水温帯は緯度によって大きく異なるが, 寒帯を除いては水温が 20°C 以下であれば水温が高いほど光合成速度は大きくなる傾向がみられる

(Eppley, 1972 ; Li, 1985). 北海道のオホーツク海においても水温が 0°C から 14°C までの範囲内では, 概ね同様の傾向が報告されている (Shiomoto, 2009).

厚岸湾内では, 堆積物中の栄養塩濃度は微細藻類の増殖に関して十分に高い濃度であったものの, 現存量は厚岸湖と比べてほとんどの地点で低かった. 底生微細藻類は植物プランクトンと比べて弱い光量下でも適応できるが (Cahoon, 1999 ; Montani et al., 2003), 潮下帯では光環境が底生微細藻類の生物量の変動に大きく寄与することが示されている (Blackford, 2002 ; Chatterjee et al., 2013). 厚岸湾は岸寄りの一部を除いて水深が 10 m 以上と厚岸湖と比べて深い (Fig. 3.3.3-3b). そのため, 底生微細藻類の生産量は小さく, 厚岸湾では植物プランクトンが主要な基礎生産者として機能していることが示された.

3. 5. 3 極浅海域生態系の特徴

厚岸湖のアサリ漁場内では他の地点と比べて底生微細藻類の現存量が顕著に高かった. また, 単位面積当たりの Chl-*a* 現存量は植物プランクトンと比べて数倍~数十倍であった. Stn B における1日当たりの生産量は $0 \sim 5.8 \text{ g C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ で推移し, 4月から12月にかけての総生産量は約 $390 \text{ g C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ であった. Colijn & de Jonge (1984) は Ems-Dollard estuary における底生微細藻類による年間の一次生産量を $62 \sim 276 \text{ g C m}^{-2}$ と報告している. また, Montani et al. (2003) は瀬戸内海の干潟における底生微細藻類の年

間の生産量が $329\sim1095\text{ g C m}^{-2}$ (平均値 434 g C m^{-2}) であることを示した。これらの事例を踏まえると、アサリ漁場内で得られた生産量は妥当な範囲であると考えられる。

極浅海域では水深の浅さによって光環境が良好である。これに加えて、アサリ漁場内ではアサリの濾水活動によって水柱の植物プランクトンを減少させることにより光条件を好適化させる上に、液体排泄を通じて豊富に栄養塩が供給されている (Table 3.4.4-1)。このような要因によって底生微細藻類の高い現存量及び生産量が維持されていることが示された。干潟生態系における底生微細藻類の重要性は、植物プランクトンと比較して高い生物量・生産量を年間を通して維持している点であることが門谷 (2014) により指摘されている。

浅海域の水柱内では植物プランクトンだけでなく、底生微細藻類も高い割合で存在することが知られており (Guarini et al., 2004 ; Kasim & Mukai, 2006), その要因として再懸濁が挙げられる。再懸濁は底生系と浮遊系をつなぐ重要なプロセスであり、本モデルでは流速に応じて底生微細藻類が水柱に供給されるものとした。底生微細藻類だけではなく、堆積物そのものの再懸濁も浅海域では水質や光環境に大きな影響を与え (e.g., Carr et al., 2010), 再懸濁量は底質の粒径や水分含有率, 流速等によって大きく変化する (Postma, 1967 ; Lucas et al., 2000 ; Widdows et al., 2004)。堆積物の再懸濁が光環境に与える影響をモデルに組み込むことが今後の課題である。

3. 5. 4 海草藻場生態系の特徴

浅海域の波の穏やかな砂泥域にはしばしばアマモの群落 (アマモ場) が形成され、系内の物質循環に大きな影響をもたらす (e.g., Hata & Nakata, 1998 ; Oshima et al., 1999)。アマモ場では様々な基礎生産者 (アマモ, 付着藻類, 植物プランクトン, 底生微細藻類) が存在し、各基礎生産者の現存量と一次生産の動態はそれぞれ特徴が異なると考えられる。

Hasegawa et al. (2007) は厚岸湖のアマモと付着藻類の生産量を O_2 法により算出した。その中で、アマモの日生産量は $0.06\sim2.89\text{ g C m}^{-2}\text{ day}^{-1}$ で推移し、4月から11月までの総生産量は 258 g C m^{-2} , 付着藻類の日生産量は $<0.1\sim5.21\text{ g C m}^{-2}\text{ day}^{-1}$ で推移し、4月から11月までの総生産量は 349 g C m^{-2} であったと報告している。海草藻場では、付着藻類による生産量の寄与が大きい (Hasegawa et al., 2007) という報告の一方で、寄与は非常に低いという結果も示されている (e.g., Lebreton et al., 2009)。アマモ自身の生産量は本モデルでは算出していないが、厚岸湖内のアマモ場における付着藻類の年間の生産量は $127\sim226\text{ g C m}^{-2}$ の範囲であった。Hasegawa et al. (2007) で報告されたアマモの生産量と比較すると付着藻類の寄与が大きいことがモデルの結果からも示された。また、潮下帯の海草藻場内においても全体の生産に対して底生微細藻類による生産の寄与が少なくないことが知られている (e.g., Murray & Wetzel, 1987 ; Lebreton et al., 2009)。アマモ場内での底生微細藻類の年間の生産量は $150\sim200\text{ g C m}^{-2}$ 程度であり、本モデルでも同様の傾向が示された。アマモ場内では系外と比べてアマモ草体による光の減衰が生じるものの、水深が

1.5 m 前後と浅いため、底生微細藻類の生産が支えられている。本モデルではアマモの生物量は観測値（Yoon et al., 2011）を線形補間し強制関数として与えている。付着藻類の存在によりアマモの光環境は大きく変化することが知られているとともに（Sand-Jensen, 1977 ; Sand-Jensen & Borum, 1984），富栄養化に対してはアマモよりも付着藻類が有利であるとされている（e.g., McGlathery et al., 2007）。そのため、付着藻類とアマモによる資源の競合関係をモデルに組み込むことが今後の課題である。

Duarte & Chiscano (1999) は、海草藻場は地球上で最も生産的な生態系の一つとして挙げられると報告している。アマモ場ではアマモに加えて、植物プランクトン、付着藻類、底生微細藻類による生産も無視できない量であることが本モデルにより示された。また、光や栄養塩といった資源を巡って競合が生じていることも示され、基礎生産者同士、そして環境要因との相互作用の評価が海草藻場生態系の生産構造の解明に不可欠である。また、これまではアマモ場の一次生産性に着目してきたが、アマモ場が果たす役割として水柱内の草体の抵抗による流速の減少や、地下茎の存在等による再懸濁量の減少が報告されている（Ward et al., 1984 ; de Boer, 2007 ; Hasegawa et al., 2008 ; Kombiadou et al., 2014）。本モデルでは栄養塩の循環に着目し、海草藻場の存在が窒素とリンの物質循環に与える影響を評価したが、流動場への影響についても今後モデルに組み込む必要がある。

3. 5. 5 基礎生産者の多様性がもたらす効果

● 栄養塩溶出量の抑制

沿岸域では浮遊系と底生系の関係が密であり、堆積物からの栄養塩類の溶出が系内の物質循環に大きな役割を果たしていることがある（e.g., Nixon, 1981）。そこで、基礎生産者の存在と栄養塩の溶出量の関係に着目した（Table 3.5.5-1）。底生微細藻類の存在により堆積物－水柱の栄養塩フラックスが低く抑えられていることが指摘されている（Sundbäck et al., 1991 ; Rysgaard et al., 1995 ; Bartoli et al., 2003）。一方で逆の結果として、Blackford (2002) は生態系モデルによる解析から、底生微細藻類の有無による堆積物からの NH_4 と PO_4 の年間の溶出量の違いは小さかったと述べている。本モデルでは、底生微細藻類の存在を考慮しなかった場合、 NH_4 の年間の溶出量が厚岸湖では約 35%, 厚岸湾では溶出量が約 25%増加した。このことから、底生微細藻類の光合成によって堆積物から水柱への栄養塩のフラックスが低く抑えられていることが分かる。

底生微細藻類の存在により水柱の植物プランクトンが利用できる栄養塩量が制限されていることになり、これによって植物プランクトンの生長が抑制されている。アマモの生育には良好な光環境が不可欠であるが（Olesen, 1996 ; 平岡ら, 2001 ; 玉置ら, 2002），植物プランクトン量は水柱の光の透過に大きな影響を与えるため、底生微細藻類が溶出量を抑えることでアマモにとって良好な光環境が形成されることになる。

● 二枚貝類の餌料源

モデルの結果からはアサリの餌料源として植物プランクトンだけでなく、再懸濁した底生微細藻類も重要であることが示された (Fig. 3.4.3-1). 底生微細藻類の再懸濁を考慮しなかった場合、アサリの成長速度は大きく低下した。このことから、干潟・極浅海域においては底生微細藻類の存在がアサリの生産を大きく支えていることが分かる。この結果は、アサリの消化管内容物の検鏡や安定同位体比分析によって示された餌料としての底生微細藻類の重要性 (小池ら, 1992 ; Kasim & Mukai, 2006 ; Komorita et al., 2014) と合致する。

モデルの計算結果からは、厚岸湖内で養殖されているマガキについて付着藻類及び底生微細藻類由来の有機物の寄与が少なくないことが示された。底生微細藻類に加えて、アマモの草体上に付着している微細藻類が二枚貝類の餌料源として十分に機能することが室内実験により検証されており (林, 2009), 実際に現場でも付着藻類由来の有機物が主要な餌料源となっている可能性は十分考えられる。近年、炭素・窒素安定同位体比 ($\delta^{13}\text{C}$ ・ $\delta^{15}\text{N}$) を用いたマガキの食物網解析が盛んに行われており (e.g., Riera & Richard, 1996 ; Decottignies et al., 2007 ; Marchais et al., 2013), 本研究域においてもこの手法による餌料源の推定結果との比較が望まれる。

● 基礎生産量

微細藻類による基礎生産量について、他海域との比較を Table 3.5.5-2 に示す。同一の海域における複数の基礎生産者による生産量の報告は限られているが、生産量の観点による優占種は場所によって異なることがうかがえる。Kennish (2002) は様々な汽水域における各基礎生産者による年間の基礎生産量を整理し、植物プランクトンは $5\sim 530\text{ g C m}^{-2}\text{ yr}^{-1}$ (平均 $250\text{ g C m}^{-2}\text{ yr}^{-1}$)、底生微細藻類は $25\sim 250\text{ g C m}^{-2}\text{ yr}^{-1}$ で分布していたと報告している。また、Cloern et al. (2014) も沿岸域における植物プランクトンの年間の基礎生産量について $-105\sim 1890\text{ g C m}^{-2}\text{ yr}^{-1}$ (平均 $252\text{ g C m}^{-2}\text{ yr}^{-1}$) と整理した。厚岸湖内での計算値と比較すると、植物プランクトンの生産量は先の文献値よりも低かったものの、底生微細藻類はアマモ場内で同等であり、アサリ漁場内では高い値であった。本研究では付着藻類の生産量も十分に大きいことが示されたが、アマモ場における付着藻類の生産性に関する報告は非常に乏しいため (e.g., Hasegawa et al., 2007), ここで得られた値の検証は困難であった。アマモ場を考慮しなかったとき、植物プランクトンの生産量は大きく増加 (約 2.0 倍)、底生微細藻類の生産量は若干増加し (約 1.2 倍)、微細藻類全体での生産量は同程度であった (Fig. 3.5.5-1)。これにアマモ自身の基礎生産量 (Hasegawa et al., 2007) を考慮すると、アマモ場の存在 (付着基盤の提供) によって厚岸湖内の高い基礎生産量が維持されていることが分かる。

Table 3.4.4-1. Annual (April to December) nutrient flux in Akkeshi Lake and Akkeshi Bay simulated by the model

Processes	Nutrient flux (ton N year ⁻¹)	
	Akkeshi Lake	Akkeshi Bay
Photosynthesis by phytoplankton	-1346	-7873
Photosynthesis by eelgrass	-4360	0
Photosynthesis by epiphyte	-2853	0
Respiration by phytoplankton	95	1980
Respiration by eelgrass	974	0
Respiration by epiphyte	621	0
Excretion by zooplankton	90	1237
Excretion by oyster	218	4
Mineralization of DON	3294	11198
Mineralization of PON	500	1011
Release from sediment	642	823
Supply from rivers	270	0
Inflow from bay to lake	-182	182

Table 3.5.1-1. Comparison of the limitation indices (minimum-maximum) for photosynthesis by nutrient concentration (left panel) and light intensity of phytoplankton and microphytobenthos at AL2 (lake-center in eelgrass bed) under presence of vegetation and absence of vegetation from April to December. The model results are expressed as daily mean values. A limitation index of 1.0 indicates no limitation by the resource (light or nutrient). The values for phytoplankton and microphytobenthos are expressed as average of all layers in the water column and topmost layer in the sediment, respectively.

Component	Factor	Presence of vegetation	Absence of vegetation
Phytoplankton	Light	0.08 - 0.64 (Ave. 0.45)	0.08 - 0.64 (Ave. 0.45)
	Nutrient	0.47 - 0.86 (Ave. 0.70)	0.75 - 0.94 (Ave. 0.87)
Microphytobenthos	Light	0.12 - 0.64 (Ave. 0.49)	0.13 - 0.64 (Ave. 0.50)
	Nutrient	0.38 - 0.96 (Ave. 0.74)	0.41 - 0.96 (Ave. 0.73)

Table 3.5.5-1. Variation in the annual ammonium flux released from sediment in Akkeshi Lake and Akkeshi Bay under standard and without microphytobenthos cases simulated by the model

Calculation scenario	NH ₄ release from sediment (ton N year ⁻¹)	
	Akkeshi Lake	Akkeshi Bay
Standard	679	828
Without microphytobenthos	840	1064

Table 3.5.5-2. Comparison of annual primary production ($\text{g C m}^{-2} \text{ year}^{-1}$) by microalgae (phytoplankton *PHY*, epiphyte *EPI*, and microphytobenthos *MPB*) and eelgrass (*EEL*) for several lagoons and estuaries. Simulated values are spatial mean.

Study sites	Primary producer	Annual production	Methods	References
Akkeshi Lake, Hokkaido, Japan	<i>PHY</i>	34 *	Simulation	This study
	<i>EEL</i>	258 **	O ₂	Hasegawa et al. (2007)
	<i>EPI</i>	166 *	Simulation	This study
	<i>EPI</i>	349 **	O ₂	Hasegawa et al. (2007)
	<i>MPB</i> ¹	189 *	Simulation	This study
	<i>MPB</i> ²	412 *	Simulation	This study
Akkeshi Bay, Hokkaido, Japan	<i>PHY</i>	59 *	Simulation	This study
	<i>PHY</i>	146	¹⁴ C	Taguchi et al. (1977)
	<i>MPB</i>	20 *	Simulation	This study
Seto Inland Sea, Japan	<i>PHY</i>	218	¹³ C	Tada et al. (1998)
	<i>MPB</i>	434	O ₂	Montani et al. (2003)
Potter Pond, Rhode Island, USA	<i>PHY</i>	120	O ₂	Nowicki & Nixon (1985)
	<i>EEL</i>	200	O ₂	Nowicki & Nixon (1985)
Boston Harbour, USA	<i>PHY</i>	305-525	¹⁴ C	Keller et al. (2001)
	<i>MPB</i>	250	¹⁴ C	Gould & Gallagher (1990)
Sylt-Rømø Bight, Germany and Denmark	<i>PHY</i>	43	Unknown	Asmus & Asmus (2000)
	<i>EEL</i>	258	Unknown	Asmus & Asmus (2000)
	<i>MPB</i>	347	Unknown	Asmus & Asmus (2000)

*: from April to December, **: from April to November

1: except in clam fishery ground, 2: in clam fishery ground

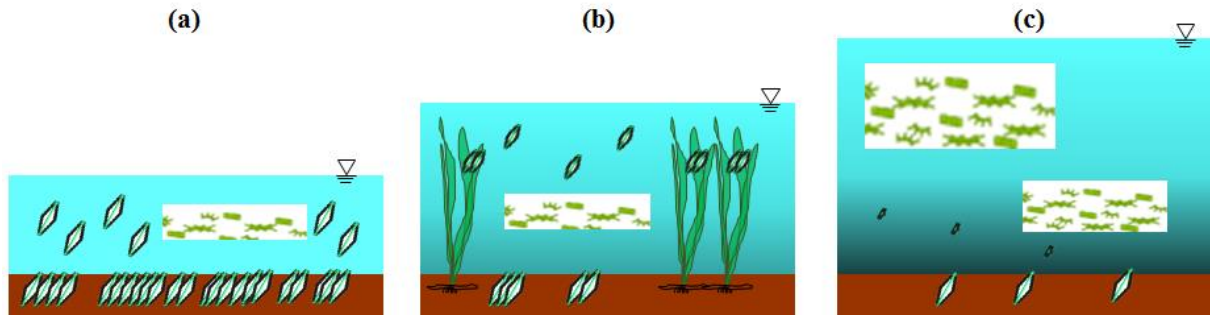


Fig. 3.1.2-1. Schematic view focusing on primary producer diversity in intertidal flat and tidal estuary (a), eelgrass bed (b) and offshore deep subtidal zone (c).

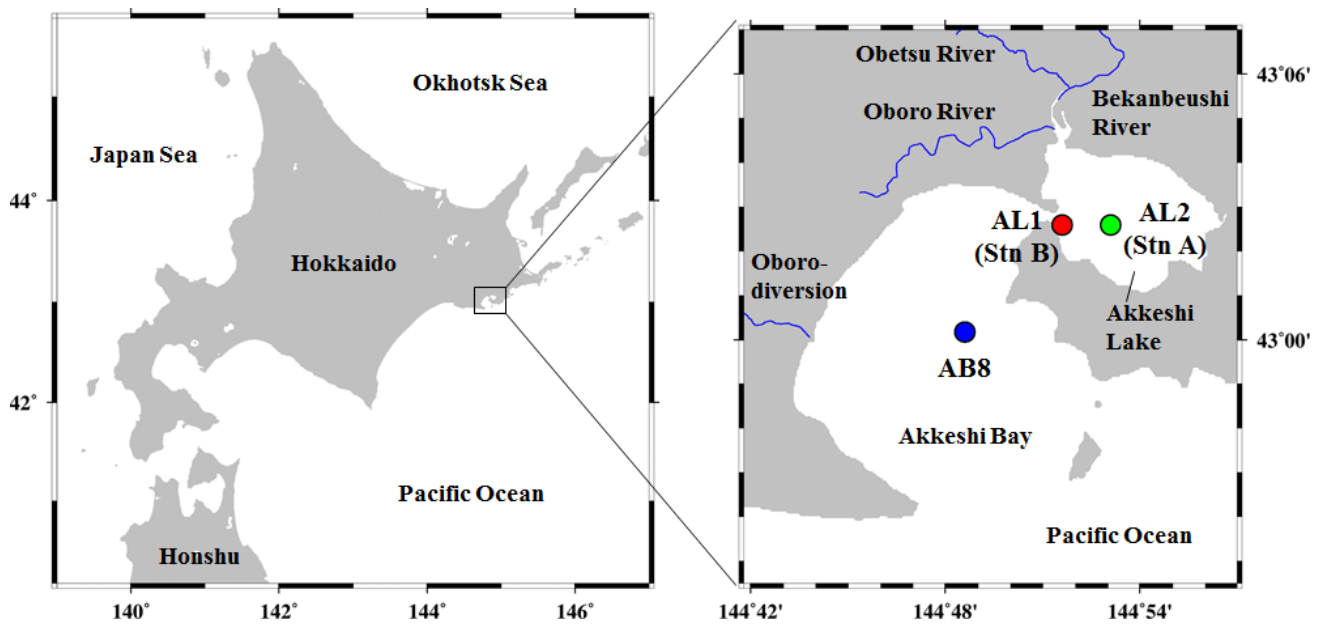


Fig. 3.2-1. Study area and sampling station (AB8 of Akkeshi Bay, AL1, AL2, Stn A and Stn B of Akkeshi Lake) for model validation and comparison.

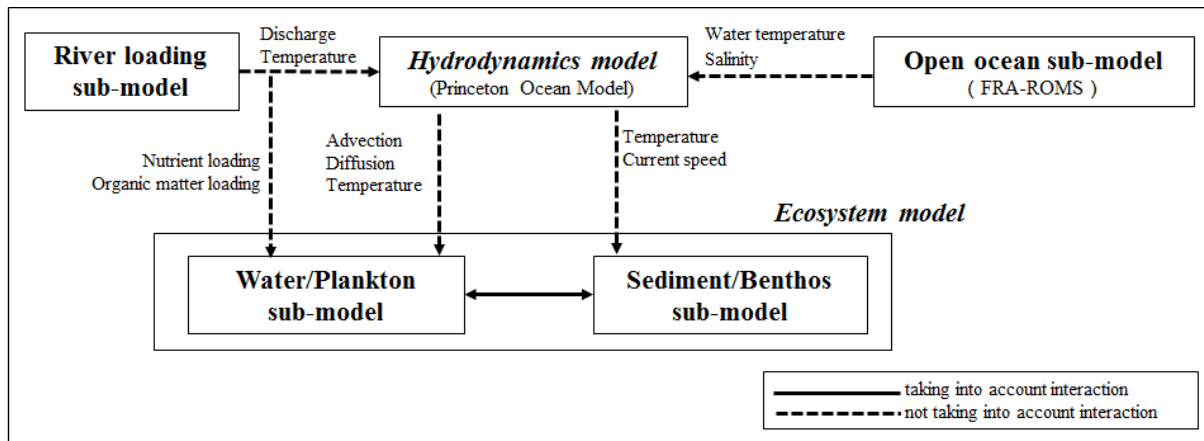


Fig. 3.3-1. Structure of the three-dimensional physical-ecosystem coupled model.

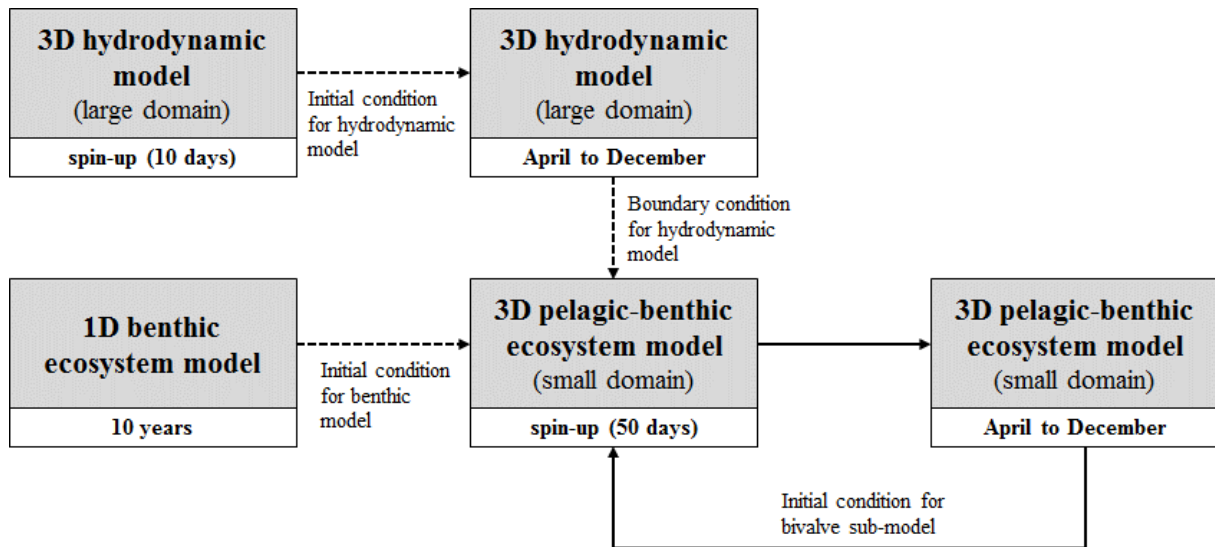


Fig. 3.3.3-1 Calculation procedure of the hydrodynamic-ecosystem coupled model.

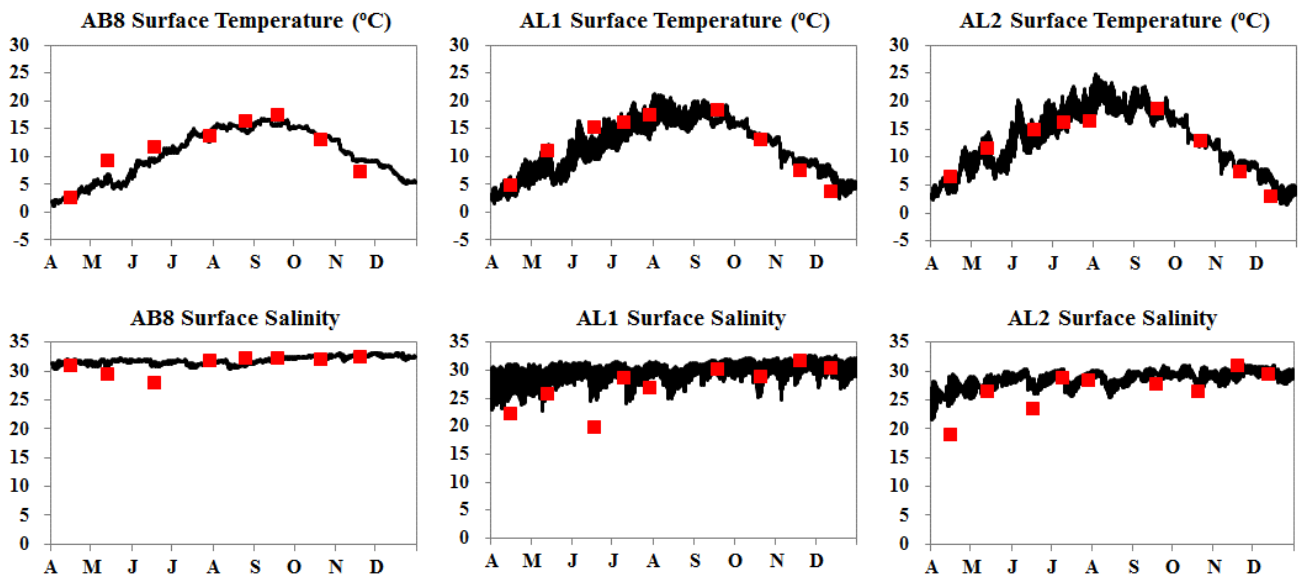


Fig. 3.4.1-1. Modelled (solid line) and observed (square) surface water temperature (a) and salinity (b) at AB8 (left panel), AL1 (middle panel), and AL2 (right panel) from April 2014 to December 2014. The model results are hourly output.

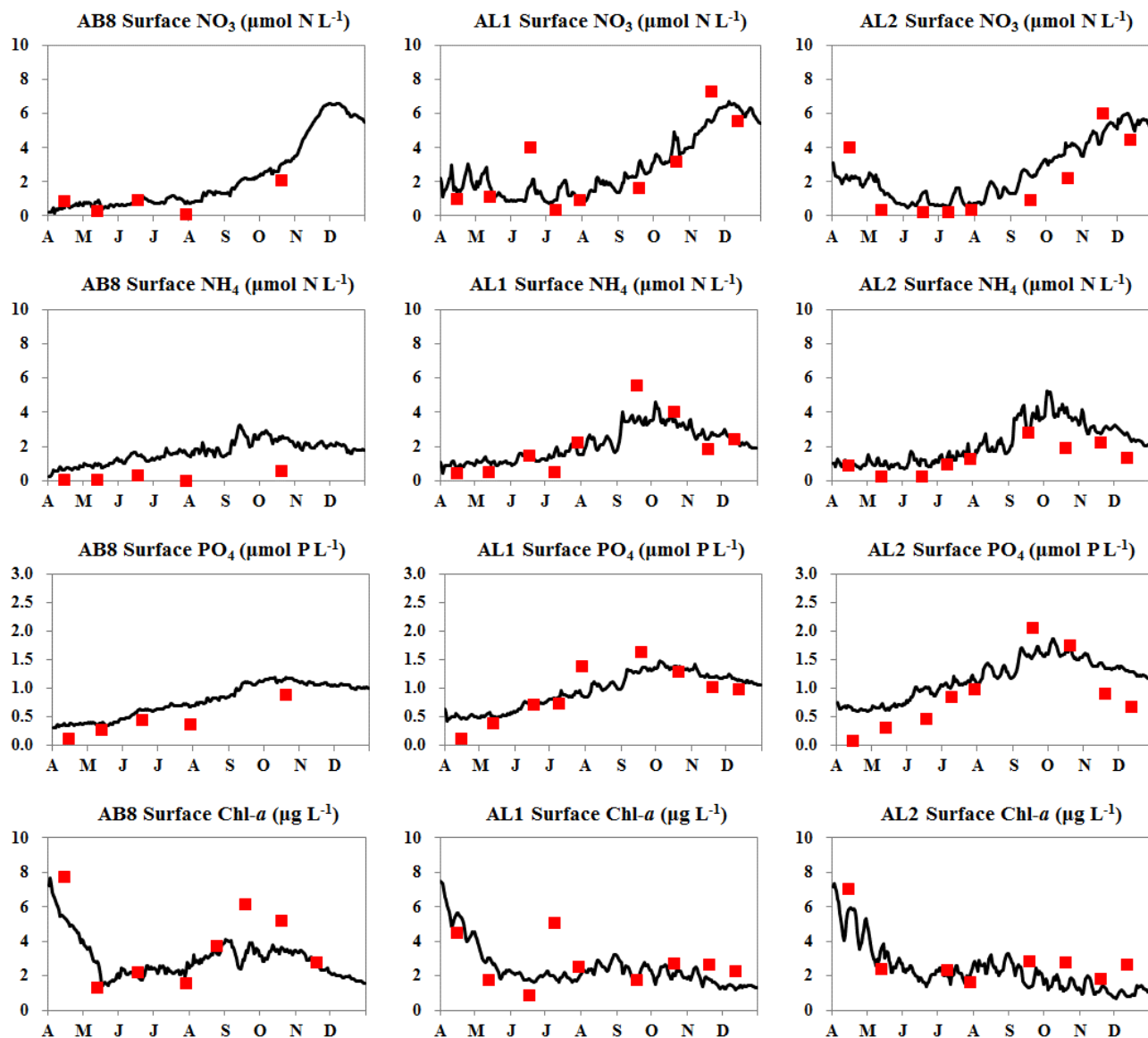


Fig. 3.4.1-2. Modelled (solid line) and observed (square) surface nitrate (a), ammonium (b), phosphate (c) and Chl-*a* concentrations (d) at AB8 (left panel), AL1 (middle panel), and AL2 (right panel) from April 2014 to December 2014. The model results are expressed as daily mean values.

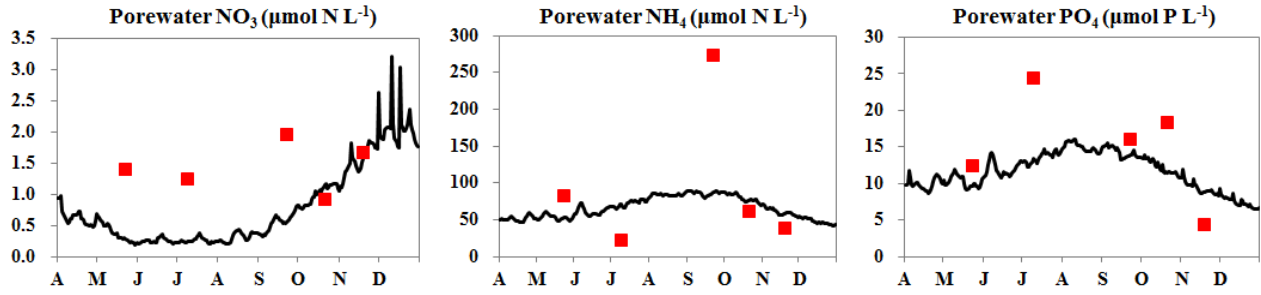


Fig. 3.4.1-3. Modelled (solid line) and observed (square) top-most (0-2 cm) nitrate+nitrite, ammonium, and phosphate concentrations in porewater at AL2 (lake-center in eelgrass bed) from April 2014 to December 2014. The model results are expressed as daily mean values.

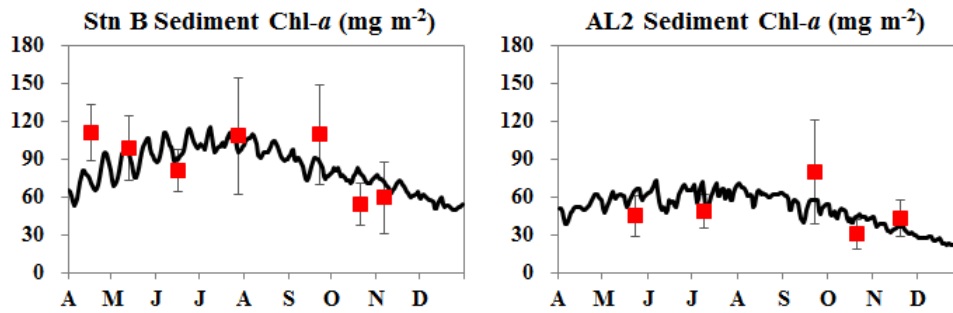


Fig. 3.4.1-4. Modelled (solid line) and observed (square) sediment Chl-a standing stock at Stn B in clam fishery ground (a) and AL2 in eelgrass bed (b) of Akkeshi Lake from April 2014 to December 2014. The model results are expressed as daily mean values. Observed data were mean values ($n=3-5$) and error bars represent ± 1 SD.

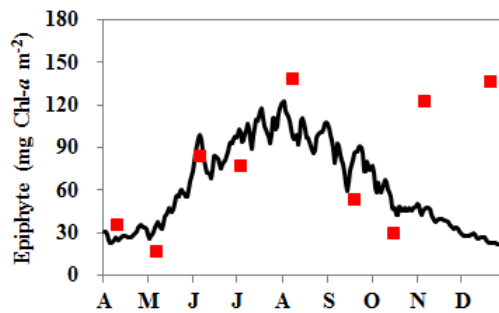


Fig. 3.4.1-5. Modelled (solid line) and observed (square) epiphyte biomass at AL2 (lake-center in eelgrass beds) of Akkeshi Lake from April to December. The model results are expressed as daily mean values. Observed data was cited from Yoon et al. (2011).

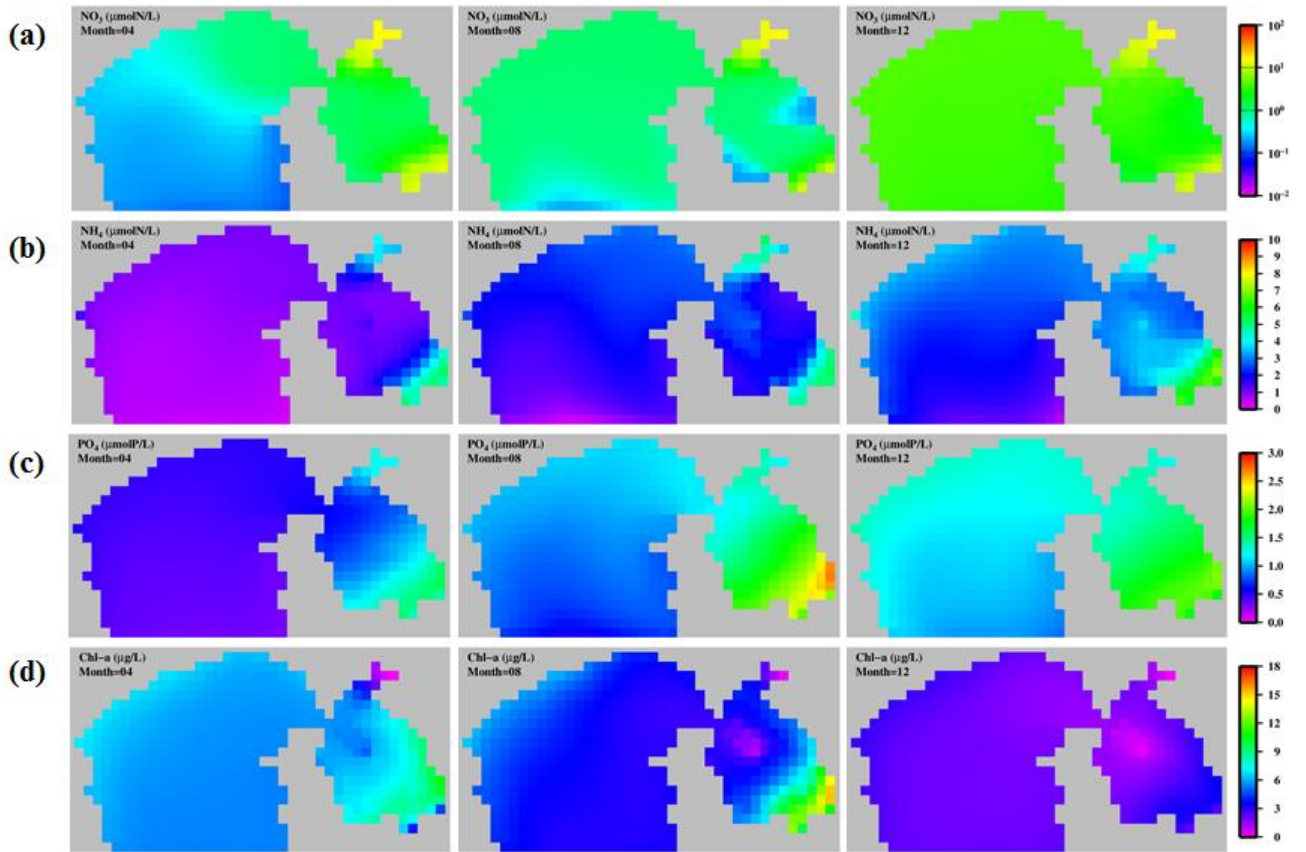


Fig. 3.4.2-1. Horizontal distribution of surface NO_3 (a), NH_4 (b), PO_4 (c), and Chl-*a* (d) concentrations ($\mu\text{mol L}^{-1}$ for nutrients and $\mu\text{g L}^{-1}$ for Chl-*a*) in April, August, and December simulated by the model. Model results are expressed as monthly mean values.

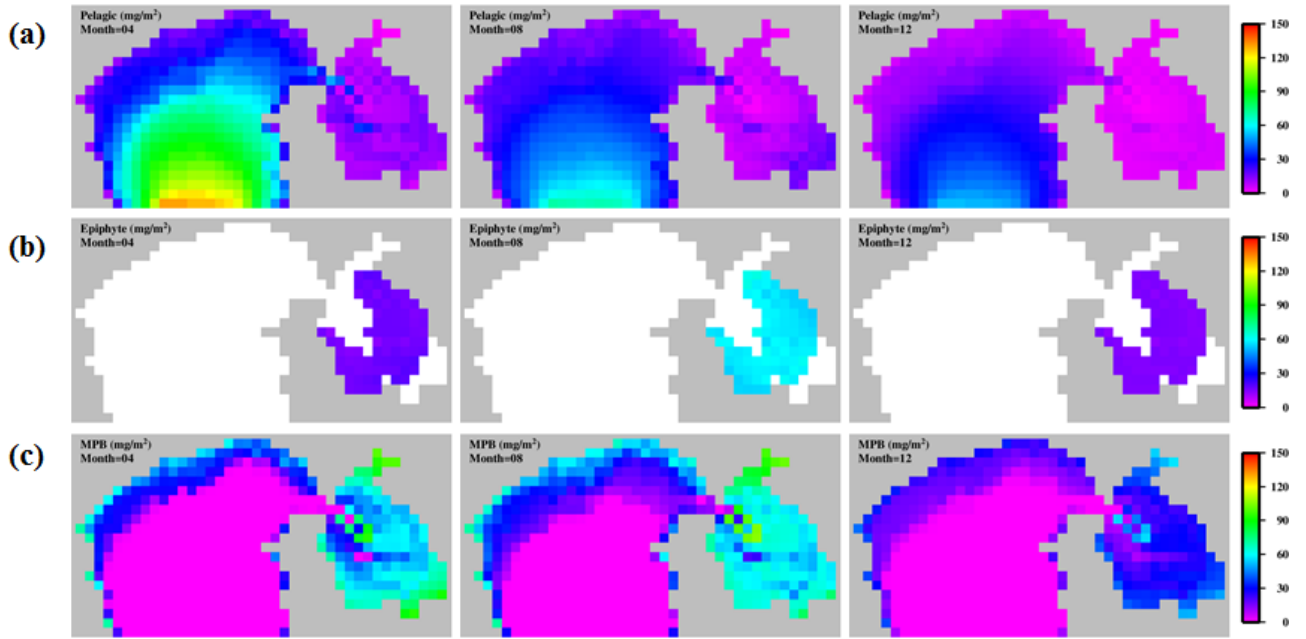


Fig. 3.4.2-2. Horizontal distribution of phytoplankton *PHY* + resuspended microphytobenthos *SBA* (a), epiphyte *EPI* (b), and microphytobenthos *MPB* (c) biomass ($\text{mg Chl-}a \text{ m}^{-2}$) in April, August, and December simulated by the model. Model results are expressed as monthly mean values.

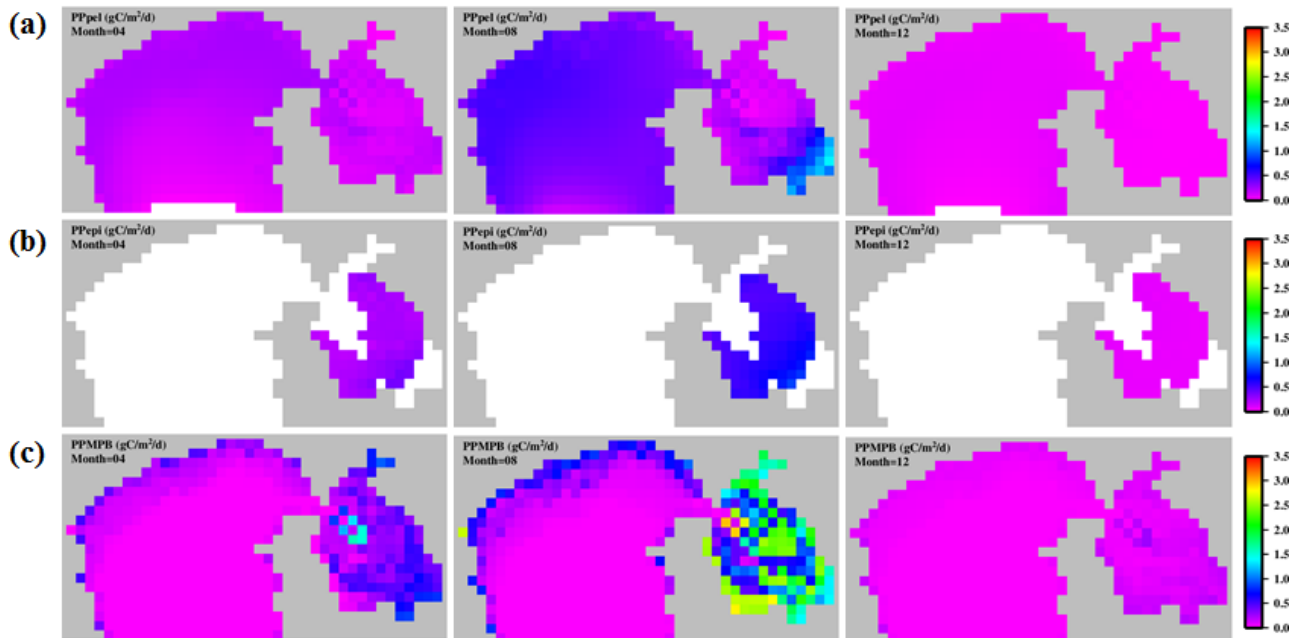


Fig. 3.4.2-3. Horizontal distribution of phytoplankton *PHY* + resuspended microphytobenthos *SBA* (a), epiphyte *EPI* (b), and microphytobenthos *MPB* (c) production ($\text{g C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$) in April, August, and December simulated by the model. Model results are expressed as monthly mean values.

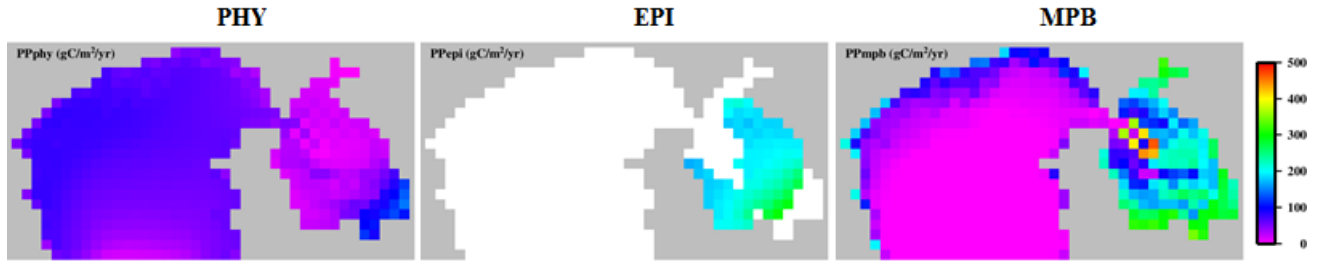


Fig. 3.4.2-4. Horizontal distribution of annual (April to December) total microalgal (phytoplankton *PHY*, epiphyte *EPI*, and microphytobenthos *MPB*) production (g C m⁻² yr⁻¹) simulated by the model.

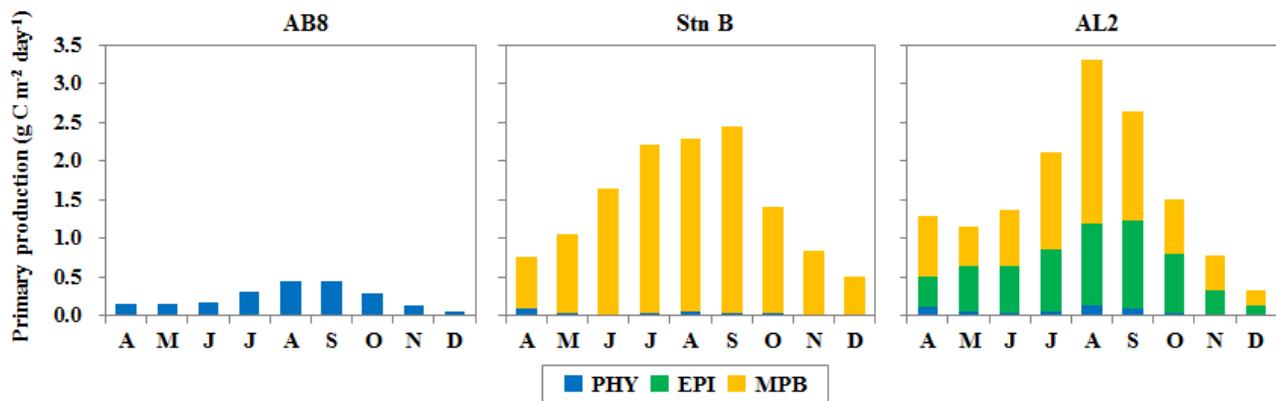


Fig. 3.4.2-5. Seasonal variation of microalgae primary production by each primary producer (phytoplankton *PHY*, epiphyte *EPI*, and microphytobenthos *MPB*) at AB8 (bay-center) of Akkeshi Bay, St. B (lake-mouth in clam fishery grounds) and AL2 (lake-center in eelgrass beds) of Akkeshi Lake from April to December simulated by the model.

Model results are expressed as monthly mean values.

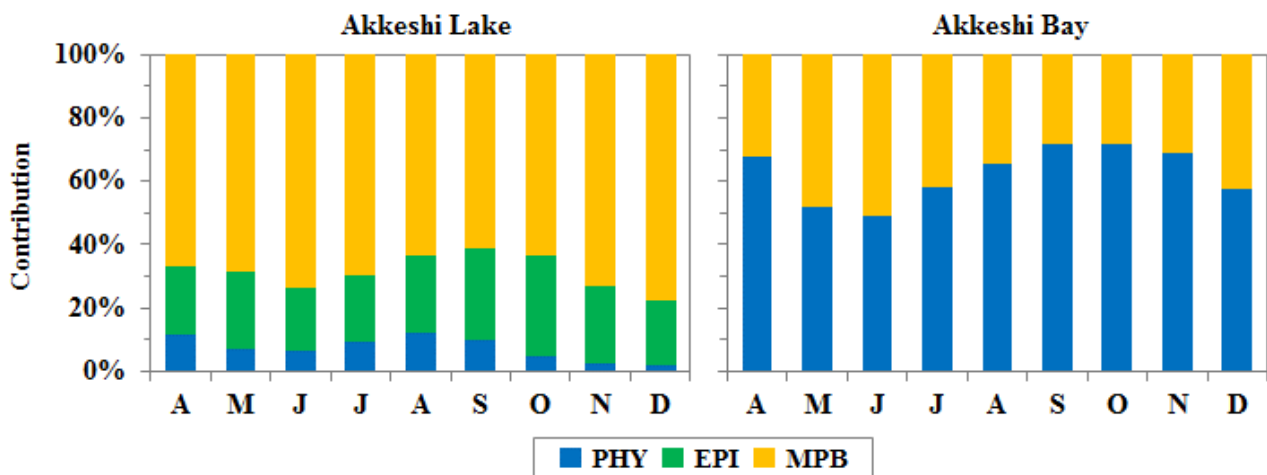


Fig. 3.4.2-6. Seasonal variation of contribution ratio by each primary producer (phytoplankton *PHY*, epiphyte *EPI*, and microphytobenthos *MPB*) to total microalgal production in Akkeshi Lake (left panel) and Akkeshi Bay (right panel) from April to December simulated by the model. Model results are expressed as monthly mean values.

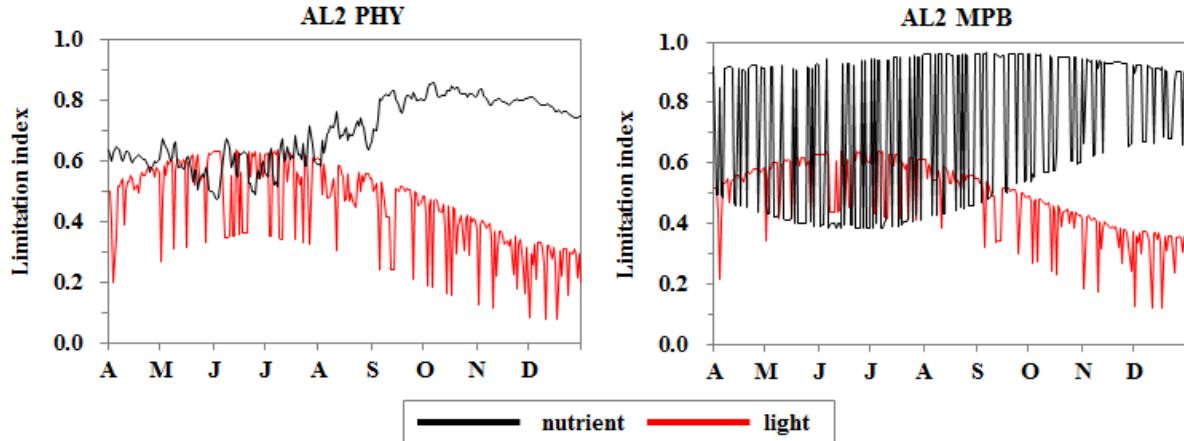


Fig. 3.4.2-7. Time-dependent characteristics of the limitation indices for photosynthesis by light intensity and nutrient concentration of phytoplankton *PHY* (left panel) and microphytobenthos *MPB* (right panel) at AL2 (in the eelgrass bed) from April to December. The model results are expressed as daily mean values. A limitation index of 1.0 indicates no limitation by the resource (light or nutrient). The values for phytoplankton and microphytobenthos are expressed as average of all layers in the water column and topmost layer in the sediment, respectively.

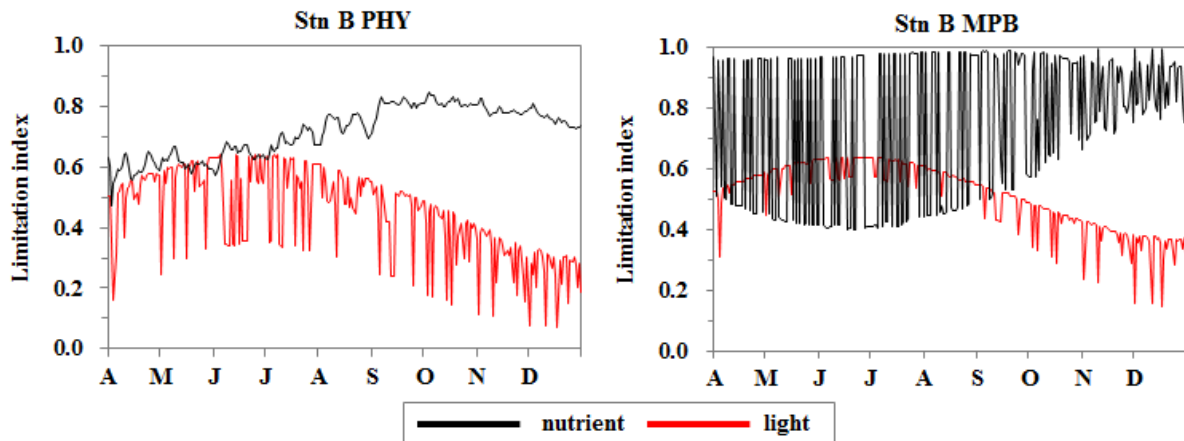


Fig. 3.4.2-8. Time-dependent characteristics of the limitation indices for photosynthesis by light intensity and nutrient concentration of phytoplankton *PHY* (left panel) and microphytobenthos *MPB* (right panel) at Stn B (in the clam fishery ground) from April to December. The model results are expressed as daily mean values. A limitation index of 1.0 indicates no limitation by the resource (light or nutrient). The values for phytoplankton and microphytobenthos are expressed as average of all layers in the water column and topmost layer in the sediment, respectively.

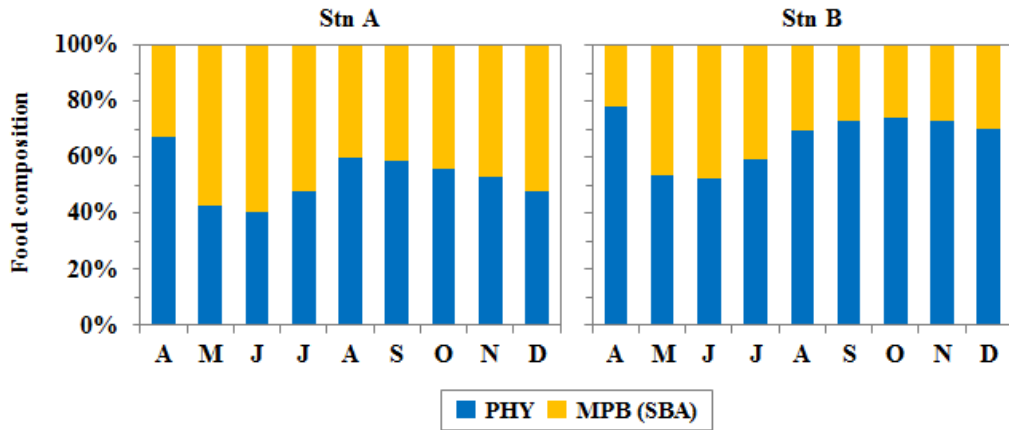


Fig. 3.4.3-1. Seasonal variation of food (phytoplankton *PHY* and resuspended microphytobenthos *SBA*) composition of the clam calculated with the ecosystem model at Stn A (lake-center; left panel) and Stn B (lake-mouth; right panel) of Akkeshi Lake from April to December simulated by the model. Model results are expressed as monthly mean values.

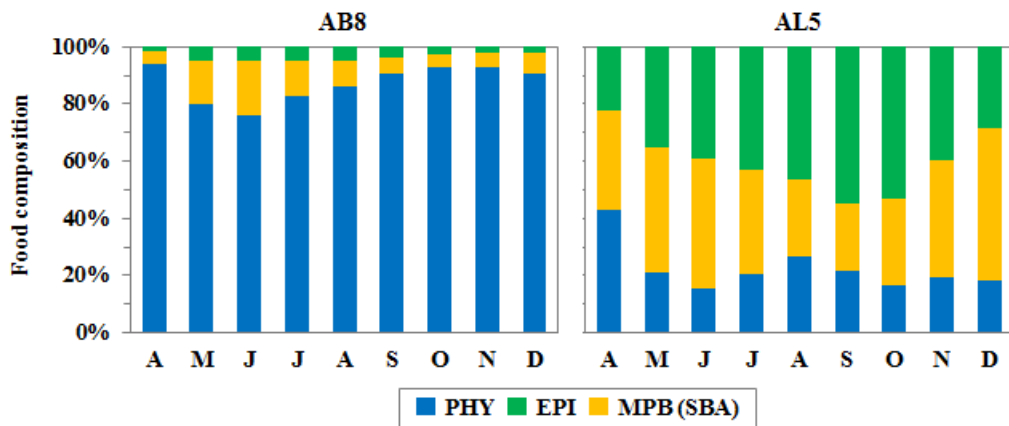


Fig. 3.4.3-2. Seasonal variation of food (organic matter derived from phytoplankton *PHY*, epiphyte *EPI*, and microphytobenthos *MPB*) composition of the oyster calculated with the ecosystem model at AB8 (bay-center; left panel) of Akkeshi Bay and AL5 (lake-back; right panel) of Akkeshi Lake from April to December simulated by the model. Model results are expressed as monthly mean values.

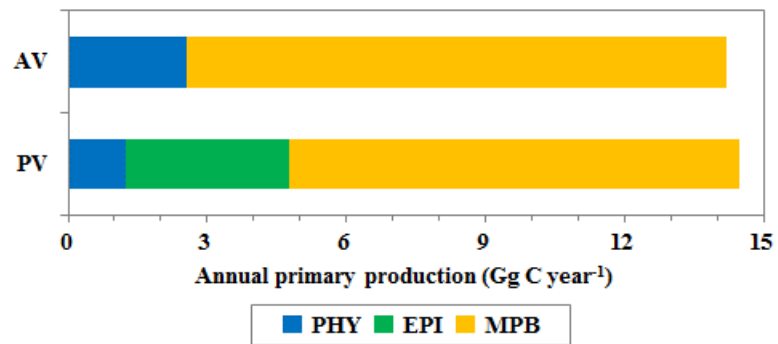


Fig. 3.5.5-1. Comparison of annual (April to December) primary production by microalgae (phytoplankton *PHY*, epiphyte *EPI*, and microphytobenthos *MPB*) under the presence of vegetation (PV) and the absence of vegetation (AV) in Akkeshi Lake simulated by the model.

第4章 数値モデルを用いた厚岸湖・厚岸湾におけるマガキ (*Crassostrea gigas*) の成長とその物質循環に果たす役割の評価

4. 1 はじめに

4. 1. 1 カキ養殖の現状とカキの成長モデル

マガキ (*Crassostrea gigas*) をはじめとするカキ類は世界の多くの地域において主要な漁業品目の一つである (http://www.fao.org/fishery/culturedspecies/Crassostrea_gigas/en). マガキの漁獲量は 1950 年代から 1980 年代後半にかけて急速に増加し、近年は 60 万トン (軟体部湿重量換算) 前後で推移している (Fig. 4.1.1-1). 一方、日本国内でのカキ類の漁獲量は、2000 年以降は減少傾向にあるものの、16 万トン~23 万トン (殻付き湿重量換算) の間で推移している (Fig. 4.1.1-2).

沿岸域で養殖されることが多いカキ類は濾過食性の二枚貝類であり、高い濾過能力 (Smaal & Zurburg, 1997) や排泄に伴う栄養塩類の再生 (Smaal & Zurburg, 1997; Mazouni, 2004), 排泄物の堆積 biodeposition (Haven & Morales-Alamo, 1966; Hayakawa et al., 2001) により物質循環に大きな影響を与えている。

これまで、二枚貝類の成長モデルの概念として Scope For Growth (SFG; Bayne, 1976) や Dynamic Energy Budget (DEB; Kooijman, 1986) が知られている。カキ類の成長モデルは、Powell et al. (1992), Kobayashi et al. (1997), Ren and Ross (2001), Pouvreau et al. (2006) などによって報告されている (Table 4.1.1-1)。

Pouvreau et al. (2006) はフランス西部の Arcachon Bay のマガキに対して成長モデルを適用し、異なる地点で得られた成長速度が同一のパラメータにより成長速度と産卵のタイミングを再現できたことを報告した。また、Gangnery et al. (2011) はフランス南部に位置する Thau Lagoon において異なる方法で養殖されているマガキを対象とし、成長速度の再現を試みた。その結果、餌料源を Chl-*a* 濃度とした場合は再現性が低く、懸濁態有機物 (POM) の方が餌料源の指標として好ましいことを指摘した。先にも述べたようにカキ類は沿岸域の物質循環に大きな影響を与えるが、これまで示されてきた多くのカキ類に関するモデルでは餌濃度が観測値から一意的に与えられるなど、成長と物質循環が相互的に表現されていないことがほとんどであった (Table 4.1.1-1)。

4. 1. 2 調査域の概要

厚岸湖は面積 31.8 km², 平均水深 1.5 m の亜寒帯汽水湖である。厚岸湖の西側は幅 500 m ほどの狭い水路で厚岸湾へとつながっている。厚岸湾は太平洋と接しており、湾口部の幅は約 12 km, 面積は 102.6 km² である。厚岸湖の流入河川は、湖の北西部から流入する別寒辺牛川が最も大きい。厚岸湖の大部分にアマモ (*Zostera marina*) が分布している。冬季には厚岸湖の一部が凍結する。厚岸町における 2013 年のカキの漁獲量は 155 トン (むき身重量換算), 水揚高は約 5.8 億円であり

(<http://www.hro.or.jp/list/fisheries/marine/h3mfcd0000000ge0.html>), 漁業の主要品目の一つである (Fig. 4.1.2-1)。カキ養殖は厚岸湖内のほぼ全域と厚岸湾の一部で行われている。厚岸でのカキ養殖は「原盤養

殖」と「シングルシード養殖」に大きく分類され、漁獲量の大半は原盤養殖によるものである。原盤は毎年4月頃に主に宮城県から搬入され湖内で1~2年育成された後、原盤から外して籠での養殖に切り替えられる。その後、厚岸湖奥部での産卵・放精、厚岸湾へ移動させての身入り促進などを経て出荷される。養殖サイクルは2~3年で出荷はほぼ周年行われている

(<http://www.hro.or.jp/list/fisheries/marine/o7u1kr000000crzy.html>)。

4. 1. 3 目的

環境収容力は持続的な開発や生物資源の利用に関する議論において鍵となる概念である。沿岸域での養殖では環境収容力を踏まえた管理が不可欠であり、特に現場の一次生産力に依存する形の無給餌養殖である二枚貝類養殖に関して環境収容力の見積りに関する研究が数多く行われてきた (e.g., Bacher et al., 1998 ; Smaal et al., 1998 ; Aure et al., 2007)。この際、生態系の変化を仮想的に計算できる生態系モデルが使われることが多く、重要なツールとして機能している。

これまで厚岸湖及び厚岸湾にはいくつかの生態系モデルが適用されてきた (e.g., 赤羽ら, 2003; 大島ら, 2006; Yoon et al., 2011, 2013)。上記の生態系モデルの構成要素としてカキが含まれているが、カキ自身の成長は考慮されてこなかった。生態系モデルを用いて二枚貝類の最適養殖量（環境収容力）を見積もる上で成長モデルの適用は不可欠であり、環境変化に対する生態系の応答を評価するために3次元の生態系モデルにカキの成長モデルを組み込むことは重要な課題である。

そこで本研究では、現地調査及びその結果に基づいて開発された生態系モデルにより、1) 厚岸湖及び厚岸湾におけるマガキの成長ポテンシャルを評価する、2) マガキが物質循環に与える影響を評価する、3) マガキの環境収容力を推定する、ことを目的とした。

4. 2 現地調査

4. 2. 1 現地調査の方法

● 調査地点・調査日程

水質調査のための定点を厚岸湖内に1点 (AL5: 43°03.5' N 144°54.1' E), 厚岸湾内に1点 (AB8: 43°00.0' N 144°48.5' E) それぞれ設置した。また、これらの地点に近接したカキのモニタリング地点を厚岸湖内に1点 (OL: 43°03.7' N 144°54.4' E), 厚岸湾内に1点 (OB: 43°00.3' N 144°48.6' E) それぞれ設置した (Fig. 4.2.1-1)。なお、調査時の水深はAB8で14.0~14.9 m, AL5で0.7~1.3 mの範囲であった。カキのモニタリング試験の日程をTable 4.2.1-1に示す。

● 調査方法

垂下試験に用いるカキは2014年5月上旬に漁業者から購入した。なおカキは、原盤に付着したもの（以後、1年群と呼ぶ）と、厚岸湖内で既に1年以上垂下され原盤から外されたもの（2年群と呼ぶ）の2種類を用意した。垂下開始まで北海道大学厚岸臨海実験所のかけ流し海水で飼育し、5月下旬から現場での籠飼育試験を開始した。垂下開始からおおよそ2か月後、6か月後にそれぞれ試料を回収した（Table 4.2.1-1）。期間中、飼育籠に水温ロガー（HOBO Pendant, Onset Computer 社製）を設置し、5分もしくは10分間隔で水温を測定した。

水質の定期調査は2014年4月から12月にかけて基本的に月1回実施した。水温、塩分、密度、溶存酸素濃度は多項目水質計（ASTD102, JFE アドバンテック社製）を用いて海面から海底まで0.1 m 間隔で測定した。海水試料は船上からバケツを用いて表層水を採取した。採取した水試料は分析まで冷暗所で保存した。

● 処理・分析方法

回収したカキは付着物を取り除き、かけ流し海水で一昼夜飼育した後、殻付き湿重量（FW : wet weight including shell）、軟体部湿重量（WW : flesh wet weight）、軟体部乾重量（DW : flesh dry weight）を測定した。軟体部乾重量は軟体部を凍結乾燥させ測定した。また、Condition index（CI）を以下の式により算出した。この値は成熟度合いや餌料環境の指標となる（Chávez-Villalba et al., 2010）。

$$CI = \frac{\text{Flesh dry weight}}{\text{Shell weight}} \times 1000$$

海水試料をGF/F フィルター（Whatman 社製）上に濾過捕集し、濾紙をジメチルホルムアミド（DMF）溶液に浸出させ色素の抽出を行い、蛍光光度計（10-AU, Turner Designs 社製）により chlorophyll *a*（Chl-*a*）濃度を測定した（Suzuki & Ishimaru, 1990）。また、予め重量を測定したGF/F フィルターに懸濁物を捕集し、凍結乾燥後に重量を再度測定し、重量差から懸濁物（SS）濃度を測定した。

炭素・窒素安定同位体比はマガキ、懸濁態有機物（POM）、付着藻類を測定対象とした。採取したカキは濾過海水に一昼夜放置し、その後軟体部を取り出し冷凍保存した。後日、凍結乾燥させ、粉末状に磨り潰した後、クロロフォルム：メタノール（2：1）溶液を加えて脱脂し、再度凍結乾燥させた。なお、マガキは1個体の軟体部の全量を磨り潰したものを1検体として取り扱った。海水試料を450°Cで予め強熱処理したGF/F フィルター上に濾過捕集した。後日、フィルターを凍結乾燥後、HCl 蒸気を一昼夜通気してフィルター上の無機態炭素を炭酸塩として除去した。脱炭酸処理後は、脱酸の為に真空デシケーター中でNaOH とシリカゲルとともに3週間放置した。同位体試料は（株）地球科学研究所にて、元素分析装置（FlashEA1112, Thermo Finnigan 社製）と質量分析計（DELTAplus Advantage, Thermo Finnigan

社製) からなるオンライン分析システムを用いて, $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ を測定した. 標準物質には, 炭素に V-PDB (Vienna Pee Dee Belemnite), 窒素に大気中窒素ガスを用いた. $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ とともに実験精度は $\pm 0.2\%$ である. 安定同位体比は以下の式から算出した.

$$\delta X = \left[\left(R_{\text{sample}} / R_{\text{reference}} \right) - 1 \right] \times 10^3$$

ここで, X は ^{13}C もしくは ^{15}N , R は $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ もしくは $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ である. また, マガキについて, 乾燥した軟体部を粉末状にしたものを CHNS Analyzer (NA-1500NC, Fisons 社製) を用いて軟体部乾重量当たりの炭素及び窒素の含有量を算出した.

4. 2. 2 現地調査の結果

● 水質

定期調査による水質の季節変化を Fig. 4.2.2-1 に示す. 水温は 4 月から 9 月にかけては AB8 (湾央) と比べて AL5 (湖奥) で最大で約 8°C 高く推移した. 10 月以降は, 差は小さいものの AB8 よりも AL5 で低水温であった. 塩分は AL5 と AB8 では大きく異なり, AL5 では 20.2 から 28.1, AB8 では 28.1 から 32.6 の間で推移した. 溶存酸素濃度は両地点ともに高く, 生理活性に悪影響を及ぼすような貧酸素水塊 (柳, 2004) は観測されなかった. Chl- a 濃度は 4 月から 8 月にかけては AB8 よりも AL5 で高かった. AB8 では春季と秋季にピークがみられた.

連続観測による水温の推移を Fig. 4.2.2-2 に示す. 5 月から 9 月上旬にかけては OB と比べて OL の水温は大幅に高かった. 一方, 10 月以降は OL の方がやや低い水温で推移した.

● カキの成長・体組成比

籠飼育試験の結果を Fig. 4.2.2-3 に示す. 殻付き重量と軟体部重量では地点間で異なる傾向がみられた. 殻付き湿重量でみた場合, 両地点ともに垂下期間が経つにつれて重量は大きくなった. 軟体部乾重量でみた場合, 1 年群は 1 回目の回収時には厚岸湖の方が成長が若干良かったものの, 2 回目の回収時には逆の傾向であった. 2 年群は, 1 回目の回収時にはほとんど差がみられなかったが, 2 回目の回収時には厚岸湖のカキは大幅に重量が減少していた. この傾向は厚岸湾では確認されなかった.

Condition Index (CI : Chávez-Villalba et al., 2010) の推移を Fig. 4.2.2-4 に示す. 夏季の CI は両地点で同程度の値であったものの, 11 月の CI は大きく異なり OL では夏季と比べて値が大きく減少し, OB では夏季と同程度であった.

軟体部乾重量と軟体部湿重量, 殻付き湿重量の関係を Fig. 4.2.2-5 に示す. Excel により回帰式 (累乗近似) を求め, モデル用のパラメータを取得した.

- 安定同位体比

炭素・窒素安定同位体比 ($\delta^{13}\text{C}$ ・ $\delta^{15}\text{N}$) の結果を Table 4.2.2-1 に示す。POM の $\delta^{13}\text{C}$ 値は地点、季節間で大きく異なり、夏季には厚岸湖よりも厚岸湾側で低く、秋季には逆に厚岸湖で低かった。マガキの $\delta^{13}\text{C}$ 値も POM と同様の時空間変動を示した。 $\delta^{15}\text{N}$ 値でみると、両季節ともに厚岸湾よりも厚岸湖で高い値を示した。

4. 3 数値モデル

4. 3. 1 モデルの概要

本章では、先の 3 章で示した 3 次元物理 - 生態系結合モデルの中で、カキに関する生物過程式のみを改良する。これまで本海域に適用されてきた生態系モデル (e.g. 赤羽ら, 2003 ; 大島ら, 2006 ; Yoon et al., 2011) ではカキの生物量は一定の値に固定され、カキ自身の成長は考慮されていない。そのため、カキをいくつかの年群に分け、成長および死亡について計算を行うこととした。

i 年群のカキの軟体部乾重量 *Flesh dry weight* (DW_{iy} ; g DW ind.⁻¹) の時間変化 (g DW ind.⁻¹ day⁻¹) は同化量 *Assimilation*, 呼吸量 *Respiration*, 産卵量 *Reproduction* から求められる (Fig. 4.3.1-1)。なお、軟体部湿重量 *Flesh wet weight* (WW_{iy} ; g WW ind.⁻¹) および殻付き湿重量 *Wet weight* (FW_{iy} ; g FW ind.⁻¹) は軟体部乾重量から換算した。

$$\frac{dDW_{iy}}{dt} = \text{Assimilation} - \text{Respiration} - \text{Reproduction}$$

各素過程の式を以下に示す。また、式中で用いたパラメータを Table 4.3.1-1 に示す。

- 濾水

濾水速度 FR (L day⁻¹ ind.⁻¹) は, Bougrier et al. (1995) より水温 T (°C), 軟体部乾重量 DW (g DW ind.⁻¹) の関数として以下の式にて算出した。

$$FR = f_r(T) \times 4.825 \times DW^{0.439} \times 24$$

$$f_r(T) = \frac{4.825 - \{0.013 \times (T - 19.0)^2\}}{4.825}$$

ここで、 $f_r(T)$ は濾水に関する水温関数であり、水温が 19.0°C のときに最大値 1 をとる関数形である。なお、低塩分がカキ類の濾水速度に与える影響が報告されているが (Mann et al., 1991 ; Kobayashi et al., 1997 ; Wang et al., 2008), 本養殖域では塩分が 20 (Kobayashi et al., 1997) を下回ることがほとんどないため、この影響は無視した。

● 同化

同化量 (g DW ind.⁻¹ day⁻¹) は以下の式から求められる。

$$Assimilation = \alpha_{Oys} \cdot Ingestion$$

$$Ingestion = FR \cdot Food \cdot R_{dwn} \cdot 10^{-6}$$

ここで、 α_{Oys} は同化率 (無次元)、 FR は濾水速度 (L ind.⁻¹ day⁻¹)、 $Food$ は窒素量に換算した餌濃度 ($\mu\text{mol N L}^{-1}$)、 R_{dwn} は軟体部乾重量 - 窒素含有量換算係数 (g DW mol N⁻¹) である。カキの餌料については Fig. 4.3.1-2 のように設定し、複数の餌料源を想定している点が本モデルの特徴である。なお、この餌料設定は炭素・窒素安定同位体比の結果に基づいている。同化率は、炭素濃度に換算した餌濃度 POC_{foo} (mg C m⁻³) を用いて中村ら (2003) より以下の式にて算出した。

$$\alpha_{Oys} = 200 / (200 + POC_{foo})$$

● 呼吸

呼吸量 *Respiration* (g DW ind.⁻¹ day⁻¹) は Kobayashi et al. (1997) で示されたカキの酸素消費量から以下の式により求めた。

$$Respiration = (69.7 + 12.6 \cdot T) \cdot DW^{0.75} \cdot 24 \cdot R_{dwo_2}$$

ここで、 R_{dwo_2} は Kobayashi et al. (1997) 及び Hyun et al. (2001) から算出した軟体部乾重量 - 酸素消費量換算係数 (g DW $\mu\text{l O}_2^{-1}$) である。

● 産卵

マガキは産卵時に配偶子を一度に全て放出し、生殖細胞の成長度合いが積算水温と関係を持つことが知られている。基底水温は 10°C であり、積算水温が 600°C 程度になると産卵・放精時期の目安とされる (菅原・小金沢, 1995)。また、産卵が誘発されるのは水温が 20°C 以上 (Pouvreau et al., 2006), 23°C 以

上 (Kobayashi et al., 1997) との報告がある。これらの知見を参考に、物理モデルで計算された各グリッドにおける積算水温が 600°C に達し、かつ水温が 23°C 以上になった際に産卵・放精による体重減少が生じるとした。産卵量 *Reproduction* (g DW ind.⁻¹ day⁻¹) は以下の式から求められる。

$$Reproduction = \gamma_{oys} \cdot DW$$

ここで、 γ_{oys} は産卵・放精による体重減少率 (day⁻¹) であり、中村ら (2003) から以下の式により算出した。

$$\gamma_{oys} = \frac{14.978 \times \log_{10}(WW) + 10.11}{100}$$

i 年群のカキの密度 $Density_{iy}$ (ind. m⁻²) の時間変化 (ind. m⁻² day⁻¹) は死亡量 *Mortality*, 漁獲量 *Harvest*, 種苗投入量 *Seeding* から以下のように算出した。

$$\frac{dDensity_{iy}}{dt} = -Mortality - Harvest + Seeding$$

● 死亡

死亡量 *Mortality* (ind. m⁻² day⁻¹) はカキの自然死亡率 $Nmor_{oys}$ (day⁻¹) を用いて以下の式から算出した。

$$Mortality = Nmor_{oys} \cdot Density_{iy}$$

● 漁獲

漁獲量 *Harvest* (ind. m⁻² day⁻¹) は以下の式から算出した。

$$Harvest = \frac{Catch_{oys}}{Area_{oys} \cdot WW_{iy}}$$

ここで、 $Catch_{oys}$ は軟体部湿重量で表された厚岸における日平均漁獲量 (gWW day⁻¹)、 $Area_{oys}$ は養殖面積 (m²) である。養殖面積は Yoon et al. (2011) で示された分布域から算出した。漁獲量は北海道立総合研究機構 (マリンネット北海道) から入手した。

● 種苗投入

はじめに，厚岸町における殻付き湿重量で表されたマガキの年間漁獲量

(<http://www.hro.or.jp/list/fisheries/marine/h3mfcd0000000ge0.html>) と漁獲サイズ（殻付き湿重量で 60 g と仮定）から 3 年群の漁獲個数を見積り，前述の自然死亡率から 1 年群の個体数を推定した．その後，養殖面積で除することで単位面積当たりの種苗（1 年群）の投入量（ind. m⁻² day⁻¹）を算出した．

● 生態系モデルへの組み込み

生態系モデルでは窒素およびリンの循環を主に取り扱っているが，カキがそれらの循環に影響を与える要素として摂食，消化物の排出，未消化物の排出等が挙げられる（Fig. 4.3.1-1）．カキに関する窒素循環について，そのフラックスの単位を mmol N m⁻² day⁻¹ とすると以下のように求められる．

- ・植物プランクトン *PHY* (μmol N L⁻¹) の摂食 (mmol N m⁻² day⁻¹)

$$\sum_{iy=1}^3 Fr_{iy} \times PHY \times Density_{iy}$$

- ・再懸濁した底生微細藻類 *SBA* (μmol N L⁻¹) の摂食 (mmol N m⁻² day⁻¹)

$$\sum_{iy=1}^3 Fr_{iy} \times SBA \times Density_{iy}$$

- ・懸濁態有機窒素 *PON* (μmol N L⁻¹) の摂食 (mmol N m⁻² day⁻¹)

$$\sum_{iy=1}^3 Fr_{iy} \times PON \times Density_{iy}$$

- ・アンモニア *NH₄* (μmol N L⁻¹) の排出 (mmol N m⁻² day⁻¹)

$$\sum_{iy=1}^3 Respiration_{iy} \times R_{ndw} \times Density_{iy} \times 10^{-3}$$

- ・懸濁態有機窒素 *PON* (μmol N L⁻¹) の排出 (mmol N m⁻² day⁻¹)

$$\sum_{iy=1}^3 Ingestion_{iy} \times (1 - \alpha_{oys}) \times R_{ndw} \times Density_{iy} \times 10^{-3}$$

ここで、 Fr_{iy} は i 年群のカキの濾水速度 ($L day^{-1} ind.^{-1}$)、 $Density_{iy}$ は i 年群の密度 ($ind. m^{-2}$)、 $Respiration_{iy}$ は i 年群のカキの呼吸量 ($g DW day^{-1} ind.^{-1}$)、 R_{ndw} は軟体部乾重量 - 窒素含有量換算係数 ($g DW mol N^{-1}$)、 $Ingestion_{iy}$ は i 年群のカキの摂食量 ($g DW day^{-1} ind.^{-1}$)、 α_{oys} は同化率 (無次元) である。

4. 3. 2 モデルの計算条件

● 初期条件

本海域におけるカキの養殖期間は 2～3 年程度であり (北海道立総合研究機構 ; <https://www.hro.or.jp/list/fisheries/marine/o7u1kr000000crzy.html>)、モデルではカキは 1 年群 (1st year-class) ～3 年群 (3rd year-class) までは存在すると仮定した。各年群の初期サイズは 1 年群が $0.03 g DW ind.^{-1}$ 、2 年群が $2.5 g DW ind.^{-1}$ 、3 年群が $5.0 g DW ind.^{-1}$ とした。なお、1 年群の個体重量は原盤に付着した個体の観測値から算出したものである。養殖密度は種苗投入量、養殖面積、漁獲量、自然死亡率から推定した。

● 計算条件

単年度の計算期間は 4 月 1 日から 12 月 31 日までとし、以下の条件で 3 年間繰り返し計算を行った。冬季のカキの体重減少率に関する情報が得られなかったため、単年度の計算終了時 (12 月 31 日) のカキの体重を、翌年 4 月 1 日の次群の初期値とした。つまり、1 年群の計算終了時の体重は翌年の 2 年群の初期値、2 年群の計算終了時の体重は翌年の 3 年群の初期値となる。ここで、1 年群の体重および各年群の密度は Table 4.3.2-1 の条件で一定とした。

モデル上での年級群は Fig. 4.3.2-2 のように設定した。1 年群は 5 月中旬から漁場に投入されるとした。また、冬季の成長に関するデータが得られなかったため、1～3 月の間は重量が変化しないと仮定した。1 年群の 12 月 31 日時点での重量を翌年の 2 年群の初期値、同様に 2 年群の 12 月 31 日時点での重量を翌年の 3 年群の初期値とした。1 年群の軟体部乾重量の初期値は、観測値から $0.030 g DW ind.^{-1}$ とした。加えて、成長速度を現場飼育試験により得られた観測値と比較するため、5 月 23 日から初期重量をそれぞれ $0.030 g DW ind.^{-1}$ 、 $1.508 g DW ind.^{-1}$ とした個体の計算を併せて行った。これらの個体は他の生物化学要素には影響を与えないものとした。

マガキの分布域は航空写真を用いて、モデルのグリッドと重なる部分を参考に設定した (付録 Fig. B-1)。

● 計算シナリオ

始めに、2014 年の気象・海象条件で現況計算を行った。続いて、カキの養殖量（稚貝投入量）を 25～400%の間で変化させ、養殖量の変化によるカキ成長量（生産量）や水底質への影響を評価した。このとき漁獲量も同じ割合で変化させた。

4. 3. 3 モデルの結果

● モデルの再現性の検証

AL5（湖奥）及び AB8（湾央）における水温、塩分、Chl-*a* 濃度の観測値と計算値の比較を Fig. 4.3.3-1 に示す。どの要素についても高い再現性が得られた。両地点ともに水温は明瞭な季節変化を示したものの、水温の変動幅は大きく異なり、最高水温は 5°C 以上厚岸湖で高かった。塩分は厚岸湖では春季に低く、その後上昇する傾向がみられた。厚岸湾では夏季以降やや高い値であった。Chl-*a* 濃度については、厚岸湾では 4 月と 9 月から 10 月にかけての 2 つのピークがみられたものの、厚岸湖ではその特徴は顕著でなかった。

籠飼育試験による成長速度の観測値と計算値の比較を Fig. 4.3.3-2 に示す。厚岸湖と厚岸湾ともに 2 年群の夏季の成長速度をモデルでは過小評価していたものの、その他については概ね再現できていた。

● カキの成長とその制限要因の変動

AB8 と AL5 における 2 年間の成長の推移を Fig. 4.3.3-3 に示す。1 年群の成長速度は AL5 のほうが大きかったものの、8 月の産卵によって体重は大きく減少した。一方、AB8 では産卵による減少は生じず順調な成長がみられた。地点間の成長様式の違いについて水温と餌環境の観点から検討する。

濾水に関する水温制限関数は概ね水温と同様の推移を示した (Fig. 4.3.3-4)。これは、ほとんどの期間、最適水温（約 19°C）を下回っていたためである。水温制限関数は AB8 では 0.20～0.98（平均値 0.74）、AL5 では 0.25～1.0（平均値 0.82）で推移していた。産卵条件に着目すると (Fig. 4.3.3-5)、AB8 では積算水温は 600°C に達するものの、水温が 23°C を超えることがなかったため産卵に至らなかった。一方、AL5 では 7 月に積算水温が 600°C を超え、8 月の初めに水温が 23°C を超えた時点で産卵が生じたことが分かる。餌環境に着目すると、AB8、AL5 ともに餌濃度は春季と秋季に比較的高い値を示し、AB8 よりも AL5 のほうが高濃度であった。餌料組成をみると、AB8 では植物プランクトン由来の有機物がほとんどを占めていたものの、AL5 では植物プランクトン、底生微細藻類、付着藻類それぞれの寄与がみられた (Fig. 4.3.3-6)。

● 養殖密度変化

カキの養殖密度を現況に対して 25～400%に変化させたときの AL5 における成長率と厚岸湖全体での生産量の変化を Fig. 4.3.3-7 に示す。成長率は養殖密度の増加に対して大きく減少した。一方、生産量は密度の増加により増えていたものの、生産効率は大きく低下していることが分かる。

4. 4 考察

4. 4. 1 カキの成長速度の空間変動

懸濁物食性二枚貝類の成長に影響を与える要因として水温、塩分、溶存酸素濃度、餌濃度、餌組成等が挙げられている (Ferreira et al., 2011)。ここでは上記の各要因について地点間 (AL5, AB8) での違いを検討する。水温は、5 月～9 月にかけて厚岸湖のほうが厚岸湾より 5°C 程度高かった。カキの濾水活動における最適水温は実験例により大きく異なるが (Kobayashi et al., 1997 see references therein), Bougrier et al. (1995) は水温が 19°C のときに濾水速度が最大となるとの結果を得ている。AB8 ではこの水温を上回することはほとんどなかったものの、AL5 では 19°C 以上になることも多かった。1 章でも示したように厚岸湾の湾口では春季に沿岸親潮 (大谷, 1971) の影響を受け、低温低塩な水塊がみられる。そのため、湾奥部 (AB8) でもこの水塊の流入により春から夏にかけて厚岸湖と比べて低温で推移することになる。Bougrier et al. (1995) で示された濾水に関する水温関数の値を比較すると、水温条件に地点間の差はみられなかった。カキの濾水速度は塩分が 19 以下になると減少するが (Mann et al., 1991), 定期調査時の塩分は湖よりも湾で高かったものの、両地点ともに 20 よりも高い値であった。このため、地点間の塩分の違いは成長に大きな影響は与えていないものと考えられる。また、溶存酸素濃度は両地点ともに 6 mg L⁻¹ 以上であり、カキの活動に影響するような濃度ではなかった。また、高い濁度はカキ類の濾過活性に大きな影響を与えることが知られている (Powell et al., 1995 ; Kobayashi et al., 1997 ; Gerdes, 1983)。AL5 では AB8 と比較して高い SS 濃度を示すことが多かったが、このときの懸濁物濃度がカキの濾水活動に影響を与えていたかどうかは定かではない。そのため、現場の粒子を用いた室内実験による検証が今後求められる。以上から、産卵による体重減少以外では、餌環境が成長速度に大きな影響を与えうることが想定される。

4. 4. 2 カキの餌料組成

近年、炭素及び窒素の安定同位体比を用いた食物網構造解析の手法が注目されている (杉崎ら, 2013)。 $\delta^{13}\text{C}$ は基礎生産者によって異なる値を示すことが報告されてきた (e.g., Fry & Sherr, 1984 ; France, 1995)。微細藻類の炭素安定同位体比は生育速度の関数であり、生育速度は水温、光強度、栄養塩濃度等により変化し、生育速度が速くなると $\delta^{13}\text{C}$ 値は高くなる (杉崎ら, 2013)。

カキ、懸濁物、付着藻類の炭素・窒素安定同位体のプロットを Fig. 4.4.2-1 に示す。なお、河川由来有機物及びアマモは飯泉・鈴木 (1992) の厚岸での観測値、底生微細藻類は Kajihara et al. (2010) の火散布

沼での観測値を引用した。カキの $\delta^{13}\text{C}$ 値はアマモのそれとは大きく異なっていたため、アマモ由来の有機物を利用している可能性が低いと考えられる。また、河川由来の有機物も同様であった。一般的に、 $\delta^{13}\text{C}$ は栄養段階が1上昇すれば約1‰、 $\delta^{15}\text{N}$ は約3~4‰上昇することが知られている (Riera et al., 2002; Kajihara et al., 2010; see references therein)。カキ類は選択的に懸濁態粒子を摂食することが知られているが (Newell & Jordan, 1983; Riera & Richard, 1996; Cognie et al., 2003), それぞれの地点での POM の $\delta^{13}\text{C}$ 値の季節変化を反映してカキの $\delta^{13}\text{C}$ 値もそれに対応した形で変動した (夏季から秋季にかけて、AB8 では高く、AL5 では低くなった) ものと考えられる。

安定同位体を用いたマガキの餌料源の推定はこれまでいくつかの研究例が報告されている (Riera & Richard, 1996; Riera et al., 2002; Decottignies et al., 2007)。これらの研究によると、カキの餌料源は様々であるが、底生微細藻類の寄与が高いことが指摘されている。従来示されてきたマガキの成長モデルでは、浮遊性の植物プランクトン (とそのデトリタス) が餌料源として扱われてきた (e.g., Kobayashi et al., 1997; Ferreira et al., 1998)。しかしながら、海底まで光量が十分に到達する浅海域では底生微細藻類や海草類、海草葉上の付着藻類等の複数の一次生産者が存在する (e.g., Kasim & Mukai, 2006; Hasegawa et al., 2007)。加えて、アマモの草体上に付着している微細藻類が二枚貝類の餌料源として十分に機能することが室内実験により検証されている (林, 2009)。そのため、生態系モデルにおいてもカキの成長の適切な評価のためには複数の餌起源を考慮することが不可欠である。本研究の安定同位体分析の結果からは、厚岸湖と厚岸湾でカキが利用している餌料源が顕著に異なるという明確な結果は得られなかった。カキの餌料起源のより正確な解明には、季節変化を含めた更なる調査が今後必要である。

4. 4. 3 カキ養殖のインパクトと環境収容力の推定

高い生物量で存在するカキが系内の物質循環に与える影響として、高い濾過能力による摂餌圧 (Dupuy et al., 2000)、液体排泄に伴う栄養塩類の再生 (Smaal & Zurburg, 1997)、固体排泄物の堆積 biodeposition (Haven & Morales-Alamo, 1966; Kusuki, 1978; Deslous-Paoli et al., 1992; Hayakawa et al., 2001) が挙げられている。このため、カキは懸濁物質のシンク、そして栄養塩類のソースとなりうる。実際に、懸濁物食性二枚貝が植物プランクトン量を減少させる一方で、植物プランクトンの生長を促進させることが室内実験により検証されている (Prins et al., 1995; Asmus & Asmus, 1999)。また、フランス南部に位置する閉鎖性の高い汽水湖である Thau Lagoon ではマガキの養殖と水底質の関係についての知見が数多く報告されており (e.g., Dupuy et al., 2000; Souchu et al., 2001; Mazouni, 2004), その中で物質循環に果たすカキの役割は季節的に大きく異なる特徴を有することが指摘されている (Souchu et al., 2001)。厚岸湖及び厚岸湾の窒素の年間収支をみると (Table 4.4.4-1), 厚岸湖では植物プランクトンの N 要求量に対してカキの液体排泄量は 10%を超えていた。季節的にみると、冬季を除いた場合初夏にカキの寄与率が最も高かった。この時期は栄養塩濃度が低水準で推移するため、カキにより排泄された栄養塩が効率的に植物プ

ランクトンに利用される。植物プランクトン・再懸濁した底生微細藻類の摂食量は厚岸湖では動物プランクトンよりもマガキの方が多かった。

カキ養殖が系内の生物群集に与える影響について検討するため、カキの存在を考慮せずに計算を行ったところ、現況と比較して厚岸湖内の植物プランクトン量 (Chl-*a* 濃度) が大幅に増加した (Fig. 4.4.4-1)。このことから、湖内のカキが植物プランクトン群集に大きな摂餌圧を与えていることが分かる。これまで、ムラサキイガイ (*Mytilus edulis*) のバイオマスと植物プランクトン量 (Chl-*a* 濃度) には負の相関がみられることが現場海域やメソコスム実験系 (Prins et al., 1995) により報告されている。本研究でもカキの養殖密度と湖内の植物プランクトン現存量の間に負の相関がみられた (Fig. 4.4.4-1)。加えて、植物プランクトンの生産量も養殖密度の増加に対して減少する傾向を示した。Prins et al. (1995) で指摘されたように、栄養塩の排泄によって植物プランクトンにとって好適な環境が形成されるものの、カキの高い摂食圧によって植物プランクトンの増殖が制限されていることが示された。

二枚貝類の垂下養殖は養殖場直下の底質に大きな影響を与え (Kaspar et al., 1985)、養殖量の増加に伴う漁場の底質環境の悪化が指摘されることもある。本海域では、カキの活性が高くなる夏季にのみ密度の増加に伴って、厚岸湖の堆積物中の有機物濃度がやや上昇する傾向がみられたものの、その影響は限定的であった。

カキの養殖密度を増加させた場合 1 個体当たりの成長率は大きく低下した。一方で、生産量自体は養殖量の増加に伴い上昇した。カキの単価はサイズによって異なるため、生産量の多寡と漁獲高の多寡が必ずしも一致しないことが考えられる。McKindsey et al. (2006) で示されたように、環境収容力は生産量 (production carrying capacity) だけでなく、経済的な指標 (ecological carrying capacity) によっても検討していく必要がある。また、養殖量の増加によって植物プランクトン量の減少や底質の悪化が生じることがモデルで示された。そのため、カキの最適養殖量は湖内の生態系の応答を考慮しながら慎重に決めることが必要とされる。

Table 4.1.1-1. Previous studies on the growth model of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) and the Eastern oyster (*Crassostrea virginica*)

References	Study sites	Index of food quantity and quality	Coupling to ecosystem model
Powell et al. (1995)	Galveston Bay, USA	Particulate Organic Matter	no
Kobayashi et al. (1997)	Hinase, Japan	Estimated from Chl- <i>a</i>	no
Ferreira et al. (1998)	Carlingford Lough, Ireland	Chl- <i>a</i>	yes
Gangnery et al. (2001)	Thau Lagoon, France	Chl- <i>a</i>	no
Ren & Ross (2001)	Marennes-Oléron Bay, France	Chl- <i>a</i>	no
Gangnery et al. (2003)	Thau Lagoon, France	Particulate Organic Matter	no
Pouvreau et al. (2006)	Thau Lagoon, France	Chl- <i>a</i>	no
Wang et al. (2008)	Apalachicola Bay, USA	Particulate Organic Matter	no
Grangeré et al. (2009)	Baie des Veys, France	Chl- <i>a</i>	yes
Yamamoto et al. (2009)	Hiroshima Bay, Japan	Estimated from Chl- <i>a</i>	no

Table 4.2.1-1. Sampling schedule of oyster and number of sampled oysters for cage experiment of 1st and 2nd yea-class in 2014.

Station	Start	Sample collection	
	(Spring)	(Summer)	(Fall)
AL5 (Akkeshi Lake)	2014/5/23	2014/7/29 (1st <i>n</i> =45; 2nd <i>n</i> =16)	2014/11/19 (1st <i>n</i> =26; 2nd <i>n</i> =30)
AB8 (Akkeshi Bay)	2014/5/23	2014/8/6 (1st <i>n</i> =28; 2nd <i>n</i> =19)	2014/11/20 (1st <i>n</i> =27; 2nd <i>n</i> =30)
		(1st <i>n</i> =24; 2nd <i>n</i> =20)	

Table 4.2.2-1. Mean (± 1 SD) $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in particulate organic matter (POM), epiphyte, and the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) collected in Akkeshi Lake and/or Akkeshi Bay (AB16: bay-mouth, AB8: bay-center, AL5: lake-back).

	Station	Summer		<i>n</i>	Autumn		<i>n</i>
		$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)		$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	
POM	AB16	-22.20	5.40	1	-20.50	5.50	1
POM	AB8	-22.60	6.10	2	-20.50	5.90	1
POM	AL5	-19.50	6.20	2	-24.40	6.30	1
Epiphyte	AL5	-14.80	8.10	1	-	-	-
<i>Crassostrea gigas</i>	AB8	-20.60 $\pm$ 0.8	9.10 $\pm$ 0.4	3	-18.60 $\pm$ 0.1	9.00 $\pm$ 0.7	3
<i>Crassostrea gigas</i>	AL5	-19.90 $\pm$ 0.4	9.30 $\pm$ 0.6	3	-20.60 $\pm$ 0.7	9.90 $\pm$ 0.1	3

Table 4.3.1-1. Parameters used in the oyster sub-model

Parameters	Description	Value	Unit	References
R_{dwO_2}	Conversion coefficient from oxygen consumption to flesh dry weight	0.95	g DW $\mu\text{L O}_2^{-1}$	Kobayashi et al. (1997) Hyun et al. (2001)
$Nmor_{OYS}$	Natural mortality rate of oyster	0.0017	day ⁻¹	Yamamoto et al. (2009)
$Area_{OYS}$	Cultured area of oyster	1.29×10^7	m ²	Estimated from aerial photograph
$R_{dwn_{OYS}}$	Conversion coefficient from nitrogen content to flesh dry weight of the Pacific oyster	778	g DW mol N ⁻¹	Observed data
$R_{ndw_{OYS}}$	Conversion coefficient from flesh dry weight to nitrogen content of the Pacific oyster	0.00129	mol N g DW ⁻¹	Observed data

Table 4.4.3-1. Annual (April to December) nitrogen flux associated with oyster in Akkeshi Lake and Akkeshi Bay calculated by the model

Processes	Nutrient flux (ton N year ⁻¹)	
	Akkeshi Lake	Akkeshi Bay
Photosynthesis by phytoplankton	1346	7873
Excretion by zooplankton	90	1237
Excretion by oyster	218	4
Grazing of N (living) by zooplankton	225	3092
Grazing of N (living) by oyster	642	14
Grazing of N (detritus) by oyster	616	4

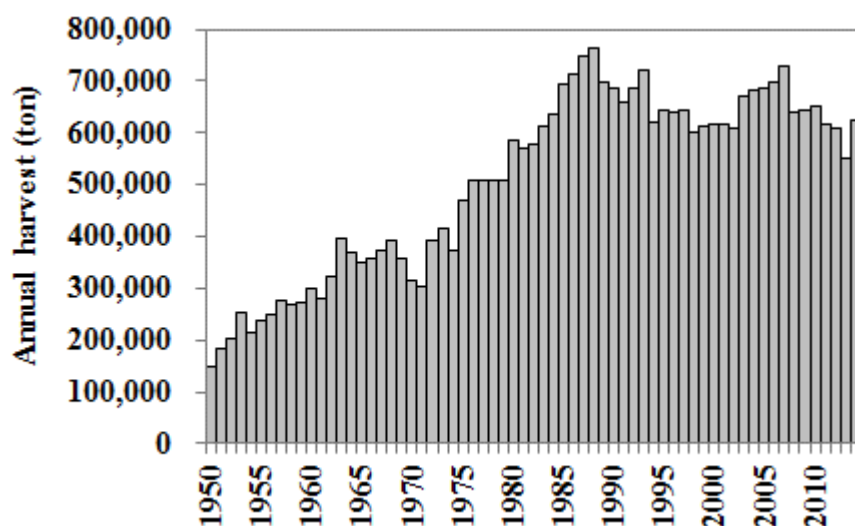


Fig. 4.1.1-1. Time course of annual harvest of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in the world from 1950 to 2014. Data were obtained from FAO (<http://www.fao.org/fishery/topic/16140/en>).

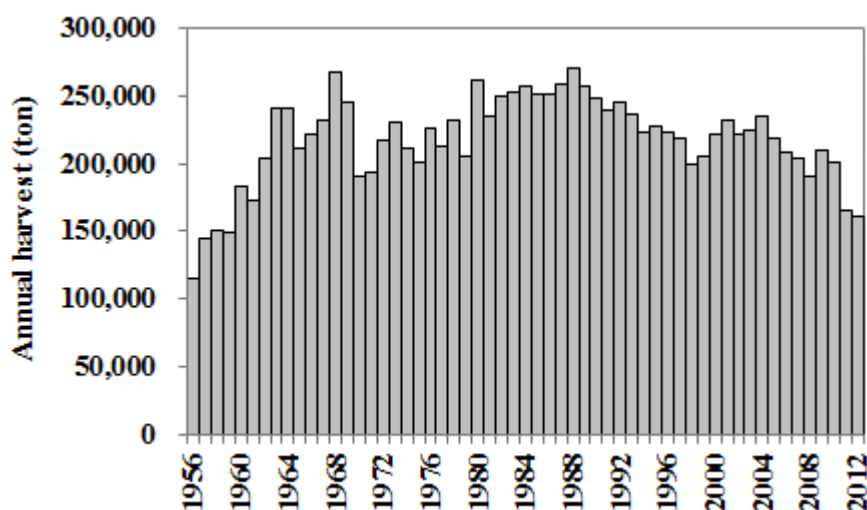


Fig. 4.1.1-2. Time course of annual harvest of oysters (mainly Pacific oyster *Crassostrea gigas*) in Japan from 1956 to 2012. Data were obtained from Ministry of Agriculture, Forestry and Fisheries (http://www.maff.go.jp/j/tokei/kouhyou/kaimen_gyosei/).

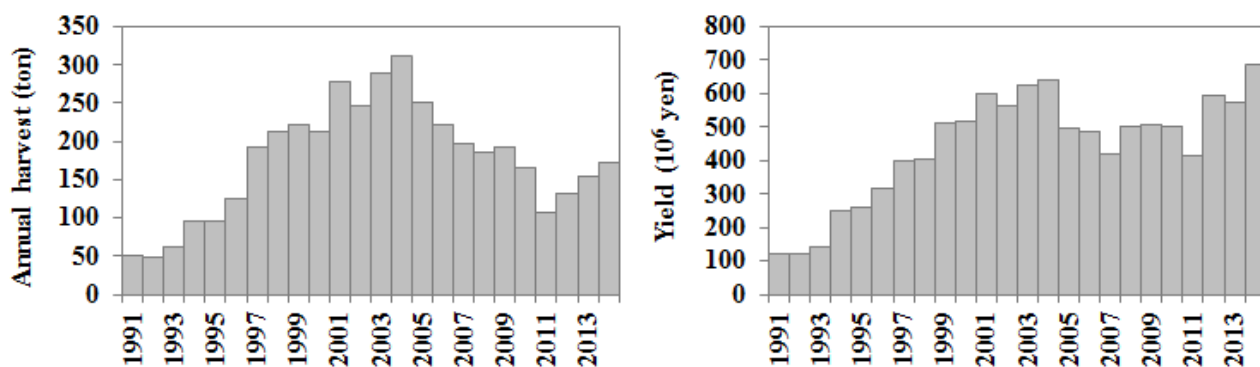


Fig. 4.1.2-1. Time course of annual harvest expressed as tissue wet weight (left panel) and yield (right panel) of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in Akkeshi Town from 1991 to 2014. Data were obtained from Hokkaido Research Organization (<http://www.hro.or.jp/list/fisheries/marine/h3mfcd0000000ge0.html>).

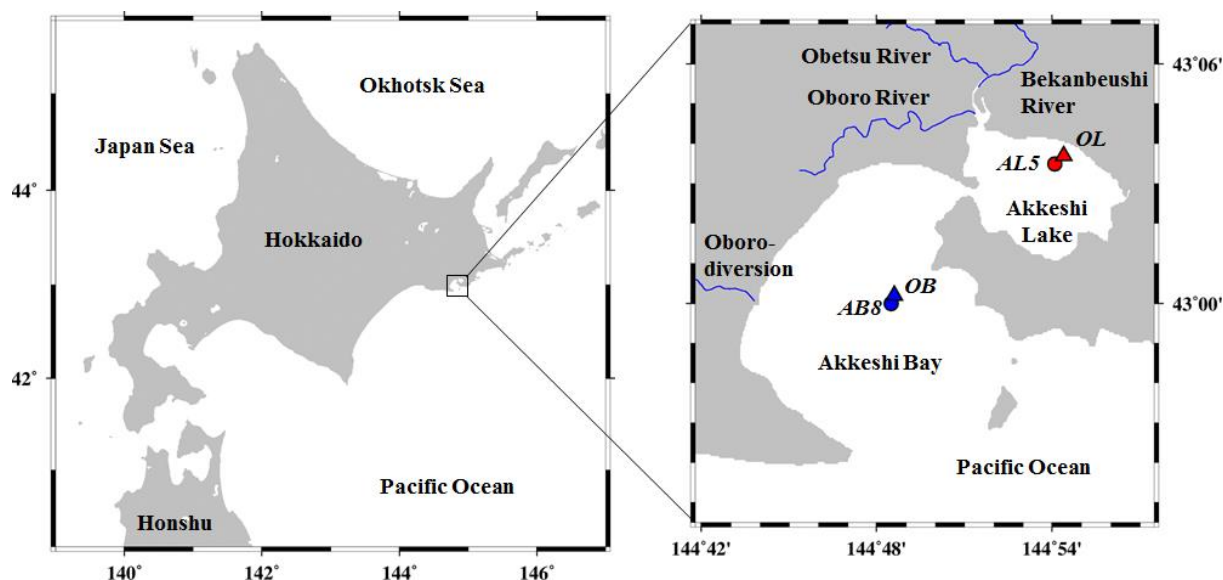


Fig. 4.2.1-1. Location of study area and sampling station (OL and AL5 in the Akkeshi Lake and OB and AB8 in the Akkeshi Bay).

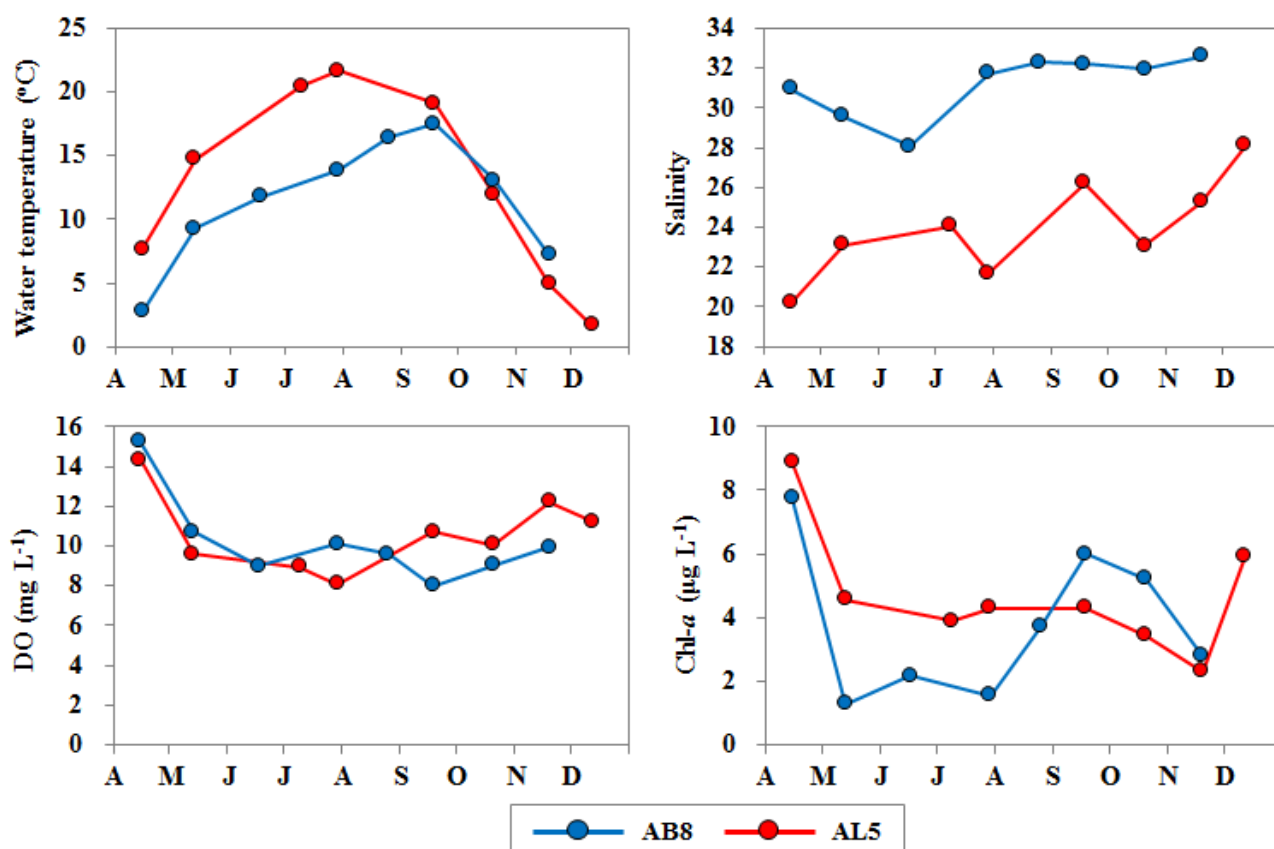


Fig. 4.2.2-1. Time variation of surface water temperature (a), salinity (b), dissolved oxygen concentration (c), and Chl-a concentration (d) from April 2014 to December 2014 at AL5 of Akkeshi Lake (red circle) and AB8 of Akkeshi Bay (blue circle).

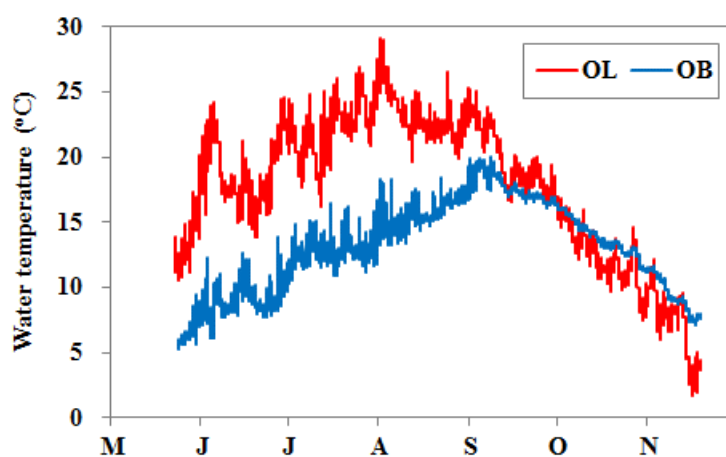


Fig. 4.2.2-2. Time variation of surface water temperature observed by continuous monitoring at OL of Akkeshi Lake (red solid line) and OB of Akkeshi Bay (blue solid line) from May 2014 to November 2014.

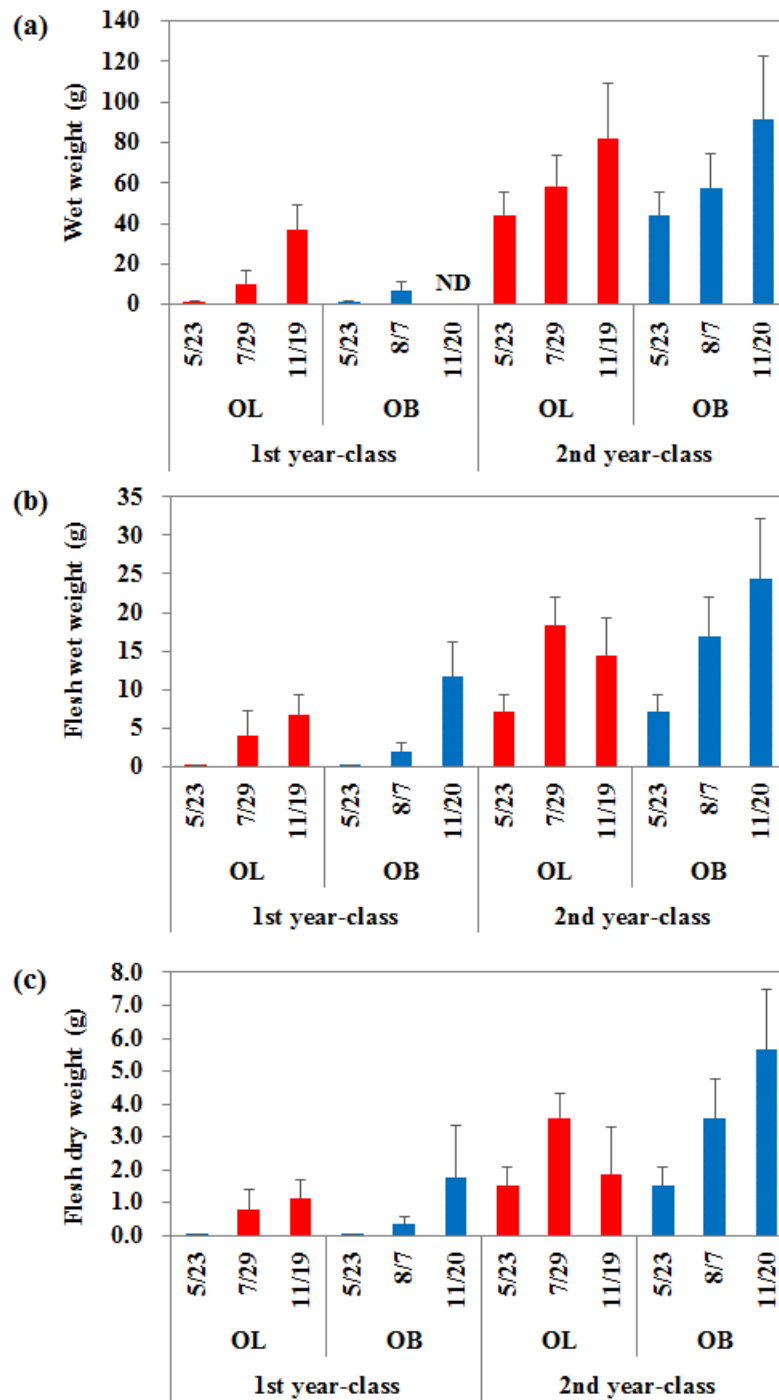


Fig. 4.2.2-3. Time variation of wet weight including shell FW (a), flesh wet weight WW (b), and flesh dry weight DW (c) of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) obtained by cage experiment at OL (in the lake) and OB (in the bay) in 2014. Error bars represent +1 SD.

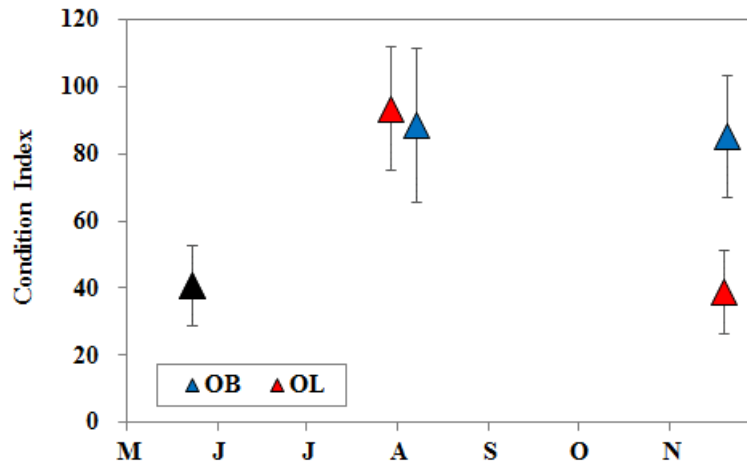


Fig. 4.2.2-4. Time variation in condition index (CI) of the 2nd year-class Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) at OL of Akkeshi Lake and OB of Akkeshi Bay from May 2014 to November 2014. Error bars represent ± 1 SD.

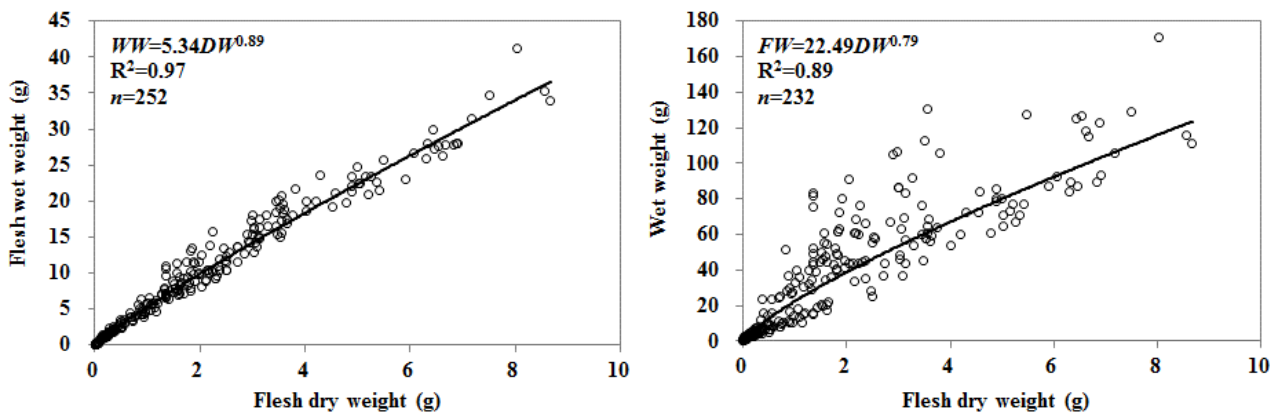


Fig. 4.2.2-5. Relationships between flesh dry weight *DW* and flesh wet weight *WW* (a) and flesh dry weight *DW* and wet weight including shell *FW* (b) of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*).

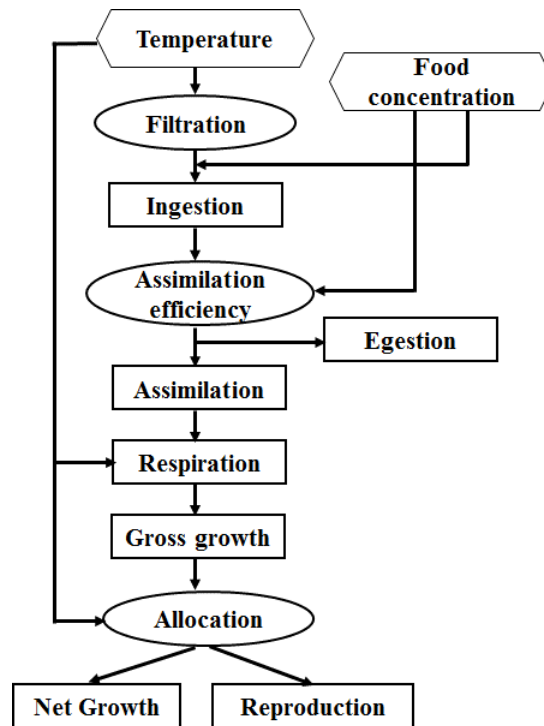


Fig. 4.3.1-1. Schematic diagram of the oyster population model. See text for a description of the model.

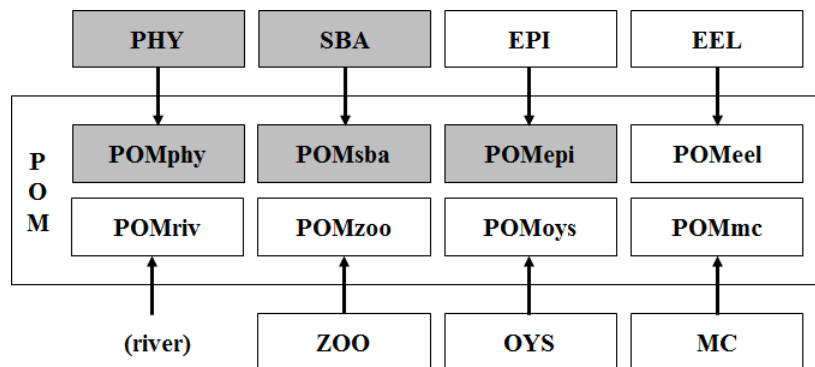


Fig. 4.3.1-2. POM (particulate organic matter) subdivisions according to its sources and assumed food sources for oyster (gray shaded area) in the ecosystem model.

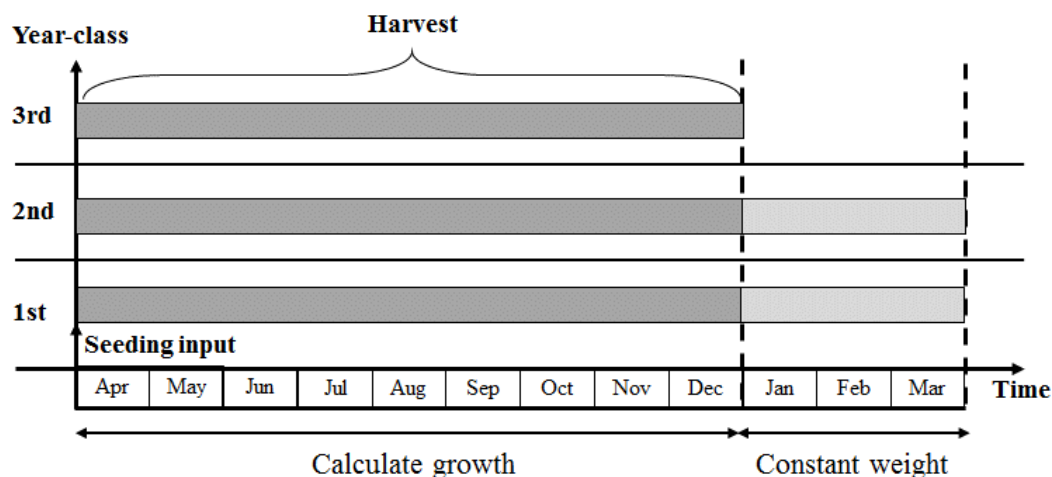


Fig. 4.3.2-2. Treatment of oyster generations in the oyster population dynamics model.

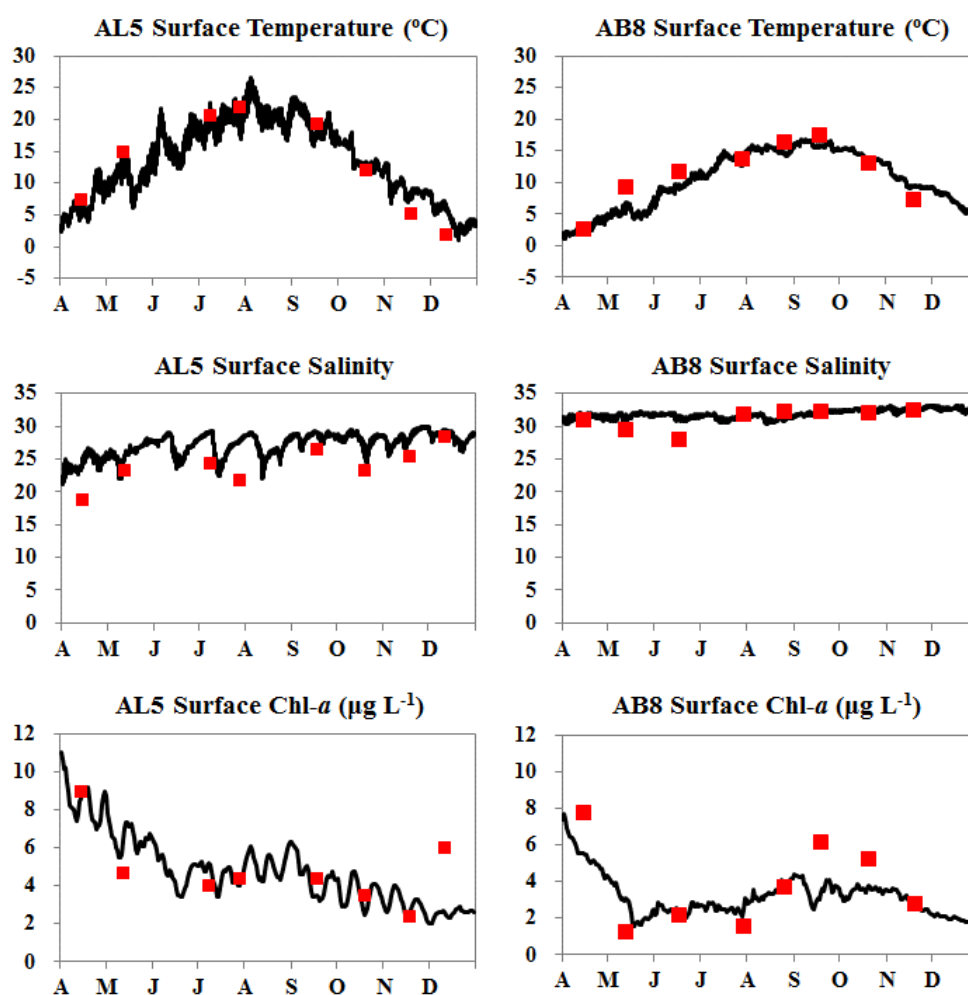


Fig. 4.3.3-1. Modelled (solid line) and observed (square) surface water temperature (a), salinity (b), and Chl-*a* concentration (c) at AL5 (left panel) and AB8 (right panel) from April 2014 to December 2014. The values of water temperature and salinity were hourly output and value of Chl-*a* was daily mean.

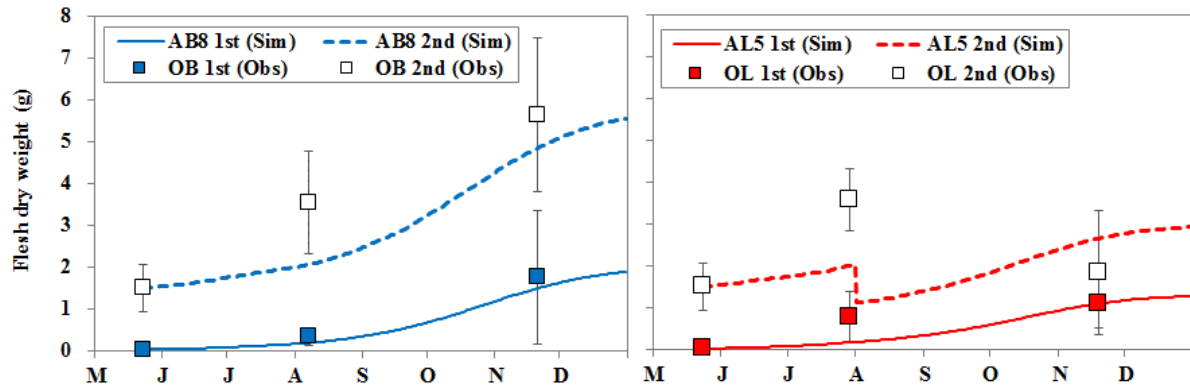


Fig. 4.3.3-2. Modelled (solid and dotted lines) and observed (square and triangle) tissue dry weight of the 1st year-class (solid lines) and 2nd year-class (dotted lines) Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) at AB8 or OB (left panel) and AL5 or OL (right panel) from May 2014 to December 2014. Observed data were obtained by cage experiment. Error bars represent ± 1 SD (n=5-30).

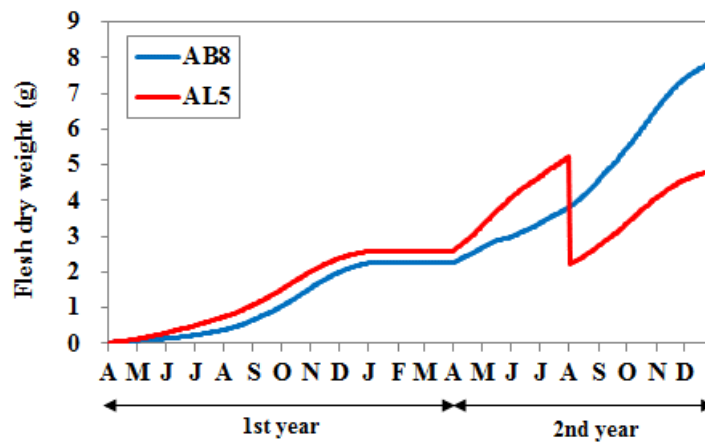


Fig. 4.3.3-3. Time variation of flesh dry weight of oyster at AL5 of Akkeshi Lake (red lines) and AB8 of Akkeshi Bay (blue lines) for two years under standard condition.

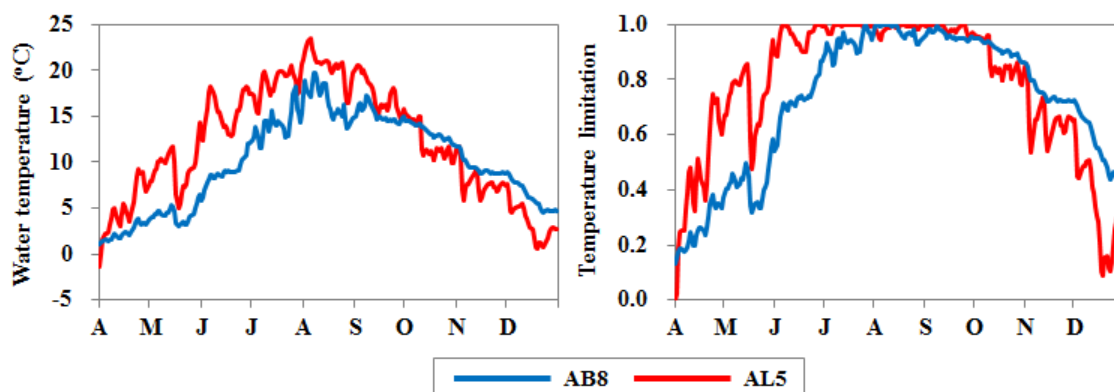


Fig. 4.3.3-4. Time variation of surface water temperature (a) and temperature limitation index (b) at AL5 (red solid line) and AB8 (blue solid line) from April 2014 to December 2014. The model results are expressed as daily mean values. A limitation index of 1.0 indicates no limitation for temperature.

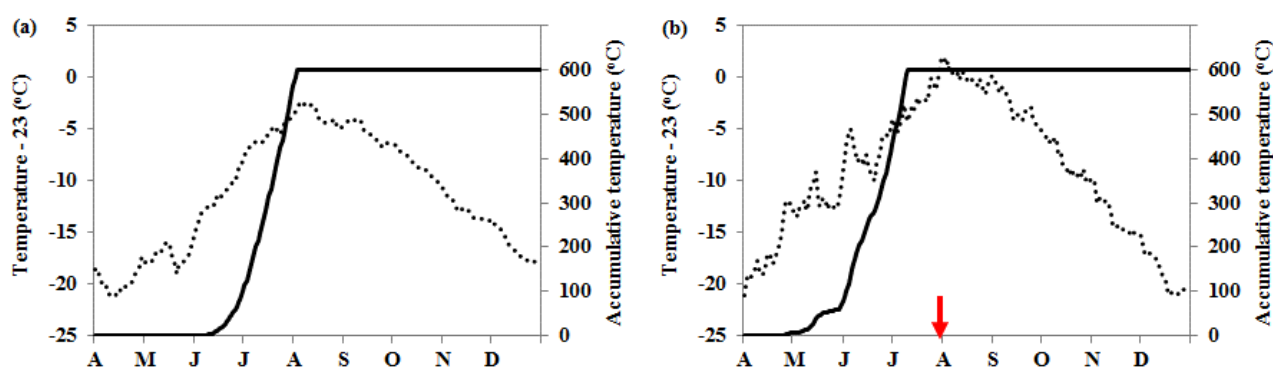


Fig. 4.3.3-5. Time variation of daily averaged water temperature (solid line) and accumulative water temperature (dotted line) at AB8 of Akkeshi Bay (a) and AL5 of Akkeshi Lake (b) from April to December. Arrows in the figures indicate the timing of spawning. Accumulative temperature is expressed as maximum 600°C in the figure.

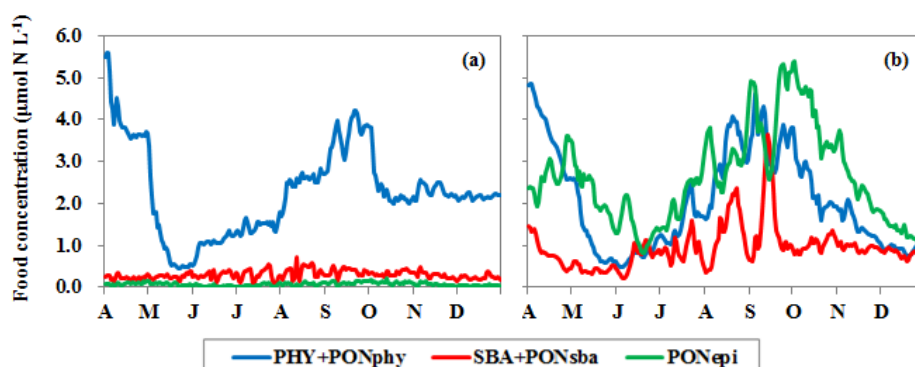


Fig. 4.3.3-6. Time variation of modelled surface food concentration at AB8 of Akkeshi Bay (a) and AL5 of Akkeshi Lake (b) from April 2014 to December 2014. The model results are expressed as daily mean values.

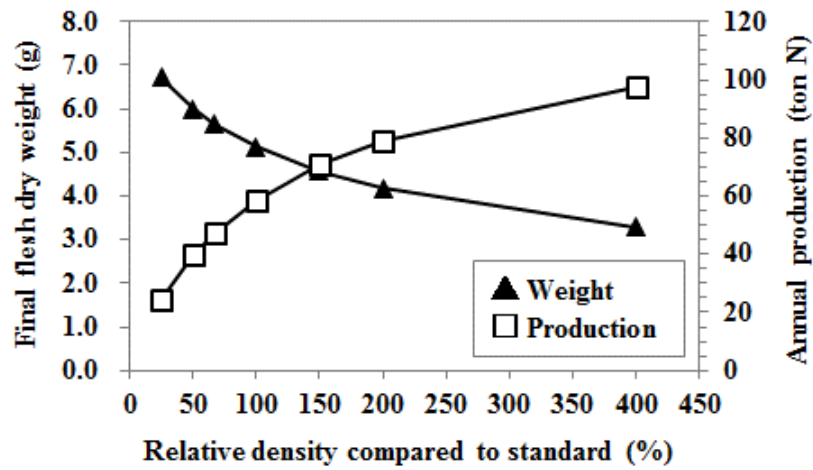


Fig. 4.3.3-7. Relationships between relative stocking density and growth rate at AL5 of Akkeshi Lake for two years (▲) and relative stocking density and annual production in the whole lake (□).

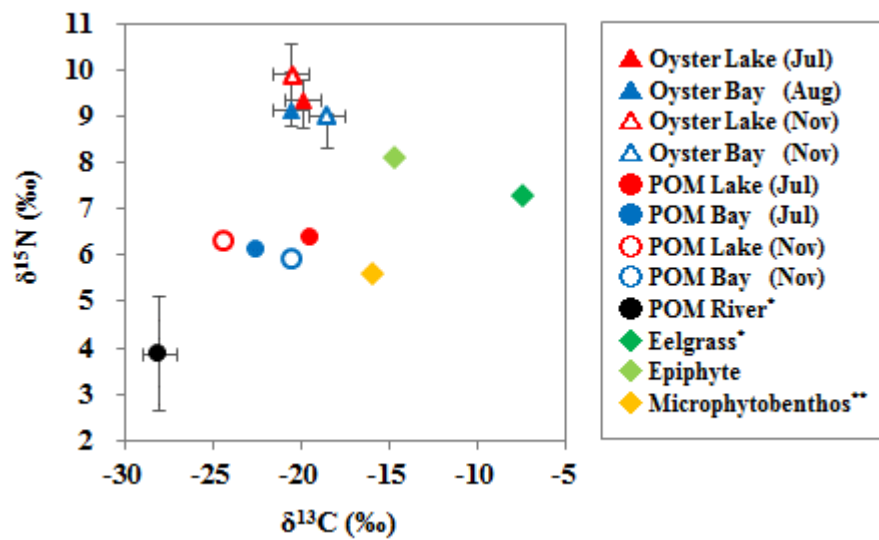


Fig. 4.4.2-1. Dual isotope plots of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ (*: Iizumi & Suzuki, 1992; **: Kajihara et al., 2010).

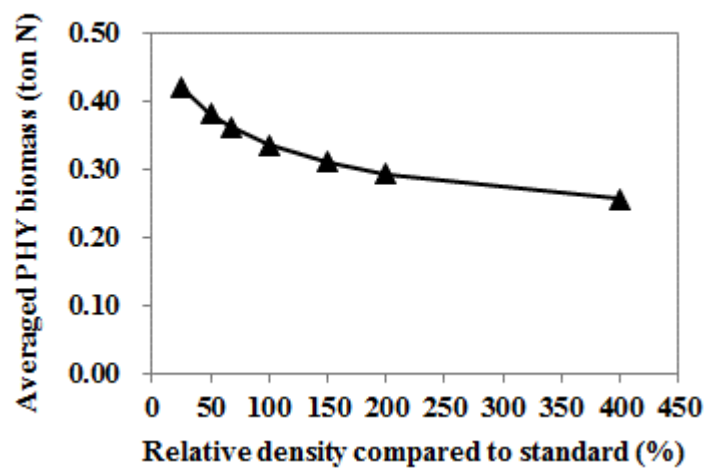


Fig. 4.4.3-1. Relationship between relative stocking density compared to standard case and yearly (April to December) averaged phytoplankton (*PHY*) biomass in the lake.

第5章 生態系モデルを用いた北海道東部汽水湖の低次生産構造の比較と脆弱性の評価

5. 1 はじめに

5. 1. 1 沿岸域の抱える問題

沿岸域は生物生産性が高い海域であり、単位面積当たりの基礎生産量は外洋の約2倍、魚類生産では全海洋の約半分を担っている (Ryther, 1969). 水深の浅い汽水湖 (lagoon estuaries) の特徴は、湖体積に対する表面積の割合が高いこと、そして有光層内の底生生物の存在である (Tyler & McGlathery, 2003). Nixon (1988) は汽水域での単位面積当たりの漁獲量が他の水域と比較して高いことを示し、その理由として汽水域では一次生産によって生成された有機物が水産物へと移行する効率が高いことを挙げた。

生態系機能とは、各々の生態系に特徴付けられる多様な生物学的・物理化学的プロセスであり、生態系機能のうち特に人類にとって恩恵のある生態系機能の部分集合が生態系サービスと呼ばれる (堀ら, 2007). 沿岸域には干潟をはじめとする湿地や海草藻場といった多様な生態系がみられるが、これらの生態系は非常に高い生態系サービスを有する (Costanza et al., 1997). 沿岸域の生産性や生態系サービスを評価するためには、干潟を含む極浅海域や海草藻場を含んだシステムを包括的に理解することが重要である。

先にも述べたように、沿岸域は生産性が高い海域であるが、同時に人間活動の影響を受けやすい面がある。これまで富栄養化 (eutrophication) による有機物濃度 (特に Chl-*a* 濃度)・栄養塩濃度の上昇やそれに伴う負の影響が多く報告されてきたが (e.g., Harding & Perry, 1997 ; Cloern, 2001), 一方で近年では陸域からの流入負荷量の削減による貧栄養化 (oligotrophication) が一部の湖沼域 (Anderson et al., 2005) や沿岸域 (Yamamoto, 2003 ; Mozetič et al., 2010) で指摘されている。沿岸域では養殖業が盛んに行われていることが多く、二枚貝養殖等の無給餌養殖ではその生産を周囲の栄養塩や一次生産に依存することになる。そのため、養殖量は漁場の環境収容力を踏まえた上で決めることが望ましく、環境収容力の推定に当たっては物質循環を含めた低次生産構造の把握や流域からの適切な負荷量の検討が不可欠である。汽水湖における現地調査や数値モデルによる窒素やリンの物質収支の見積りは、これまでに Gialova Lagoon (Petihakis et al., 1999), Thau Lagoon (Chapelle, 1995 ; Chapelle et al., 2000 ; Mazouni, 2004), Sacca Di Goro (Zaldívar et al., 2003), Venice Lagoon (Solidoro et al., 2005), サロマ湖 (Sato et al., 2007), 能取湖 (Hata & Nakata, 1998), 松川浦 (Kohata et al., 2003), 宍道湖・中海 (Nakata et al., 2000) 等の地域で報告されているが、低次生産構造の特徴は様々である。

5. 1. 2 統合的沿岸域管理の必要性

水産資源の管理において、従来の単一種の管理に加えて、生態系の考慮やさらには合意形成や政策といった社会的要素も含んだ Ecosystem Approach to Fisheries (EAF) や Ecosystem Based Fisheries Management (EBFM) という考えが広まってきている (Pikitch et al., 2004 ; Garcia & Cochrane, 2005 ; Jennings, 2005 ;

Curtin & Prellezo, 2010). しかしながら, EAF や EBFM の実用上の課題として, 生態系の健全性に関する指標が確立されていないことや, 利用できるツールが限られていることが挙げられる (Fréon et al., 2005). また, 前述の EAF や EBFM に加えて, 近年統合的沿岸域管理 Integrated Coastal Zone Management (ICZM) の考えが提唱されている. 統合的沿岸域管理の概念は, 「沿岸域の環境や資源を好ましい状態で維持するために, それに影響を与える人間の利用を調整する考え方とその仕組み, そしてその実践」(敷田・末永, 2003) である. 沿岸域の環境や資源を持続的に利用していくためには, 水底質や養殖対象種の動態の把握に加えて, 流域からの負荷量や養殖許容量の設定といった様々な方策の検討が可能なツールの開発が不可欠であり, このような場合において数値シミュレーション (生態系モデリング) は効果的な手法の一つとなり得る.

5. 1. 3 研究対象域の特徴

本研究では北海道東部に位置する 3 つの汽水湖 (厚岸湖, 火散布沼, 風蓮湖) を対象とする (Fig. 5.1.3-1). これらの汽水湖は平均水深が 1~1.5 m 程度と非常に浅いこと, そして狭い水路による外海との接続 (高い閉鎖性) が共通した地形的な特徴である (Table 5.1.3-1). また, 潮位差は最大でも 1.5 m 以下である (microtidal). 汽水湖の閉鎖度や海水・淡水の滞留時間は水質や物質循環に大きな影響を与える要因の一つである (Nixon et al., 1996 ; Valiela et al., 1997 ; Jickells, 1998 ; Dettmann, 2001).

流域の土地利用形態をみると, 厚岸湖への最大の流入河川である別寒辺牛川は別寒辺牛湿原を通り, 人為的な開発の影響が非常に小さいことが特徴である. 火散布沼では恒常的に流入するような河川はみられず, 集水域のほとんどを森林が占めている. 一方で風蓮湖の流域は, 1954 年の根釧機械開墾地区建設事業 (パイロットファーム計画) により開発が進み, 大酪農地帯へと発展していった. 以上から, 流域からの負荷の度合いは風蓮湖>厚岸湖>火散布沼であることが想定される.

閉鎖性水域ではその地形的特徴を生かして二枚貝漁業が行われることが多く, 厚岸湖と火散布沼では規模こそ異なるものの, マガキの垂下養殖及び造成漁場 (干潟) でのアサリ漁業が行われている. また, これらの汽水湖では海草藻場 (アマモ *Zostera marina*, コアマモ *Zostera japonica*) が広範囲に分布している. 本州の多くの海域でアマモ場面積の減少が報告されている中で (小松ら, 2003 ; 山北ら, 2005 ; Hiratsuka et al., 2007), 比較的安定して繁茂した状態が経年的に続いている. 昭和初期には厚岸湖ではマガキ資源の激減が生じた (Inukai & Nishio, 1937). また, 現在風蓮湖ではシジミの資源量の減少 (三上ら, 2008 ; 辻・門谷, 2016) による禁漁が続いている. 原因は完全には特定されていないものの, 流域の開発と関係していることが指摘されている (Inukai & Nishio, 1937 ; 三上ら, 2008).

各汽水域での水質変動や物質循環, 低次生産構造に関する先行研究はいくつか報告されている. 厚岸湖では, Iizumi et al. (1995) は厚岸湖内の塩分と栄養塩濃度の水平分布から, 硝酸塩は河川からの供給による影響が, リン酸塩は湖内での再生産の影響が大きいことを示した. 火散布沼では, Komorita et al.

(2010) はアサリの排泄による栄養塩が底生微細藻類の生産を支えていることを明らかにした。また、菅ら (2011) は火散布沼は淡水供給よりも潮汐による外海水の流出入の方が卓越した系であることを示した。風蓮湖では、門谷ら (2011) が湖内に分布する懸濁態有機炭素は河川由来のものよりも湖内での生産の方が割合が大きく、生産された様子は湖外に流出しにくい構造になっていることを示した。

このように、低次生態系の動態に関する研究は様々な観点から行われてきているが、統一的な視点と手法によってそれぞれの汽水湖の特徴を関連付けて議論されることはなかった。同一のモデルを異なる汽水湖に適用することで、汽水湖間の生産構造の違いについてより効果的に評価できるようになるものと考えられる。

5. 1. 4 目的

貧栄養化による漁業生産性の低下にみられるように、沿岸域の漁業生産を支えるためには一定量の負荷量が必要であると考えられるが、負荷量と水質、低次生産は非線形に応答するため、生物生産を支えるための適切な負荷量を現地調査のみから求めることは容易ではない。本対象域では、将来的に開発等の影響による富栄養化・貧栄養化や海草藻場の減少等が考えられ、それらの影響（生態系の脆弱性）を予測評価することが重要な課題である。Nixon (1995) によると富栄養化は「陸域からの有機物負荷量の増加」と定義されているが、ここでは富栄養化（貧栄養化）を「陸域からの溶存無機態の窒素・リンの負荷量の増加（減少）」として扱う。Chl-*a* 濃度は赤潮の指標とされることが多く（e.g., Han et al., 1992 ; 野村, 1998）、富栄養化によって赤潮が進行することが多くの海域で報告されている（Anderson et al., 2002 ; Heisler et al., 2008）。また、赤潮の発生が貧酸素水塊の形成に大きく寄与することが知られている（岡村ら, 2010）。貧酸素水塊の定義はいくつかあるが（e.g., 柳, 2004）、本研究では溶存酸素濃度 3 mg L⁻¹ 以下を貧酸素水塊の指標とした。

本研究では、1) 汽水湖の水理構造及び低次生産構造を比較すること、2) 汽水湖の脆弱性の指標として①水柱の Chl-*a* 濃度、②底層の溶存酸素濃度、③基礎生産量を挙げ、将来的に想定されうる環境変化に対してこれらの指標がどのように応答するかを生態系モデリングにより検証することを目的とした。

5. 2 現地調査

各汽水湖における調査結果は数値モデルの構築・検証用に用いた。使用した項目は水質（水温、塩分、溶存酸素、栄養塩類、Chl-*a*）、底質（粒度組成、間隙水中栄養塩濃度、Chl-*a* 現存量）、生物（アマモ現存量）である。各汽水湖で定点を選定し（厚岸湖・厚岸湾：湾口 AB16、湾央 AB8、湖口 AL1、湖央 AL2 ; 火散布沼：沼口 Stn 0、沼央 Stn 10、沼奥 Stn 6 ; 風蓮湖・根室湾：根室沖 nmr011、湖口 Stn 27、狭窄部 Stn 15、湖奥 Stn 41）、調査結果を参照した（Fig. 5.2-1）。それぞれの汽水湖では継続した水底質のモニタリングが行われているが、本研究では厚岸湖・厚岸湾は 2014 年（第 1 章参照）、火散布沼は 2007 年（Komorita

et al., 2012), 風蓮湖は 2011 年 (辻・門谷, 2016) に行われた調査結果を基本的に用いることとする. また, 風蓮湖における河川水中の栄養塩濃度は門谷ら (2011) から引用した. 調査方法や処理・分析方法についてはそれぞれの文献を参考にされたい.

5. 3 数値シミュレーション

5. 3. 1 計算条件

3 次元物理-生態系結合モデルを用いて各汽水湖における低次生態系の動態を計算した. 流動モデルは Princeton Ocean Model (Blumberg & Mellor, 1987) を基本とし, 気象変化, 潮位変動, 外海水の流入, 河川水の流入を考慮した. 計算条件を付録 Table A-5b に示す. 流動モデルでは, 沿岸域スケール (大領域) での計算結果を汽水湖スケール (小領域) の境界条件として使用した. 大領域 (沿岸域スケール) の計算領域は厚岸湖・厚岸湾, 火散布沼と太平洋の一部, 風蓮湖と根室湾の一部とした (付録 Fig. A-10, A-11). また, 小領域 (汽水湖スケール) モデルの計算領域は付録 Fig. A-12 の通りである.

生態系モデルは浮遊系-底生系結合モデル (本論文の 3 章, 4 章) を用いた. 生態系モデルの状態変数を付録 Table B-0 に, 相互作用図を付録 Fig. B-0b に示す (詳細は 3 章及び付録に記載). 海草類として, 厚岸湖と風蓮湖ではアマモが, 火散布沼ではコアマモが優占するが, コアマモの式, パラメータはアマモと同じものを用いた. 本モデルではアマモ類の現存量の変動はモデル内では計算せず, 強制関数として観測値から補間した現存量を与えている. そこで, アマモ類の現存量は厚岸湖では Yoon et al. (2011), 火散布沼では濱田ら (未発表), 風蓮湖では張間ら (未発表) から取得した. 海草藻場の分布域は GIS データ (厚岸湖及び風蓮湖は北海道大学北方生物圏フィールド科学センター厚岸臨海実験所, 火散布沼は国土地理院発行の湖沼図) から, アサリ及びカキの分布域は航空写真から推定した (付録 Fig. B-1). 厚岸湖におけるアサリ漁場 (干潟) の総面積は約 1.5 km² (長谷川, 私信), 火散布沼では約 0.19 km² (Komorita et al., 2010) とされており, 湖沼の表面積に占めるアサリ漁場の割合はどちらも 5%程度であった.

また, 各汽水湖における海水の滞留時間 (flushing time) を見積もるため, 湖内全域に放出したトレーサーの時間変化を計算した. トレーサーは下げ潮時に放出され, このトレーサーは水温・塩分の移流拡散方程式と同じ式に従って輸送される. 滞留時間の定義は様々であるが (柏井, 1984; 田中, 2013), ここでは湖内 (もしくは各格子点) における現存量がトレーサーを投入した時点の $1/e$ 以下に達するまでの時間 (e-folding time) を海水の滞留時間として定義した (Dettmann, 2001; Monsen et al., 2002; Plus et al., 2009). なお, この値は厳密には外海との海水交換を表したものではない.

5. 3. 2 初期条件

初期条件は全領域, 全メッシュ, 全層で同一の値を用いた (付録 Table B-9). なお, PON, POP, SBA の濃度は 0 とした.

5. 3. 3 境界条件

● 気象

気象庁の AMeDAS による観測値 (<http://www.data.jma.go.jp/gmd/risk/obsdl/index.php>) 及び農研機構による推定値 (<http://agrid.diasjp.net/model/solar-radiation/?gui=station&lang=ja>) から気象データを取得した (付録 Table B-2, 付録 Fig. A-0~A-3)。

● 河川

小領域モデルでの流入河川は厚岸湖では別寒辺牛川, 大別川, 尾幌川, トキタイ川, 東梅川の計 5 河川, 風蓮湖では風蓮川, ヤウシュベツ川, ポンヤウシュベツ川, 別当賀川の計 4 河川を対象とした (Fig. 5.3.1-1)。火散布沼では絶えず流入するような河川はないが, いくつかのクリークが存在する (菅ら, 2011)。そのため, 計 6 つのクリークを考慮した。厚岸湖に流入する河川の流量及び水温は第 3 章から, 火散布沼では菅ら (2011) から, 根室湾及び風蓮湖では根室湾に注ぐ西別川の流量の実測値

(<http://www.pref.hokkaido.lg.jp/kn/sbs/ksn/kasenkahome/ijikakari/nenpyou24-1.htm>) と各河川の流域面積比から算出した。なお, 河川水中の塩分は常に 0 とした。河川水中の溶存態無機物, 懸濁態有機窒素 (PON) 濃度は観測値から付録 Table B-12 のように設定した。なお, 溶存態有機窒素 (DON) は, $DON/PON=0.5$ (Retamal et al., 2008) として, 溶存態有機リン (DOP), 懸濁態有機リン (POP) はそれぞれ, $DON/DOP=10$, $PON/POP=10$ (Yoon et al., 2011) として設定した。また, 河川水中の溶存酸素濃度は常に飽和しているものとし, その濃度は Weiss (1970) から次式により算出した。

$$\ln C^* = A_1 + A_2 \cdot (100 / T_{abs}) + A_3 \cdot \ln(T_{abs} / 100) + A_4 \cdot (T_{abs} / 100)$$

ここで, C^* (mL L^{-1}) は溶存酸素飽和濃度, T_{abs} ($^{\circ}\text{C}$) は絶対温度で表した水温である。また, $A_1=-173.4292$, $A_2=249.6339$, $A_3=143.3483$, $A_4=-21.8492$ である。

● 開境界

開境界における潮位変動は主要 4 分潮から算出した (付録 Table A-4)。大領域モデルの開境界における水温と塩分の値は FRA-ROMS の再解析結果を用い (付録 Fig. A-8), 大領域モデルの計算結果から小領域モデルの開境界における水温・塩分の深度ごとの値を設定した (付録 Fig. A-9)。各月の開境界における栄養塩, 溶存態有機窒素 (DON), 植物プランクトン, 動物プランクトン濃度は付録 Table B-10, B-11 のように設定した。なお, 溶存態有機リン (DOP) は $DON/DOP=10$ (Yoon et al., 2011) として算出した。各月の値を線形補間して得られた 1 日毎の値をモデルに入力した。

5. 3. 4 計算シナリオ

厚岸では 2014 年，火散布では 2007 年，風蓮では 2011 年を現況再現の対象年とした．河川負荷量の増減（富栄養化，貧栄養化）が物質循環に与える影響を評価するため，河川水中の栄養塩濃度を現況と比較して，25%～400%の間で変動させ計算を行った．なお，火散布沼では河川からの栄養塩負荷量を見積もることができていないため，このケースの計算は実施していない．また，アマモ場の存在が物質循環に与える影響を評価するため，アマモ場（アマモ地上部，アマモ地下部，付着藻類）を無くしたときの計算を全ての湖沼を対象に行った．

5. 4 結果

5. 4. 1 現地調査結果

厚岸湖における主要流入河川（別寒辺牛川，大別川，尾幌川），風蓮湖における主要流入河川（風蓮川，ヤウシュベツ川，ポンヤウシュベツ川）における栄養塩（ NO_2+NO_3 ， NH_4 ， PO_4 ， SiO_2 ）濃度の箱ひげ図を Fig. 5.4.1-1 に示す． NO_2+NO_3 濃度は河川間によって大きく異なった．厚岸湖水系の中では大別川が，風蓮湖水系の中ではポンヤウシュベツ川が最も高濃度であり，両河川の濃度分布は非常に近似したものであった． NH_4 濃度はどの河川も NO_2+NO_3 濃度と比べて 1 桁低かった．このことから，湖に流入する DIN の大部分を NO_2+NO_3 （特に NO_3 ）が占めていることが分かる． NH_4 濃度は風蓮湖水系と比べて厚岸湖水系で濃度のばらつきが大きかった． PO_4 は他の栄養塩と比べて河川間による濃度のばらつきが小さかった． SiO_2 は厚岸湖水系と比べて風蓮湖水系で数倍高い濃度を示した．一方，それぞれの水系内での SiO_2 濃度差は小さかった．

5. 4. 2 モデルの検証

大領域モデル（沿岸域スケール）による厚岸湾の湾口部（AB16）と根室湾（nmr011）における水温，塩分の計算値と観測値の比較をそれぞれ Fig. 5.4.2-1，5.4.2-2 に示す．また，厚岸湖・厚岸湾，火散布沼，風蓮湖における水質（水温，塩分，溶存酸素，栄養塩類，Chl-*a*）の計算値と観測値の比較をそれぞれ Figs. 5.4.2-3～5.4.2-5，Figs. 5.4.2-6～5.4.2-8，Figs. 5.4.2-9～5.4.2-11 に示す．

● 厚岸湾（湾口 AB16）

水温の観測値は明瞭な季節変化を示し，観測値と計算値は概ね良く合致していた．しかし，春から初夏にかけての底層の水温を過大評価していた．塩分についてみると，表層での 32 を下回るような低い塩分をモデルでは再現することができなかったものの，夏季以降の塩分の上昇傾向は捉えることができた．

- 根室湾 (nmr011)

モデルでは春から夏にかけての表層の水温をやや過小評価していたものの、それ以外の時期は観測値を良く再現できていた。塩分については計算期間を通じて良好な再現結果が得られた。

- 厚岸湖・厚岸湾（湾央 AB8, 湖口 AL1, 湖央 AL2）

水温は明瞭な季節変化を示し、どの地点においても高い再現性が得られた。塩分に関しては概ね変動を捉えていたものの、25を下回るような低塩分に関しては再現できていなかった。溶存酸素濃度は春季に最も高く、その後夏季にかけて減少する傾向がみられた。湾央と湖口においては再現性が良好であったものの、湖央では秋季以降の濃度をモデルでは過小評価していた。NO₃とChl-*a*に関してはモデルで季節変動を捉えることができていた。NH₄濃度は厚岸湾内ではモデルで大きく過大評価していたものの、厚岸湖内では比較的高い再現性が得られた。

- 火散布沼（沼口 Stn 0, 沼央 Stn 10, 沼奥 Stn 6）

沼口（Stn 0）における水温と塩分の再現性は高かったものの、沼央～沼奥にかけての7月に観測された低水温や11月の高塩分はモデルで十分に再現することができなかった。鉛直的には良く混合しており、先行研究（Komorita et al., 2010）と同様の傾向が得られた。溶存酸素濃度には明瞭な季節変化はみられなかった。モデルでは沼口の4月の溶存酸素濃度を大きく過大評価していたとともに、沼央での秋季以降の濃度を過小評価していた。沼内のNO₃濃度の観測値は4月から10月にかけては非常に低濃度(< 1 μmol N L⁻¹)で推移しており、11月から12月は高濃度(> 5 μmol N L⁻¹)であった。モデルでも同様の傾向が示された。NH₄に関しては9月から10月にかけて計算値は過大評価していたものの、それ以外の時期は良好な再現性が得られた。

- 風蓮湖（湖口 Stn 27, 狭窄部 Stn 15, 湖奥 Stn 41）

水温は明瞭な季節変化を示し、どの地点においても高い再現性が得られた。塩分については、9月と10月（調査前までに50 mmを超える降雨）に観測された湖奥部での極端な低塩分(< 10)をモデルで再現することができていなかったものの、それ以外の時期については変動を捉えることができた。溶存酸素濃度には明瞭な季節変化はみられなかった。モデルでは、夏季にやや低くなる季節変化を示したものの、概ね観測値と同程度であった。モデルでは低濃度のNO₃は概ね捉えることができていたものの、10 μmol N L⁻¹を超えるような濃度は表現できていなかった。一方、NO₃と比べてNH₄の再現性は比較的良好であった。

5. 4. 3 水底質・基礎生産者の時空間変動

● 流況・塩分

各海域における4月下旬の上げ潮時と下げ潮時の表層の流況の一例を Fig. 5.4.3-1 に、表層塩分の水平分布の一例を Fig. 5.4.3-2 に示す。

厚岸湖・厚岸湾

塩沢（1969）によると、厚岸湾の表層における流速は湾口で $20\sim40\text{ cm s}^{-1}$ 、湾央で $10\sim30\text{ cm s}^{-1}$ 、厚岸湖の表層における流速は湖口で $20\sim60\text{ cm s}^{-1}$ であった。モデルでは湾央（AB8）での最大流速は約 35 cm s^{-1} 、湖口（AL1）での最大流速は約 45 cm s^{-1} であり同程度の流速が得られた。

厚岸湖では上げ潮時に厚岸湾の高塩分の水が湖口部に流入していた。湖央から湖奥にかけては潮汐による塩分変化は比較的小さかった。

火散布沼

菅ら（2010）は2005年4月下旬に底層の流向流速を測定し、測定期間中の平均流速が沼口（Stn 0）で 19 cm s^{-1} 前後、沼央（Stn 10）で 6 cm s^{-1} 前後、沼奥（Stn 6）で $2\sim4\text{ cm s}^{-1}$ 前後であったと報告している。モデルでは平均流速は、Stn 0 で 30 cm s^{-1} 前後、Stn 10 で 5 cm s^{-1} 前後、Stn 6 で 3 cm s^{-1} 前後であり、沼口での流速をやや過大評価していたものの、沼央～沼奥にかけての流速は観測値と同程度であった。

火散布沼では沼口から沼奥にかけて弱い塩分勾配がみられたものの、その程度は他の汽水湖と比べて小さかった。

風蓮湖

山本ら（2007）によると、風蓮湖の湖口部（滞筋）では表層・中層・底層の間で流向流速に差がなく、同位相のほぼ滞筋に沿った流れが生じており、エスチュアリー循環や内部潮汐を示す成分はみられていない。湖口（Stn 27）における表層、中層、底層の流向流速をみると同方向の流れが確認され、山本らと同様の傾向がモデルでも示された。

風蓮湖では上げ潮時に根室湾の高塩分の水が狭窄部付近まで流入していた。湖奥部では河川水の影響が大きく、塩分が20を下回ることが多かった。湖奥部から湖口部にかけて塩分勾配が非常に大きいことが分かる。

● トレーサー

湖沼内に残存するトレーサー量の時間変化を Fig. 5.4.3-3 に示す。トレーサー量の相対値が $1/e$ (≈ 0.368) に達するまでの時間（e-folding time）は厚岸湖で約5日、火散布沼で約11日、風蓮湖で約18日であった。また、湖沼内の各格子点における滞留時間をみると、厚岸湖の湖口～湖央、火散布沼の沼口～沼央にか

けては滞留時間が短く、海水交換率が高かった。一方、風蓮湖では湖口付近を除いて、他の2つの湖沼と比べて滞留時間が長い傾向にあった (Fig. 5.4.3-4)。

● 栄養塩

表層の栄養塩 (NO_3 , NH_4) 濃度の水平分布の季節変化 (4月, 8月, 12月) の一例を Figs. 5.4.3-5~5.4.3-7 に示す。

厚岸湖・厚岸湾： NO_3 濃度は周年を通じて別寒辺牛川の河口部で最も高かった。冬季を除いて湾口から湾央にかけては低濃度であった。 NH_4 濃度は春季には全域で低かったものの、夏季以降は厚岸湖内、特に湖東部で高かった。

火散布沼： NO_3 濃度は春から秋にかけて全域で低かった。 NH_4 濃度は5月から8月にかけて全域で低く、それ以外の時期は流れの滞りやすい場所でやや高い値を示した。

風蓮湖： NO_3 濃度は周年を通じて河口部で高く、湖口部にかけて大きく減少した。季節的には夏季に最も低くなった。 NH_4 濃度は5月から8月にかけて全域で低く、その後やや増加する傾向がみられた。

● 基礎生産者

表層の Chl-*a* 濃度の水平分布の季節変化の一例を Fig. 5.4.3-7 に示す。厚岸では、4月は他の月と比べて最も Chl-*a* 濃度が高かった。夏季～秋季にかけては湖の東部で $10 \mu\text{g L}^{-1}$ を超える高い値を示した。12月には湖・湾全域で低濃度であった。火散布沼での空間的な変化をみると、沼口から沼央と比較して沼奥部でやや高くなる傾向がみられた。アサリ漁場の直上では周年を通じて低濃度であった。季節的には6月から8月にかけて低かった。風蓮湖・根室湾では季節的にみると、9月と10月に全域でやや高い値であった。それ以外の時期には外洋側で低く、狭窄部から湖奥にかけて高くなる傾向であった。

植物プランクトン・再懸濁した底生微細藻類、付着藻類、底生微細藻類の単位面積当たりの現存量の季節変化をそれぞれ Fig. 5.4.8, 5.4.9, 5.4.10 に示す。植物プランクトンと再懸濁した底生微細藻類の現存量は湖沼内では他の微細藻類と比べて小さかった。付着藻類の現存量はどの湖沼でも夏季に最大値を示した。空間的な現存量の差は底生微細藻類と比べて小さかった。底生微細藻類は浅海部で高い現存量であり、特に厚岸湖と火散布沼のアサリ漁場内では周囲の地点よりも高い値であった。

微細藻類 (植物プランクトン、付着藻類、底生微細藻類) による総生産量に対する各微細藻類の寄与率の季節変化をみると、どの湖沼においても浮遊系、付着系、底生系による生産が拮抗しているような状況であった (Fig. 5.4.3-11)。

5. 4. 4 物質循環過程の定量化

各汽水湖における溶存態無機窒素（栄養塩）の年間のフラックスを Table 5.4.4-1 に示す。厚岸湖と風蓮湖における主要河川からの負荷量を比較すると、DIN は風蓮湖が厚岸湖の 1.2 倍程度であり、DIP に関しては同程度であった。TN、TP でみても風蓮湖の方が高い負荷量であった。水柱内の基礎生産者による栄養塩の取り込み量は、厚岸湖と風蓮湖ではアマモが最も多く、火散布沼ではアマモと付着藻類が同程度で多かった。河川からの栄養塩負荷量に対する脱窒による窒素除去量は厚岸湖と風蓮湖でどちらも 5～10%程度であった。栄養塩のソースとしてはどの湖沼においても有機物（特に DON）の分解によるものが最も多かった。河川からの DIN 供給量と堆積物からの DIN 溶出量を比較すると、溶出量の方が多かった。汽水湖と接続域との正味の年間の窒素フラックスを見積もったところ、厚岸湖から厚岸湾、火散布沼から太平洋、風蓮湖から根室湾へと窒素は全体として流出していた。季節的にみると、風蓮湖では栄養塩濃度が低下する夏季には根室湾から風蓮湖へと流入する傾向にあり、系内で多くの窒素が消費されていた。

5. 4. 5 環境変化に対する応答

各汽水湖における河川負荷量の変動及び海草藻場の有無に対する Chl-*a* 濃度と溶存酸素濃度の変動をそれぞれ Fig. 5.4.5-1, 5.4.5-2 に示す。河川負荷量の変動に対する Chl-*a* 濃度の応答は地点間によって大きく異なり、河口側の地点ほど影響が大きく、その傾向は特に風蓮湖で顕著であった。一方、溶存酸素濃度には大きな変化はみられず、高い水準 ($> 6 \text{ mg L}^{-1}$) が維持されていた。海草藻場の存在を考慮しなかった場合、外洋側の地点を除いて Chl-*a* 濃度の最大値は増加する傾向がみられた。また、海草藻場の有無による溶存酸素濃度の変化は限定的であった。河川負荷量の増加に対して、植物プランクトンによる基礎生産量は厚岸湖、風蓮湖ともに一様に増えていた (Table 5.4.5-1)。

5. 5 考察

5. 5. 1 物理・生物化学環境の比較

● 水塊構造・淡水－海水の混合形態

各汽水湖における水温の分布に着目すると、夏季に湖奥部（沼奥部）と外洋の水温差が非常に大きいことが特徴である。沖合を流れる外洋水は 20°C を超えることは稀である（付録 Fig. A-8）。一方、湖奥部（沼奥部）は低温の外洋水との海水交換が小さく、且つ水深が浅いため、夏季には日射の影響を強く受け 25°C 以上にもなる。これにより水平方向での大きな水温差が形成される。

各湖沼の集水面積を比較すると (Table 5.1.3-2)、風蓮湖>厚岸湖>火散布沼であり、淡水の流入量も概ねこれに準ずる。塩分の水平分布をみると、厚岸湖では河口付近まで海水が流入するのに加えて、湖口手前まで流れ出た河川水は湖口付近の強い流れによって混合される。そのため、厚岸湖内では河川水の影響は限定的である。一方、風蓮湖の湖奥部一帯は淡水流入の影響が強くみられる。

どの湖沼も平均水深はおよそ 1~1.5 m と水深が非常に浅いため、上下層の混合が生じやすい。風蓮湖の湖奥から狭窄部では下げ潮時に弱混合型、上げ潮時には強混合型の分布を示すものの(門谷ら, 2011), 恒常的な躍層の形成はみられない。

● モデルの精度検証とその課題

厚岸湾の湾口部の水温及び塩分について観測値と計算値を比較したところ、春季の低塩分及び低水温に関して再現性が低かった (Fig. 5.4.2-1)。この要因については①融雪期の河川流量の過小評価、及び②開境界での水温・塩分の低い再現性が挙げられる。流動モデルでは FRA-ROMS の計算結果を直接境界条件として大領域モデルを実行し、その計算結果を用いて小領域モデルの境界条件を設定している。道東域では冬から春にかけて低温・低塩の沿岸親潮(大谷, 1971)の影響を強く受けるが、今回用いた FRA-ROMS ではこの沿岸親潮を十分に再現できていないと考えられる。黒田ら(2016)は FRA-ROMS をベースに北海道周辺における三重入れ子高解像度モデルを開発しており、その結果を用いることで沿岸域の物理場の再現性が向上することが期待される。

5. 5. 2 物質循環過程の比較

● 有機物の分解・堆積物と水柱間の栄養塩フラックス

基礎生産者が利用する栄養塩の大部分は、有機物の分解により再生された栄養塩に依存していた (Table 5.4.4-1)。Nakata & Hata (1998) は、アマモ場を有する浅海域の底生系ではアマモの枯死により供給されたデトリタスの分解過程が窒素循環の経路になっていることを指摘している。アマモの枯死量は秋季に最も多く (Yoon et al., 2011)、図には示していないもののこの時期にはアマモ由来の栄養塩が多く回帰していた。

堆積物と水柱間での栄養塩フラックスに着目すると、 NH_4 と PO_4 は堆積物から水柱へ、 NO_3 は水柱から堆積物へと輸送される傾向にあり、沿岸域での先行研究 (Trimmer et al., 1998) と同様の傾向であった。つまり、水柱からみて堆積物は NH_4 と PO_4 のソース、 NO_3 はシンクとして作用していることが分かる。そのため、水柱内の基礎生産者にとって浅海域では堆積物から溶出した栄養塩を効率的に利用できる環境にある。Chesapeake Bay では、植物プランクトンの窒素の要求量に対して 13~40% (Boynton & Kemp, 1985), 63~79% (Kemp & Boynton, 1984) が堆積物からの NH_4 の溶出によりまかなわれている。平均水深が 1 m 未満の Rhode Island の Potter Pond では同様に 30%程度という値が Nowicki & Nixon (1985) によって報告されている。植物プランクトンによる DIN の取り込み量に対する海底からの DIN の溶出量の割合は厚岸湖で 48%, 火散布沼で 153%, 風蓮湖で 20%であり (Table 5.4.4-1), 植物プランクトンの生産に底生系が重要な役割を果たしていることが分かる。

● 二枚貝

厚岸湖と火散布沼ではマガキの垂下養殖と造成漁場でのアサリ漁業が行われている（付録 Fig. B-1）．懸濁物食性二枚貝類は高い摂食圧，栄養塩の排泄等により沿岸域の物質循環に大きな影響を与える（e.g., Newell, 2004）．アサリ及びマガキによる植物プランクトンの摂食量は動物プランクトンのそれよりも大きく，高い摂食圧を与えていることが分かる．また，摂食量の一部が液体排泄を通じて栄養塩として回帰しており，その量は水温の高くなる夏季に最も多かった．火散布沼では夏季に，アサリにより再生産された栄養塩の大部分を底生微細藻類が利用していることが Komorita et al. (2010) によって確かめられており，その結果と整合的であった（Table 5.4.4-1）．

5. 5. 3 低次生産構造の比較

河川からの栄養塩負荷量と植物プランクトンの基礎生産量の間には正の相関がみられることが湖沼生態系や汽水域生態系（Kemp & Boynton, 1984 ; Nixon & Buckley, 2002）で報告されている．一方で，汽水域間で比較した場合には窒素負荷量は植物プランクトンの基礎生産量の違いを説明するには十分でないことが指摘されている（Borum, 1996）．本研究では厚岸湖と風蓮湖を対象として，仮想的に河川からの負荷量を増加させた場合には生産量が向上した（Table 5.4.5-1）．DIN 濃度が低くなる 5 月から 8 月にかけては植物プランクトンの光合成を栄養塩濃度が大きく制限している．このため，河川を通じての栄養塩の供給量の増加は内部の生産を高めることにつながる．これまで，基礎生産量が大きい海域ほど漁獲量が多い傾向がみられることが示されている（Nixon, 1982）．また，この傾向は湖沼でも確認されている

（Oglesby, 1977 ; Downing et al., 1990）．そのため，沿岸域の基礎生産量を見積もることは水産資源の管理の上で重要な課題といえ，基礎生産を支えるメカニズムを明らかにすることが不可欠である．

芳村・工藤（2003）は，北海道の噴火湾において河川からの栄養塩負荷量が湾内の基礎生産に与える影響を見積り，噴火湾全体の総生産に対する河川の寄与率は非常に低いことを示した．有機物の分解等により再生された栄養塩による一次生産は「再生生産」，系外から供給された栄養塩による一次生産は「新生産」と呼ばれる．窒素源として NH_4 を利用するものを再生生産， NO_3 を利用するものを新生産とする（但し，厳密には NH_4 も系外から供給されている）．再生生産と新生産の和に対する新生産の比は f 比と呼ばれるが，ここでは単に NO_3 と NH_4 の相対的な取り込み量の概念として取り扱うものとする．一般に，湧昇域を除く外洋においては下層から供給される栄養が有光層内の基礎生産に占める割合（ f 比）は 10～20%程度と言われている．San Francisco Bay では春季のブルーム時には約 50%と高く，それ以外の期間は 20%前後であった（Wilkerson et al., 2006）．富栄養化した閉鎖的沿岸海域である博多湾では， f 比が 53%と高い割合である（柳・鬼塚，1999）．図には示していないが，4 月から 12 月にかけての f 比は 5%前後と低く，植物プランクトンの生産は主に再生産された NH_4 によって支えられていた．工藤・芳村（2000）は新生産のほとんどは春季ブルーム時期に生じており，ブルーム後は再生生産に移ることを指摘した．

本研究の結果はこれと整合的であった。f 比のバランスは、河川・外洋からの NO_3 、 NH_4 の供給や地下茎から堆積物中の豊富な NH_4 を多く吸収し、水柱に回帰させるアマモ (Oshima et al., 1999)、 NH_4 の排泄速度の大きい懸濁物食性二枚貝 (山室, 1992; Magni et al., 2000; Newell, 2004) の存在の影響を受けて変化するものである。

本研究では、沿岸域の生産に大きく寄与していると考えられる河川と外洋からの栄養塩フラックスを見積もった。しかし、栄養塩の供給源としては河川や外洋だけでなく大気 (Scudlark & Church, 1993; Prospero et al., 1996) や地下水 (SGD; Zektser & Loaiciga, 1993; Moore, 1996; Taniguchi et al., 2002; Saito & Onodera, 2009) も存在する。特に地下水を通じての沿岸域への栄養塩フラックスが河川に匹敵する (Slomp & Cappellen, 2004; Kroeger et al., 2007) との報告もあり、これらの供給量の定量化が栄養塩循環を解明する上での今後の課題である。

5. 5. 4 河川負荷量の変動に対する応答

モデルの結果からは、河川負荷量の増加に対して厚岸湖内の NO_3 濃度は大きく増加したが $\text{Chl-}a$ 濃度には NO_3 ほど際立った変化が生じていなかった (Fig. 5.4.5-1)。このような応答の差異についての主要因として、①一次消費者 (動物プランクトンや二枚貝類) による高い捕食圧の存在、②植物プランクトンの DIN (NH_4 、 NO_3) の利用特性の違い、③水温による生長制限の存在、が考えられる。

①一次消費者による高い捕食圧の存在: 一次消費者 (動物プランクトン、二枚貝類) の生産量は河川負荷量の増加に応じて増えていた (Table 5.5.4-1)。そのため、増殖した植物プランクトンが動物プランクトンや二枚貝類に直ちに摂食されることにより、目立った濃度変化に表れていないことが分かる。厚岸湖では高い生物量の二枚貝類の存在によって、水柱の $\text{Chl-}a$ 濃度が低く抑えられていること、そして富栄養化に対して植物プランクトンの増殖を制限していることが示された。

②植物プランクトンの DIN の利用特性の違い: 植物プランクトンは NO_3 よりも NH_4 を選択的に取り込む傾向があることが知られている (Conway, 1977; Dortch, 1990)。 NH_4 は NO_3 よりも還元的なため、より優先的に植物プランクトンに利用される。これは、 NO_3 を利用する場合は細胞内で NO_3 を NH_4 に還元する必要がある、より多量のエネルギーと鉄及び硝酸・亜硝酸還元酵素などが必要となるためである。それにより、本モデルでも Wroblewski (1977) に倣い、 NH_4 を選択的に取り込む効果を採用している。河川水中の NH_4 濃度は湖内の濃度とは大きく変わらず、厚岸湖内における NH_4 の主な供給源として内部での再生産が指摘されている (Iizumi et al., 1995)。河川から負荷される窒素は NO_3 が大部分を占めるが (Table 5.3.3-2)、同濃度であれば NO_3 よりも NH_4 の方が生産に寄与することになる。

③水温による生長制限の存在: 冬季の低水温時には負荷量の変動に対する $\text{Chl-}a$ 濃度及び生産性の応答は僅かであった。このときの栄養塩濃度は高いものの、水温が非常に低いため光合成速度が低く抑えられ

ている。水温制限は指数関数的に応答するように設定しているため、低水温では大きく活性が低下することになる。

負荷量の増加に対して厚岸湖内の生産量も増加しているため、負荷量の変動に対する応答は直接的な濃度変化が生じにくい可能性のある *Chl-a* 濃度ではなく基礎生産量という形で評価することが好ましいと考えられる。河川もしくは外洋からの栄養塩負荷量を減少させた場合でも、厚岸湖内の生産性が極端に大きく減少することはなかった。これは、系内の有機物の再生産によるところが大きいと考えられる。水深が浅い海域では、水柱内で有機物が完全に分解されずに海底まで到達しその後、堆積物内で栄養塩へと分解される。間隙水中の NH_4 、 PO_4 濃度は堆積物直上のそれと比べてはるかに高いため、拡散によって水柱に回帰する。つまり、堆積物は有機物のシンクとして、また、栄養塩のソースとして働くことが多い。系外（河川、外洋）からの負荷量が減少したとき、短期的には生産性がある程度維持されるが、長期的には海底からの栄養塩回帰量が減少し、生産性も大きく低下することが考えられる。現在のモデルは結氷期の存在により、4月から12月までの計算しか行うことができない。そのため、今後長期的な動態を計算できるモデルの開発が求められる。

河川からの過剰な負荷により沿岸域の環境が悪化する事例が数多く報告されているため（例えば、Rabalais et al., 1996 ; Cloern, 2001）、水質や低次生産性、高次生産等の変動について考慮し、様々な利害関係者にとっての適切な負荷量について検討することが重要である。

5. 5. 5 海草藻場の減少に対する応答

アマモをはじめとした海草類の栄養塩吸収量は地上部・地下部ともに大きく（Short & McRoy, 1984 ; Pellikaan & Nienhuis, 1988 ; Lepoint et al., 2002）、浅海域における栄養塩濃度に大きな影響を与えている（Oshima et al., 1999）。アマモに加えて付着藻類による栄養塩の取り込み量も無視できないほど多く、物質循環に大きく寄与していることが分かる（Table 5.4.4-1）。海草藻場の存在を考慮しなかった場合、植物プランクトンによる栄養塩の取り込み量は大きく増加し、その割合はどの湖沼も現況に対して 1.5 倍程度であった（Table 5.5.5-1）。湖沼の面積に占めるアマモ場の割合は 60～70%前後と高く（付録 Fig. B-1）、湖沼全体における窒素ベースの現存量は基礎生産者の中で最も多かった。海草藻場が沿岸域の生態系に果たす役割は多様であり、それらの定量的な評価は容易ではない。しかし本モデルによって、基礎生産の観点から海草藻場の存在が浅海域の高い生産性を支えていることが示すことができた。

5. 5. 6 沿岸域の生態系の脆弱性と指標

本モデルでは火散布沼や風蓮湖における *Chl-a* 濃度の再現性に課題はあるものの（Fig. 5.4.2-8, 5.4.2-11）、負荷量の増加や海草藻場の減少に対して水柱の *Chl-a* 濃度は上昇する傾向を示した。しかしながら、本州の閉鎖性海域で恒常的にみられるような高い *Chl-a* 濃度が周年を通じて維持されることはなく、他の水底

質に与える影響は後述するように限定的であると考えられる。風蓮湖では他の2つの湖沼と比べて、富栄養化や藻場の減少といった環境変化に対して水柱の Chl-*a* 濃度が上昇しやすい傾向を示した。この理由として、低い海水交換率 (Fig. 5.4.3-3, 5.4.3-4) と低い捕食圧が挙げられる。海水交換率が低く、閉鎖的な環境では植物プランクトンが増殖しやすい環境が形成される (中尾・松崎, 1995 ; Schinder, 2006)。加えて、風蓮湖の湖奥では高い栄養塩濃度の河川水の影響を受けやすいため、他の地点と比べて富栄養化しやすいことが分かる。また、懸濁物食性二枚貝類は高い摂食圧を植物プランクトン群集に与え、植物プランクトン量をコントロールする作用がある (e.g., Officer et al., 1982)。そのため、厚岸湖ではマガキやアサリの存在によって富栄養化の影響が限定的であることが分かる。

対象域における現況での溶存酸素濃度は概して高く (Fig. 5.4.2-4, 5.4.2-7, 5.4.2-10)、際立った濃度の変化は生じていなかった。このことから、富栄養化に対する溶存酸素濃度の変動は比較的安定なものであるといえる。能取湖 (山本ら, 2009 ; 品田ら, 2011) や、涸沼 (明田・奥出, 2007)、浜名湖 (松田ら, 2010)、中海 (清家ら, 1997) といった国内の多くの汽水湖で貧酸素水塊の発生が問題となるなかで、本対象域では貧酸素化は顕在していない。その理由として、水深の浅さ (鉛直混合の大きさ) が考えられる。

厚岸湖と風蓮湖では河川負荷量の増加に対して微細藻類の生産性が向上する結果が得られた (Table 5.4.5-1)。冬季を除いて湖内の栄養塩濃度は半飽和定数と比べて低いため、河川からの栄養塩の供給によって微細藻類の生長が促進される。これまで、一次生産性と漁業生産性の間には相関がみられるとの報告があることから (Oglesby, 1977 ; Nixon, 1982, 1988 ; Downing et al., 1990)、過度な負荷量の削減は漁業生産の維持には好ましくないと考えられる。漁業資源の生産性を支配する要因は一次生産だけではないため、河川も含めた流域の開発と湖内の生態系の応答については慎重な評価が必要である。

欧米を中心に沿岸域の環境の指標として LWQI (Giordani et al., 2009)、TRIX (Vollenweider et al., 1998)、ASSETS (ASSETS, 2009) などが提唱されてきた。対象域ではアマモ場の存在によって夏季の栄養塩濃度が低水準で推移しているとともに、懸濁物食性二枚貝類の摂食圧により水柱の Chl-*a* 濃度も低く抑えられている。そのため、水底質を評価する際には、実際の水底質の変動だけでなく、環境が変化した場合の変動についても見積もることが必要である。現時点において顕在化している問題に加えて、将来的に想定される問題は各地域によって大きく異なると考えられる。そのため、継続的なモニタリング及び数値シミュレーションを通じて生態系の脆弱性を評価し、その課題に向けた方策を様々な観点から検討していくことが沿岸域の持続性を考える上で重要である。

Table 5.1.3-1. Summary of geographical features of Akkeshi Lake, Hichirippu Lagoon, and Furen Lake

	Akkeshi Lake	Hichirippu Lagoon	Furen Lake
Surface area	31.80 km ²	3.56 km ²	56.38 km ²
Boundary length	24.8 km	16.4 km	93.5 km
Mean depth	ca. 1.5 m	ca. 1.0 m	ca. 1.0 m
Max. depth in lake	ca. 10 m	ca. 3 m	ca. 13 m
Width of lake-mouth	450 m	75 m	1000 m
Contiguous zone	Akkeshi Bay	Pacific Ocean	Nemuro Bay
Catchment area	ND	20.64 km ²	1054.83 km ²

Table 5.4.4-1. Summary of annual (April to December) nitrogen (DIN) cycle in Akkeshi Lake, Hichirippu Lagoon, and Furen Lake simulated by the model

Processes in water column	DIN flux (ton N year ⁻¹)		
	Akkeshi Lake	Hichirippu Lagoon	Furen Lake
Photosynthesis by phytoplankton	-1346	-20	-4628
Photosynthesis by eelgrass	-4360	-92	-6658
Photosynthesis by epiphyte	-2853	-93	-3296
Respiration by phytoplankton	95	2	784
Respiration by eelgrass	974	38	1527
Respiration by epiphyte	621	27	946
Excretion by zooplankton	90	2	642
Excretion by oyster	218	1	0
Mineralization of DON	3294	83	5762
Mineralization of PON	500	20	1264
Release from sediment	642	30	939
Supply from rivers	270	0	304
Inflow from bay to lake	-182	-2	91

Processes in sediment	DIN flux (ton N year ⁻¹)		
	Akkeshi Lake	Hichirippu Lagoon	Furen Lake
Photosynthesis by microphytobenthos	-3078	-76	-1460
Respiration by microphytobenthos	323	18	237
Excretion by clam	2768	60	0

Table 5.4.5-1. Variation of annual (April to December) primary production by phytoplankton to various river loading in Akkeshi Lake and Furen Lake simulated by the model

Region	River loading		
	25%	100%	400%
Akkeshi Lake	1.11	1.26	1.63
Furen Lake	4.17	4.61	5.92

(Unit: Gg C year⁻¹)

Table 5.5.4-1. Comparison of annual (April to December) amount of phytoplankton grazed by zooplankton, oyster, and clam in Akkeshi Lake and Furen Lake simulated by the model

Region	Grazing rate of phytoplankton	River loading		
		25%	100%	400%
Akkeshi Lake	Grazing by zooplankton	220	225	239
	Grazing by oyster	1147	1257	1571
	Grazing by clam	2751	2768	2852
Furen Lake	Grazing by zooplankton	1450	1532	1672

(Unit: ton N year⁻¹)

Table 5.5.5-1. Comparison of annual (April to December) nutrient (DIN) uptake flux by phytoplankton under the presence of vegetation and the absence of vegetation in Akkeshi Lake, Hichirippu Lagoon, and Furen Lake simulated by the model

Region	Presence of vegetation	Absence of vegetation
Akkeshi Lake	1346	2710
Hichirippu Lagoon	20	54
Furen Lake	4628	7348

(Unit: ton N year⁻¹)

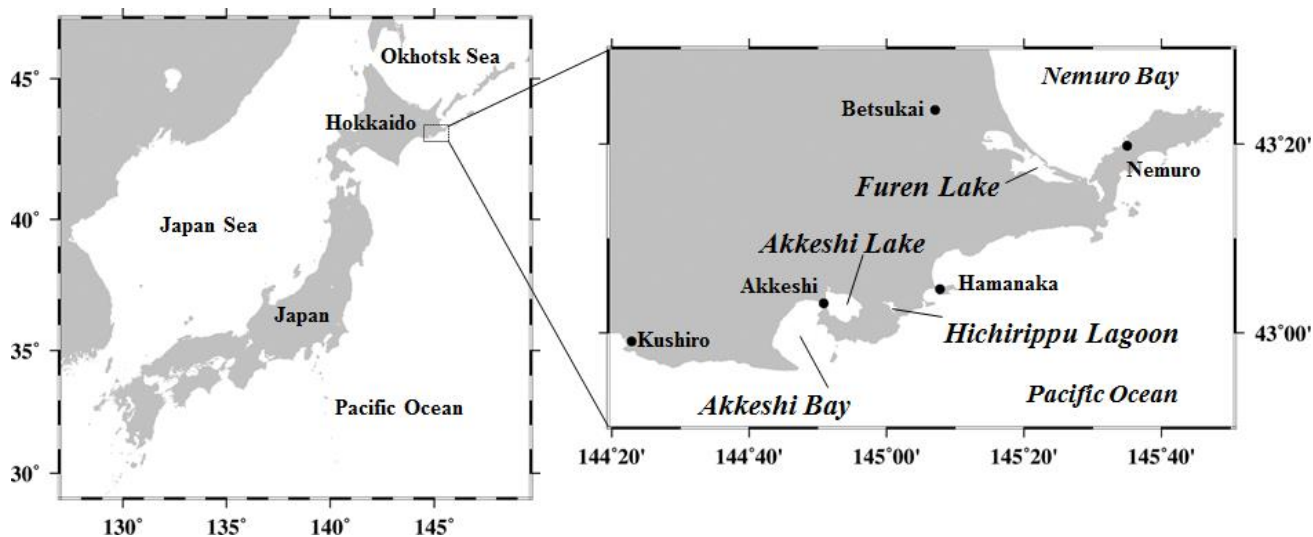


Fig. 5.1.3-1. Study area (Akkeshi Lake, Hichirippu Lagoon and Furen Lake).

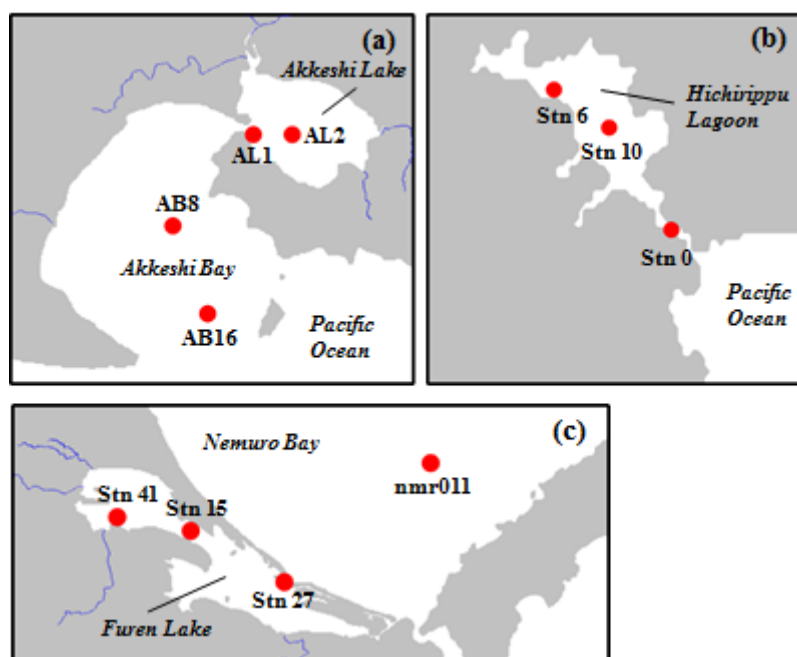


Fig. 5.2-1. Location of study area and sampling stations in (a) Akkeshi Lake and Akkeshi Bay (AB8: bay-center, AL1: lake-mouth, AL2: lake-center), (b) Hichirippu Lagoon (Stn 0: lagoon-mouth, Stn 10: lagoon-center, Stn 6: lagoon-back), and (c) Furen Lake and Nemuro Bay (nmr011: off Nemuro, Stn 27: lake-mouth, Stn 15: narrowed area, Stn 41: lake-back). Scale size of each figure is different.

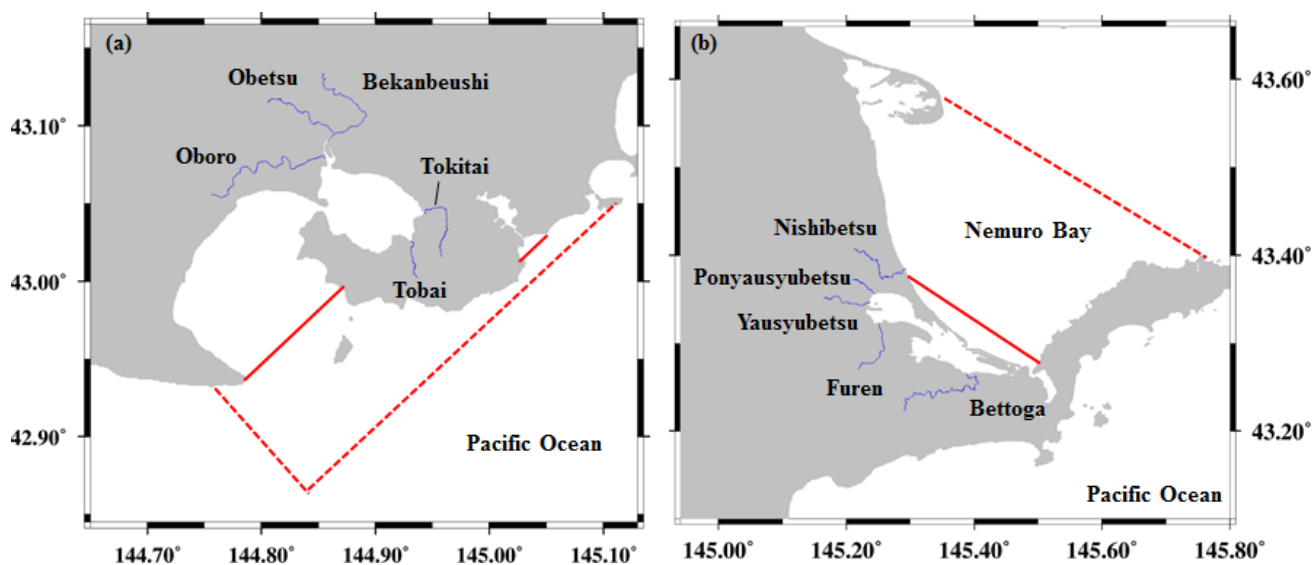


Fig. 5.3.1-1. Model domain of Akkeshi and Hichirippu (a) and Furen model (b) and location of inflowing rivers. The dashed and solid lines indicate open boundary for large domain model and small domain model, respectively.

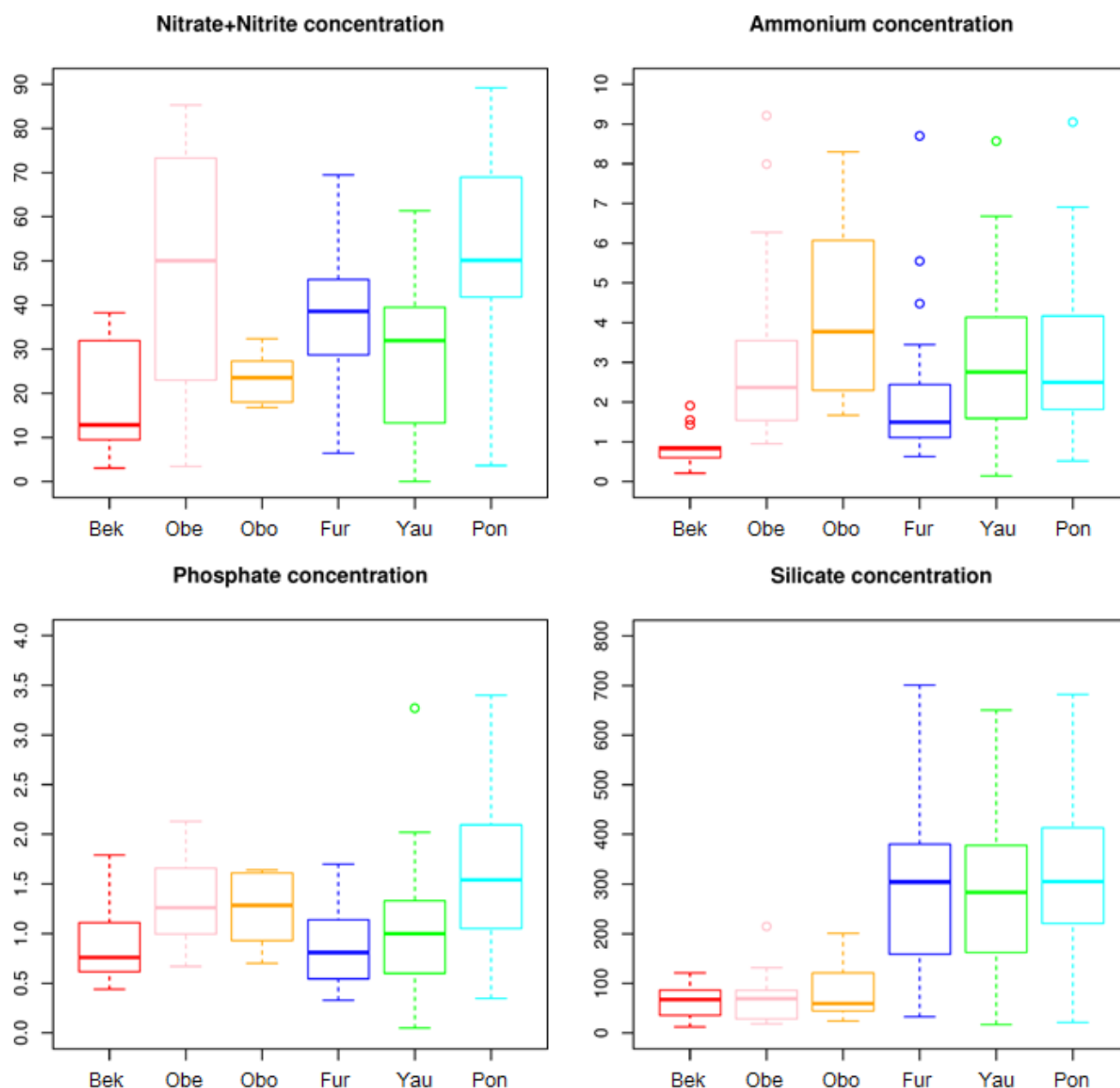


Fig. 5.4.1-1. Box plots of (a) $\text{NO}_2+\text{NO}_3\text{-N}$, (b) $\text{NH}_4\text{-N}$, (c) $\text{PO}_4\text{-P}$, and (d) $\text{SiO}_2\text{-Si}$ concentrations ($\mu\text{mol L}^{-1}$) in Bekanbeushi (Bek), Obetsu (Obe) and Oboro (Obo) River for Akkeshi Lake basin and Furen (Fur), Yausyu (Yau) and Ponyausyu (Pon) River in Furen Lake basin. Box plots depict the median (line within the boxes), 25th and 75th percentiles (lower and upper edges of the boxes), and 10th and 90th (lower and upper error bars) of the data. Data for Akkeshi and Furen were obtained from Abe et al. (unpublished) and Montani et al. (2011), respectively.

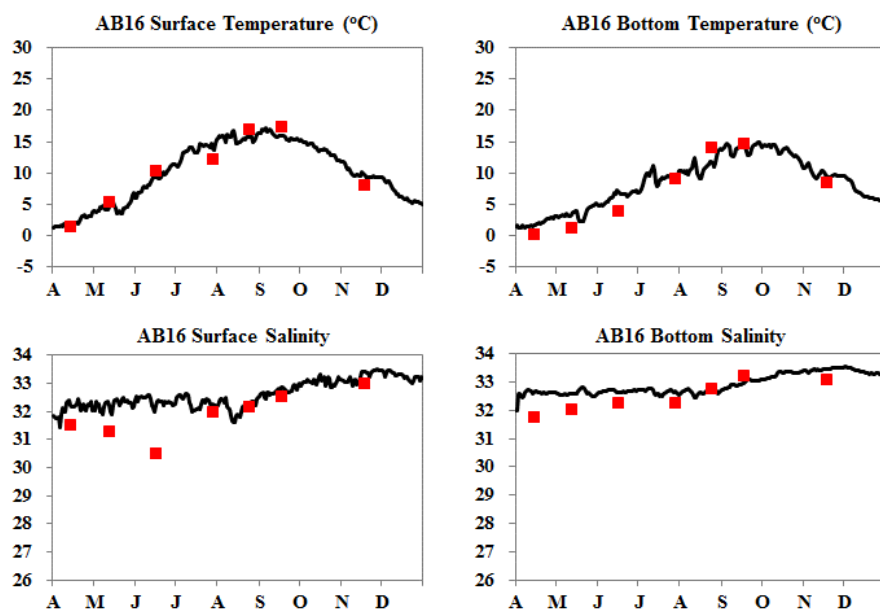


Fig. 5.4.2-1. Modelled (solid line) and observed (square) surface and bottom water temperature (a) and salinity (b) at AB16 (bay-mouth) of Akkeshi Bay from April 2014 to December 2014. Model results were hourly output.

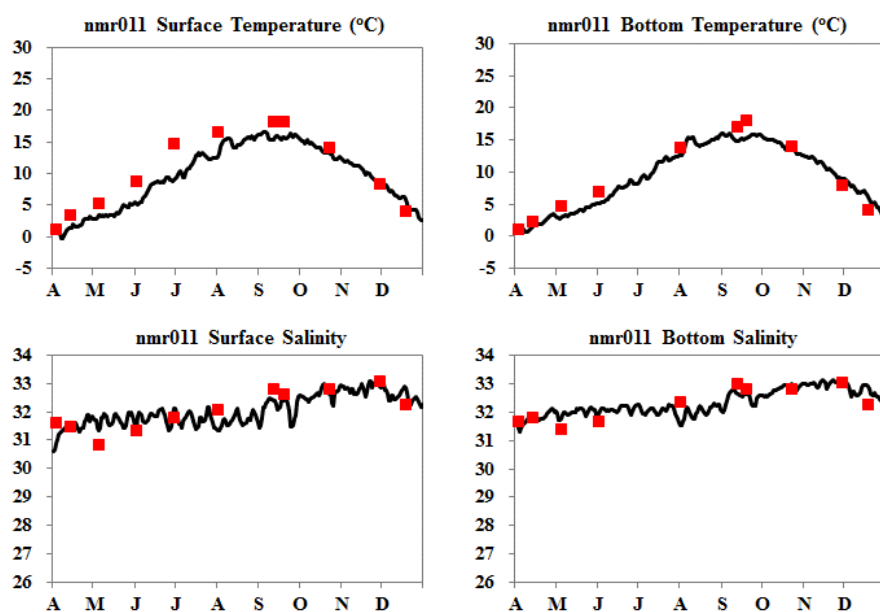


Fig. 5.4.2-2. Modelled (solid line) and observed (square) surface and bottom water temperature (a) and salinity (b) at nmr011 of Nemuro Bay from April 2011 to December 2011. Model results were hourly output. Observed data were obtained from Hokkaido Research Organization, Fisheries Research Department.

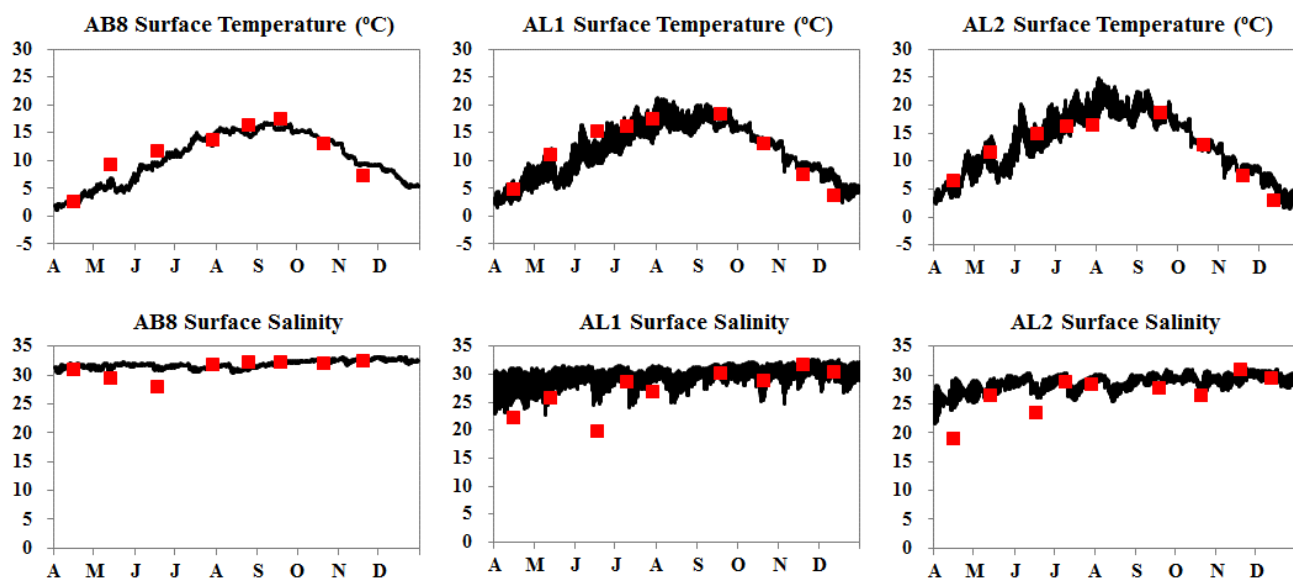


Fig. 5.4.2-3. Modelled (solid line) and observed (square) surface water temperature and salinity at AB8 (bay-center), AL1 (lake-mouth) and AL2 (lake-center) in Akkeshi Lake and Akkeshi Bay from April 2014 to December 2014. Model results were hourly output.

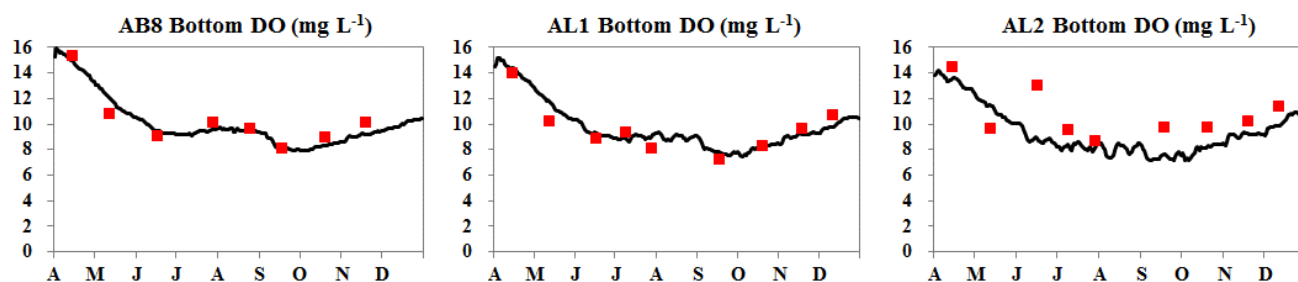


Fig. 5.4.2-4. Modelled (solid line) and observed (square) bottom dissolved oxygen concentration at AB8 (bay-center), AL1 (lake-mouth) and AL2 (lake-center) in Akkeshi Lake and Akkeshi Bay from April 2014 to December 2014. The model results are expressed as daily mean values.

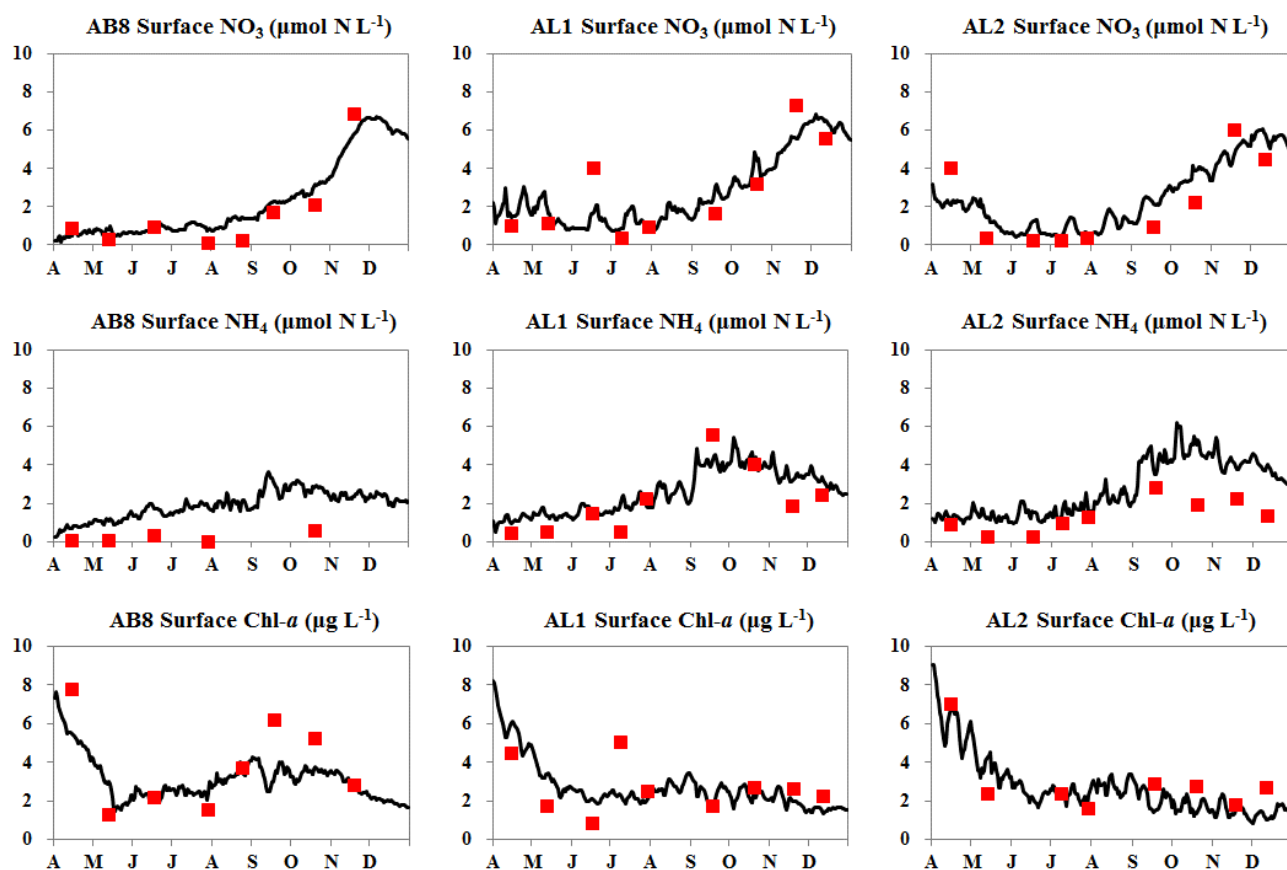


Fig. 5.4.2-5. Modelled (solid line) and observed (square) surface nitrate+nitrite, ammonium, and chlorophyll *a* (Chl-*a*) concentrations at AB8 (bay-center), AL1 (lake-mouth) and AL2 (lake-mouth) in Akkeshi Lake and Akkeshi Bay from April 2014 to December 2014. The model results are expressed as daily mean values.

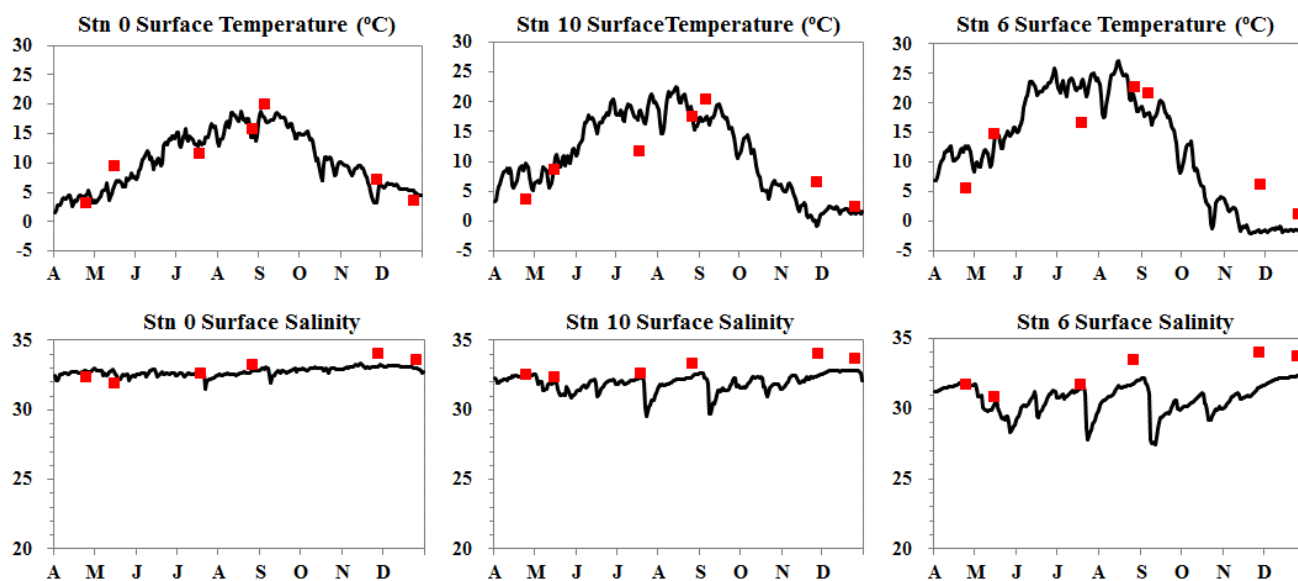


Fig. 5.4.2-6. Modelled (solid line) and observed (square) surface water temperature and salinity at Stn 0 (lagoon-mouth), Stn 10 (lagoon-center) and Stn 6 (lagoon-back) in Hichirippu Lagoon from April 2007 to December 2007. Model results were hourly output. Observed data were cited from Komorita et al. (2012).

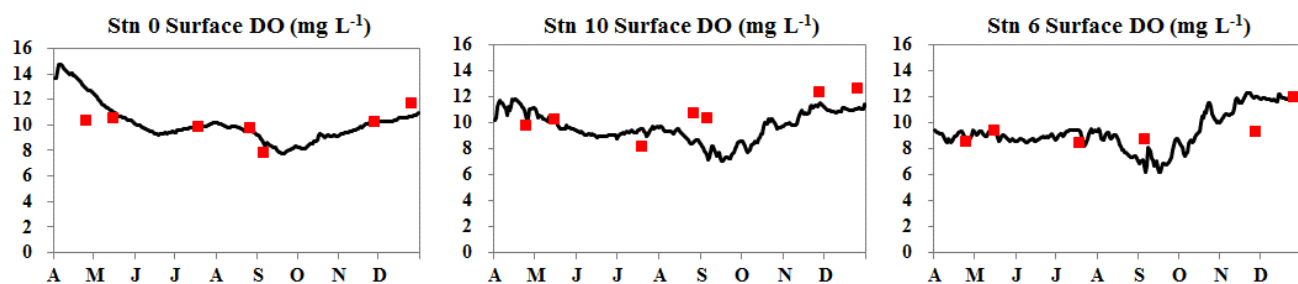


Fig. 5.4.2-7. Modelled (solid line) and observed (square) surface or bottom dissolved oxygen concentration at Stn 0 (lagoon-mouth), Stn 10 (lagoon-center) and Stn 6 (lagoon-mouth) in Hichirippu Lagoon from April 2007 to December 2007. The model results are expressed as daily mean values. Observed data were cited from Komorita et al. (2012).

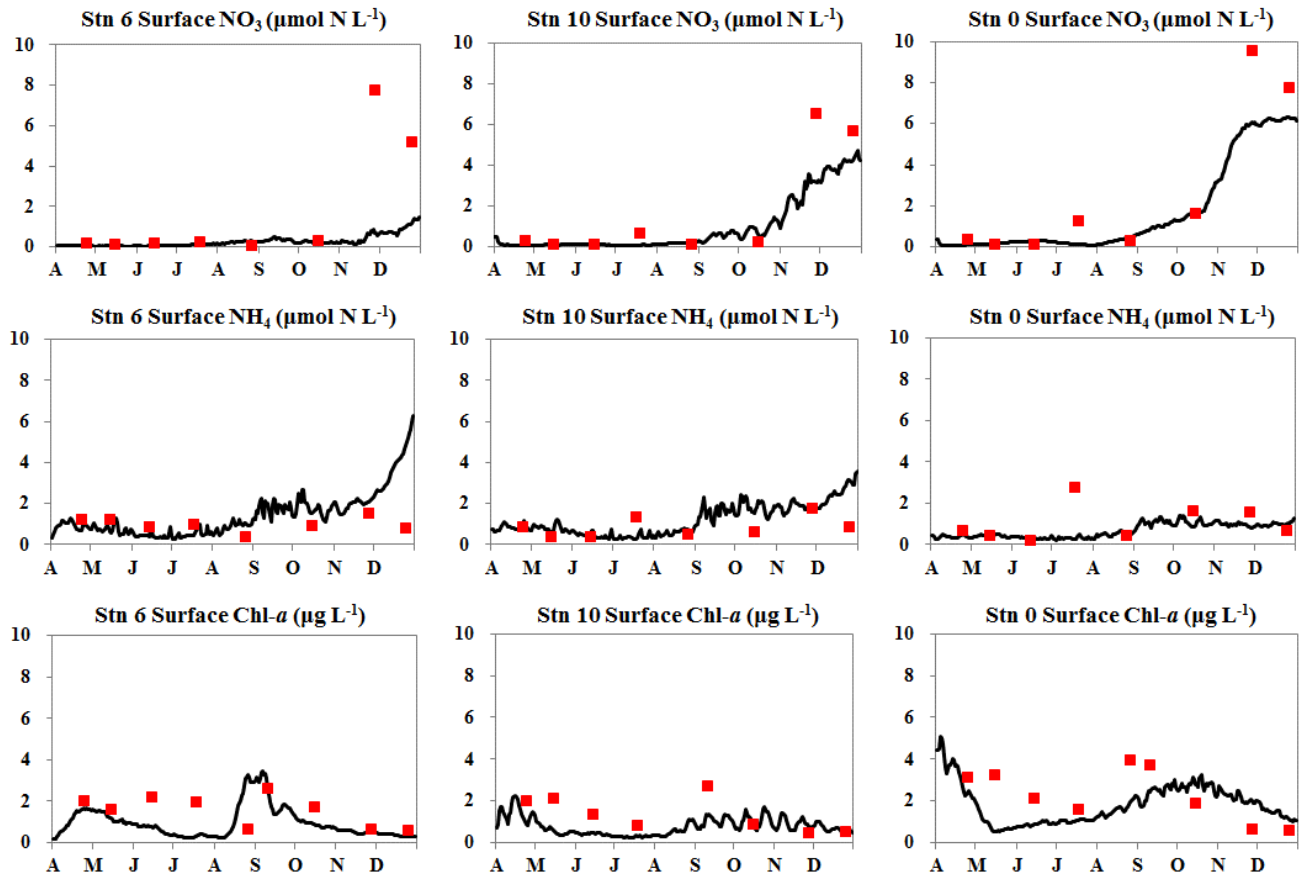


Fig. 5.4.2-8. Modelled (solid line) and observed (square) surface nitrate+nitrite, ammonium, and chlorophyll *a* (Chl-*a*) concentrations at Stn 0 (lagoon-mouth), Stn 10 (lagoon-center) and Stn 6 (lagoon-mouth) in Hichirippu Lagoon from April 2007 to December 2007. The model results are expressed as daily mean values. Observed data were cited from Komorita et al. (2012).

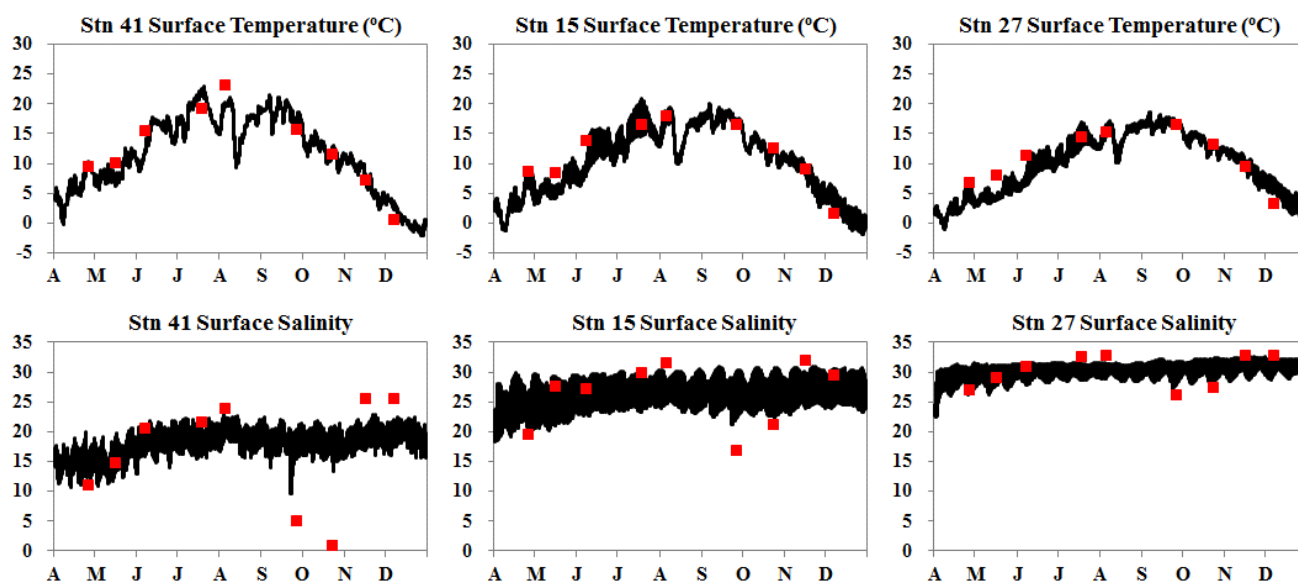


Fig. 5.4.2-9. Modelled (solid line) and observed (square) surface water temperature and salinity at Stn 41 (lake-back), Stn 15 (narrowed-area) and Stn 27 (lake-mouth) in Furen Lake from April 2011 to December 2011. Model results were hourly output. Observed data were cited from Tsuji & Montani (2016).

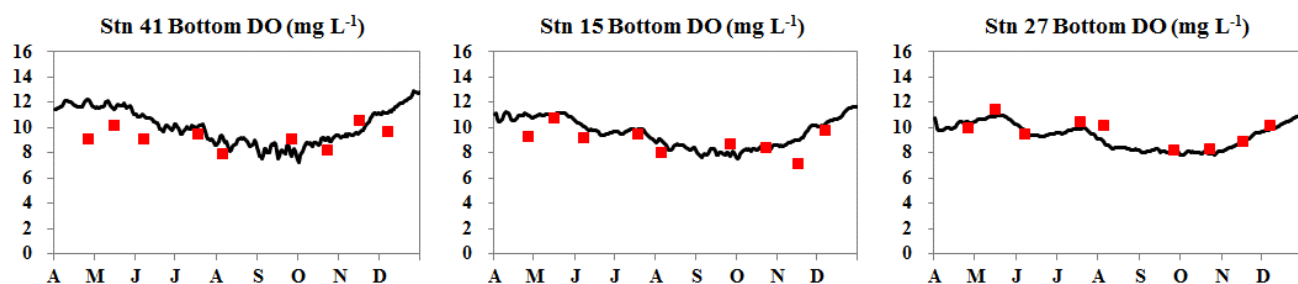


Fig. 5.4.2-10. Modelled (solid line) and observed (square) bottom dissolved oxygen concentration at Stn 41 (lake-back), Stn 15 (narrowed-area) and Stn 27 (lake-mouth) in Furen Lake from April 2011 to December 2011. The model results are expressed as daily mean values. Observed data were cited from Tsuji & Montani (2016).

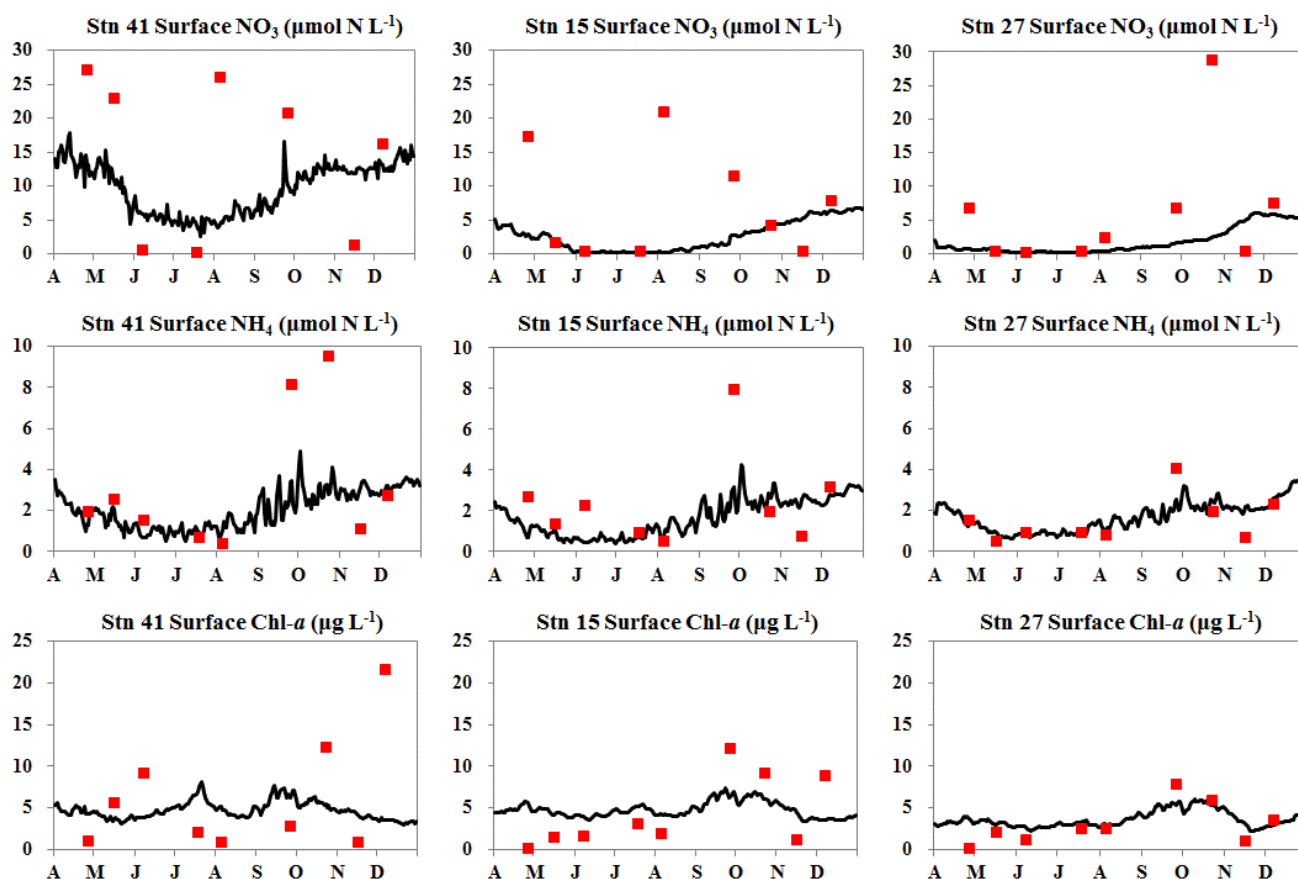


Fig. 5.4.2-11. Modelled (solid line) and observed (square) surface nitrate+nitrite, ammonium, and chlorophyll *a* (Chl-*a*) concentrations at Stn 41 (lake-back), Stn 15 (narrowed-area) and Stn 27 (lake-mouth) in Furen Lake from April 2011 to December 2011. The model results are expressed as daily mean values. Observed data were cited from Tsuji & Montani (2016).

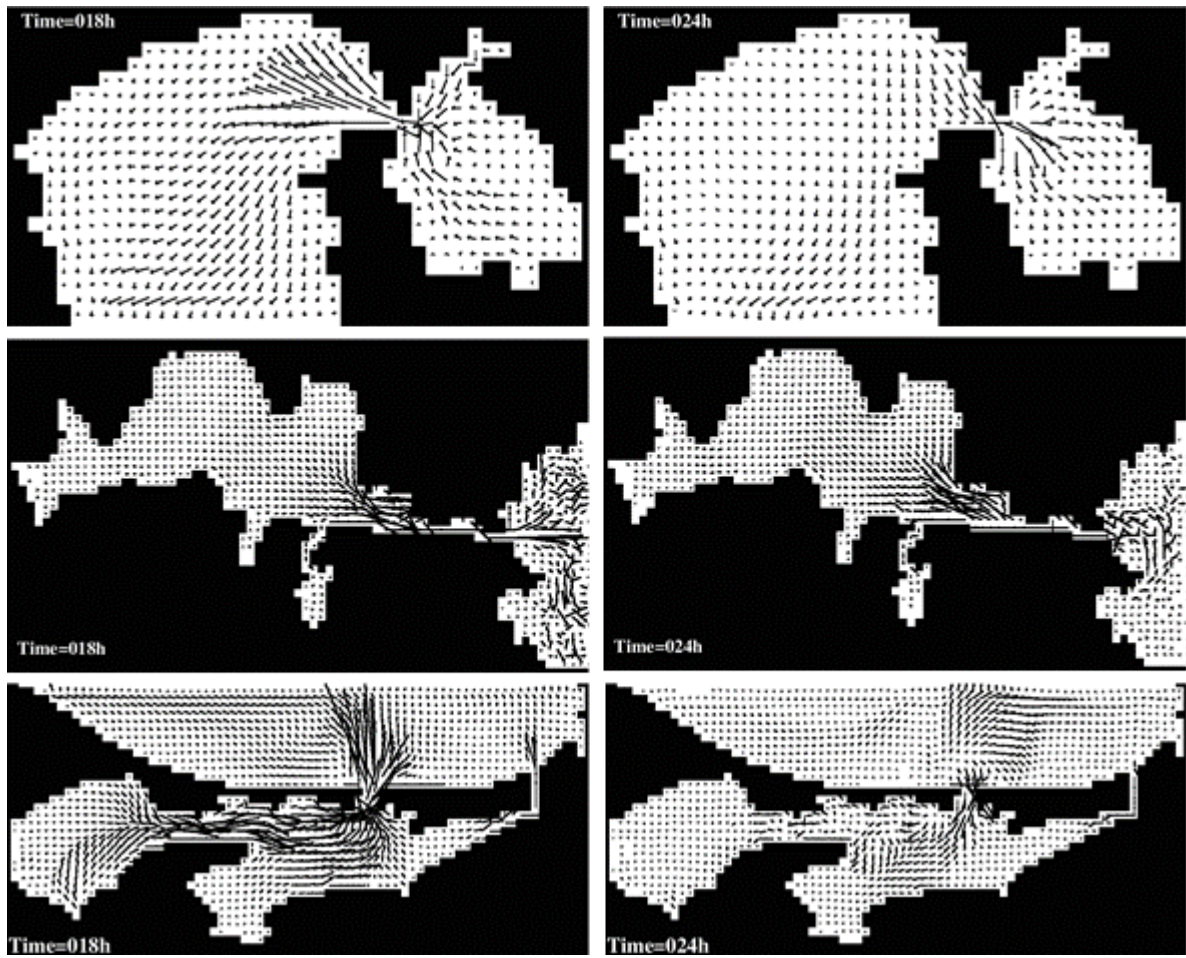


Fig. 5.4.3-1. Examples of horizontal distribution of surface current in flood tide (left panel) and ebb tide (right panel) in Akkeshi (top panel), Hichirippu (middle panel), and Furen (bottom panel) in early April simulated by the model.

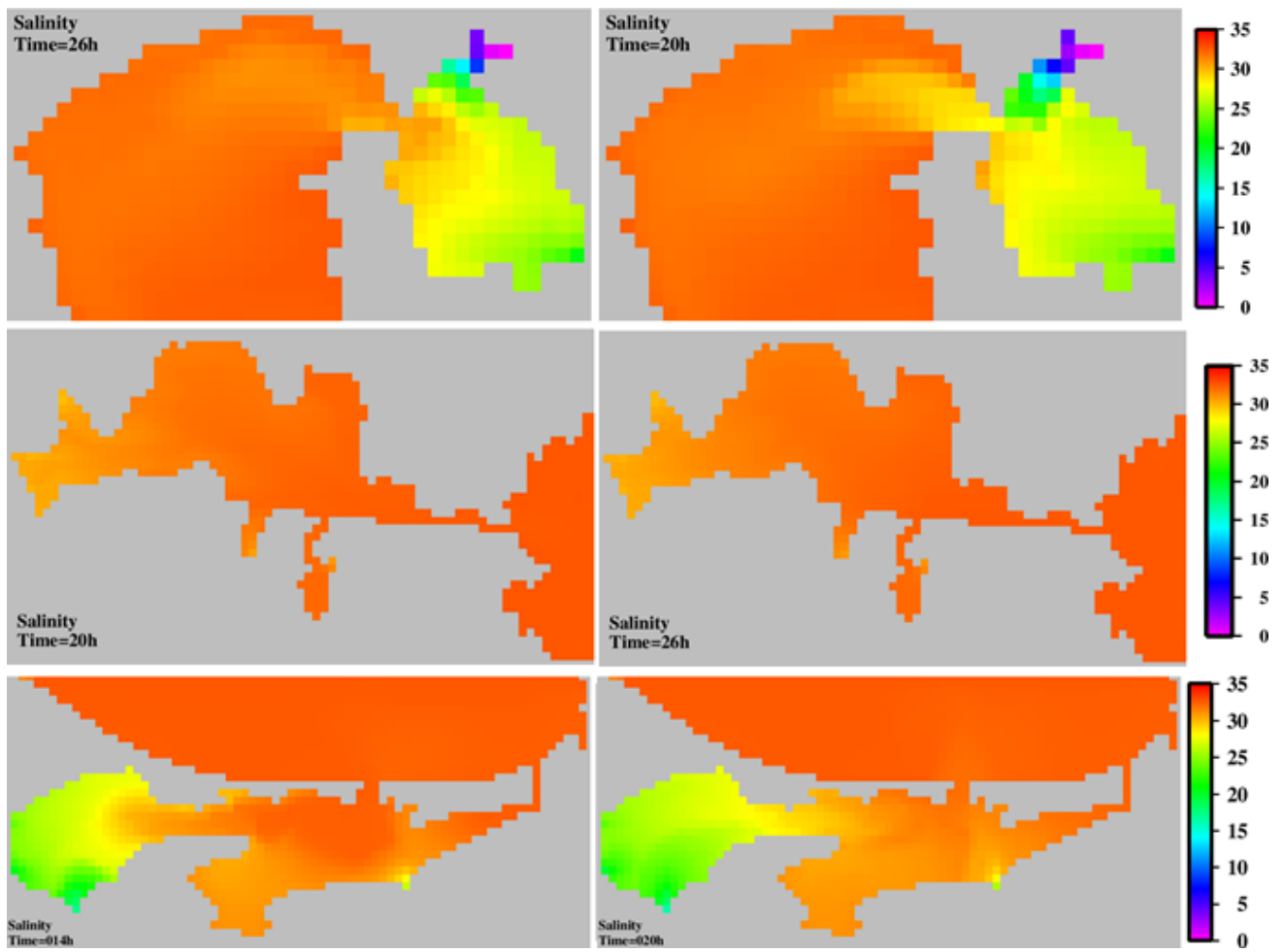


Fig. 5.4.3-2. Examples of horizontal distribution of surface salinity in flood tide (left panel) and ebb tide (right panel) in Akkeshi (top panel), Hichirippu (middle panel), and Furen (bottom panel) in early April simulated by the model.

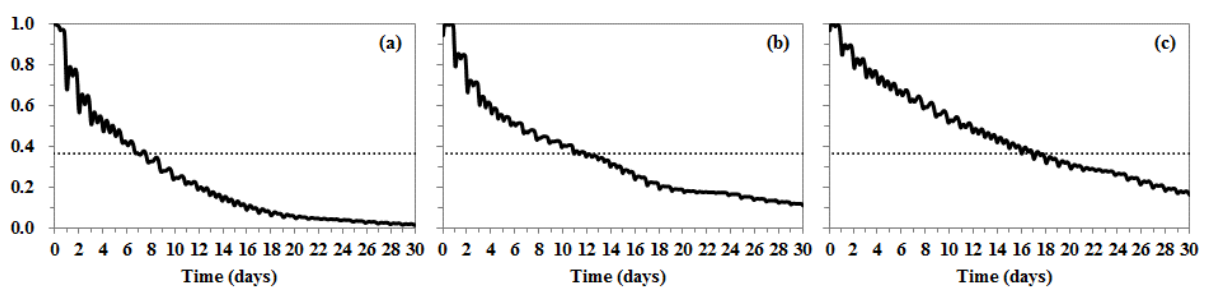


Fig. 5.4.3-3. Time variation of relative tracer amount in Akkeshi Lake (a), Hichirippu Lagoon (b), and Furen Lake (c). Dashed lines indicate the value of $1/e$.



Fig. 5.4.3-4. Horizontal distribution of flushing time (days) at each grid in Akkeshi Lake, Hichirippu Lagoon, and Furen Lake simulated by the model.

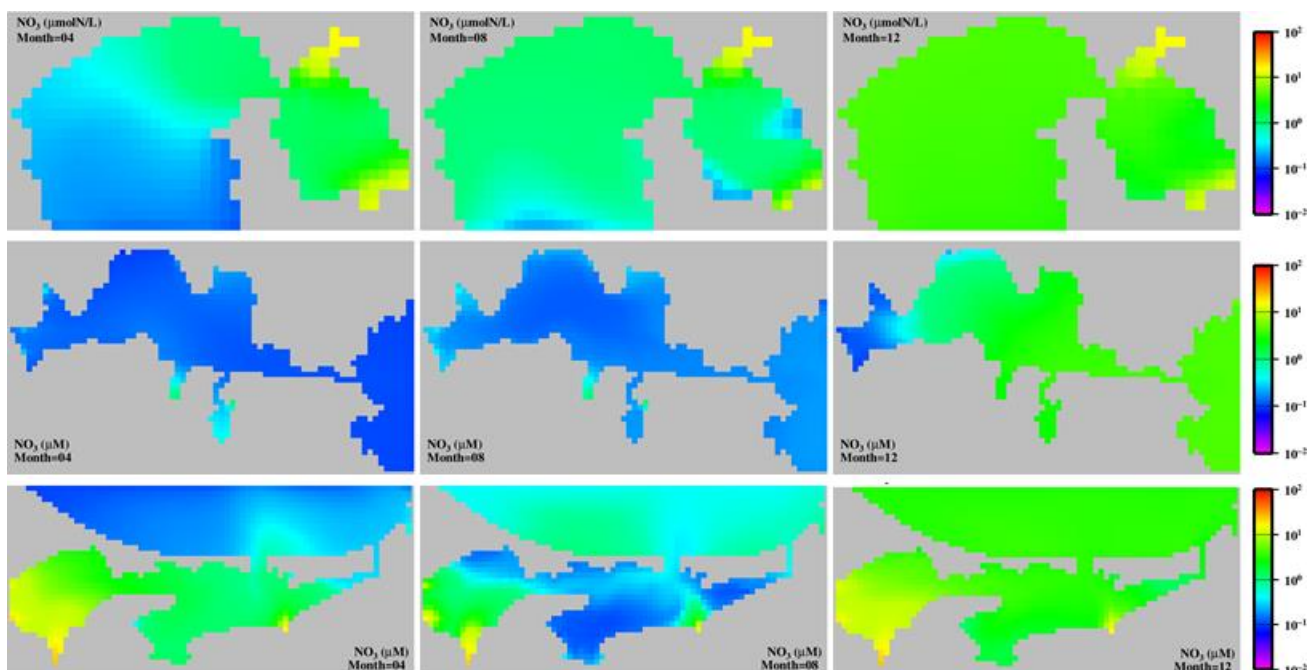


Fig. 5.4.3-5. Horizontal distribution of surface NO_3 concentration ($\mu\text{mol N L}^{-1}$) in Akkeshi (upper panel), Hichirippu (middle panel), and Furen (bottom panel) in April, August, and December simulated by the model. The model results are expressed as monthly mean values.

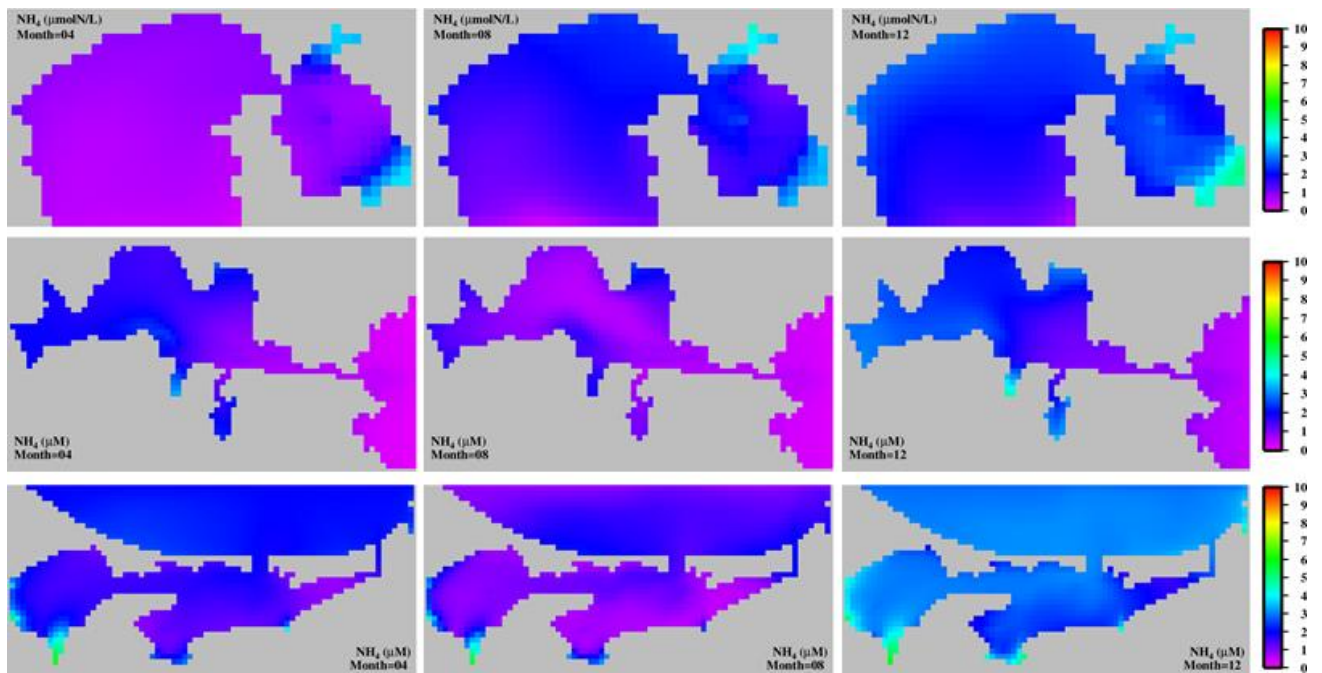


Fig. 5.4.3-6. Horizontal distribution of surface NH_4 concentration ($\mu\text{mol N L}^{-1}$) in Akkeshi (upper panel), Hichirippu (middle panel), and Furen (bottom panel) in April, August, and December simulated by the model. The model results are expressed as monthly mean values.

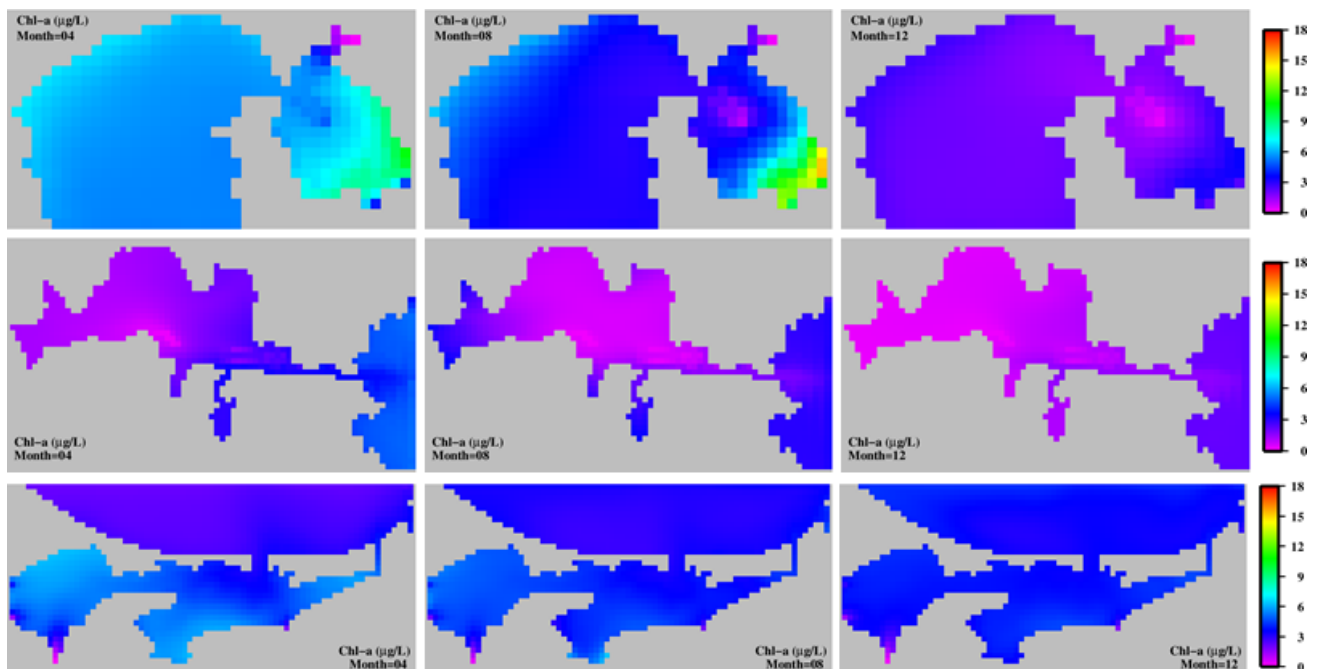


Fig. 5.4.3-7. Horizontal distribution of surface Chl-a concentration ($\mu\text{g L}^{-1}$) in Akkeshi (upper panel), Hichirippu (middle panel), and Furen (bottom panel) in April, August, and December simulated by the model. The model results are expressed as monthly mean values.

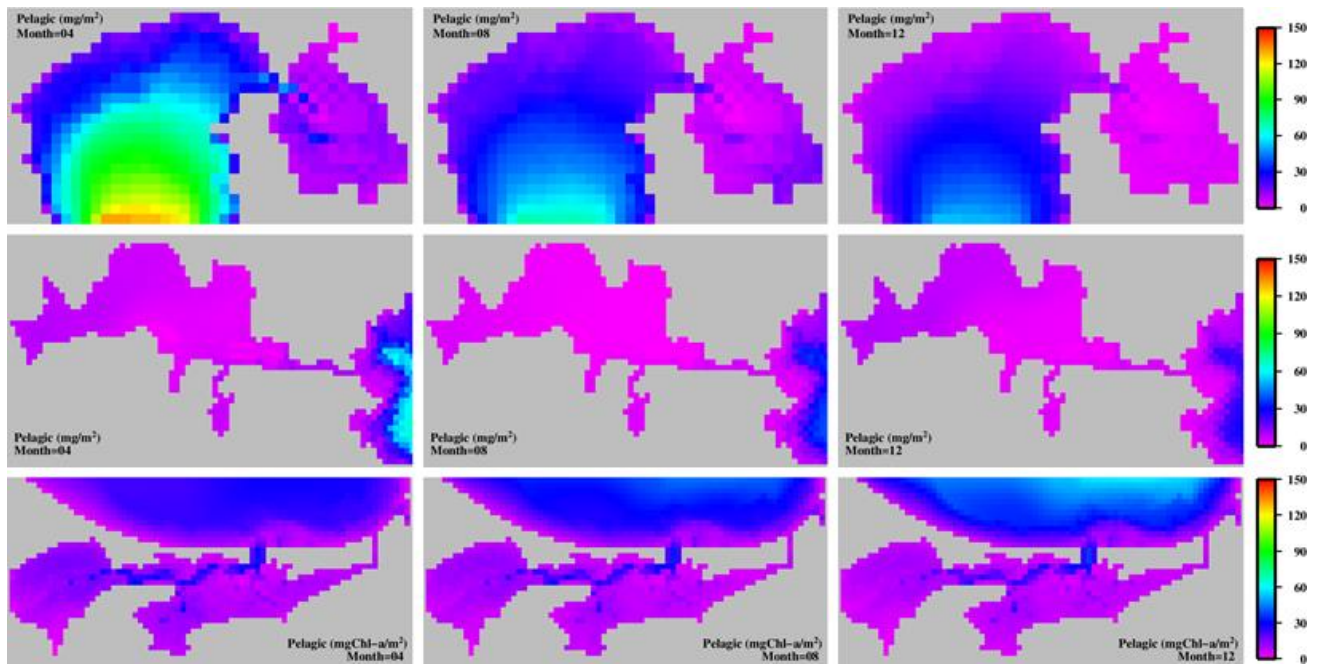


Fig. 5.4.3-8. Horizontal distribution of phytoplankton (*PHY*) + resuspended microphytobenthos (*SBA*) biomass per unit area ($\text{mg Chl-}a \text{ m}^{-2}$) in Akkeshi (upper panel), Hichirippu (middle panel), and Furen (bottom panel) in April, August, and December simulated by the model. The model results are expressed as monthly mean values.

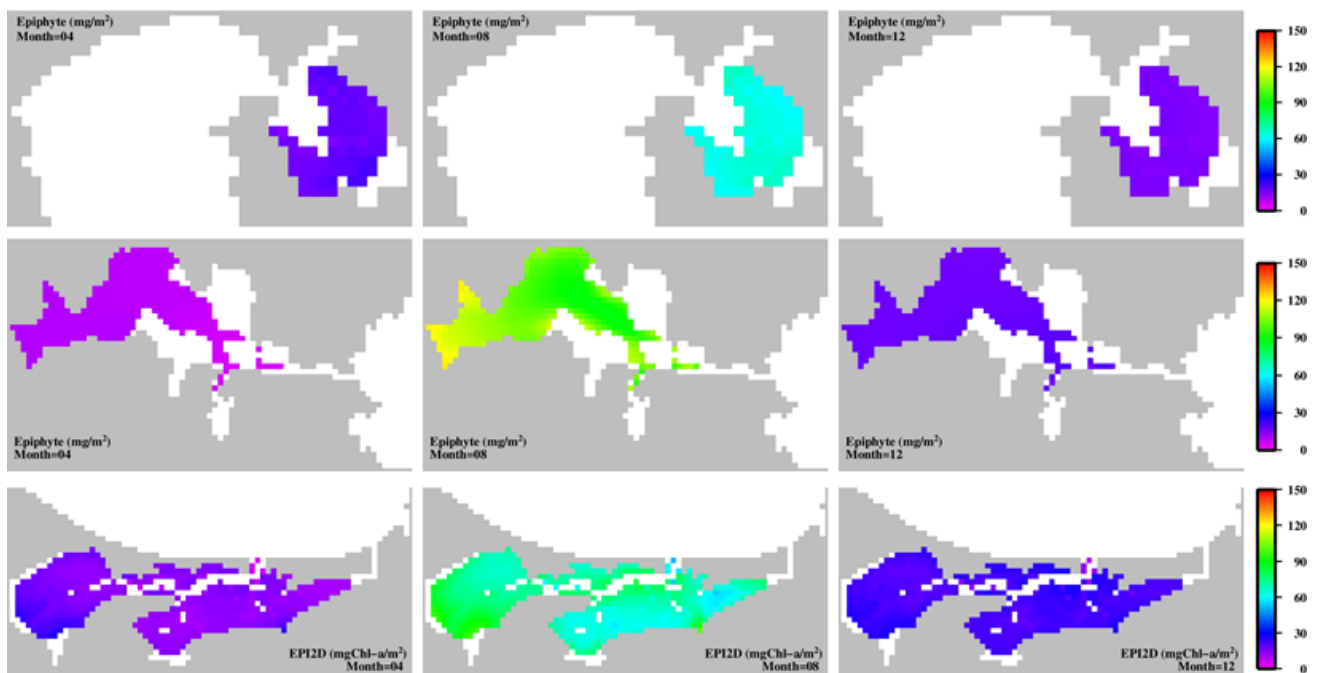


Fig. 5.4.3-9. Horizontal distribution of epiphyte (*EPI*) biomass per unit area ($\text{mg Chl-}a \text{ m}^{-2}$) in Akkeshi (upper panel), Hichirippu (middle panel), and Furen (bottom panel) in April, August, and December simulated by the model. The model results are expressed as monthly mean values.

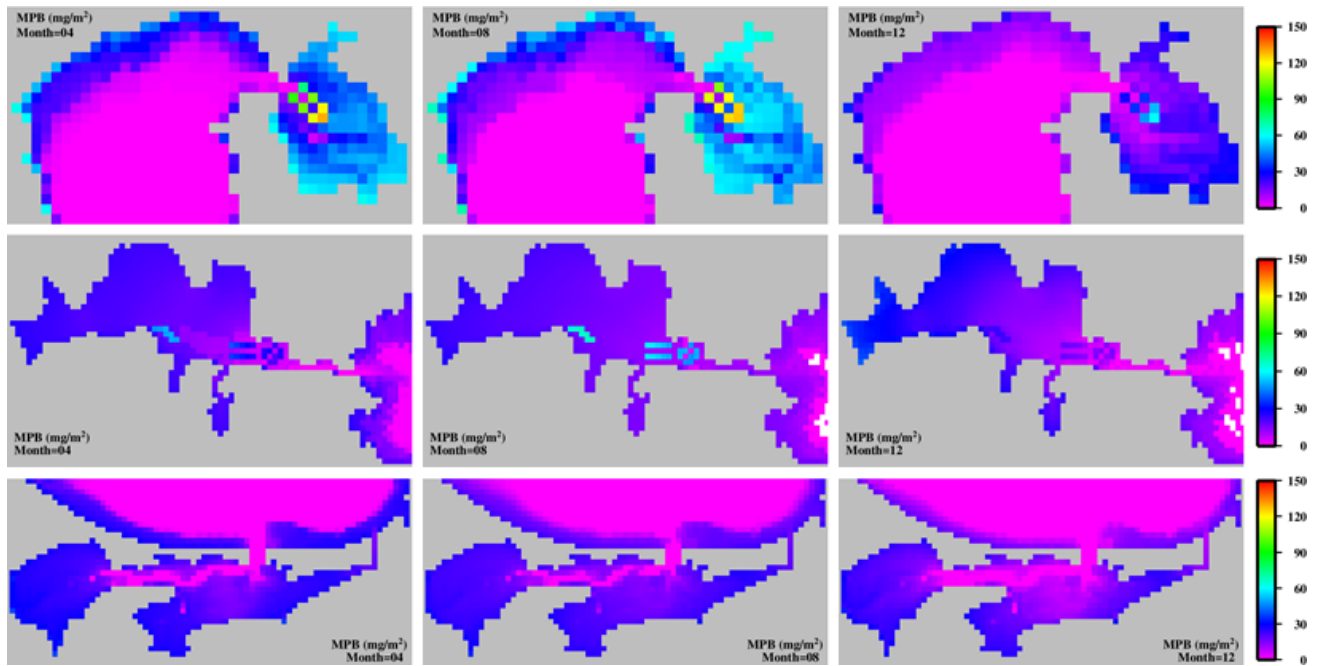


Fig. 5.4.3-10. Horizontal distribution of microphytobenthos (*MPB*) biomass per unit area ($\text{mg Chl-}a \text{ m}^{-2}$) in Akkeshi (upper panel), Hichirippu (middle panel), and Furen (bottom panel) in April, August, and December simulated by the model. The model results are expressed as monthly mean values.

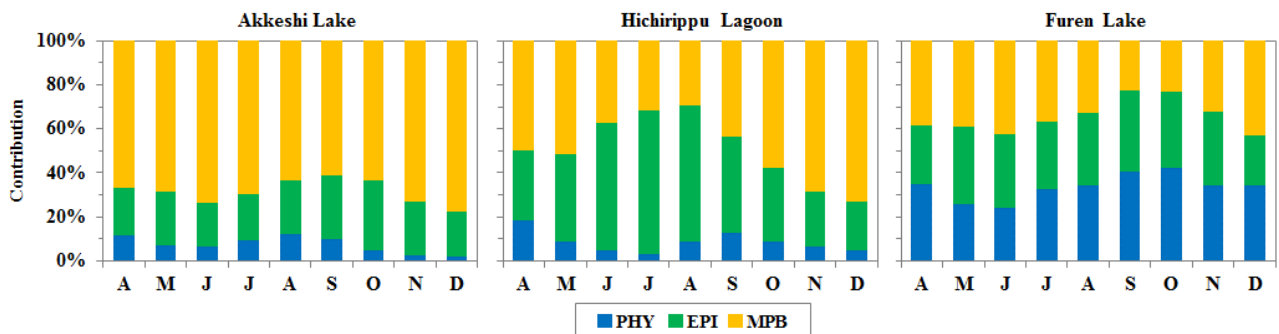


Fig. 5.4.3-11. Seasonal variation of contribution ratio by each primary producer (phytoplankton *PHY*, epiphyte *EPI*, and microphytobenthos *MPB*) to total microalgal production in Akkeshi Lake, Hichirippu Lagoon, and Furen Lake from April to December simulated by the model. Model results are expressed as monthly mean values.

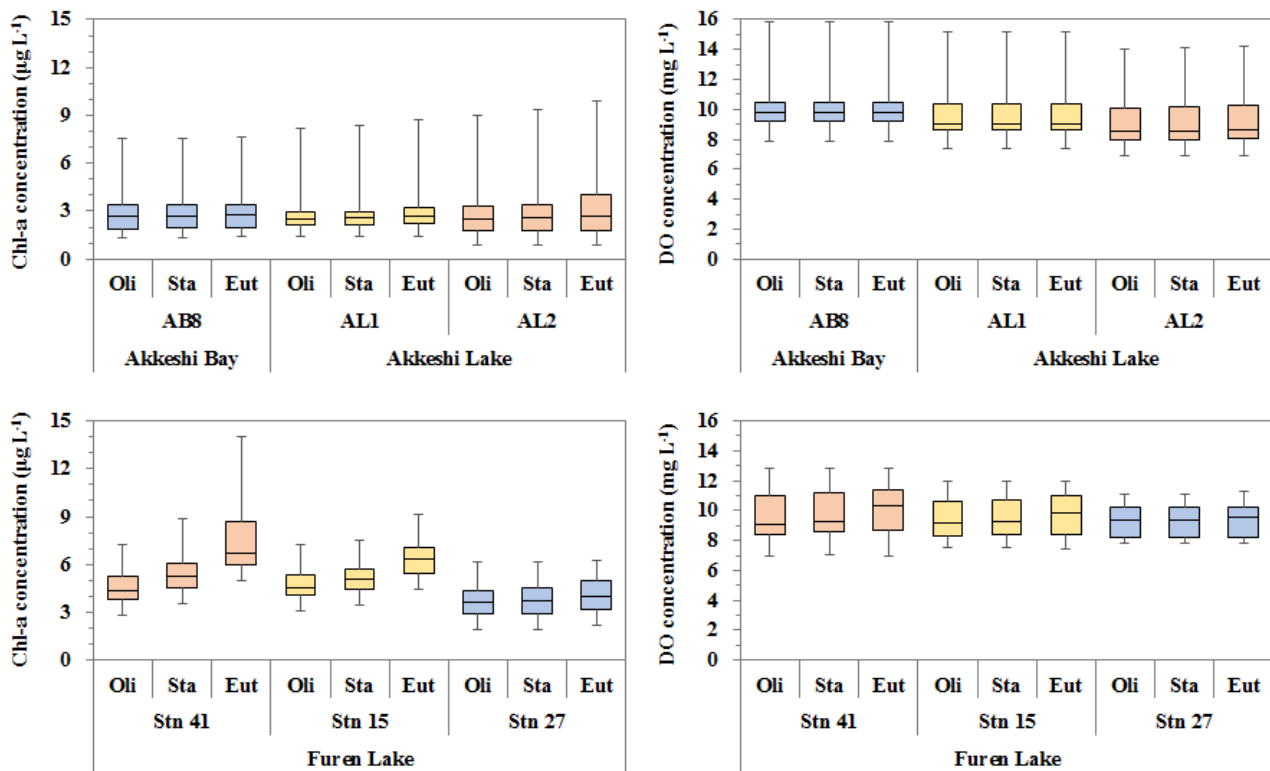


Fig. 5.4.5-1. Variation of depth-averaged Chl-*a* concentration range (left panel) and bottom dissolved oxygen concentration range (right panel) to river loading changes (Oli: oligotrophication case, Sta: standard case, Eut: eutrophication case) in Akkeshi Lake and Bay (top panel) and Furen Lake (bottom panel) simulated by the model. Box plots depict the median (line within the boxes), 25th and 75th percentiles (lower and upper edges of the boxes), and minimum and maximum (lower and upper error bars) of the data.

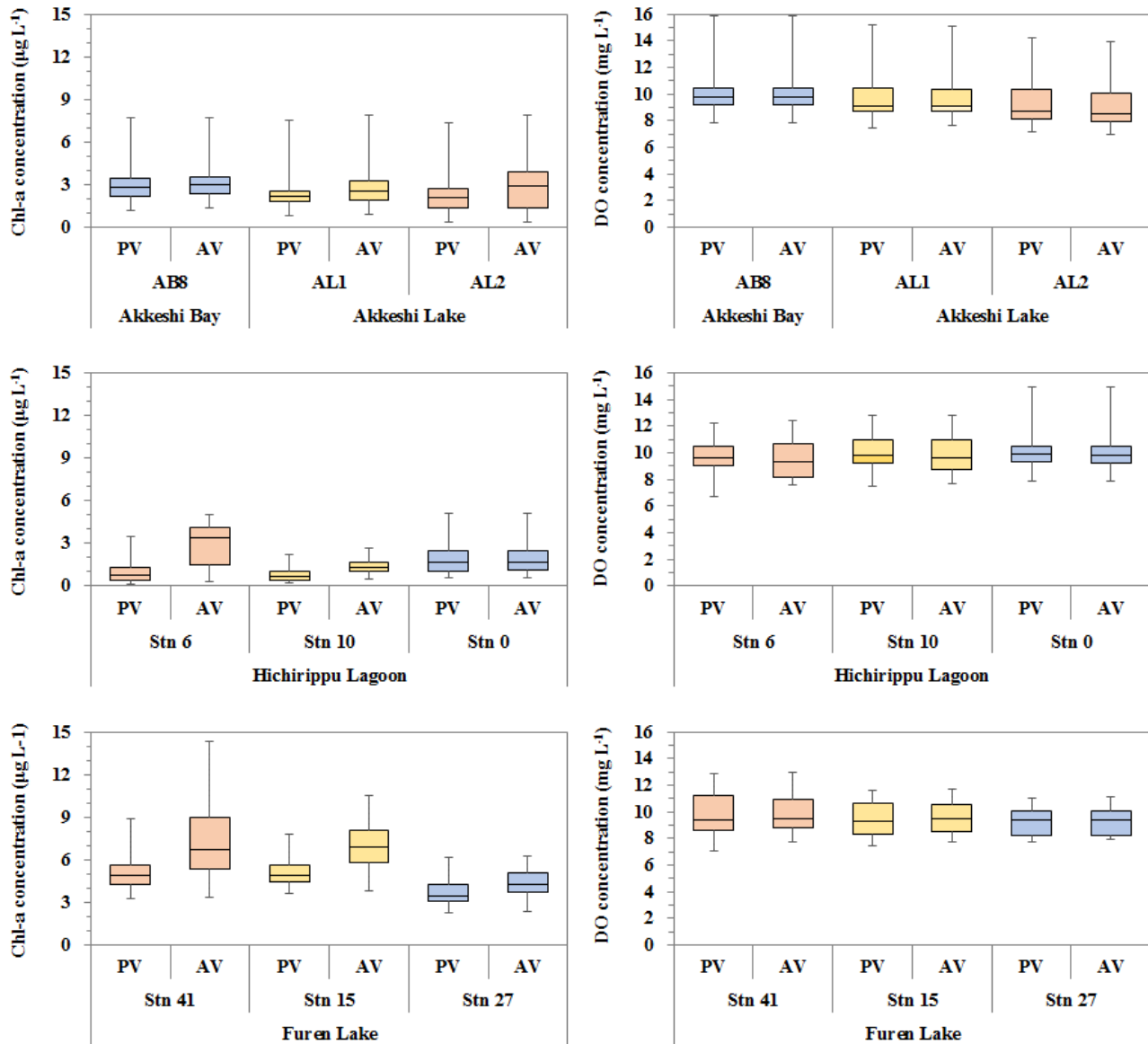


Fig. 5.4.5-2. Variation of depth-averaged Chl-*a* concentration range (left panel) and bottom dissolved oxygen concentration range (right panel) under presence of vegetation (PV) and absence of vegetation (AV) in Akkeshi Lake and Akkeshi Bay (top panel), Hichirippu Lagoon (middle panel), and Furen Lake (bottom panel) simulated by the model. Box plots depict the median (line within the boxes), 25th and 75th percentiles (lower and upper edges of the boxes), and minimum and maximum (lower and upper error bars) of the data.

総論

本研究は沿岸域の低次生物生産を支えるメカニズムを解明することを主な目的とし、亜寒帯汽水湖における基礎生産者と懸濁物食性二枚貝類の動態に着目した。また、富栄養化（貧栄養化）や海草藻場の減少といった多くの海域が抱える問題を想定し、これらの環境変化に対する生態系の脆弱性について評価した。

浅海域では海底まで十分に光が届くことが多いため、多様な基礎生産者（植物プランクトン、海草類、葉上付着藻類、底生微細藻類等）が存在する。生態系モデルを用いたシミュレーションの結果からは、水深の浅い汽水湖内では底生微細藻類や付着藻類による一次生産量が植物プランクトンのそれを上回っており、物質循環に果たす役割が非常に大きいことが明らかとなった。また、多様な基礎生産者由来の有機物は二枚貝類（アサリ、マガキ）の生産に大きく寄与していることが示された。特に、底生微細藻類は再懸濁過程によりアサリの成長を支えており、この結果は先行研究（e.g., Kasim & Mukai, 2006 ; Komorita et al., 2014）を支持するものであった。本地域では富栄養化に対して極端な水質の悪化（赤潮の発生、貧酸素水塊の形成）が生じる可能性が低いことが示された。一方、貧栄養化に対しては湖内の生産性は低下し、適切な負荷量が生産性の維持には不可欠であることが分かる。海草藻場の減少に対しても生産量が低下することが示され、海草藻場のもつ生態系サービスについて定量的に評価することができた。懸濁物食性二枚貝類が物質循環に果たす役割に着目すると、水柱内ではマガキ等による濾水活動によって植物プランクトン群集の増殖が抑制されているのに加えて、富栄養化に対して **Chl-*a*** 濃度を低く抑えるのに寄与していることが明らかとなった。また、栄養塩濃度が低下する初夏には二枚貝による液体排泄が微細藻類の生産を支えるのに効果的であることが示された。このことにより、懸濁物食性二枚貝が懸濁物質のシンクかつ栄養塩のソースとして機能していることを定量的に示すことができた。2章から4章にかけて厚岸湖・厚岸湾を対象に開発した数値モデルを、5章で火散布沼や風蓮湖にも適用することでモデルの汎用性が確認され、本モデルは沿岸域管理のためのツールとして広く用いることができると考えられる。

本研究では流域や汽水湖内での環境変化に対する生態系の応答について検証したが、より大きな空間スケールでの環境変化が報告されている。北太平洋の外洋域では地球温暖化が原因と考えられる表層水温の上昇 (Levitus et al., 2000) や表層塩分の低下 (Boyer et al., 2005), それらに伴う混合層深度の浅化 (Joyce & Dunworth-Baker, 2003) が広い範囲で観測されている。外洋域では栄養塩の大部分は鉛直混合によって中層から表層へと供給される。そのため、成層の強化によって中層からの栄養塩供給が減少したことによると考えられる栄養塩濃度の低下が、北太平洋の多くの海域で確認されている（田所ら, 2008, see references therein）。厚岸湾に流入する水塊の栄養塩濃度が将来的にどの程度変化するかを予測することは容易ではないが、厚岸湾外の栄養塩濃度の低下が厚岸湾ひいては厚岸湖の生産性の減少につながることは十分に考えられる。加えて、温暖化の影響により結氷期間や結氷の度合いが変化していることが他の

湖沼で報告されており（新井，2000；Magnuson et al., 2000），今後は結氷の有無や強度の変化が生態系に与える影響を評価していく必要がある．亜寒帯域は温暖化による水温上昇の影響をより強く受ける可能性のある地域であり（仲敷ら，2005），物理場とともに低次生態系の変動について注意深くモニタリングをしていくことが求められる．

河川を通じての栄養塩の供給は湖内の栄養塩濃度の分布に大きく寄与することがあるが，河川や外洋からの栄養塩供給に加えて，近年地下水（SGD：submarine groundwater discharge）による栄養塩供給の重要性が指摘されている（Slomp & Cappellen, 2004；Kroeger et al., 2007）．本研究域では背後に湿地帯が広がっていることが多く，地下水の水質への影響は少なくないことが想定される．そのため，沿岸域の生物生産を支えるメカニズムの解明には様々なソースからの供給量を定量化することが求められる．

気象条件の変化，河川流量・負荷量の変化，外洋水の水質変化等に対して沿岸域の生態系がどのように応答するかを予測し，その影響を評価していくことは持続的な環境を実現するためには重要な課題である．生物・化学・物理過程の相互作用を表現できる数値モデル（生態系モデル）は，物質循環過程の定量化や環境変化に対する生態系の応答を機構的に解明できる有効なツールとなりうる．沿岸域，特に汽水湖は河川水と外海水の影響を強く受ける場所であり，河川－汽水湖－沿岸－外洋を網羅した調査及び多様な基礎生産者と養殖二枚貝類の動態の解明を今後も進めていく必要がある．

謝辞

北海道大学大学院環境科学院 門谷茂 特任教授，北海道大学 岸道郎 名誉教授には長きに渡りご指導いただきました。北海道大学大学院環境科学院 工藤勲 教授，仲間雅裕 教授，北海道大学大学院水産科学研究院 上野洋路 准教授には研究全般に関してご指導いただきました。

北海道大学北方生物圏フィールド科学センター水圏ステーション 厚岸臨海実験所 伊佐田智規 助教，濱野章一 技術専門職員，桂川英徳 技術専門職員をはじめ実験所の皆様には厚岸での調査・分析など全般にわたって長期間大変お世話になりました。

国立研究開発法人水産研究・教育機構 増養殖研究所 長谷川夏樹 博士，北海道区水産研究所 鬼塚年弘 博士，伊藤 明 博士には厚岸湖での調査に際してご協力とご助言をいただきました。

厚岸町かき種苗センター 武山悟 様には厚岸でのカキ調査に際してご協力をいただいたとともに，試料を提供いただきました。

北海道大学大学院水産科学研究院 尹錫鎭 博士，大学共同利用機関法人情報・システム研究機構 国立極地研究所 照井健志 博士にはモデルの改良・実行環境の構築にあたって多大なご助言をいただきました。また，岸研究室，上野研究室の皆様には研究室での生活に際してお世話になりました。

森田康 氏，杉田あかね 氏，矢田部創 氏をはじめ門谷研究室，工藤研究室の皆様には試料の分析に当たって多大なご協力をいただきました。また，張間千鶴 氏，辻泰世 氏には風蓮湖での調査結果を，熊本県立大学 小森田智大 講師には火散布沼での調査結果を，独立行政法人北海道立総合研究機構・根室地区水産技術普及指導所には根室湾での調査結果をご提供いただきました。

大学共同利用機関法人情報・システム研究機構 統計数理研究所には共同利用を通じてスーパーコンピューターを使用させていただきました。

最後に，本研究の一部は「公益財団法人日本科学協会 笹川科学研究助成」，「厚岸水鳥観察館」，「一般財団法人 かき研究所」，「一般財団法人 みなと総合研究財団」，「公益財団法人河川財団 河川基金」の助成を受けて行われました。ご支援に深く御礼申し上げます。

付録A（流動モデル）

流動モデルは Princeton Ocean Model (Blumberg & Mellor, 1987) をベースとし、気象変化、潮位変動、外海水の流入、河川水の流入を考慮したものとなっている。鉛直方向の渦動粘性係数・渦動拡散係数に Mellor-Yamada レベル 2.5 を、水平方向には SGS モデルを使用している (Mellor & Yamada, 1982)。本モデルは計算時間の短縮のため、水位と水平方向の流速フラックスを二次元で計算する外部モード (external mode) と、鉛直カラム内の流動を計算する内部モード (internal mode) で構成されている。

● 熱収支の計算

海面を通じての熱の出入り Q ($\text{cal cm}^{-2} \text{sec}^{-1}$) には、太陽からの短波放射 Q_S (short wave radiation)、海洋からの正味の長波放射 Q_B (long wave radiation)、海水と大気の接触面における対流や伝導による顕熱輸送 Q_H (sensible heat transfer)、海水の蒸発による潜熱輸送 Q_E (latent heat transfer) の 4 つの形式があり、以下の式により求められる (Hirose et al., 1996)。なお、海底面を通しての熱交換は考慮していない。熱収支の計算で用いたパラメータを Table A-1 に示す。

$$Q = Q_S - (Q_B + Q_H + Q_E)$$

$$Q_S = Q_{s0} \cdot \frac{1}{d\text{leng}} \cdot \frac{1}{86400} \cdot 10^{-4} \cdot 10^6 \cdot \frac{1}{4.19} \cdot (1 - \text{ref})$$

$$Q_B = s \cdot \sigma \cdot (T_w + 273.15)^4 \cdot (0.254 - 0.00495 \cdot E_a) \cdot (1 - c \cdot C) + 4 \cdot s \cdot \sigma \cdot (T_w + 273.15)^3 \cdot (T_w - T_a)$$

$$Q_H = C_a \cdot \rho_a \cdot C_H \cdot (T_w - T_a) \cdot W \cdot 0.1$$

$$Q_E = L \cdot \rho_a \cdot C_E \cdot (q_s - q_a) \cdot W$$

$$E_a = E_s \cdot hu$$

$$E_s = 6.1078 \cdot 10^{7.5 \cdot T_a / (237.3 + T_a)}$$

$$\rho_a = 1.293 \cdot \frac{273.15}{T_a + 273.15} \cdot \frac{P_a}{1013.25} \cdot \left(1 - 0.378 \cdot \frac{E_a}{P_a} \right)$$

$$q_s = \frac{0.622 \cdot E_s}{P_a - 0.378 \cdot E_s}$$

$$q_a = \frac{0.622 \cdot E_a}{P_a - 0.378 \cdot E_a}$$

● 水収支の計算

計算領域内の水の体積の変化量は、河川からの淡水流入量、海面への降水量、海面からの淡水の蒸発量、外海への海水流出量、外海からの海水流入量によって求められる。なお、本モデルでは海底からの地下水の流入は考慮していない。

● 気象条件の設定

気象庁の AMeDAS (<http://www.data.jma.go.jp/gmd/risk/obsdl/index.php>) から気温、降水量、風向風速、相対湿度、雲量、大気圧の 1 日もしくは 1 時間毎の観測値を、また、農研機構の全天日射量推定モデル (<http://agrid.diasjp.net/model/solar-radiation/?gui=station&lang=ja>) から全天日射量の推定値を取得した (Table A-2)。厚岸、火散布、風蓮における計算対象年の気象パラメータの日変動をそれぞれ Fig. A-1, A-2, A-3 に示す。なお、各格子点では同一の気象条件を与え、格子間の空間変動は考慮していない。

● 河川流量・水温の設定

別寒辺牛川における平水時の河川流量 RD_{Bek} ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$) は Yoon et al. (2011) から計算対象時刻の 168 時間前までの積算降水量 Pr_{168} (mm) を用いて以下の式により 1 時間毎の値を推定した。

$$RD_{Bek} = 0.335 \cdot Pr_{168} + 14.57$$

大別川、尾幌川、トキタイ川、東梅川の流量については別寒辺牛川との流域面積（別寒辺牛川：378.97 km^2 ，大別川：38.68 km^2 ，尾幌川：29.30 km^2 ，トキタイ川：19.51 km^2 ，東梅川：7.59 km^2 ）比から算出した。なお、融雪期の河川流量は赤羽ら（2003）を参考に別途設定した。

河川水の水温（別寒辺牛川： RT_{Bek} ，大別川： RT_{Obe} ，尾幌川： RT_{Obo} ，風蓮川： RT_{Fur} ，ヤウシュベツ川： RT_{Yau} ，ポンヤウシュベツ川： RT_{Pon} ，別当賀川： RT_{Bet} ）は、調査前 5 日間の気温の平均値 AT_{120} ($^{\circ}\text{C}$) と水温の実測値 RT_{obs} ($^{\circ}\text{C}$) の関係式 (Figs. A-4, A-5) から 1 時間毎の値を推定した (Table A-3)。

$$RT = a \cdot AT_{120} + b$$

火散布沼に注ぐ小河川（クリーク）の水温は不明であったため、厚岸流域の尾幌川と同じ式を用いて水温を算出した。なお、予測水温が零下になった場合は水温を零度とした。

● 開境界の潮位の設定

開境界における潮位変動は主要 4 分潮 (Table A-4) から算出して与えた。

- 開境界の水温・塩分の設定

大領域モデル（沿岸域スケール）の開境界における各層の水温，塩分は FRA-ROMS

（<http://fm.dc.affrc.go.jp/fra-roms/index.html>）の計算結果を用いた（Fig. A-8）．一方，小領域モデル（汽水湖スケール）の開境界における各層の水温，塩分は大領域モデルの計算結果から設定した（Fig. A-9）．

Table A-1. Parameters used in the heat budget calculation

Symbol	Definition	Value	Unit
Q_{s0}	amount of global solar radiation	calculation	$\text{MJ m}^{-2} \text{ day}^{-1}$
$dleng$	day length	calculation	no dimension
ref	albedo	0.07	no dimension
s	emissivity	0.96	no dimension
σ	Stefan-Boltzman constant	5.7×10^{-8} 1.35×10^{-12}	$\text{W m}^{-2} \text{ K}^{-4}$ $\text{cal cm}^{-2} \text{ K}^{-4} \text{ sec}^{-1}$
T_w	surface water temeprature	calculation	$^{\circ}\text{C}$
E_a	water vapor pressure	calculation	hPa
c	cloud cover coefficient	0.65	no dimension
C	cloud cover (0-1)	JMA observation	no dimension
T_a	air temperature	JMA observation	$^{\circ}\text{C}$
C_a	specific heat of air	0.24	$\text{cal g}^{-1} \text{ K}^{-1}$
ρ_a	air density	calculation	kg m^{-3}
C_H	bulk transfer coefficient of sensible heat	1.1×10^{-3}	no dimension
W	wind speed	JMA observation	m sec^{-1}
L	latent heat coefficient	586	cal g^{-1}
C_E	bulk transfer coefficient of latent heat	1.1×10^{-3}	no dimension
q_s	saturation specific humidity	calculation	hPa
q_a	specific humidity at water surface	calculation	hPa
E_s	saturated water vapor pressure	calculation	hPa
hu	Relative humidity (0-1)	JMA observation	no dimension
P_a	sea-level pressure	JMA observation	hPa

Table A-2. Meteorological data acquisitioning point from AMeDAS operated by Japan Meteorological Agency (JMA). Solar radiation was estimated by the model (<http://agrid.diasjp.net/model/solar-radiation/?gui=station&lang=ja>) and the others were obtained from observed data by JMA (<http://www.jma.go.jp/jma/index.html>).

Meteorological parameter	AMeDAS station			Time step
	Akkeshi	Hichirippu	Furen	
Air temperature	Ohta	Sakakimachi	Nemuro	1 hour
Wind direction	Ohta	Sakakimachi	Nemuro	1 hour
Wind speed	Ohta	Sakakimachi	Nemuro	1 hour
Precipitation	Ohta	Sakakimachi	Nemuro	1 hour
Air pressure	Kushiro	Nemuro	Nemuro	1 hour
Relative humidity	Kushiro	Nemuro	Nemuro	1 hour
Cloud cover	Kushiro	Nemuro	Nemuro	1 day
Solar radiation	Ohta	Sakakimachi	Nemuro	1 day

Ohta ($43^{\circ}05.4' \text{ N}$, $144^{\circ}46.7' \text{ E}$), Kushiro ($42^{\circ}59.1' \text{ N}$, $144^{\circ}22.6' \text{ E}$)

Sakakimachi ($43^{\circ}07.2' \text{ N}$, $145^{\circ}06.6' \text{ E}$), Nemuro ($43^{\circ}19.8' \text{ N}$, $145^{\circ}35.1' \text{ E}$)

Table A-3. Parameters used in the calculation of water temperature

Area	River	a ($^{\circ}\text{C}^{-1}$)	b ($^{\circ}\text{C}$)
Akkeshi basin	Bekanbeushi River	0.81	2.47
	Obetsu River	0.84	2.72
	Oboro River	0.83	2.88
Furen basin	Furen River	0.51	7.26
	Yausyubetsu River	0.81	3.42
	Ponyausyubetsu River	0.67	4.00
	Bettoga River	0.97	1.27

Table A-4. Tidal forcing conditions at open boundary. Data were obtained from Japan Meteorological Agency
(<http://www.data.jma.go.jp/kaiyou/db/tide/suisan/station2016.php>)

Tidal component	Parameter	Value		
		Akkeshi ¹	Hichirippu ²	Furen ³
M2	Period (day)	0.51753	0.51753	0.51753
	Amplitude (m)	0.2896	0.2859	0.3050
	Phase (degree)	105.82	105.20	104.77
S2	Period (day)	0.50000	0.50000	0.50000
	Amplitude (m)	0.1340	0.1321	0.1411
	Phase (degree)	145.94	149.96	149.82
K1	Period (day)	0.99727	0.99727	0.99727
	Amplitude (m)	0.2506	0.2179	0.2351
	Phase (degree)	168.39	162.58	172.82
O1	Period (day)	1.07581	1.07581	1.07581
	Amplitude (m)	0.1904	0.1729	0.1849
	Phase (degree)	141.45	160.06	146.31

1: at Kushiro (42°59' N, 144°22' E), 2: at Kiritappu (43°05' N, 145°07' E)

3: at Nemuro (43°21' N, 145°35' E)

Table A-5a. Calculation condition of model for Akkeshi (Chapter 2)

Horizontal coordinate	Coordinate system	Cartesian coordinate system
	Grid number	42×23
	Grid spacing	500 m×500 m
Vertical coordinate (water column)	Coordinate system	sigma coordinate
	Division number	4 equidistant layers
Calculation period		2010/4/1-12/31
Time step	External mode	1 s
	Internal mode	30 s
Boundary condition (meteorology)	Temperature, Humidity, Cloudiness, Wind, Precipitation, Air pressure (AMeDAS) Solar radiation (Estimated from model)	
Boundary condition (open boundary)	Tide	Calculated from M2, S2, K1, O1
	Water temperature	FRA-ROMS
	Salinity	FRA-ROMS
Boundary condition (river)	Discharge	Estimated from precipitation
	Water temperature	Estimated from air temperature

Table A-5b. Calculation condition of model for Akkeshi, Hichirippu, and Furen (Chapter 3, 4, 5)

		Akkeshi	Hichirippu	Furen
Horizontal coordinate (small domain)	Coordinate system	Cartesian coordinate system		
	Grid number	42×23	75×43	77×36
	Grid spacing	475 m×475 m	75 m×75 m	300 m×300 m
Horizontal coordinate (large domain)	Coordinate system	Cartesian coordinate system		
	Grid number	116×82		176×110
	Grid spacing	250 m×250 m		300 m×300 m
Vertical coordinate (water column)	Coordinate system	sigma coordinate		
	Division number	6 equidistant layers	3 equidistant layers	5 equidistant layers
Vertical coordinate (sediment)	Coordinate system	level coordinate		
	Division number	20 layers (0-15 cm)		
Calculation period		2014/4/1-12/31	2007/4/1-12/31	2011/4/1-12/31
Time step (small domain)	External mode	2 s	0.3 s	0.6 s
	Internal mode	60 s	9 s	18 s
Time step (large domain)	External mode	0.5 s		0.6 s
	Internal mode	15 s		18 s
Boundary condition (meteorology)	Temperature, Humidity, Cloudiness, Wind, Precipitation, Air pressure (AMeDAS)			
	Solar radiation (Estimated from model)			
Boundary condition (open boundary)	Tide	Calculated from M2, S2, K1, O1		
	Water temperature	FRA-ROMS		
	Salinity	FRA-ROMS		
Boundary condition (river)	Discharge	Estimated from precipitation		
	Water temperature	Estimated from air temerature		

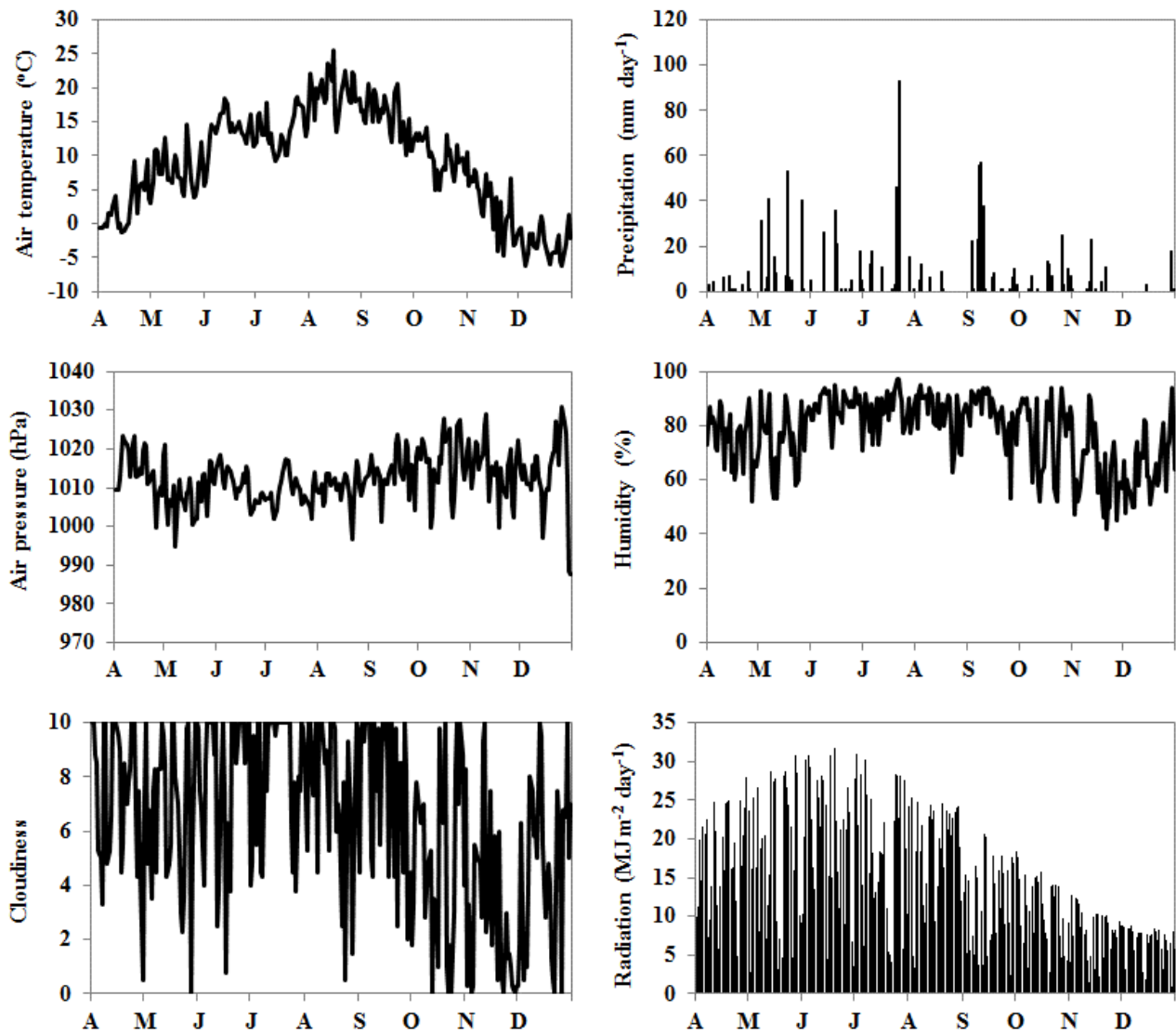


Fig. A-0. Time variation of daily mean air temperature, daily precipitation, daily mean air pressure, daily mean humidity, daily mean cloudiness, and daily solar radiation at JMA AMeDAS Ohta or Kushiro from April 2007 to December 2007.

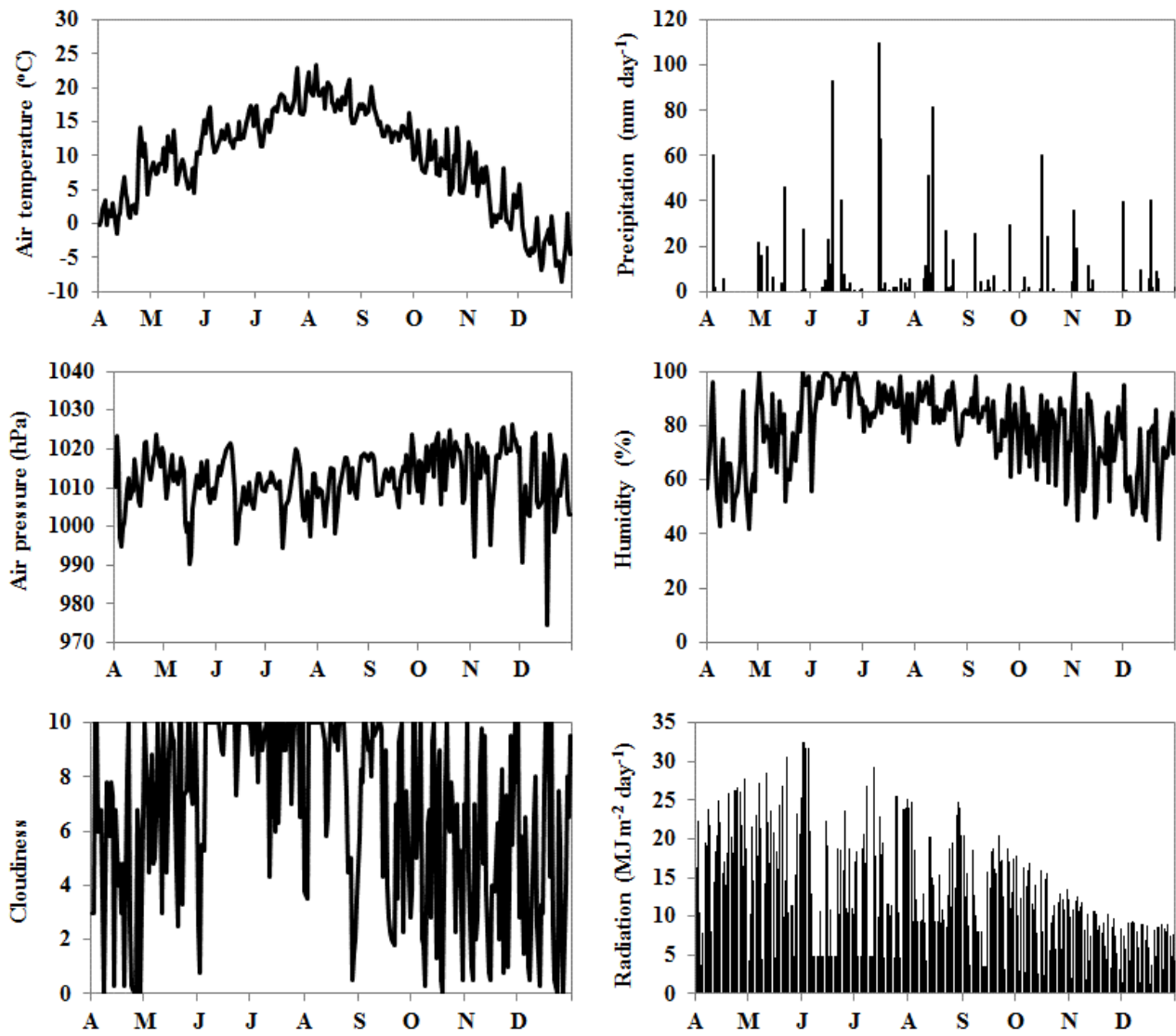


Fig. A-1. Time variation of daily mean air temperature, daily precipitation, daily mean air pressure, daily mean humidity, daily mean cloudiness, and daily solar radiation at JMA AMeDAS Ohta or Kushiro from April 2014 to December 2014.

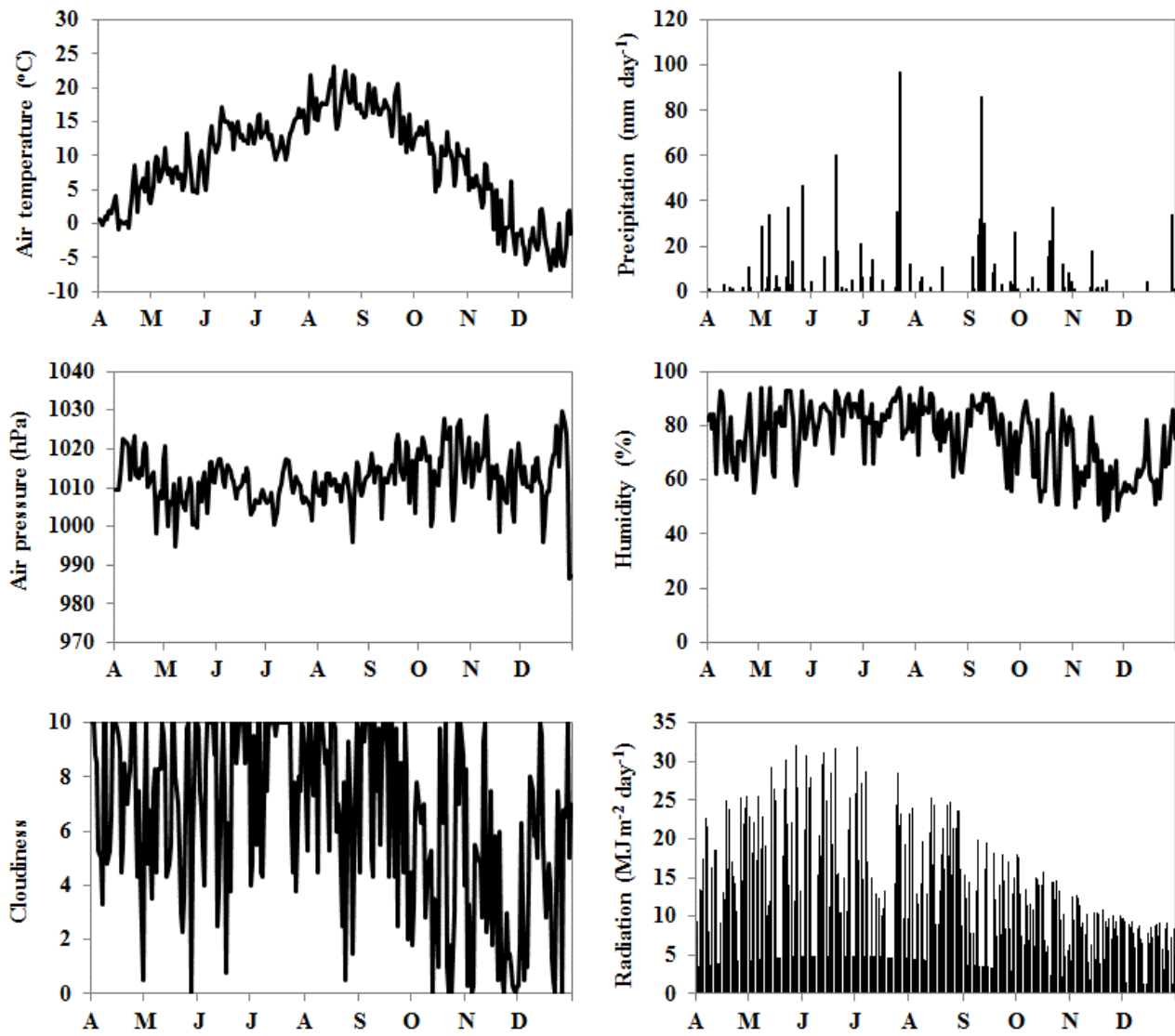


Fig. A-2. Time variation of daily mean air temperature, daily precipitation, daily mean air pressure, daily mean humidity, daily mean cloudiness, and daily solar radiation at JMA AMeDAS Sakakimachi or Kushiro from April 2007 to December 2007.

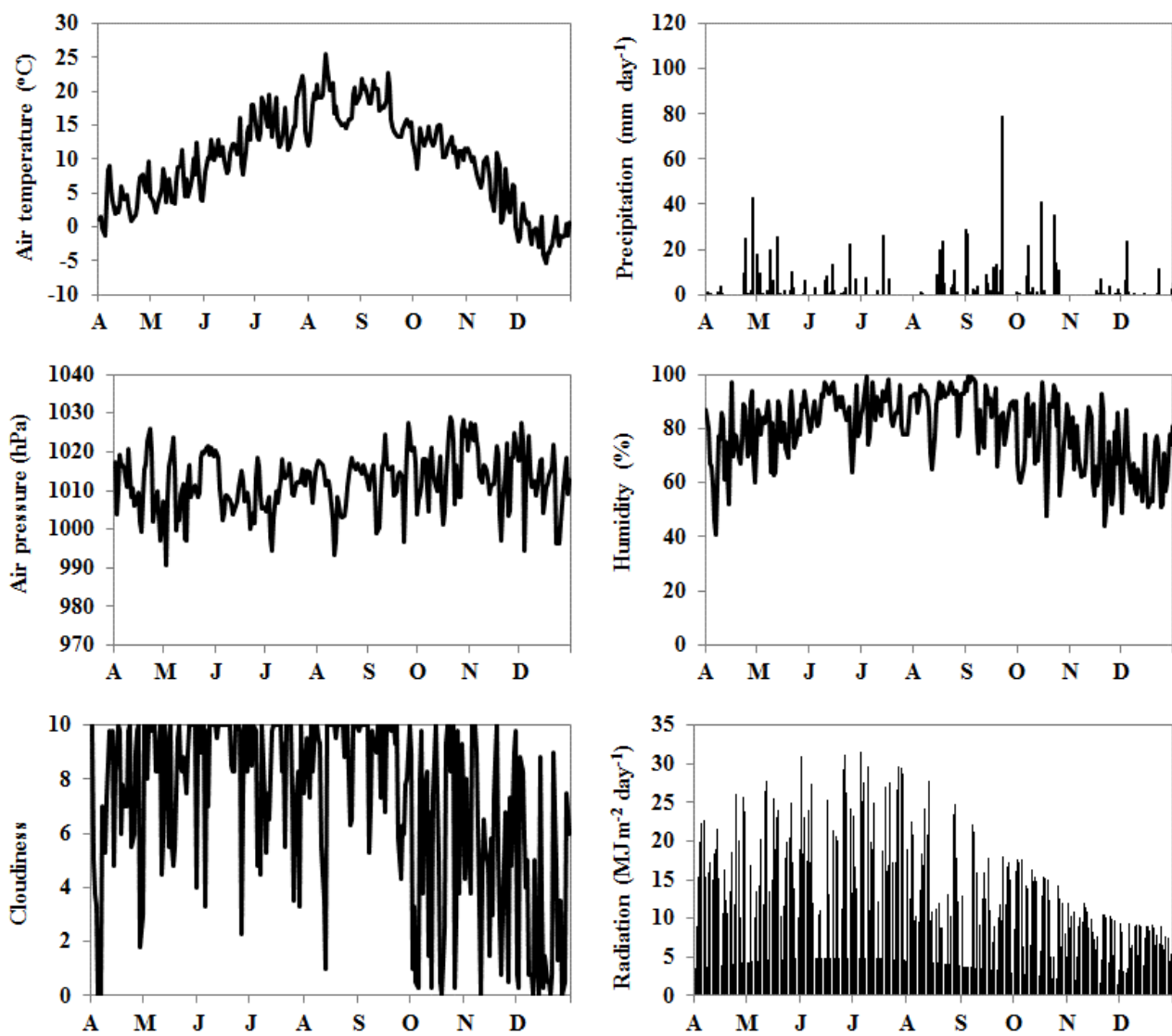


Fig. A-3. Time variation of daily mean air temperature, daily precipitation, daily mean air pressure, daily mean humidity, daily mean cloudiness, and daily solar radiation at JMA AMeDAS Nemuro from April 2011 to December 2011.

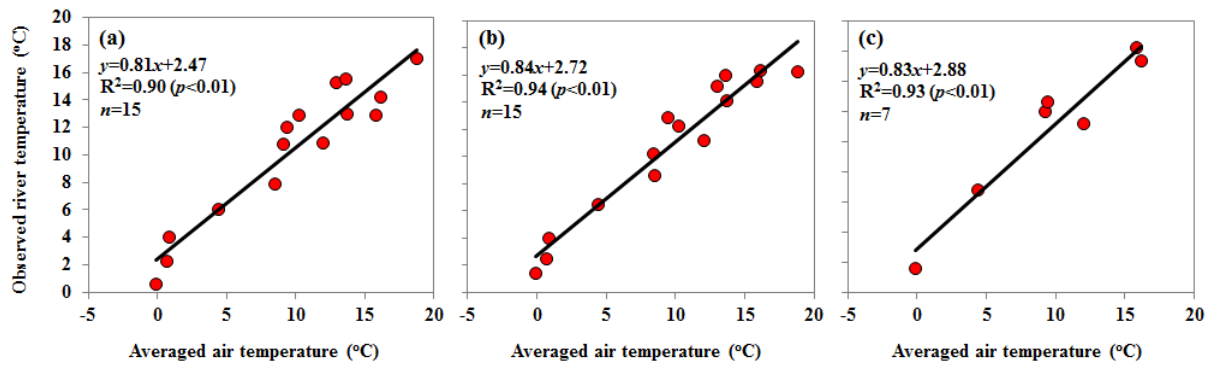


Fig. A-4. Relationships between averaged air temperatures observed by JMA (Japan Meteorological Agency) AMeDAS and observed river water temperatures in Bekanbeushi River (a), Obetsu River (b), and Oboro River (c) for Akkeshi Lake basin.

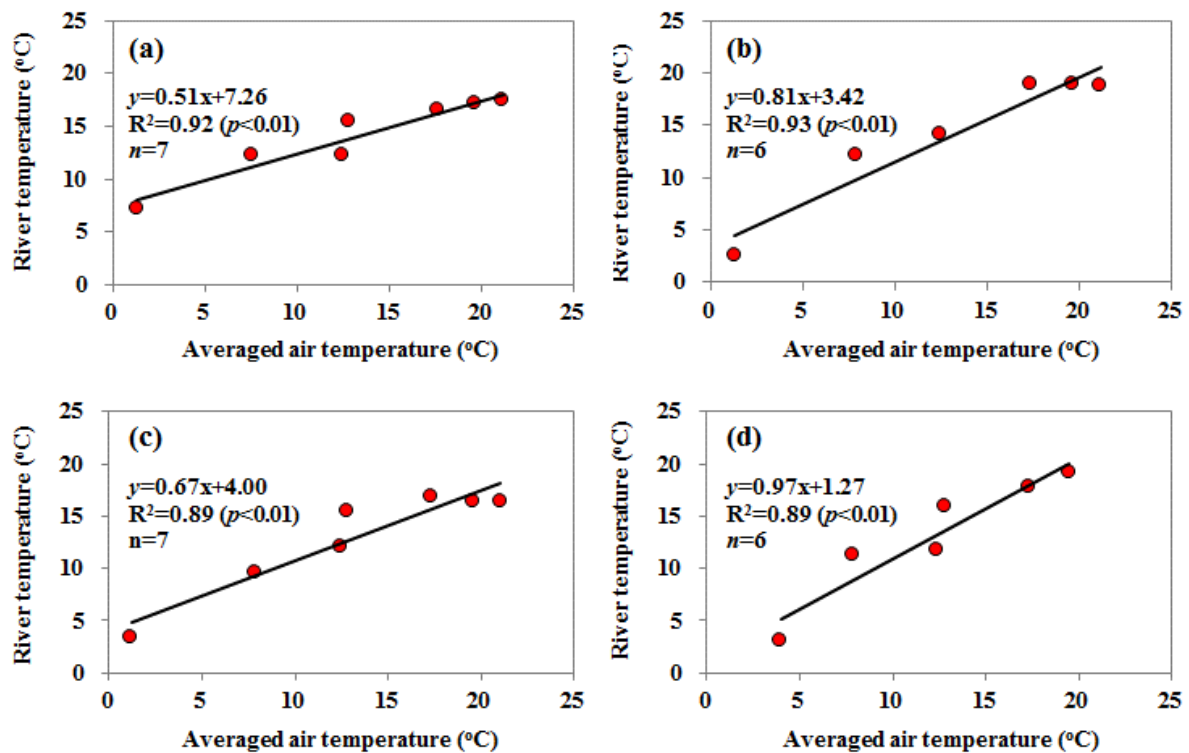


Fig. A-5. Relationships between averaged air temperatures observed by JMA (Japan Meteorological Agency) AMeDAS and observed river water temperatures in Furen River (a), Yausyubetsu River (b), Ponyaussyubetsu River (c) and Bettoga River (d) for Furen Lake basin. River water temperatures were obtained from Mikami et al. (2008).

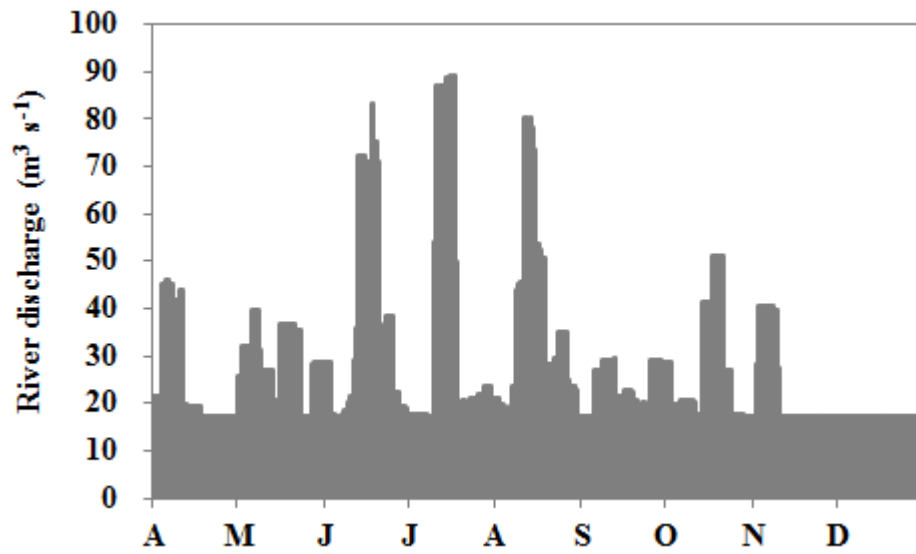


Fig. A-6. Time variation of daily river flow rate in Bekanbeushi River from April to December 2014 used in the model.

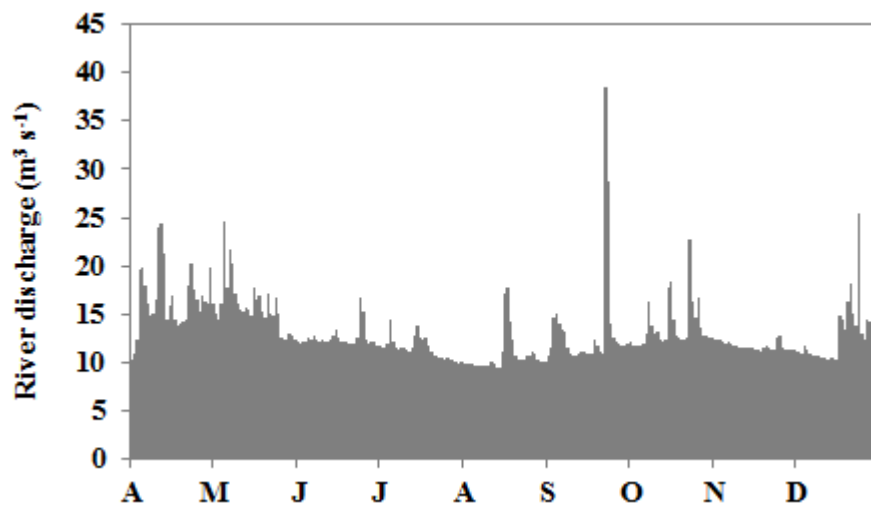


Fig. A-7. Time variation of daily river flow rate in Nishibetsu River from April to December 2011 used in the model.

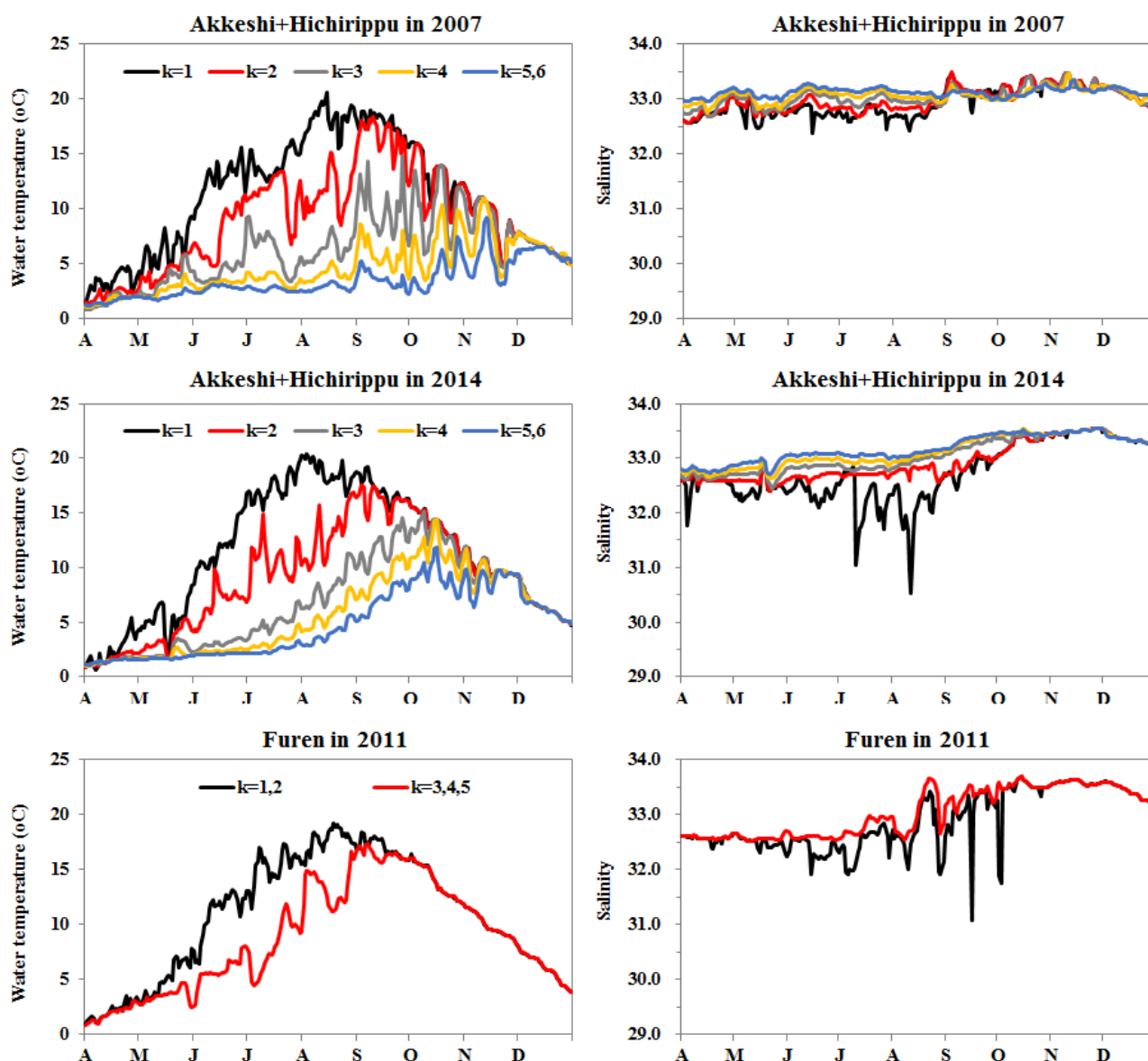


Fig. A-8. Time variation of water temperature (left side) and salinity (right side) at open boundary in Akkeshi + Hichirippu from April 2007 to December 2007 (top panel), Akkeshi and Hichirippu (k=1 to k=6) from April 2014 to December 2014 (middle panel), and Furen (k=1 to k=5) from April 2011 to December 2011 (bottom panel) for large domain hydrodynamic model. Data were obtained from FRA-ROMS (<http://fm.dc.affrc.go.jp/fra-roms/index.html>).

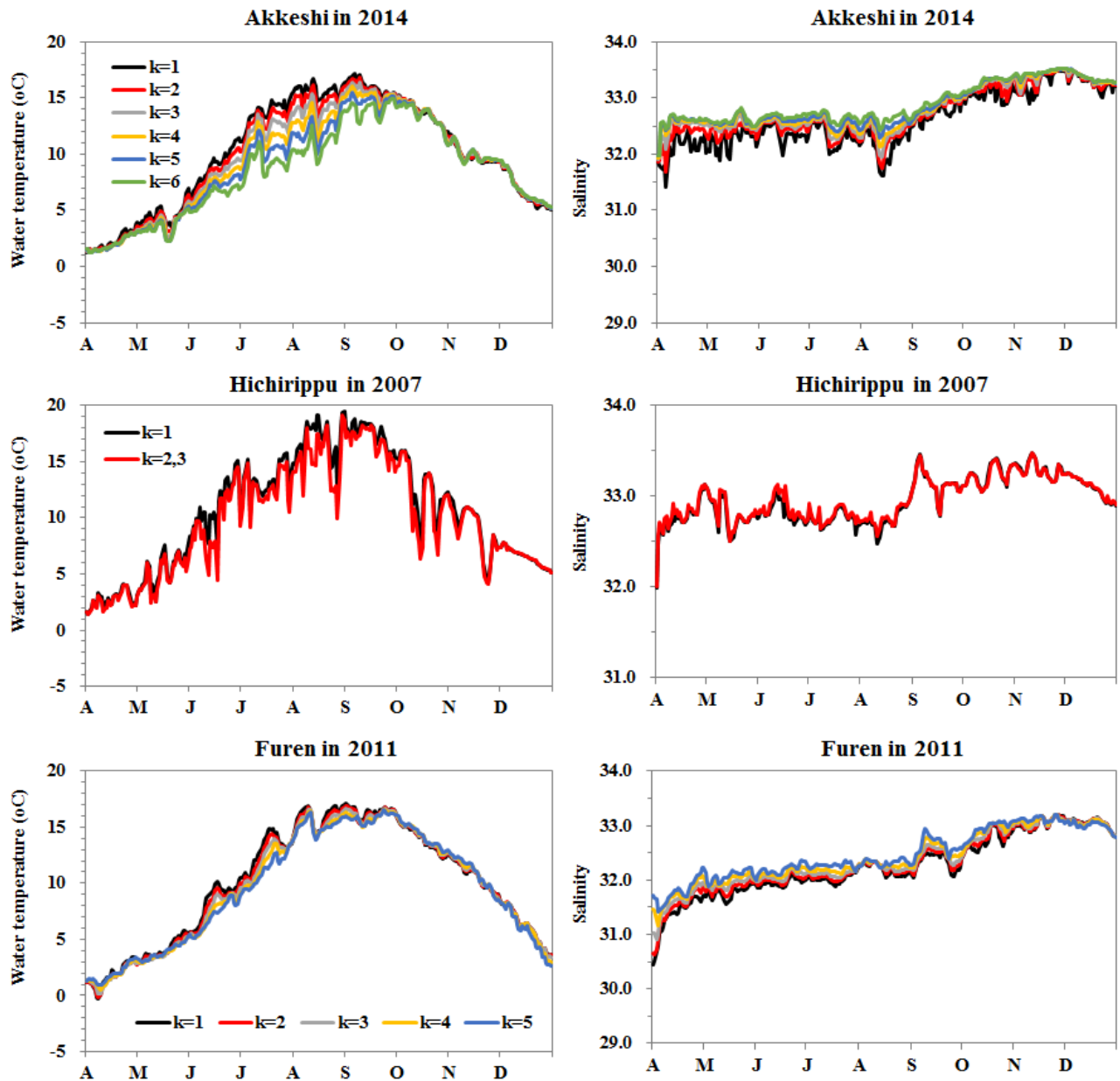


Fig. A-9. Time variation of water temperature (left side) and salinity (right side) at open boundary in Akkeshi ($k=1$ to $k=6$) from April 2014 to December 2014 (top panel), Hichirippu ($k=1$ to $k=3$) from April 2007 to December 2007 (middle panel), and Furen ($k=1$ to $k=5$) from April 2011 to December 2011 (bottom panel) for small domain hydrodynamic model.

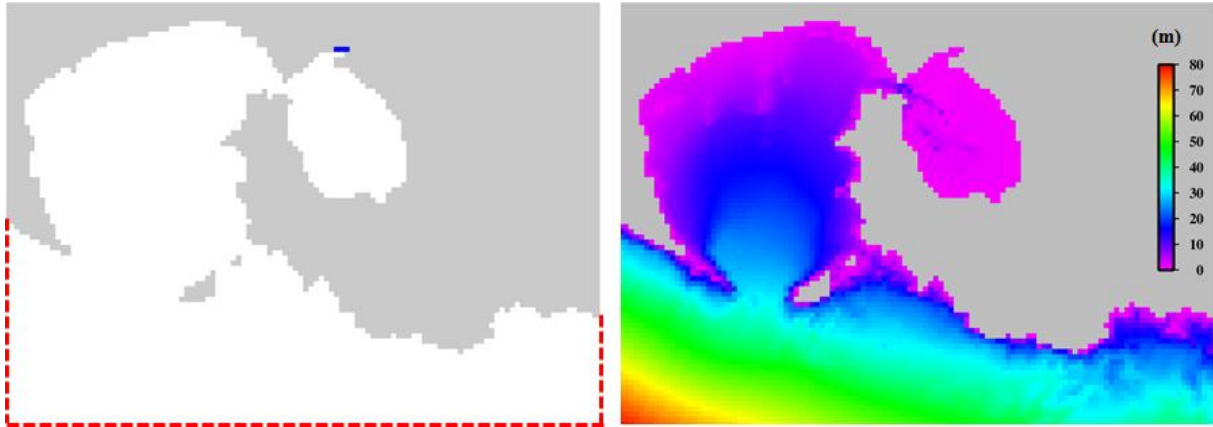


Fig. A-10. Model domain and river inflow point and open boundary (left panel), and bottom topography (right panel) of Akkeshi and Hichirippu for large domain. Bekanbeushi River, Obetsu River, and Oboro River were considered in the model.

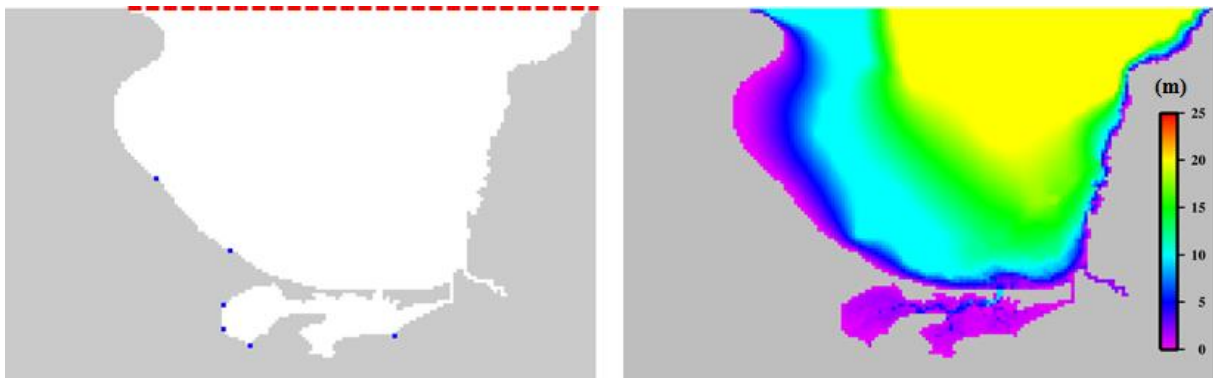


Fig. A-11. Model domain and river inflow point and open boundary (left panel), and bottom topography (right panel) of Furen models for large domain. Furen River, Yausyubetsu River, Ponyausyubetsu River, Bettoga River, Nishibetsu River, and Harubetsu River were considered in the model.

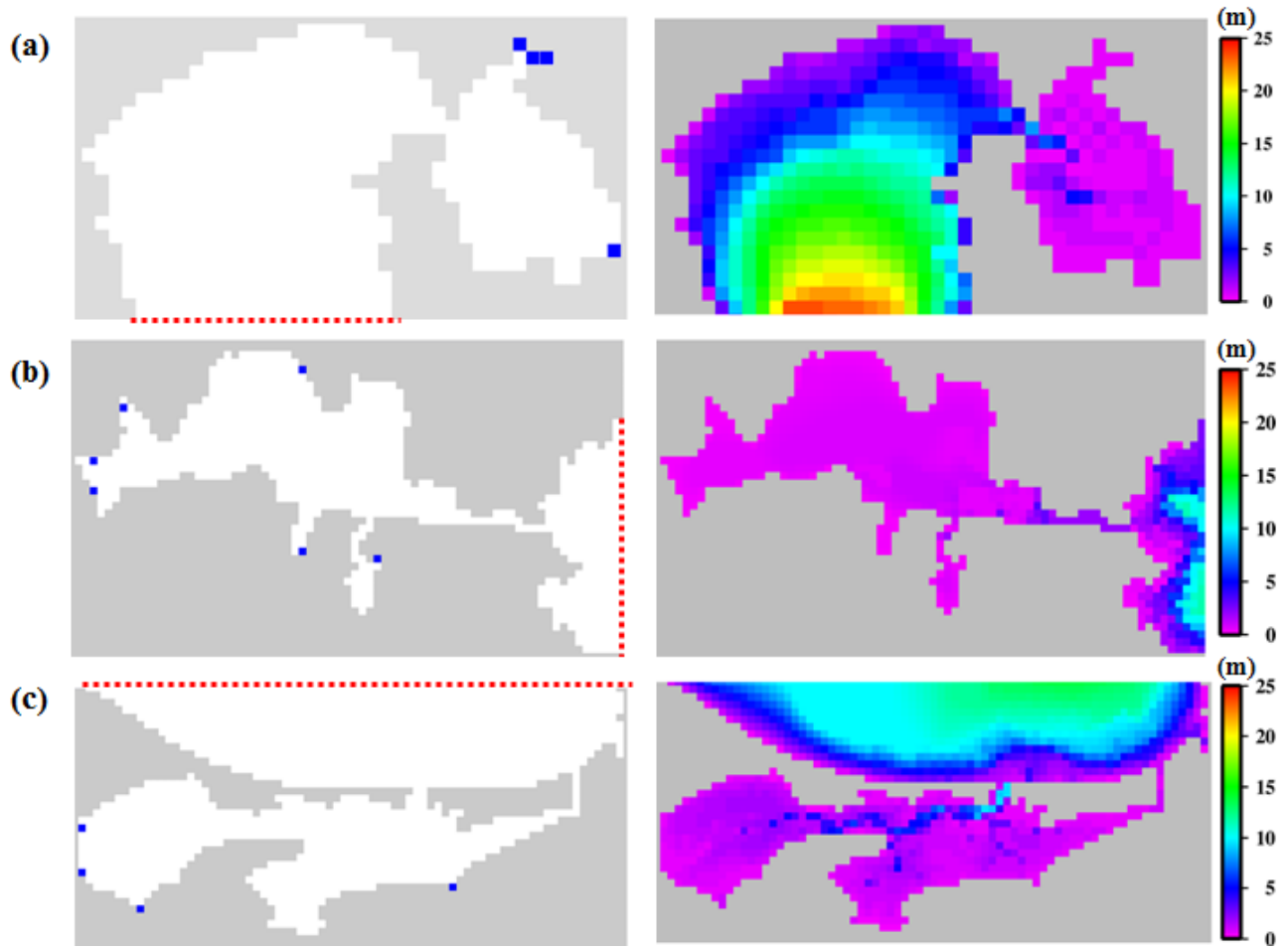


Fig. A-12. Model domain, river inflow point (blue squares), and open boundary (dashed red lines) (left panel), and bottom topography (right panel) of Akkeshi (a), Hichirippu (b), and Furen models (c) for small domain.

付録B（生態系モデル）

生態系モデルでは浮遊系と底生系の両方を取り扱っている。浮遊系の式は Yoon et al. (2011) , 底生系は Chapelle (1995) に基本的には従った。生態系モデルで考慮した生物化学要素の一覧を Table B-0 に、その相互作用図を Fig. B-0 に示す。

海域の任意のメッシュにおける生態系モデルを構成する各コンパートメントの現存量を B とすると水柱内でのその時間変化式は次式で表される。

$$\frac{\partial B}{\partial t} = -u \frac{\partial B}{\partial x} - v \frac{\partial B}{\partial y} - w \frac{\partial B}{\partial z} + K_h \left(\frac{\partial^2 B}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 B}{\partial y^2} \right) + K_z \frac{\partial^2 B}{\partial z^2} + \left(\frac{\partial B}{\partial t} \right)^*$$

ここで、 u , v , w はそれぞれ x 方向, y 方向, z 方向の流速, K_h , K_z は拡散係数, $(dB/dt)^*$ は生物化学過程である。

1) 各コンパートメントの時間変化式

● NO_3 ($\mu\text{mol N L}^{-1}$)

$$\frac{dNO_3}{dt} = -\text{Photosynthesis of } (PHY, EEL_{ag}, EPI) + \text{Respiration of } (PHY, EEL_{ag}, EPI) \\ + \text{Nitrification} \pm \text{Diffusion between sediment}$$

● NH_4 ($\mu\text{mol N L}^{-1}$)

$$\frac{dNH_4}{dt} = -\text{Photosynthesis of } (PHY, EEL_{ag}, EPI) + \text{Respiration of } (PHY, EEL_{ag}, EPI) \\ - \text{Nitrification} + \text{Mineralization of } (PON, DON) - \text{Excretion of } (ZOO, OYS) \\ \pm \text{Diffusion between sediment}$$

● PO_4 ($\mu\text{mol P L}^{-1}$)

$$\frac{dPO_4}{dt} = -\text{Photosynthesis of } (PHY, EEL_{ag}, EPI) + \text{Respiration of } (PHY, EEL_{ag}, EPI) \\ + \text{Mineralization of } (POP, DOP) - \text{Excretion of } (ZOO, OYS) \pm \text{Diffusion between sediment}$$

● DON ($\mu\text{mol N L}^{-1}$)

$$\frac{dDON}{dt} = +\text{Decomposition of } PON - \text{Mineralization into } NH_4 \\ + \text{Extracellular excretion of } (PHY, EEL_{ag}, EPI) \pm \text{Diffusion between sediment}$$

- DOP ($\mu\text{mol P L}^{-1}$)

$$\frac{dDOP}{dt} = +\text{Decomposition of POP} - \text{Mineralization into } PO_4 \\ + \text{Extracellular excretion of (PHY, EEL}_{ag}, \text{EPI}) \pm \text{Diffusion between sediment}$$

- PON ($\mu\text{mol N L}^{-1}$)

$$\frac{dPON}{dt} = -\text{Decomposition into DON} - \text{Mineralization into } NH_4 + \text{Egestion of (ZOO, OYS, MC)} \\ + \text{Mortality of (PHY, SBA, EEL}_{ag}, \text{EPI, ZOO}) - \text{Grazing by OYS} - \text{Settling}$$

- POP ($\mu\text{mol P L}^{-1}$)

$$\frac{dPOP}{dt} = -\text{Decomposition into DOP} - \text{Mineralization into } PO_4 + \text{Egestion of (ZOO, OYS, MC)} \\ + \text{Mortality of (PHY, SBA, EEL}_{ag}, \text{EPI, ZOO}) - \text{Grazing by OYS} - \text{Settling}$$

- PHY ($\mu\text{g Chl-a L}^{-1} / \mu\text{mol N L}^{-1} / \mu\text{mol P L}^{-1}$)

$$\frac{dPHY}{dt} = +\text{Photosynthesis} - \text{Respiration} - \text{Extracellular excretion} - \text{Mortality} \\ - \text{Grazing by (ZOO, OYS, MC)} - \text{Settling}$$

- SBA ($\mu\text{g Chl-a L}^{-1} / \mu\text{mol N L}^{-1} / \mu\text{mol P L}^{-1}$)

$$\frac{dSBA}{dt} = -\text{Mortality} - \text{Grazing by (ZOO, OYS, MC)} + \text{Resuspension of MPB} - \text{Settling}$$

- ZOO ($\mu\text{mol N L}^{-1} / \mu\text{mol P L}^{-1}$)

$$\frac{dZOO}{dt} = +\text{Grazing of (PHY, SBA)} - \text{Excretion} - \text{Egestion} - \text{Mortality}$$

- EPI ($\text{mg Chl-a m}^{-2} / \mu\text{mol N L}^{-1} / \mu\text{mol P L}^{-1}$)

$$\frac{dEPI}{dt} = +\text{Photosynthesis} - \text{Respiration} - \text{Extracellular excretion} - \text{Mortality}$$

- EEL_{ag} (g DW m⁻² / μmol N L⁻¹ / μmol P L⁻¹)

$$\frac{dEEL_{ag}}{dt} = +Photosynthesis - Respiration - Extracellular excretion - Mortality$$

- OYS (g DW m⁻²; gDW ind.⁻¹ / ind. m⁻²)

$$\frac{dOYS}{dt} = +Ingestionof (PHY, SBA, PON) - Excretion - Egestion - Reproduction - Mortality$$

$$+ Recruitment - Harvest$$

- DO (mg L⁻¹)

$$\frac{dDO}{dt} = +Photosynthesis of (PHY, SBA, EEL, EPI) - Respiration of (PHY, SBA, EEL, EPI, ZOO, OYS)$$

$$- Decomposition of organic matter - Mineralization of organic matter$$

$$- Oxidation of ODU \pm Diffusion + Aeration$$

- ODU (mg L⁻¹)

$$\frac{dODU}{dt} = -Oxidation \pm Diffusion between sediment$$

- PON_{sd} (mg N g DW⁻¹)

$$\frac{dN_{os}}{dt} = -Decomposition into DON_{sd} - Mineralization into NH_{4sd} + Settling of (PON, PHY)$$

$$- Mortality of MPB - Sedimentation$$

- NH_{4sd} (μmol N L⁻¹)

$$\frac{dNH_{4sd}}{dt} = +Mineralization of (PON_{sd}, DON_{sd}) - Nitrification - Photosynthesis of MPB + Excretion of MPB$$

$$- Uptake of EEL_{bg} + Respiration of EEL_{bg} - Excretion of MC \pm Diffusion$$

- NO_{3sd} (μmol N L⁻¹)

$$\frac{dNO_{3sd}}{dt} = +Nitrification - Denitrification - Photosynthesis of MPB + Respiration of MPB$$

$$- Uptake of EEL_{bg} + Respiration of EEL_{bg} \pm Diffusion$$

- DON_{sd} ($\mu\text{mol N L}^{-1}$)

$$\frac{dDON_{sd}}{dt} = +\text{Decomposition of } PON_{sd} - \text{Mineralization into } NH_{4sd} + \text{Extracellular excretion of } (MPB, EEL_{bg}) \pm \text{Diffusion}$$

- POP_{sd} (mg P g DW^{-1})

$$\frac{dP_{os}}{dt} = -\text{Decomposition into } DOP_{sd} - \text{Decomposition into } PO_{4sd} + \text{Settling of } (POP, PHY) - \text{Mortality of } MPB - \text{Sedimentation}$$

- PO_{4sd} ($\mu\text{mol P L}^{-1}$)

$$\frac{dPO_{4sd}}{dt} = +\text{Mineralization of } (POP_{sd}, DOP_{sd}) - \text{Adsorption} + \text{Desorption} - \text{Photosynthesis of } MPB + \text{Excretion of } MPB - \text{Uptake of } EEL_{bg} + \text{Respiration of } EEL_{bg} \pm \text{Diffusion}$$

- DOP_{sd} ($\mu\text{mol P L}^{-1}$)

$$\frac{dDOP_{sd}}{dt} = +\text{Decomposition of } POP_{sd} - \text{Mineralization into } PO_{4sd} + \text{Extracellular excretion of } (MPB, EEL_{bg}) \pm \text{Diffusion}$$

- PO_{4ad} (mg P g DW^{-1})

$$\frac{dPO_{4ad}}{dt} = +\text{Adsorption} - \text{Desorption} - \text{Sedimentation}$$

- DO_{sd} (mg L^{-1})

$$\frac{dDO_{sd}}{dt} = +\text{Photosynthesis of } MPB - \text{Respiration of } (MPB, MC) - \text{Decomposition of organic matter} - \text{Mineralization of organic matter} - \text{Nitrification} - \text{Oxidation of } ODU \pm \text{Diffusion}$$

- ODU_{sd} (mg L^{-1})

$$\frac{dODU_{sd}}{dt} = +\text{Production} - \text{Oxidation} \pm \text{Diffusion}$$

- MPB ($\mu\text{g Chl-}a \text{ g DW}^{-1}$)

$$\frac{dMPB}{dt} = +\text{Photosynthesis} - \text{Respiration} - \text{Extracellular excretion} - \text{Mortality} \\ - \text{Resuspension} + \text{Settling of SBA} - \text{Sedimentation}$$

- EEL_{bg} (g DW m^{-2})

$$\frac{dEEL_{bg}}{dt} = +\text{Uptake} - \text{Respiration} - \text{Extracellular excretion} - \text{Mortality}$$

- MC (g DW m^{-2} ; $\text{gDW ind.}^{-1} / \text{ind. m}^{-2}$)

$$\frac{dMC}{dt} = +\text{Ingestion of (PHY, SBA)} - \text{Excretion} - \text{Egestion} - \text{Mortality} + \text{Recruitment} - \text{Harvest}$$

2) 各素過程の定式化

前述した各素過程の詳細を以下に記す。なお、式中で用いたパラメータを Table B-1～B-6 に示した。

- 光の透過

水柱内のある水深 z (m) における光量 $I(z)$ (ly day^{-1}) は、海面での光量 I_0 (ly day^{-1})、水柱内の光の消散係数 k_{dw} (m^{-1}) から次式により求められる。

$$I(z) = I_0 \cdot \exp(-k_{dw} \cdot z)$$

k_{dw} は橋本ら (2006) から、海水自身の消散係数 k_w (m^{-1})、植物プランクトン態以外の物質による消散係数 k_x (m^{-1})、Chl- a 当たりの消散係数 k_c ($\text{m}^2 \text{mg Chl-}a^{-1}$)、水柱の平均 Chl- a 濃度 Chl- a ($\mu\text{g L}^{-1}$) を用いて、

$$k_{dw} = k_w + k_x + k_c \cdot \text{Chl-}a$$

として表される。 k_w は文献値 (Smith & Baker, 1978) から、 k_x と k_c は観測値 (Chl- a 濃度と消散係数の関係; 1 章の Fig. 1.3.1-12) からそれぞれ見積もった。海草藻場内では草体の存在により光が減衰するが、Pinckney & Zingmark (1993) から、草体の現存量を $EEL2D$ (g DW m^{-2}) として、その減衰率 γ (no dimension) を

$$\gamma = \exp(-0.002 \cdot EEL2D)$$

として表現した.

海底面直上での光量を I_{bottom} (ly day^{-1}) とすると, 堆積物のある深度 zz (mm) における光量 $I_{sd}(zz)$ (ly day^{-1}) は堆積物内の光の消散係数 k_{ds} (mm^{-1}) 及び底生微細藻類による自己遮蔽 (Hochard et al., 2010) を考慮し次式で表される.

$$I_{sd}(zz) = I_{bottom} \cdot \exp\{-(k_{ds} + 0.02 \cdot MPBM2) \cdot zz\}$$

ここで, $MPBM2$ ($\text{mg Chl-}a \text{ m}^{-2}$) は単位面積当たりの底生微細藻類の現存量である.

浮遊系

● 植物プランクトン ($PHY: \mu\text{mol N L}^{-1}$)

植物プランクトンの光合成

光合成量 ($\mu\text{mol N L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は栄養塩濃度 N ($\mu\text{mol L}^{-1}$), 水温 T ($^{\circ}\text{C}$), 光量 I (ly day^{-1}) の関数として表される (Yoon et al., 2011). 栄養塩の取り込みは Monod 型の式を採用した. 植物プランクトンは NO_3 よりも NH_4 を優先的に取り込むことが知られている (Conway, 1977). そこで NH_4 による阻害を考慮し, その過程は Wroblewski (1977) に従った. 光制限の関数は Steele (1962) に従った.

$$Photosynthesis = V_{0\max_PHY} \cdot f(N) \cdot f(T) \cdot f(I)$$

$$f(N) = \text{Min}\left\{\left(\frac{\text{NO}_3}{\text{NO}_3 + K_{\text{NO}}}\right) \cdot \exp(-\Psi \cdot \text{NH}_4) + \left(\frac{\text{NH}_4}{\text{NH}_4 + K_{\text{NH}}}\right), \frac{\text{PO}_4}{\text{PO}_4 + K_{\text{PO}}}\right\}$$

$$f(T) = \exp(K_{P_PHY} \cdot T)$$

$$f(I) = \frac{I}{I_{\text{opt_PHY}}} \cdot \exp\left(1 - \frac{I}{I_{\text{opt_PHY}}}\right)$$

植物プランクトンの呼吸

呼吸量 ($\mu\text{mol N L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は水温の関数として以下のように表される (Yoon et al., 2011).

$$Respiration = R_{0_PHY} \cdot \exp(K_{R_PHY} \cdot T) \cdot PHY$$

植物プランクトンの細胞外分泌

植物プランクトンの細胞からは、光合成により固定された栄養素の一部が溶存態有機物の形態で外部に排出される (Nalewajko et al., 1976). 細胞外分泌量 ($\mu\text{mol N L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は光合成量 *Photosynthesis* ($\mu\text{mol N L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) に比例するものとした (Yoon et al., 2011).

$$\text{Extracellular excretion} = \gamma_{\text{PHY}} \cdot \text{Photosynthesis}$$

植物プランクトンの枯死

枯死量 ($\mu\text{mol N L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は水温の関数として以下のように表される.

$$\text{Mortality} = M_{0_PHY} \cdot \exp(K_{M_PHY} \cdot T) \cdot \text{PHY}^2$$

植物プランクトンの沈降

植物プランクトンの沈降量 ($\mu\text{mol N L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は沈降速度 $V_{\text{Set_PHY}}$ (m day^{-1}) を用いて次式により求められる. なお、堆積物上に沈降した植物プランクトンはデトリタスとして取り扱った.

$$\text{Settling} = V_{\text{Set_PHY}} \cdot \frac{\partial \text{PHY}}{\partial z}$$

植物プランクトンの被食

植物プランクトンは動物プランクトン、カキ、アサリに捕食される.

● アマモ地上部 ($\text{EEL}_{\text{ag}} : \text{gDW m}^{-2}$)

アマモの光合成

アマモ草体による NO_3 と NH_4 の取り込み速度 ($\mu\text{mol N L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は Short & McRoy (1984) , PO_4 の取り込み速度 ($\mu\text{mol P L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は Stapel et al. (1996) に従った.

$$\text{NO}_3 \text{ uptake by Photosynthesis}_{\text{ag}} = (A_{\text{NO}} \cdot \text{NO}_3 + B_{\text{NO}}) \cdot \text{EEL}_{\text{ag}} \cdot \frac{1}{\Delta h} \cdot 10^{-3}$$

$$\text{NH}_4 \text{ uptake by Photosynthesis}_{\text{ag}} = (A_{\text{NH}} \cdot \text{NH}_4 + B_{\text{NH}}) \cdot \text{EEL}_{\text{ag}} \cdot \frac{1}{\Delta h} \cdot 10^{-3}$$

$$PO_4 \text{ uptake by Photosynthesis}_{ag} = V_{P_{\max}} \cdot \left(\frac{PO_4 - PO_{\min}}{PO_4 - PO_{\min} + K_{PO}} \right) \cdot EEL_{ag} \cdot \frac{1}{\Delta h} \cdot 10^{-3}$$

アマモの呼吸

呼吸量 ($\mu\text{mol N L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は Bach (1993) の水温による効果から設定した.

$$Respiration_{ag} = RZ_{\max} \cdot RZ_T^{(T-20)} \cdot EEL_{ag} \cdot Rndw_{eel} \cdot \frac{1}{\Delta h} \cdot 10^3$$

アマモの細胞外分泌

海草類の生長を計算する従来の多くのモデルでは、溶存態有機物 (DOM) の浸出 (細胞外分泌) が無視されてきた (e.g., Bach, 1993 ; Plus et al., 2003). しかしながら、少なからず DOC が浸出していることが実験により報告されている (Brylinsky, 1977 ; Kaldy, 2012). Kaldy (2012) によると、総生産 (GPP) のうち 1.6% 程度が DOC として溶出する. 微細藻類と比較して割合としては高くないものの (e.g., 後藤, 2002), アマモの生産量は非常に大きいため、本モデルでは細胞外分泌による DOM の生産を考慮し、次式により表した.

$$Extracellular \text{ excretion}_{bg} = \gamma_{ag} \cdot Photosynthesis_{ag}$$

アマモの枯死

枯死量 ($\mu\text{mol N L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は Yoon et al. (2011) に従った.

$$Mortality_{ag} = \{Mor_0_{EEL} \cdot \exp(Kmor_{EEL} \cdot T) + Lit_{EEL} \cdot Litterfall_Index\} \cdot EEL_{ag} \cdot Rndw_{eel} \cdot \frac{1}{\Delta h} \cdot 10^3$$

● アマモ地下部 (EEL_{bg} : g DW m^{-2})

梶田ら (2008) は、アマモの地下茎は堆積物の深度 3 cm までに分布していたと報告している. そこで、アマモの地下部は深度 3 cm までに均一に分布しているものと仮定した.

栄養塩吸収

アマモは草体からだけでなく、地下部からも栄養塩を取り込むことが知られており (Iizumi & Hattori, 1982 ; Short & McRoy, 1984 ; Olesen & Sand-Jensen, 1993), 総必要栄養塩量の半分近くを地下部から吸収す

ることもある (Iizumi & Hattori, 1982). 間隙水中の NO_3 濃度は NH_4 濃度と比べて 1 桁～2 桁小さいため (1 章), 地下部による NO_3 の取り込みは無視した. 間隙水中の NH_4 の取り込み速度 ($\mu\text{mol N L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は Short & McRoy (1984) を参考に次式から求めた.

$$Uptake_{bg} = (A_{NH_{bg}} \cdot NH_{4sd} + B_{NH_{bg}}) \cdot 24 \cdot EEL_{bg} \cdot \frac{1}{por \cdot \Delta h_{sed} \cdot 10^3}$$

ここで, por (no dimension) は空隙率, Δh_{sed} (m) は堆積物の層厚である.

細胞外分泌

細胞外分泌量 ($\mu\text{mol N L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は, Kaldy (2012) に従い栄養塩吸収量 $Uptake_{bg}$ ($\mu\text{mol N L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) に比例するものとした.

$$Extracellular\ excretion_{bg} = \gamma_{bg} \cdot Uptake_{bg}$$

● 付着藻類 (EPI : mg Chl-a m^{-2})

付着藻類の光合成

光合成量 ($\mu\text{mol N L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は栄養塩濃度 N ($\mu\text{mol L}^{-1}$), 水温 T ($^{\circ}\text{C}$), 光量 I_E ($\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) の関数として, 付着藻類の窒素 - Chl-a 比 $Rnchl_{EPI}$ ($\text{mol N g}^{-1} \text{ Chl-a}$), 水柱の層厚 Δh (m) を用いて次式により表される.

$$Photosynthesis = V_{0\max_EPI} \cdot f(N) \cdot f(T) \cdot f(I_E) \cdot EPI \cdot Rnchl_{EPI} \cdot \frac{1}{\Delta h}$$

$$f(N) = \text{Min} \left\{ \left(\frac{\text{NO}_3}{\text{NO}_3 + K_{\text{NO}}} \right) \cdot \exp(-\Psi \cdot \text{NH}_4) + \left(\frac{\text{NH}_4}{\text{NH}_4 + K_{\text{NH}}} \right), \frac{\text{PO}_4}{\text{PO}_4 + K_{\text{PO}}} \right\}$$

$$f(T) = \exp(K_{P_EPI} \cdot T)$$

$$f(I_E) = \tanh(0.01 \cdot I_E)$$

付着藻類の呼吸

呼吸量 ($\mu\text{mol N L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は水温の関数として, 以下のように表される.

$$Respiration = R_{0_EPI} \cdot \exp(K_{R_EPI} \cdot T) \cdot EPI \cdot Rnchl_{EPI} \cdot \frac{1}{\Delta h}$$

付着藻類の細胞外分泌

細胞外分泌量 ($\mu\text{mol N L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は光合成量 *Photosynthesis* ($\mu\text{mol N L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) に比例するものとした.

$$Extracellular\ excretion = \gamma_{EPI} \cdot Photosynthesis$$

付着藻類の枯死

枯死量 ($\mu\text{mol N L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は水温の関数として以下のように表される.

$$Mortality = M_{0_EPI} \cdot \exp(K_{M_EPI} \cdot T) \cdot EPI^2 \cdot Rnchl_{EPI} \cdot \frac{1}{\Delta h}$$

● 底生微細藻類

底生微細藻類の光合成

光合成量 ($\mu\text{g Chl-}a \text{ g DW}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は栄養塩濃度 N ($\mu\text{mol L}^{-1}$), 水温 T ($^{\circ}\text{C}$), 光量 I_E ($\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) の関数として表される. 栄養塩と水温の制限関数は植物プランクトンと同様の式を用いた. なお, 底生微細藻類は堆積物中 (間隙水) の栄養塩のみを取り込むと仮定した.

$$Photosynthesis = V_{0\max_MPB} \cdot f(N) \cdot f(T) \cdot f(I_E) \cdot MPB$$

$$f(N) = \text{Min} \left\{ \left(\frac{NO_3}{NO_3 + K_{NO}} \right) \cdot \exp(-\Psi \cdot NH_4) + \left(\frac{NH_4}{NH_4 + K_{NH}} \right), \frac{PO_4}{PO_4 + K_{PO}} \right\}$$

$$f(T) = \exp(K \cdot T)$$

底生微細藻類の光-光合成曲線は幅広い最適域をもち, 強光下においても光合成活性はほとんど阻害されないことが知られている (Montani et al., 2003). そこで, 強光阻害の効果を表現した Steele 型 (Steele, 1962) ではなく, Montani et al. (2003) で示された飽和型の式を採用した.

$$f(I_E) = \tanh(0.01 \cdot I_E)$$

底生微細藻類の呼吸

呼吸量 ($\mu\text{g Chl-}a \text{ g DW}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は水温の関数として以下のように表される.

$$\text{Respiration} = R_{0_MPB} \cdot \exp(K_{R_MPB} \cdot T) \cdot MPB$$

底生微細藻類の細胞外分泌

底生微細藻類の全一次生産に対する細胞外分泌の割合は植物プランクトンと比較して高いことが報告されている(後藤, 2002). そこで本モデルでは植物プランクトンと底生微細藻類で異なる割合を用いた. 細胞外分泌量 ($\mu\text{g Chl-}a \text{ g DW}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は光合成量に比例するものとした.

$$\text{Extracellular excretion} = \gamma_{_MPB} \cdot \text{Photosynthesis}$$

底生微細藻類の枯死

枯死量 ($\mu\text{g Chl-}a \text{ g DW}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は水温の関数として以下のように表される.

$$\text{Mortality} = M_{0_MPB} \cdot \exp(K_{M_MPB} \cdot T) \cdot MPB^2$$

底生微細藻類の埋没

堆積物下層への埋没量 ($\mu\text{g Chl-}a \text{ g DW}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は埋没速度 V_{bur} (m day^{-1}) を用いて次式により表される.

$$\text{Burial} = V_{bur} \cdot \frac{\partial MPB}{\partial z}$$

底生微細藻類の再懸濁

底生微細藻類の再懸濁には堆積物直上の流速が大きく関係することが知られている(Lucas et al., 2000). そこで本モデルでも, 再懸濁フラックス ($\mu\text{g Chl-}a \text{ g DW}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は最下層の流速及び底生微細藻類の現存量に比例するものとした.

$$\text{Resuspension} = \alpha_{Sus} \cdot \sqrt{u^2 + v^2} \cdot MPB$$

Brito et al. (2011) は底生微細藻類の再懸濁率は、潮流や風速によって異なるものの 10% day⁻¹ 前後であるとしている。また、Suga et al. (2011) は火散布沼での再懸濁率の平均値を約 7% day⁻¹ と報告しており、この観測結果を参考に係数 α_{Sus} を決定した。

再懸濁した底生微細藻類の沈降

沈降量 ($\mu\text{g Chl-a g DW}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は次式により求められる。

$$\text{Settling of SBA} = V_{\text{set_SBA}} \cdot \text{SBA} \cdot R_{\text{nchl_SBA}} \cdot 10^3 \cdot \frac{1}{(1 - \text{por}) \cdot \Delta h_{\text{sed}} \cdot \rho_{\text{sed}}}$$

● 再懸濁した底生微細藻類 (SBA : $\mu\text{mol N L}^{-1}$)

再懸濁した底生微細藻類の枯死

枯死量 ($\mu\text{mol N L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は水温の関数として、植物プランクトンと同様のパラメータを用いた。

$$\text{Mortality} = M_{0_SBA} \cdot \exp(K_{M_MPB} \cdot T) \cdot \text{SBA}^2$$

再懸濁した底生微細藻類の捕食

再懸濁した底生微細藻類は動物プランクトン、カキ、アサリに捕食される。

再懸濁した底生微細藻類の沈降

沈降量 ($\mu\text{mol N L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は沈降速度 $V_{\text{Set_SBA}}$ (m day⁻¹) を用いて次式により求められる。

$$\text{Settling} = V_{\text{Set_SBA}} \cdot \frac{\partial \text{SBA}}{\partial z}$$

底生微細藻類の再懸濁

再懸濁量 ($\mu\text{mol N L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は、底生微細藻類の窒素 - Chl-a 比 $R_{\text{nchl}_{MPB}}$ (mol N g⁻¹ Chl-a) 底生微細藻類の再懸濁フラックス $FLUX_{MPB}$ (mg Chl-a m⁻² day⁻¹) から次式で求められる。

$$\text{Resuspension of MPB} = FLUX_{MPB} \cdot \frac{1}{\Delta h} \cdot R_{\text{nchl}_{MPB}}$$

- 動物プランクトン ($ZOO : \mu\text{mol N L}^{-1}$)

動物プランクトンの摂食

動物プランクトンによる水柱の微細藻類の摂食は、餌料濃度が高すぎると摂食濃度が一定値に収束し、一方で餌料濃度が低すぎると摂食しないことが Parsons et al. (1967) によって報告されている。摂食量 ($\mu\text{mol N L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は次式により求められる (Yoon et al., 2011)。

$$Grazing = \text{Max}\left[0, GR_{\max} \cdot \exp(K_G \cdot T) \cdot \left\{1 - \exp\left(\lambda \cdot (CHL^* - CHL)\right)\right\} \cdot ZOO\right]$$

動物プランクトンの液体排泄

液体排泄量 ($\mu\text{mol N L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は摂食量 $Grazing$ ($\mu\text{mol N L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) に比例するものとした (Yoon et al., 2011)。

$$Excretion = (\alpha_{ZOO} - \beta_{ZOO}) \cdot Grazing$$

動物プランクトンの固体排泄

固体排泄量 ($\mu\text{mol N L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は摂食量 $Grazing$ ($\mu\text{mol N L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) に比例するものとした (Yoon et al., 2011)。

$$Egestion = (1 - \alpha_{ZOO}) \cdot Grazing$$

動物プランクトンの死亡

動物プランクトンの死亡速度 ($\mu\text{mol N L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は水温の関数とし、動物プランクトンの現存量の2乗に比例するものとした (Yoon et al., 2011)。

$$Mortality = M_{0_ZOO} \cdot \exp(K_{M_ZOO} \cdot T) \cdot ZOO^2$$

- 有機物の分解・無機化

分解 (decomposition) とは高分子有機物が低分子有機物に変換される過程であり、無機化 (mineralization) とは分解過程により生成された低分子有機物が無機物に変換される過程である。無機化過程では、最終電子受容体として何を用いるかで好氣的過程 (O_2)、準好氣的過程 (NO_3^- , NO_2^-)、嫌氣的過程 (Mn^{4+} , Fe^{3+} , SO_4^{2-} , CO_2) が区別される。

有機物の分解

POM から DOM への分解速度 ($\mu\text{mol L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は水温 T ($^{\circ}\text{C}$), POM 濃度 ($\mu\text{mol L}^{-1}$) の関数として求められる (Yoon et al., 2011).

$$\text{Decomposition of POM into DOM} = V_{\text{POMDOM}0} \cdot \exp(K_{\text{POMDOM}} \cdot T) \cdot \text{POM}$$

有機物の無機化

POM から DIM の無機化速度 ($\mu\text{mol L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は水温 T ($^{\circ}\text{C}$), POM 濃度 ($\mu\text{mol L}^{-1}$) の関数として, DOM から DIM の無機化速度 ($\mu\text{mol L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は水温 T ($^{\circ}\text{C}$), DOM 濃度 ($\mu\text{mol L}^{-1}$) の関数として求められる (Yoon et al., 2011).

$$\text{Mineralization of POM into DIM} = V_{\text{POMDIM}0} \cdot \exp(K_{\text{POMDIM}} \cdot T) \cdot \text{POM}$$

$$\text{Mineralization of DOM into DIM} = V_{\text{DOMDIM}0} \cdot \exp(K_{\text{DOMDIM}} \cdot T) \cdot \text{DOM}$$

● 有機物の沈降

カキから放出される糞・擬糞は比重が大きいため沈降速度が大きい (Kusuki, 1978). そこで, カキ由来のデトリタスとその他のデトリタスで沈降速度 V_{set} (m day^{-1}) を区別した. 有機物 POM ($\mu\text{mol L}^{-1}$) の沈降量 ($\mu\text{mol L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は次式により求められる.

$$\text{Settling of POM} = V_{\text{set}} \cdot \frac{\partial \text{POM}}{\partial z}$$

● 硝化・脱窒

アンモニアは有機窒素化合物から最初の無機成分として生成されるものであり, さらに嫌気条件下では分解の最終生成物となる. 一方, 好気条件下ではアンモニアは亜硝酸・硝酸へと酸化され, さらに嫌気条件下に移行すると窒素ガスへと還元される (小池, 1986).

硝化

硝化速度 ($\mu\text{mol N L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は水温 T ($^{\circ}\text{C}$), 溶存酸素濃度 DO (mg L^{-1}), NH_4 濃度 ($\mu\text{mol N L}^{-1}$) の関数として求められる (Chapelle, 1995).

$$Nitrification = V_{Nit0} \cdot \exp(K_{Nit_T} \cdot T) \cdot \frac{DO}{DO + K_{Nit_DO}} \cdot NH_4$$

脱窒

脱窒速度 ($\mu\text{mol N L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は水温 T ($^{\circ}\text{C}$), 溶存酸素濃度 DO (mg L^{-1}), 間隙水中の NO_3 濃度 ($\mu\text{mol N L}^{-1}$) の関数として求められる (Chapelle, 1995).

$$Denitrification = V_{Den0} \cdot \exp(K_{Den_T} \cdot T) \cdot \left(1 - \frac{DO}{DO + K_{Den_DO}}\right) \cdot NO_{3sd}$$

● 吸着・脱着

リン酸の吸着

PO_4 の吸着速度 ($\mu\text{mol P L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は溶存酸素濃度 DO (mg L^{-1}) によって異なるパラメータを用いた (Chapelle, 1995).

$$Adsorption\ of\ PO_4 = K_{Ado_PO4} \cdot \left(1 - \frac{PO_{4ad}}{PO_{4ad_max}}\right) \cdot PO_{4sd} \quad (DO \geq 0.2)$$

$$Adsorption\ of\ PO_4 = K_{Ada_PO4} \cdot \left(1 - \frac{PO_{4ad}}{PO_{4ad_max}}\right) \cdot PO_{4sd} \quad (DO < 0.2)$$

リン酸の脱着

PO_4 の脱着速度 ($\mu\text{mol P L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は次式で表される (Chapelle, 1995).

$$Desorption\ of\ PO_4 = K_{Des_PO4} \cdot \frac{PO_{4ad}}{PO_{4ad_max}}$$

● 埋没

堆積物中の固体 C (mg g DW^{-1}) の埋没量 ($\text{mg g DW}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は埋没速度 V_{bur} (m day^{-1}) を用いて次式により表した.

$$Burial\ of\ solid = V_{bur} \cdot \frac{\partial C}{\partial z}$$

- 拡散

水柱－堆積物表層における拡散

溶存物質の拡散量 ($\mu\text{mol L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は拡散係数 K_{vw} ($\text{m}^2 \text{ s}^{-1}$), 水柱の最下層における物質濃度 C_{wc} ($\mu\text{mol L}^{-1}$), 堆積物 1 層目における物質濃度 C_{sd} ($\mu\text{mol L}^{-1}$), 堆積物の空隙率 por (no dimension), 2 層の中間の距離 dis (m) を用いて次式により求められる (Chapelle, 1995).

$$Diffusion_{between\ water\ column\ and\ sediment} = K_{vw} \cdot 86400 \cdot por \cdot (C_{wc} - C_{sd}) \cdot \frac{1}{dis}$$

- 溶存酸素 ($\text{DO} : \text{mg L}^{-1}$)

曝気

海面での曝気速度 $Aeration$ ($\text{mg O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は再曝気係数 K_{DO} (m day^{-1}), 溶存酸素飽和濃度 DO_{sat} ($\text{mg O}_2 \text{ L}^{-1}$), 層厚 Δh (m) から次式により求められる (Chapelle, 1995).

$$Aeration = K_{DO} \cdot (DO - DO_{sat}) \cdot \frac{1}{\Delta h}$$

再曝気係数は Chapelle et al. (1995) から, 風速 $wspd$ (m s^{-1}) の関数として次式により求めた.

$$K_{DO} = 0.641 + 0.0256 \cdot (wspd \cdot 2.24)^2$$

溶存酸素飽和濃度は Weiss (1970) から, 水温, 塩分の値を用いて以下の式により算出した.

$$\ln DO_{sat}^* = A_1 + A_2 \cdot (100 / T_{abs}) + A_3 \cdot \ln(T_{abs} / 100) + A_4 \cdot (T_{abs} / 100) + S \cdot [B_1 + B_2 \cdot (T_{abs} / 100) + B_3 \cdot (T_{abs} / 100)^2]$$

ここで, DO_{sat}^* (mL L^{-1}) は溶存酸素飽和濃度, T_{abs} ($^{\circ}\text{C}$) は絶対温度で表した水温, S は塩分である. また, $A_1=-173.4292$, $A_2=249.6339$, $A_3=143.3483$, $A_4=-21.8492$, $B_1=-0.033096$, $B_2=0.014259$, $B_3=-0.0017000$ である.

基礎生産者の光合成による生成

基礎生産者（微細藻類）の光合成量 *Photosynthesis rate* ($\mu\text{mol N L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) から、各微細藻類の炭素－窒素比 R_{cn} ($\text{mol C mol}^{-1} \text{ N}$) を用いて酸素の生産量を算出した。

$$\text{Production by primary producer} = \text{Photosynthesis rate} \cdot R_{cn} \cdot 10^{-3}$$

基礎生産者の呼吸による消費

基礎生産者（微細藻類）の呼吸量 *Respiration rate* ($\mu\text{mol N L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) から、各微細藻類の炭素－窒素比 R_{cn} ($\text{mol C mol}^{-1} \text{ N}$) を用いて酸素の消費量を算出した。

$$\text{Consumption by primary producer} = \text{Respiration rate} \cdot R_{cn} \cdot 10^{-3}$$

有機物の分解による消費

有機物の分解による酸素消費速度 ($\text{mg O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は分解速度 *decomposition rate* ($\mu\text{mol N L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) に比例する形で次式により表した (Chapelle, 1995)。

$$\text{Consumption by decomposition of organic matter} = \text{Decomposition rate} \cdot 0.212$$

有機物の無機化による消費

有機物の無機化による酸素消費速度 ($\text{mg O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は無機化速度 *mineralization rate* ($\mu\text{mol N L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) に比例する形で次式により表した (Chapelle, 1995)。

$$\text{Consumption by mineralization of organic matter} = \text{Mineralization rate} \cdot 0.212$$

硝化による消費

硝化による酸素消費速度 ($\text{mg O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) は硝化速度 ($\mu\text{mol N L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) に比例する形で次式により表した (Chapelle, 1995)。

$$\text{Consumption by nitrification} = \text{Nitrification rate} \cdot 0.064$$

● 還元物質 (ODU : mg L^{-1})

ODU は還元物質 (H_2S , Mn^{2+} , Fe^{2+} , CH_4) 濃度を酸素消費量へと換算したものである。ODU は無機化の嫌氣的過程により生成される。

還元物質の酸化

堆積物の還元層で生成された ODU は堆積物の酸化層や水柱内で再酸化され、その量は次式により表される。

$$\text{Oxidation of ODU} = \text{Oxi}_0 \cdot \exp(K_{\text{ODU}_T} \cdot T) \cdot \frac{DO_{sd}}{K_{\text{ODU}} + DO_{sd}}$$

3) 組成比

微細藻類及び動物プランクトンの組成比を Table B-7 に、二枚貝類の組成比を Table B-8 に示す。なお、アマモの組成比は季節によって変動するものとした (Yoon et al., 2011)。

4) 初期条件・境界条件

初期条件で用いたデータを Table B-9 に、境界条件で用いたデータを Table B-10～B-12 に示す。

5) 生物の分布域・生物量

モデルで設定した厚岸湖・厚岸湾、火散布沼、風蓮湖におけるアマモ場、アサリ、マガキの分布域を Fig. B-1 に示す。

Table B-0a. State variables used in the biogeochemical model and their units for Akkeshi (Chapter 2)

Symbols	State variables	Units
<i>Water column</i>		
NO_3	Nitrate and nitrite in water	$\mu\text{mol N L}^{-1}$
NH_4	Ammonium in water	$\mu\text{mol N L}^{-1}$
PO_4	Phosphate in water	$\mu\text{mol P L}^{-1}$
DON	Dissolved organic nitrogen in water	$\mu\text{mol N L}^{-1}$
DOP	Dissolved organic phosphorous in water	$\mu\text{mol P L}^{-1}$
PON	Particulate organic nitrogen	$\mu\text{mol N L}^{-1}$
POP	Particulate organic phosphorous	$\mu\text{mol P L}^{-1}$
PHY	Phytoplankton	$\mu\text{mol N L}^{-1}; \mu\text{mol P L}^{-1}; \mu\text{g Chl-}a \text{ L}^{-1}$
SBA	Suspended microphytobenthos	$\mu\text{mol N L}^{-1}; \mu\text{mol P L}^{-1}; \mu\text{g Chl-}a \text{ L}^{-1}$
EEL	Eelgrass (aboveground)	g DW m^{-2}
EPI	Epiphyte	$\text{mg Chl-}a \text{ m}^{-2}$
ZOO	Zooplankton	$\mu\text{mol N L}^{-1}; \mu\text{mol P L}^{-1}$
OYS	Oyster	g DW m^{-2}
<i>Sediment</i>		
MPB	Microphytobenthos	$\mu\text{g Chl-}a \text{ g DW}^{-1}$
MC	Manila clam	$\text{g DW ind.}^{-1}; \text{ind. m}^{-2}$

Table B-0b. State variables used in the biogeochemical model and their units for Akkeshi, Hichirippu, and Furen

(Chapter 3, 4, 5)

Symbols	State variables	Units
<i>Water column</i>		
NO_3	Nitrate and nitrite in water	$\mu\text{mol N L}^{-1}$
NH_4	Ammonium in water	$\mu\text{mol N L}^{-1}$
PO_4	Phosphate in water	$\mu\text{mol P L}^{-1}$
DON	Dissolved organic nitrogen in water	$\mu\text{mol N L}^{-1}$
DOP	Dissolved organic phosphorous in water	$\mu\text{mol P L}^{-1}$
PON	Particulate organic nitrogen	$\mu\text{mol N L}^{-1}$
POP	Particulate organic phosphorous	$\mu\text{mol P L}^{-1}$
PHY	Phytoplankton	$\mu\text{mol N L}^{-1}$; $\mu\text{mol P L}^{-1}$; $\mu\text{g Chl-}a \text{ L}^{-1}$
SBA	Suspended microphytobenthos	$\mu\text{mol N L}^{-1}$; $\mu\text{mol P L}^{-1}$; $\mu\text{g Chl-}a \text{ L}^{-1}$
EEL_{ag}	Eelgrass (aboveground)	g DW m^{-2}
EPI	Epiphyte	$\text{mg Chl-}a \text{ m}^{-2}$
ZOO	Zooplankton	$\mu\text{mol N L}^{-1}$; $\mu\text{mol P L}^{-1}$
OYS^{*1}	Oyster	g DW ind.^{-1} ; ind. m^{-2}
DO	Dissolved oxygen	mg L^{-1}
ODU	Oxygen demand unit	mg L^{-1}
<i>Sediment</i>		
NO_{3sd}	Nitrate and nitrite in porewater	$\mu\text{mol N L}^{-1}$
NH_{4sd}	Ammonium in porewater	$\mu\text{mol N L}^{-1}$
PO_{4sd}	Phosphate in porewater	$\mu\text{mol P L}^{-1}$
DON_{sd}	Dissolved organic nitrogen in porewater	$\mu\text{mol N L}^{-1}$
DOP_{sd}	Dissolved organic phosphorous in porewater	$\mu\text{mol P L}^{-1}$
PO_{4ad}	Adsorbed phosphate in sediment	mg P g DW^{-1}
PON_{sd}	Particulate organic nitrogen in sediment	mg N g DW^{-1}
POP_{sd}	Particulate organic phosphorous in sediment	mg P g DW^{-1}
MPB	Microphytobenthos	$\mu\text{g Chl-}a \text{ g DW}^{-1}$
EEL_{bg}	Eelgrass (belowground)	g DW m^{-2}
MC^{*1}	Manila clam	g DW ind.^{-1} ; ind. m^{-2}
DO_{sd}	Dissolved oxygen in porewater	mg L^{-1}
ODU_{sd}	Oxygen demand unit in porewater	mg L^{-1}

1: considered in Akkeshi and Hichirippu

Table B-1. Parameters used in the phytoplankton (*PHY*) submodel.

Parameters	Description	Value	Unit	References
$V_{0\max_PHY}$	Maximum photosynthetic rate at 0°C	1.0	day ⁻¹	Yamamoto et al. (2008)
K_{NO}	Half saturation coefficient for NO ₃	3.0	μmol N L ⁻¹	Yoon et al. (2011)
Ψ	Ammonium inhibition coefficient	1.5	(μmol N L ⁻¹) ⁻¹	Yoon et al. (2011)
K_{NH}	Half saturation coefficient for NH ₄	1.0	μmol N L ⁻¹	Yoon et al. (2011)
K_{PO}	Half saturation coefficient for PO ₄	0.1	μmol P L ⁻¹	Yoon et al. (2011)
K_{P_PHY}	Temperature coefficient for photosynthetic rate	0.0693	°C ⁻¹	Yoon et al. (2011)
I_{opt_PHY}	Optimum light intensity	288	ly day ⁻¹	Yoon et al. (2011)
R_{0_PHY}	Respiration rate at 0°C	0.03	day ⁻¹	Yoon et al. (2011)
K_{R_PHY}	Temperature coefficient for respiration rate	0.0519	°C ⁻¹	Yoon et al. (2011)
γ_{PHY}	Ratio of extracellular excretion to photosynthesis	0.135	no dimension	Yoon et al. (2011)
V_{set_PHY}	Sinking speed of phytoplankton in water column	0.192	m day ⁻¹	Zaldívar et al. (2003)
M_{0_PHY}	Mortality rate at 0°C	0.025	(μmol N L ⁻¹) ⁻¹ day ⁻¹	Yoon et al. (2011)
K_{M_PHY}	Temperature coefficient for mortality rate	0.0693	°C ⁻¹	Yoon et al. (2011)

Table B-2. Parameters used in the eelgrass (*EEL_{ag}* and *EEL_{bg}*) submodel.

Parameters	Description	Value	Unit	References
A_{NO}	Nitrate uptake coefficient of eelgrass	11.28	L g DW ⁻¹ day ⁻¹	Short & McRoys (1984)
B_{NO}	Nitrate uptake constant of eelgrass	20.16	μmol N g DW ⁻¹ day ⁻¹	Short & McRoys (1984)
A_{NH}	Ammonium uptake coefficient of eelgrass	19.20	L g DW ⁻¹ day ⁻¹	Short & McRoys (1984)
B_{NH}	Ammonium uptake constant of eelgrass	21.36	μmol N g DW ⁻¹ day ⁻¹	Short & McRoys (1984)
$VP_{\max}$	Maximum phosphate uptake rate of eelgrass	63.2	μmol P g DW ⁻¹ day ⁻¹	Stapel et al. (1996)
$PO_{\min}$	Minimum concentration for phosphate uptake	0.5	μmol P L ⁻¹	Stapel et al. (1996)
K_{PO}	Half saturation constant for phosphate uptake	8.0	μmol P L ⁻¹	Stapel et al. (1996)
$RZ_{\max}$	Eelgrass respiration rate at 20°C	0.014	day ⁻¹	Bach (1993)
RZ_T	Eelgrass temperature coefficient for respiration	1.07	°C ⁻¹	Bach (1993)
γ_{EELag}	Ratio of extracellular excretion to photosynthesis	0.016	no dimension	Kaldy (2012)
γ_{EELbg}	Ratio of extracellular excretion to photosynthesis	0.016	no dimension	Kaldy (2012)
Mor_{0_EEL}	Eelgrass mortality rate at 0°C	0.0001	day ⁻¹	Yoon et al. (2011)
$Kmor_{EEL}$	Eelgrass temperature coefficient for mortality	0.0693	°C ⁻¹	Yoon et al. (2011)
Lit_{EEL}	Maximum litterfall rate	0.0540	day ⁻¹	Yoon et al. (2011)
A_{NH_bg}	Nitrate uptake coefficient of belowground eelgrass	0.20	L g DW ⁻¹ day ⁻¹	Short & McRoys (1984)
B_{NH_bg}	Nitrate uptake constant of belowground eelgrass	22.38	μmol N g DW ⁻¹ day ⁻¹	Short & McRoys (1984)
I_k	saturation light coefficient for photosynthesis	228	μmol E m ⁻² s ⁻¹	Plus et al. (2003)
K_{O_2}	half-saturation coefficient for respiration	5.0	mg O ₂ L ⁻¹	Plus et al. (2003)

Table B-3. Parameters used in the epiphyte (*EPI*) submodel.

Parameters	Description	Value	Unit	References
$V_{0\max_EPI}$	Maximum photosynthetic rate at 0°C	1.0	day ⁻¹	Yamamoto et al. (2008)
K_{P_EPI}	Temperature coefficient for photosynthetic rate	0.0693	°C ⁻¹	Tuning
R_{0_EPI}	Respiration rate at 0°C	0.03	day ⁻¹	Yoon et al. (2011)
K_{R_EPI}	Temperature coefficient for respiration rate	0.0693	°C ⁻¹	Yoon et al. (2011)
γ_{EPI}	Ratio of extracellular excretion to photosynthesis	0.3	no dimension	Goto (2002)
M_{0_EPI}	Mortality rate at 0°C	1.0	(mg Chl- <i>a</i> m ⁻²) ⁻¹ day ⁻¹	Tuning
K_{M_EPI}	Temperature coefficient for mortality rate	0.0693	°C ⁻¹	Yoon et al. (2011)

Table B-4. Parameters used in the microphytobenthos (*MPB*) and resuspended microphytobenthos (*SBA*) submodel.

Parameters	Description	Value	Unit	References
$V_{0\max_MPB}$	Maximum photosynthetic rate at 0°C	1.0	day ⁻¹	Yamamoto et al. (2008)
K_{P_MPB}	Temperature coefficient for photosynthetic rate	0.050	°C ⁻¹	Tuning
R_{0_MPB}	Respiration rate at 0°C	0.3	day ⁻¹	Yoon et al. (2011)
K_{R_MPB}	Temperature coefficient for respiration rate	0.0519	°C ⁻¹	Yoon et al. (2011)
$\gamma_{_MPB}$	Ratio of extracellular excretion to photosynthesis	0.30	no dimension	Goto (2002)
M_{0_MPB}	Mortality rate of microphytobenthos at 0°C in clam fishery grounds	0.0010	(µg Chl- <i>a</i> g DW ⁻¹) ⁻¹ day ⁻¹	Tuning
M_{0_MPB}	Mortality rate of microphytobenthos at 0°C except in clam fishery grounds	0.0019	(µg Chl- <i>a</i> g DW ⁻¹) ⁻¹ day ⁻¹	Tuning
M_{0_SBA}	Mortality rate of suspended microphytobenthos at 0°C	0.025	(µmol N L ⁻¹) ⁻¹ day ⁻¹	Yoon et al. (2011)
K_{M_MPB}	Temperature coefficient for mortality rate	0.0693	°C ⁻¹	Yoon et al. (2011)
V_{set_SBA}	Sinking speed of suspended microphytobenthos in water column	0.192	m day ⁻¹	Zaldívar et al. (2003)
V_{bur_MPB}	Burial speed of microphytobenthos in water column	1.0×10 ⁻⁴	m day ⁻¹	Kittiwanch et al. (2007)
α_{Sus_MPB}	Resuspension coefficient	1.7	no dimension	Suga et al. (2011) and this study

Table B-5. Parameters used in the zooplankton (*ZOO*) submodel.

Parameters	Description	Value	Unit	References
$GR_{\max}$	Maximum grazing rate at 0°C	0.2	day ⁻¹	Yoon et al. (2011)
K_{G_ZOO}	Temperature coefficient for grazing	0.0693	°C ⁻¹	Yoon et al. (2011)
λ	Ivelev constant	1.4	(µmol N L ⁻¹) ⁻¹	Yoon et al. (2011)
CHL^*	Threshold value for grazing	0.053	µmol N L ⁻¹	Yoon et al. (2011)
α_{ZOO}	Assimilation efficiency	0.7	no dimension	Yoon et al. (2011)
β_{ZOO}	Growth efficiency	0.3	no dimension	Yoon et al. (2011)
M_{0_ZOO}	Mortality rate at 0°C	0.0585	(µmol N L ⁻¹) ⁻¹ day ⁻¹	Yoon et al. (2011)
K_{M_ZOO}	Temperature coefficient for mortality	0.0693	°C ⁻¹	Yoon et al. (2011)

Table B-6. Parameters used in the geochemical submodel.

Parameters	Description	Value	Unit	References
k_w	Attenuation coefficient for clear open waters	0.027	m^{-1}	Smith & Baker (1978)
k_c	Attenuation coefficient for irradiance due to plankton (chlorophyll-like) pigments	0.0540	$m^2 \text{ mg Chl-a}^{-1}$	Estimated from observed data
k_x	Contribution to attenuation not directly attributable to chlorophyll-like pigments	0.2605	m^{-1}	Estimated from observed data
$V_{POMDOM0_wc}$	POM decomposition rate at 0°C into DOM in water column	0.03	day^{-1}	Yoon et al. (2011)
$V_{POMDOM0_sd}$	POM decomposition rate at 0°C into DOM in sediment	0.005	day^{-1}	Chapelle (1995)
K_{POMDOM}	Temperature coefficient for POM decomposition into DOM	0.0693	$^{\circ}C^{-1}$	Yoon et al. (2011)
$V_{POMDIM0_wc}$	POM mineralization rate at 0°C into DIM in water column	0.03	day^{-1}	Yoon et al. (2011)
$V_{POMDIM0_sd}$	POM mineralization rate at 0°C into DIM in sediment	0.005	day^{-1}	Chapelle (1995)
K_{POMDIM}	Temperature coefficient for POM mineralization into DIM	0.0693	$^{\circ}C^{-1}$	Yoon et al. (2011)
$V_{DOMDIM0_wc}$	DOM mineralization rate at 0°C into DIM in water column	0.03	day^{-1}	Yoon et al. (2011)
$V_{DOMDIM0_sd}$	DOM mineralization rate at 0°C into DIM in sediment	0.005	day^{-1}	Chapelle (1995)
K_{DOMDIM}	Temperature coefficient for DOM mineralization into DIM	0.0693	$^{\circ}C^{-1}$	Yoon et al. (2011)
α_s	Degradable fraction of organic matter in sediment anoxic layer	0.1	no dimension	Kittiwanih et al. (2007)
Oxi_0	ODU oxidation rate at 0°C	120	day^{-1}	Sohma e al. (2008)
K_{ODU}	Half saturation coefficient of dissolved oxygen concentration for ODU oxidation	0.032	$mg \text{ L}^{-1}$	Sohma e al. (2008)
V_{Nit0_wc}	Nitrification rate at 0°C in water column	0.03	day^{-1}	Yoon et al. (2011)
V_{Nit0_sd}	Nitrification rate at 0°C in sediment	0.2	day^{-1}	Chapelle (1995)
K_{Nit_T}	Temperature coefficient for nitrification	0.0693	$^{\circ}C^{-1}$	Yoon et al. (2011)
K_{Nit_DO}	Half saturation coefficient for O_2 limitation of nitrification	4.0	$mg \text{ L}^{-1}$	Chapelle (1995)
V_{Den0}	Denitrification rate at 0°C in sediment	0.3	day^{-1}	Chapelle (1995)
K_{Den_T}	Temperature coefficient for denitrification	0.0693	$^{\circ}C^{-1}$	Chapelle (1995)
K_{Den_DO}	Half saturation coefficient for O_2 limitation of denitrification	2.0	$mg \text{ L}^{-1}$	Chapelle (1995)
K_{Ado_PO4}	Adsorption rate of PO_{4sd} in oxic condition	200	day^{-1}	Chapelle (1995)
K_{Ada_PO4}	Adsorption rate of PO_{4sd} in anoxic condition	40	day^{-1}	Chapelle (1995)
K_{Des_PO4}	Desorption rate of PO_{4ad}	0.08	$\mu\text{mol P L}^{-1} \text{ day}^{-1}$	Chapelle (1995)
PO_{4admax}	Maximum phosphate adsorption capacity for sediment	0.685	$mg \text{ P g DW}^{-1}$	Chapelle (1995)
V_{Set_POM}	Sinking speed of POM in water column	0.30	$m \text{ day}^{-1}$	Yoon et al. (2011)
V_{Set_POMoys}	Sinking speed of POM derived from oyster in water column	346	$m \text{ day}^{-1}$	Kusuki (1978)
V_{Bur}	Burial rate of solid substances in sediment	1.0×10^{-4}	$m \text{ day}^{-1}$	Kittiwanih et al. (2007)
ρ_{sd}	Sediment density	2.5×10^6	$g \text{ DW m}^{-3}$	Montani et al. (2003)
por	porosity of sediment except in clam culture area in Akkeshi	0.79	no dimension	Observed data
por	porosity of sediment except in clam culture area in Hichirippu	0.60	no dimension	Observed data
por_MC	porosity of sediment in clam culture area	0.43	no dimension	Observed data
k_{ds}	Light attenuation coefficient in the sediment	2.4	mm^{-1}	Ichimi et al. (2008)
K_{vw}	Vertical eddy diffusivity between surface sediment and water column	1.0×10^{-7}	$m^2 \text{ s}^{-1}$	Yara et al. (2006)
K_{vb}	Vertical eddy diffusivity between bottom sediment and sediment lower boundary	1.0×10^{-8}	$m^2 \text{ s}^{-1}$	Yara et al. (2006)
K_{vw_DO}	Vertical eddy diffusivity between surface sediment and water column for dissolved oxygen	1.0×10^{-6}	$m^2 \text{ s}^{-1}$	Chapelle (1995)
K_{vb_DO}	Vertical eddy diffusivity between bottom sediment and sediment lower boundary for dissolved oxygen	2.5×10^{-8}	$m^2 \text{ s}^{-1}$	Chapelle (1995)

Table B-7. Elemental composition of microalgae (phytoplankton, epiphyte, and microphytobenthos) and zooplankton

State variables	C: Chl- <i>a</i> (g ratio)	C: N: P (molar ratio)	References
Phytoplankton	50.0: 1	108: 15.5: 1	Redfield et al. (1963)
Epiphyte	43.0: 1	170: 15.5: 1	Redfield et al. (1963); Hasegawa et al. (2007)
Microphytobenthos	33.7: 1	75.5: 10.1: 1	Montani et al. (2003)
Zooplankton	-	103: 16.5: 1	Redfield et al. (1963)

Table B-8. Elemental composition of oyster and clam

State variables	Nitrogen content (g N g DW ⁻¹)	Phosphorous content (g P g DW ⁻¹)
Clam	0.101 ^{*1}	0.010 ^{*2}
Oyster	0.081 ^{*1}	0.011 ^{*3}

1: This study, 2: Nizzoli et al. (2006), 3: Cerco & Noel (2005)

Table B-9. Initial condition for hydrodynamic model and ecosystem model

Parameters	Temperature (°C)	Salinity (-)	DO (mg L ⁻¹)	NO ₃ (μmol N L ⁻¹)	NH ₄ (μmol N L ⁻¹)	PO ₄ (μmol P L ⁻¹)
Value	1.2	20.0	15.5	1.0	1.0	0.5

Parameters	DON (μmol N L ⁻¹)	DOP (μmol P L ⁻¹)	PHY (μmol N L ⁻¹)	ZOO (μmol N L ⁻¹)
Value	6.0	0.6	5.0	0.1

Table B-10. Open boundary conditions used in the ecosystem model for Akkeshi and Hichirippu

Layer	Month	NH ₄ μmol N L ⁻¹	NO ₃ μmol N L ⁻¹	PO ₄ μmol P L ⁻¹	DON μmol N L ⁻¹	PHY μg Chl- <i>a</i> L ⁻¹	ZOO μmol N L ⁻¹
Upper	Apr	0.11	0.08	0.26	5.37	5.58	0.24
	May	0.12	0.15	0.23	5.65	0.63	0.18
	Jun	0.04	0.38	0.41	6.20	1.64	0.36
	Jul	0.01	0.06	0.39	6.54	2.28	1.01
	Aug	0.30	0.58	0.60	6.88	3.76	0.45
	Sep	0.60	1.11	0.80	6.79	6.07	0.92
	Oct	0.50	3.83	0.81	6.69	4.75	0.17
	Nov	0.39	6.55	0.82	6.60	3.43	0.17
	Dec	0.39	6.55	0.82	6.60	0.84	0.06
Lower	Apr	0.59	1.62	0.57	5.37	10.62	0.24
	May	0.25	1.49	0.59	5.65	13.27	0.18
	Jun	2.68	5.28	0.96	6.20	3.25	0.36
	Jul	2.02	2.13	0.70	6.54	3.39	1.01
	Aug	3.15	1.98	0.77	6.88	3.76	0.45
	Sep	4.28	1.83	0.84	6.79	1.69	0.92
	Oct	2.98	5.04	0.93	6.69	1.61	0.17
	Nov	1.69	8.25	1.03	6.60	1.53	0.17
	Dec	1.69	8.25	1.03	6.60	1.09	0.06

Table B-11. Open boundary conditions used in the ecosystem model for Furen

Month	NH ₄ μmol N L ⁻¹	NO ₃ μmol N L ⁻¹	PO ₄ μmol P L ⁻¹	DON μmol N L ⁻¹	PHY μg Chl- <i>a</i> L ⁻¹	ZOO μmol N L ⁻¹
Apr	0.11	0.08	0.26	5.37	5.58	0.24
May	0.12	0.15	0.23	5.65	0.63	0.18
Jun	0.04	0.38	0.41	6.20	1.64	0.36
Jul	0.01	0.06	0.39	6.54	2.28	1.01
Aug	0.30	0.58	0.60	6.88	3.76	0.45
Sep	0.60	1.11	0.80	6.79	6.07	0.92
Oct	0.50	3.83	0.81	6.69	4.75	0.17
Nov	0.39	6.55	0.82	6.60	3.43	0.17
Dec	0.39	6.55	0.82	6.60	0.84	0.06

Table B-12. River forcing conditions for DIM (dissolved inorganic matter) and PON (particulate organic nitrogen) concentrations (Bek: Bekanbeushi River, Obe: Obetsu River, Obo: Oboro River, Fur: Furen River, Yau: Yausyubetsu River, Pon: Ponyausyubetsu River)

Parameters	Akkeshi			Furen			
	Bek	Obe	Obo	Fur	Yau	Pon	
NO ₃ (μmol N L ⁻¹)	17.94	47.37	23.57	38.40	30.38	52.36	
NH ₄ (μmol N L ⁻¹)	0.88	3.31	4.31	2.13	3.69	3.15	
PO ₄ (μmol P L ⁻¹)	0.88	1.30	1.24	0.87	1.08	1.58	
PON (μmol N L ⁻¹)	3.40	3.40	3.40	8.01	7.62	14.17	

Table B-13. Boundary condition for benthic model

Parameters	Value	References
NO ₃ (μmol N L ⁻¹)	0.5	Yanada & Maita (2000)
NH ₄ (μmol N L ⁻¹)	300.0	Yanada & Maita (2000)
PO ₄ (μmol P L ⁻¹)	30.0	DIN/DIP=10
DON (μmol N L ⁻¹)	60.0	Yanada & Maita (2000)
DOP (μmol P L ⁻¹)	6.0	DON/DOP=10
DO (mg L ⁻¹)	0.0	Sohma et al. (2008)

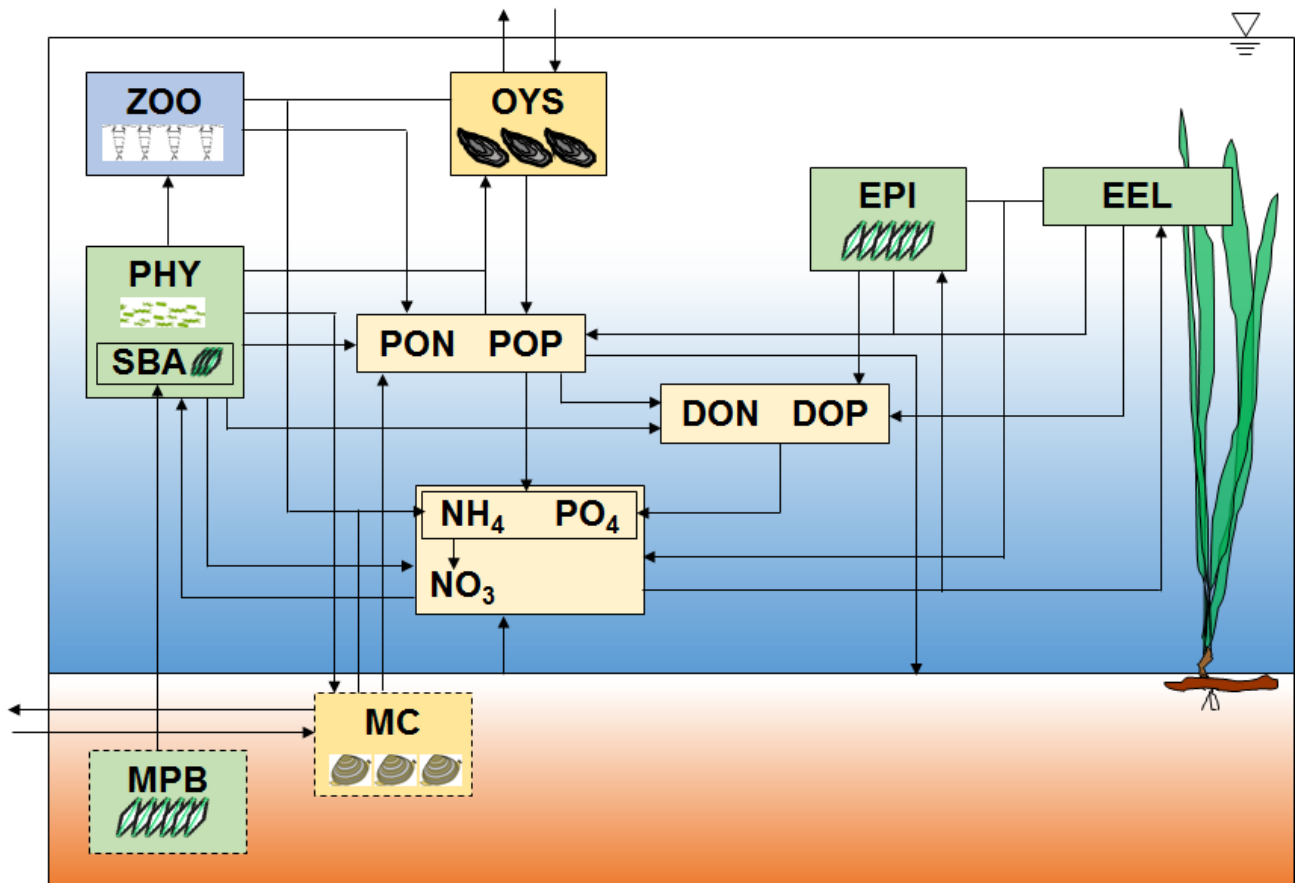


Fig. B-0a. Schematic view of ecosystem model for Chapter 2 (NO₃: nitrite + nitrate, NH₄: ammonium, PO₄: phosphate, DON: dissolved organic nitrogen, DOP: dissolved organic phosphorous, PON: particulate organic nitrogen, POP: particulate organic phosphorous, PHY: phytoplankton, SBA: resuspended microphytobenthos, EEL: eelgrass, EPI: epiphyte, ZOO: zooplankton, OYS: oyster, MPB: microphytobenthos, MC: clam).

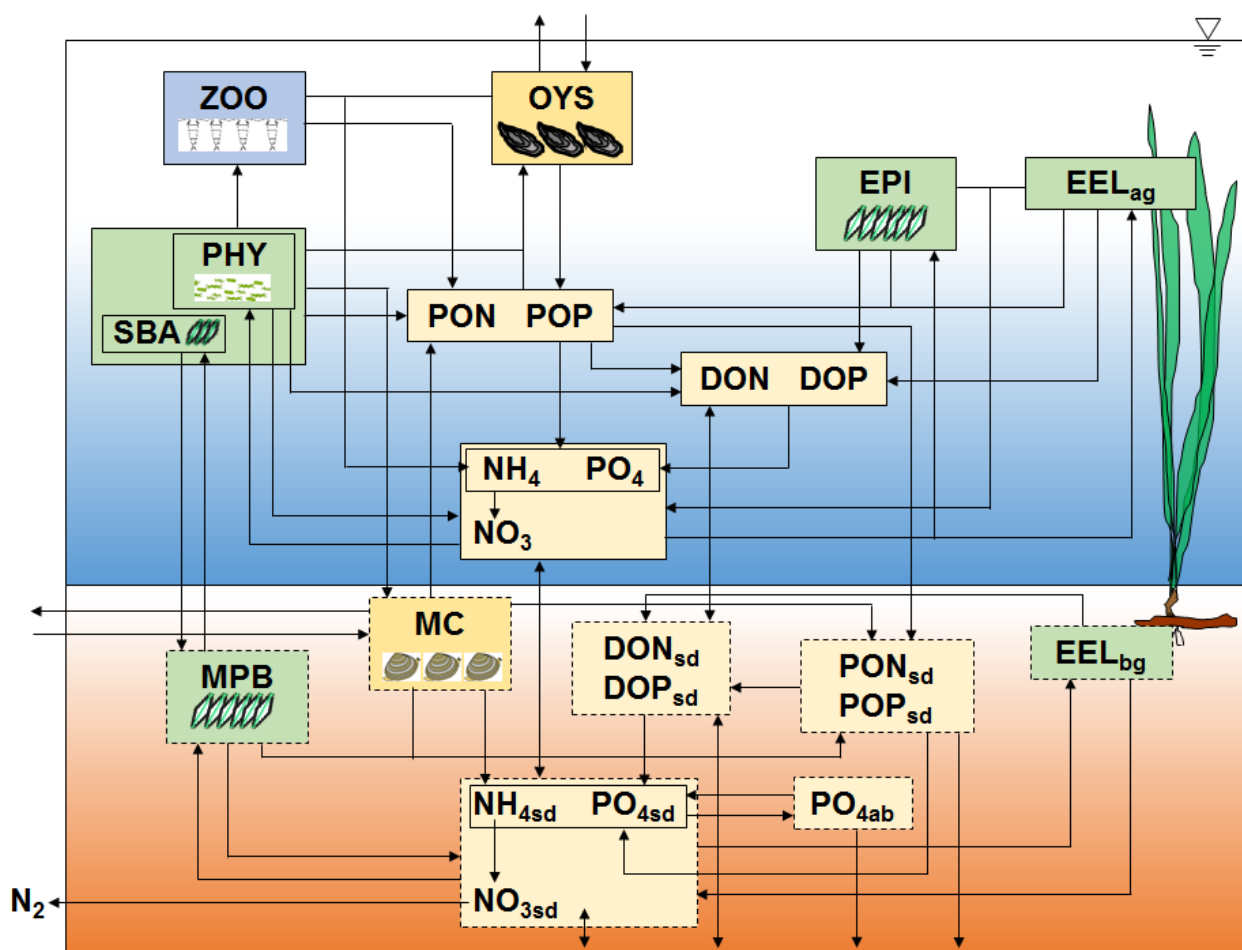


Fig. B-0b. Schematic view of ecosystem model consisting for Chapter 3, 4 and 5 of nitrate+nitrite (NO_3), ammonium (NH_4), phosphate (PO_4), dissolved organic nitrogen (DON) and phosphorous (DOP), particulate organic nitrogen (PON) and phosphorous (POP), phytoplankton (PHY), resuspended microphytobenthos (SBA), aboveground and belowground parts of eelgrass (EEL_{ag} and EEL_{bg} , respectively), epiphyte (EPI), microphytobenthos (MPB), zooplankton (ZOO), oyster (OYS), and clam (MC). Suffix “sd” denotes in the sediment or the porewater and “ad” denotes adsorption to the sediment. Oyster and clam were not considered in Furen model.

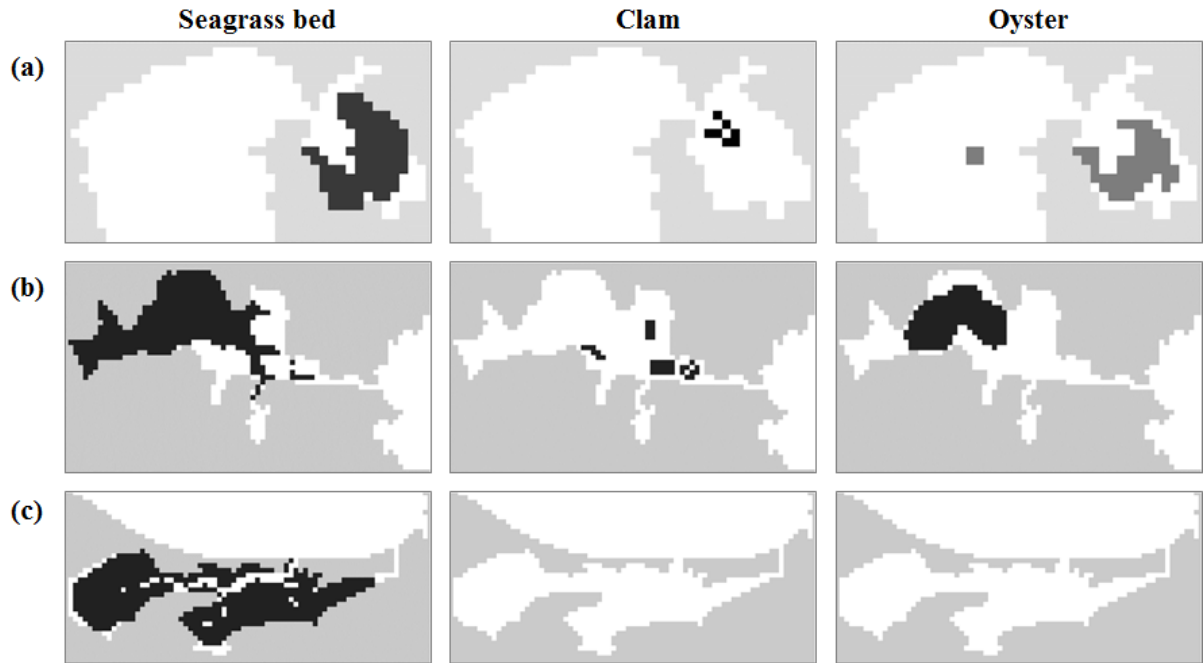


Fig. B-1. Distribution of seagrass bed (left panel), clam (middle panel) and oyster (right panel) in Akkeshi Lake and Akkeshi Bay (a), Hichirippu Lagoon (b), and Furen Lake (c) used in the ecosystem model. Mesh size in Akkeshi, Hichirippu, Furen is 475 m, 75 m, 300 m, respectively.

引用文献

- Abe, M., N. Hashimoto, A. Kurashima & M. Maegawa, 2003. Estimation of light requirement for the growth of *Zostera marina* in central Japan. *Fisheries Science* 69: 890-895.
- Abe, M., N. Hashimoto, A. Kurashima & M. Maegawa, 2004. Structure and seasonal change of the *Zostera marina* population on the coast of Matsunase, Mie Prefecture, central Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi* 70: 523-529 (in Japanese with English abstract).
- Akabane, H., M.J. Kishi, H. Mukai & H. Iizumi, 2003. The responses of the ecosystem of Akkeshi Lake, an estuary in northern Japan, to nutrients input from terrestrial area. *Bulletin on Coastal Oceanography* 40: 171-179 (in Japanese with English abstract).
- Akeda, S. & T. Okude, 2007. Assessment of environmental improvement in brackish lake by ecosystem model -Case study on Corbicula clam fishing ground in Lake Hinuma, Ibaraki-. *Fisheries Engineering* 44: 31-38 (in Japanese with English abstract).
- Anderson, D.M., P.M. Glibert & J.M. Burkholder, 2002. Harmful algal blooms and eutrophication: Nutrient sources, composition, and consequences. *Estuaries* 25: 704-726.
- Anderson, N.J., E. Jeppesen & M. Søndergaard, 2005. Ecological effects of reduced nutrient loading (oligotrophication) on lakes: an introduction. *Freshwater Biology* 50: 1589-1593.
- Anggara Kasih, G.A., S. Chiba, Y. Yamagata, Y. Shimizu & K. Haraguchi, 2009. Numerical model on the material circulation for coastal sediment in Ago Bay, Japan. *Journal of Marine Systems* 77: 45-60.
- Aoyama, H. & T. Suzuki, 1997. *In situ* measurement of particulate organic matter removal rates by a tidal flat macrobenthic community. *Bulletin of the Japanese Society of Fisheries Oceanography* 61: 265-274 (in Japanese with English abstract).
- Arai, T., 2000. Global warming and the temperature of inland waters. *Japanese Journal of Limnology* 61: 24-34 (in Japanese with English abstract).
- Asmus, R.M. & H. Asmus, 1991. Mussel bed: limiting or promoting phytoplankton? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 148: 215-232.
- Asmus, H. & R. Asmus, 2000. Material exchange and food web of seagrass beds in the Sylt-Rømø Bight: how significant are community changes at the ecosystem level? *Helgoland Marine Research* 54: 137-150.
- Aure, J., T. Strohmeier & Ø. Strand, 2007. Modelling current speed and carrying capacity in long-line blue mussel (*Mytilus edulis*) farms. *Aquaculture Research* 38: 304-312.
- Bach, H.K., 1993. A dynamic model describing the seasonal variations in growth and the distribution of eelgrass (*Zostera marina* L.) I. Model theory. *Ecological Modelling* 65: 31-50.

- Bacher, C., P. Duarte, J.G. Ferreira, M. Héral & O. Raillard, 1998. Assessment and comparison of the Marennes-Oléron Bay (France) and Carlingford Lough (Ireland) carrying capacity with ecosystem models. *Aquatic Ecology* 31: 379-394.
- Bald, J., A. Sinquin, A. Borja, N. Caill-Milly, B. Duclercq, C. Dang & X. de Montaudouin, 2009. A system dynamics model for the management of the Manila clam, *Ruditapes philippinarum* (Adams and Reeve, 1850) in the
- Bartoli, M., D. Nizzoli & P. Viaroli, 2003. Microphytobenthos activity and fluxes at the sediment-water interface: interactions and spatial variability. *Aquatic Ecology* 37: 341-349.
- Bartoli, M., D. Nizzoli, P. Viaroli, E. Turolla, G. Castaldelli, E.A. Fano & R. Rossi, 2001. Impact of *Tapes philippinarum* farming on nutrient dynamics and benthic respiration in the Sacca di Goro. *Hydrobiologia* 455: 203-212.
- Blackford, J.C., 2002. The influence of microphytobenthos on the Northern Adriatic ecosystem: A modelling study. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 55: 109-123.
- Blumberg, A.F. & G.L. Mellor, 1987. A description of a three-dimensional coastal ocean circulation model. *Three-dimensional coastal ocean models*: 1-16.
- Borum, J., 1996. Shallow waters and land/sea boundaries. In: Jorgensen, B.B. & K. Richardson (eds) *Eutrophication in coastal marine ecosystems*. American Geophysical Union, Washington DC, p 179-203.
- Bougrier, S., P. Geairon, J.M. Deslous-Paoli, C. Bacher & G. Jonquière, 1995. Allometric relationships and effects of temperature on clearance and oxygen consumption rates of *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Aquaculture* 134: 143-154.
- Boyer, T.P., S. Levitus, J.I. Antonov, R.A. Locarnini & H.E. Garcia, 2005. Linear trends in salinity for the World Ocean, 1995-1998. *Geophysical Research Letters* 32: L01604.
- Boyer, J.N., D.W. Stanley & R.R. Christian, 1994. Dynamics of NH_4^+ and NO_3^- uptake in the water column of the Neuse River estuary, North Carolina. *Estuaries* 17: 361-371.
- Boynton, W.R. & W.M. Kemp. 1985. Nutrient regeneration and oxygen consumption by sediments along an estuarine salinity gradient. *Marine Ecology Progress Series* 23: 45-55.
- Brito, A.C., A. Newton, T.F. Fernandes & P. Tett, 2011. The role of microphytobenthos on shallow coastal lagoons: a modelling approach. *Biogeochemistry* 106: 207-228.
- Brown, J.R. & E.B. Hartwick, 1988. Influences of temperature, salinity and available food upon suspended culture of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* I. Absolute and allometric growth. *Aquaculture* 70: 231-251.
- Brush, M.J. & S.W. Nixon, 2002. Direct measurements of light attenuation by epiphytes on eelgrass *Zostera marina*. *Marine Ecology Progress Series* 238: 73-79.

- Brzezinski, M.A., 1985. The Si: C: N ratio of marine diatoms: Interspecific variability and the effect of some environmental variables. *Journal of Phycology* 21: 347-357.
- Brylinsky, M., 1977. Release of dissolved organic matter by some marine macrophytes. *Marine Biology* 39: 213-220.
- Cahoon, L.B., 1999. The role of benthic microalgae in neritic ecosystems. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 37: 47-86.
- Carr, J., P. D'Odorico, K. McGlathery & P. Wiberg, 2010. Stability and bistability of seagrass ecosystems in shallow coastal lagoons: Role of feedbacks with sediment resuspension and light attenuation. *Journal of Geophysical Research* 115: G03011.
- Carver, C.E.A. & A.L. Mallet, 1990. Estimating the carrying capacity of a coastal inlet for mussel culture. *Aquaculture* 88: 39-53.
- Cattrijsse, A., H.R. Dankwa & J. Mees, 1997. Nursery function of an estuarine tidal marsh for the brown shrimp *Crangon crangon*. *Journal of Sea Research* 38: 109-121.
- Cerco, C.F. & M.R. Noel, 2005. Assessing a ten-fold increase in the Chesapeake Bay native oyster population. A report to the EPA Chesapeake Bay Program. Vicksburg: US Army Engineering Research and Development Center.
- Chapelle, A., 1995. A preliminary model of nutrient cycling in sediments of a Mediterranean lagoon. *Ecological Modelling* 80: 131-147.
- Chapelle, A., A. Ménesguen, J.-M. Deslous-Paoli, P. Souchu, N. Mazouni, A. Vaquer & B. Millet, 2000. Modelling nitrogen, primary production and oxygen in a Mediterranean lagoon. Impact of oysters farming and inputs from the watershed. *Ecological Modelling* 127: 161-181.
- Chatterjee, A., C. Klein, A. Naegelen, P. Claquin, A. Masson, M. Legoff, E. Amice, S. L'Helguen, L. Chauvaud & A. Leynaert, 2013. Comparative dynamics of pelagic and benthic micro-algae in a coastal ecosystem.
- Chávez-Villalba, J., A. Arreola-Lizárraga, S. Burrola-Sánchez & F. Hoyos-Chairez, 2010. Growth, condition, and survival of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* cultivated within and outside a subtropical lagoon. *Aquaculture* 300: 128-136.
- Cloern, J.E., 2001. Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Marine Ecology Progress Series* 210: 223-253.
- Cloern, J.E., S.Q. Foster & A.E. Kleckner, 2014. Phytoplankton primary production in the world's estuarine-coastal ecosystems. *Biogeosciences* 11: 2477-2501.
- Cognie, B., L. Barillé, G. Massé & P.G. Beninger, 2003. Selection and processing of large suspended algae in the oyster *Crassostrea gigas*. *Marine Ecology Progress Series* 250: 145-152.

- Çolakoğlu, S. & M. Palaz, 2014. Some population parameters of *Ruditapes philippinarum* (Bivalvia, Veneridae) on the southern coast of the Marmara Sea, Turkey. *Helgoland Marine Research* 68: 539-548.
- Colijn, F. & V.N. de Jonge, 1984. Primary production of microphytobenthos in the Ems-Dollard estuary. *Marine Ecology Progress Series* 14: 185-196.
- Costanza, R., R. d'Arge, R. de Groot, S. Farber, M. Grasso, B. Hannon, K. Limburg, S. Naeem, R.V. O'Neill, J. Paruelo, R.G. Raskin, P. Sutton & M. van den Belt, 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387: 253-260.
- Cranford, P.J., P. Kamermans, G. Krause, J. Mazurié, B.H. Buck, P. Dolmer, D. Fraser, K. van Nieuwenhove, F.X. O'Beirn, A. A. Sanchez-Mata, G.G. Thorarinsdóttir & Ø. Strand, 2012. An ecosystem-based approach and management framework for the integrated evaluation of bivalve aquaculture impacts. *Aquaculture Environment Interactions* 2: 193-213.
- Curtin, R. & R. Prellezo, 2010. Understanding marine ecosystem based management: A literature review. *Marine Policy* 34: 821-830.
- Dang, C., P.G. Sauriau, N. Savoye, N. Caill-Milly, P. Martinez, C. Millaret, J. Haure & X. de Montaudouin, 2009. Determination of diet in Manila clams by spatial analysis of stable isotopes. *Marine Ecology Progress Series* 387: 167-177.
- de Boer, W.F., 2007. Seagrass-sediment interactions, positive feedbacks and critical thresholds for occurrence: a review. *Hydrobiologia* 591: 5-24.
- Decottignies, P., P.G. Beninger, Y. Rincé & P. Riera, 2007. Trophic interactions between two introduced suspension-feeders, *Crepidula fornicata* and *Crassostrea gigas*, are influenced by seasonal effects and qualitative selection capacity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 342: 231-241.
- de Jonge, V.N. & J. van den Bergs, 1987. Experiments on the resuspension of estuarine sediments containing benthic diatoms. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 24: 725-740.
- de Jonge, V.N. & 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.
- Delgado, M., V.N. de Jonge & H. Peletier, 1991. Experiments on resuspension of natural microphytobenthos populations. *Marine Biology* 108: 321-328.
- Dennison, W.C., R.J. Orth, K.A. Moore, J.C. Stevenson, V. Carter, S. Kollar, P.W. Bergstrom & R.A. Batiuk, 1993. Assessing water quality with submersed aquatic vegetation. *BioScience* 43: 86-94.
- Deslous-Paoli, J.-M. & M. Héral, 1988. Biochemical composition and energy value of *Crassostrea gigas* (Thunberg) cultured in the bay of Marennes-Oléron. *Aquatic Living Resources* 1: 239-249.

- Dettmann, E.H., 2001. Effect of water residence time on annual export and denitrification of nitrogen in estuaries: A model analysis. *Estuaries* 24: 481-490.
- Downing, J.A., C. Plante & S. Lalonde, 1990. Fish production correlated with primary productivity, not the morphoedaphic index. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47: 1929-1936.
- Duarte, C.M. & C.L. Chiscano, 1999. Seagrass biomass and production: a reassessment. *Aquatic Botany* 65: 159-174.
- Dupuy, C., A. Vaguer, T. Lam-Höai, C. Rougier, N. Mazouni, J. Lautier, Y. Collos & S. Le Gall, 2000. Feeding rate of the oyster *Crassostrea gigas* in a natural planktonic community of the Mediterranean Thau Lagoon. *Marine Ecology Progress Series* 205: 171-184.
- Eppley, R.W., 1972. Temperature and phytoplankton growth in the sea. *Fishery Bulletin* 70: 1063-1085.
- Erftemeijer, P.L.A. & E.W. Koch, 2001. Sediment geology methods for seagrass habitat. In Short, F.T. & R.G. Coles (eds) *Global Seagrass Research Methods*. Elsevier Science, Amsterdam, 345-367.
- Fabbri, K.P., A methodology for supporting decision making in integrated coastal zone management. *Ocean & Coastal Management* 39: 51-62.
- Falcao, M. & C. Vale, 1990. Study of the Ria Formosa ecosystem: benthic nutrient remineralization and tidal variability of nutrients in the water. *Hydrobiologia* 207: 137-146.
- Ferreira, J.G., P. Duarte & B. Ball, 1998. Trophic capacity of Carlingford Lough for oyster culture - analysis by ecological modelling. *Aquatic Ecology* 31: 361-378.
- Ferreira, J.G., A.J.S. Hawkins & S.B. Bricker, 2007. Management of productivity, environmental effects and profitability of shellfish aquaculture - the Farm Aquaculture Resource Management (FARM) model. *Aquaculture* 264: 160-174.
- Ferreira, J.G., A.J.S. Hawkins & S.B. Bricker, 2011. The role of shellfish farms in provision of ecosystem goods and services. In Shumway, S.E. (ed.), *Shellfish Aquaculture and the Environment*. Wiley-Blackwell, West Sussex: 133-154.
- Flye-Sainte-Marie, J., F. Jean, C. Paillard, S. Ford, E. Powell, E. Hofmann & J. Klinck, 2007. Ecophysiological dynamic model of individual growth of *Ruditapes philippinarum*. *Aquaculture* 266: 130-143.
- Forrest, B.M., N.B. Keeley, G.A. Hopkins, S.C. Webb & D.M. Clement, 2009. Bivalve aquaculture in estuaries: Review and synthesis of oyster cultivation effects. *Aquaculture* 298: 1-15.
- France, R.L., 1995. Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae: foodweb implications. *Marine Ecology Progress Series* 124: 307-312.
- Fréon, P., P. Cury, L. Shannon & C. Roy, 2005. Sustainable exploitation of small pelagic fish stocks challenged by environmental and ecosystem changes: a review. *Bulletin of Marine Science* 76: 385-462.

- Fry, B. & E.B. Sherr, 1984. $\delta^{13}\text{C}$ measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. *Contributions in Marine Science* 27: 13-47.
- Gangnery, A., C. Bacher & D. Buestel, 2001. Assessing the production and the impact of cultivated oysters in the Thau lagoon (Mediterranee, France) with a population dynamics model. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 1012-1020.
- Gangnery, A., J.-M. Chabirand, F. Lagarde, P.L. Gall, J. Oheix, C. Bacher & D. Buestel, 2003. Growth model of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, cultured in Thau Lagoon (Méditerranée, France). *Aquaculture* 215: 267-290.
- Garcia, S.M. & K.L. Cochrane, 2005. Ecosystem approach to fisheries: a review of implementation guidelines. *ICES Journal of Marine Science* 62: 311-318.
- Gattuso, J.-P., M. Frankignoulle & R. Wollast, 1998. Carbon and carbonate metabolism in coastal aquatic ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 29: 405-434.
- Gerdes, D., 1983. The Pacific oyster *Crassostrea gigas* part I. Feeding behaviour of larvae and adults. *Aquaculture* 31: 195-219.
- Goshima, S., N. Ide, Y. Fujiyoshi, T. Noda & S. Nakao, 1996. Reproductive cycle and shell growth of transplanted Manila clam *Ruditapes philippinarum* in Saroma Lagoon. *Nippon Suisan Gakkaishi* 62: 195-200 (in Japanese with English abstract).
- Goto, N., 2002. Primary production and relationships between micro-algae and bacteria in pelagic and benthic systems of tidal-flats. *Japanese Journal of Limnology* 63: 233-239 (in Japanese with English abstract).
- Granéli, E. & K. Sundbäck, 1985. The response of planktonic and microbenthic algal assemblages to nutrient enrichment in shallow coastal waters, southwest Sweden. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 85: 253-268.
- Grangeré, K., A. Ménesguen, S. Lefebvre, C. Bacher & S. Pouvreau, 2009. Modelling the influence of environmental factors on the physiological status of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in an estuarine embayment; The Baie des Veys (France). *Journal of Sea Research* 62: 147-158.
- Grant, J., K.J. Curran, T.L. Guyondet, G. Tita, C. Bacher, V. Koutitonsky & M. Dowd, 2007. A box model of carrying capacity for suspended mussel aquaculture in Lagune de la Grande-Entrée, Iles-de-la-Madeleine, Québec. *Ecological Modelling* 200: 193-206.
- Grizzle, R.E. & P.J. Morin, 1989. Effect of tidal currents, seston, and bottom sediments on growth of *Mercenaria mercenaria*: results of a field experiment. *Marine Biology* 102: 85-93.
- Guarini, J.-M., P. Gros, G. Blanchard, P. Richard & A. Fillon, 2004. Benthic contribution to pelagic microalgal communities in two semi-enclosed, European-type littoral ecosystems (Marennes-Oléron Bay and Aiguillon Bay, France). *Journal of Sea Research* 52: 241-258.

- Hamaguchi, M., M. Sasaki & H. Usuki, 2002. Prevalence of a *Perkinsus* protozoan in the clam *Ruditapes philippinarum* in Japan. Japanese Journal of Benthology 57: 168-176 (in Japanese with English abstract).
- Han, M.-S., K. Furuya & T. Nemoto, 1992. Species-specific productivity of *Skeletonema costatum* (Bacillariophyceae) in the inner part of Tokyo Bay. Marine Ecology Progress Series 79: 267-273.
- Hanamachi, Y., H. Higashi, T. Hiwatari, T. Mizuno, S. Murakami & K. Kohata, 2010. Study on contributing factors in variation of littleneck-clam biomass at Ise area in Ise Bay. Proceeding of hydraulic engineers, JSCE 54: 1603-1608 (in Japanese with English abstract).
- Hanawa, K. & H. Mitsudera 1987. Variation of water system distribution in the Sanriku coastal area. Journal of the Oceanographical Society of Japan 42: 435-446.
- Harding Jr., L.W. & E.S. Perry, 1997. Long-term increase of phytoplankton biomass in Chesapeake Bay, 1950-1994. Marine Ecology Progress Series 157: 39-52.
- Hasegawa, N., J. Higano, Y. Fujioka, Y. Ishihi, T. Mizuno, T. Maruyama, K. Hodokawa, T. Sakami, H. Saito, R. Nanbu & H. Kuwahara, 2012. Stabilization of juveniles of asari clam *Ruditapes philippinarum*, by the nori-culture system. Fisheries Engineering 49: 125-132 (in Japanese with English abstract).
- Hasegawa, N., M. Hori & H. Mukai, 2007. Seasonal shifts in seagrass bed primary producers in a cold-temperate estuary: Dynamics of eelgrass *Zostera marina* and associated epiphytic algae. Aquatic Botany 86: 337-345.
- Hasegawa, N., M. Hori & H. Mukai, 2008. Seasonal changes in eelgrass functions: current velocity reduction, prevention of sediment resuspension, and control of sediment-water column nutrient flux in relation to eelgrass dynamics. Hydrobiologia 596: 387-399.
- Hasegawa, T., I. Koike & H. Mukai, 2001. Release of dissolved organic nitrogen by a planktonic community in Akkeshi Bay. Aquatic Microbial Ecology 24: 99-107.
- Hashimoto, T., A. Ueda & T. Yamamoto, 2006. Influence of estuarine circulation on the biological production of the northern Hiroshima Bay, Japan, in summer season. Bulletin of the Japanese Society of Fisheries Oceanography 70: 23-30 (in Japanese with English abstract).
- Hata, K. & K. Nakata, 1998. Evaluation of eelgrass bed nitrogen cycle using an ecosystem model. Environmental Modelling & Software 13: 491-502.
- Haven, D.S. & R. Morales-Alamo, 1966. Aspects of biodeposition by oysters and other invertebrate filter feeders. Limnology and Oceanography 11: 487-498.
- Hayakawa, Y., M. Kobayashi & M. Izawa, 2001. Sedimentation flux from mariculture of oyster (*Crassostrea gigas*) in Ofunato estuary, Japan. ICES Journal of Marine Science 58: 435-444.

- Hayakawa, A., M. Shimizu, K.P. Woli, K. Kuramochi & R. Hatano, 2006. Evaluating stream water quality through land use analysis in two grassland catchments: Impact of wetlands on stream nitrogen concentration. *Journal of Environmental Quality* 35: 617-627.
- Heisler, J., P.M. Glibert, J.M. Burkholder, D.M. Anderson, W. Cochlan, W.C. Dennison, Q. Dortch, C.J. Gobler, C.A. Heil, E. Humphries, A. Lewitus, R. Magnien, H.G. Marshall, K. Sellner, D.A. Stockwell, D.K. Stoecker & M. Suddleson, 2008. Eutrophication and harmful algal blooms: A scientific consensus. *Harmful Algae* 8: 3-13.
- Hirano, K., J. Higano, H. Nakata, A. Shinagawa, T. Fujita, M. Tokuoka & K. Kogo, 2010. An experiment for preventing mass mortality of cultured short-neck clams due to hypoxia formation during summer in Isahaya Bay. *Fisheries Engineering* 47: 53-62 (in Japanese with English abstract).
- Hiraoka, K., Y. Goto, T. Terawaki & M. Okada, 2001. Natural deterioration of eelgrass meadows, *Zostera marina* L. -deposition of fine sediments supplied from flooding rivers-. *Journal of Japan Society on Water Environment* 24: 153-158 (in Japanese with English abstract).
- Hiratsuka, J., M. Yamamuro & Y. Ishitobi, 2007. Long-term change in water transparency before and after the loss of eelgrass beds in an estuarine lagoon, Lake Nakaumi, Japan. *Limnology* 8: 53-58.
- Hirose, N., C.-H. Kim & J.-H. Yoon, 1996. Heat budget in the Japan Sea. *Journal of Oceanography* 52: 553-574.
- Hochard, S., C. Pinazo, C. Grenz, J.L. Burton Evans & O. Pringault, 2010. Impact of microphytobenthos on the sediment biogeochemical cycles: A modeling approach. *Ecological Modelling* 221: 1687-1701.
- Hofmann, E.E., E.N. Powell, J. M. Klinck & G. Saunders, 1995. Modelling diseased oyster populations I. Modelling *Perkinsus marinus* infections in oysters. *Journal of Shellfish Research* 14: 121-151.
- Honda, S., O. Shida & O. Yamamura, 2003. Life history of walleye pollock, *Theragra chalcogramma*, in the coastal Oyashio region of Hokkaido. *Bulletin on Coastal Oceanography* 41: 39-47 (in Japanese with English abstract).
- Holmes, R.W., 1970. The Secchi disk in turbid coastal waters. *Limnology and Oceanography* 15: 688-694.
- Hori, M., M. Hamaguchi, K. Iwasaki & W. Sato-Okoshi, 2007. Ecosystem management of ecosystem services and invasive species toward sustainable utilization of fishery resources. *Nippon Suisan Gakkaishi* 73: 1155-1159 (in Japanese).
- Howarth, R.W., 1988. Nutrient limitation of net primary production in marine ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 89-110.
- Hughes, A.R., S.L. Williams, C.M. Duarte, K.L. Heck Jr. & M. Waycott, 2009. Associations of concern: declining seagrasses and threatened dependent species. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7: 242-246.
- Humphreys, J., R.W.G. Caldow, S. McGrorty, A.D. West & A.C. Jensen, 2007. Population dynamics of naturalised Manila clams *Ruditapes philippinarum* in British coastal waters. *Marine Biology* 151: 2255-2270.

- Ichimi, K., K. Tada & S. Montani, 2008. Simple estimation of penetration rate of light in intertidal sediments. *Journal of Oceanography* 64: 399-404.
- Iizumi, H. & A. Hattori, 1982. Growth and organic production of eelgrass (*Zostera marina* L.) in temperate waters of the Pacific coast of Japan. III. The kinetics of nitrogen uptake. *Aquatic Botany* 12: 245-256.
- Iizumi, H., S. Taguchi, T. Minami, H. Mukai & S. Maekawa, 1995. Distribution and variability of nutrients, chlorophyll a, particulate organic matters, and their carbon and nitrogen contents, in Akkeshi-Ko, an estuary in northern Japan. *Bulletin of the Hokkaido National Fisheries Research Institute* 59: 43-64.
- Ileva N.Y., H. Shibata, F. Satoh, K. Sasa & H. Ueda, 2009. Relationship between the riverine nitrate-nitrogen concentration and the land use in the Teshio River watershed, North Japan. *Sustainability Science* 4: 189-198.
- Inoue, T. & M. Yamamuro, 2000. Respiration and ingestion rates of the filter-feeding bivalve *Musculista senhousia*: implications for water-quality control. *Journal of Marine Systems* 26: 183-192.
- Inukai, T. & S. Nishio, 1937. A limnological study of Akkeshi Lake with special reference to the propagation of the oyster. *Journal of the Faculty of Agriculture, Hokkaido Imperial University* 40: 1-33.
- Ishii, R., H. Sekiguchi, Y. Nakahara & Y. Jinnai, 2001. Larval recruitment of the manila clam *Ruditapes philippinarum* in Ariake Sound, southern Japan. *Fisheries Science* 67: 579-591.
- Ito, K., K. Sasaki & T. Minami, 2009. The ecological role of microphytobenthos in the estuarine ecosystems. *Bulletin on Coastal Oceanography* 47: 51-60 (in Japanese with English abstract).
- Iyobe, T., A. Haraguchi, F. Nishio & S. Kobayashi, 2003. Relationship between stream water chemistry and soil freezing in peat mires in Ochiishi, eastern Hokkaido, Japan. *Journal of the Japanese Society of Snow and Ice* 65: 365-376 (in Japanese with English abstract).
- Jennings, S., 2005. Indicators to support an ecosystem approach to fisheries. *Fish and Fisheries* 6: 212-232.
- Jensen, K.T., 1993. Density-dependent growth in cockles (*Cerastoderma edule*): evidence from interannual comparisons. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 73: 333-342.
- Jickells, T.D., 1998. Nutrient biogeochemistry of the coastal zone. *Science* 281: 217-222.
- Joyce, T.M. & J. Dunworth-Baker, 2003. Long-term hydrographic variability in the Northwest Pacific Ocean. *Geophysical Research Letters* 30: 1043.
- Kajihara, R., T. Komorita, A. Hamada, S. Shibamura, T. Yamada & S. Montani, 2010. Possibility of direct utilization of seagrass and algae as main food resources by small gastropod, *Lacuna decorate*, in a subarctic lagoon, Hichirippu, eastern Hokkaido, Japan with stable isotope evidences of carbon and nitrogen. *Plankton & Benthos Research* 5: 90-97.

- Kajita, A., S. Arai, S. Aida, T. Tanimoto, A. Moriguchi, Y. Niimura & T. Terawaki, 2008. Observations of sediment composition in local, limited and perennial eelgrass *Zostera marina* colonies along the coast of Seto Inland Sea, Japan. *Fisheries Engineering* 45: 49-53 (in Japanese with English abstract).
- Kaldy, J. 2012. Influence of light, temperature and salinity on dissolved organic carbon exudation rates in *Zostera marina* L.. *Aquatic Biosystems*, 8: 19.
- Kamermans, P., 1994. Similarity in food source and timing of feeding in deposit- and suspension-feeding bivalves. *Marine Ecology Progress Series* 104: 63-75.
- Kang, C.-K., Y.S. Kang, E.J. Choy, D.-S. Kim, B.-T. Shim & P.-Y. Lee, 2007. Condition, reproductive activity, and gross biochemical composition of the Manila clam, *Tapes philippinarum* in natural and newly created sandy habitats of the southern coast of Korea. *Journal of Shellfish Research* 26: 401-412.
- Kasai, H., 2000. Seasonal change of nutrients and primary production in the Oyashio region. *Bulletin of the Plankton Society of Japan* 47: 116-118 (in Japanese).
- Kasai, H., H. Saito, A. Yoshimori & S. Taguchi, 1997. Variability in timing and magnitude of spring bloom in the Oyashio region, the western subarctic Pacific off Hokkaido, Japan. *Fisheries Oceanography* 6: 118-129.
- Kashiwai, M., 1984. The concept of tidal exchange and the tidal exchange ratio. *Journal of the Oceanographical Society of Japan* (in Japanese with English abstract).
- Kashiwai, M., 1995. History of carrying capacity concept as an index of ecosystem productivity (Review). *Bulletin of the Hokkaido National Fisheries Research Institute* 59: 81-101.
- Kasim, M. & H. Mukai, 2006. Contribution of benthic and epiphytic diatoms to clam and oyster production in the Akkeshi-ko estuary. *Journal of Oceanography* 62: 267-281.
- Kaspar, H.F., P.A. Gillespie, I.C. Boyer & A.L. MacKenzie, 1985. Effects of mussel aquaculture on the nitrogen cycle and benthic communities in Kenepuru Sound, Marlborough Sounds, New Zealand. *Marine Biology* 85: 127-136.
- Keller, A.A., C. Taylor, C. Oviatt, T. Dorrington, G. Holcombe & L. Reed, 2001. Phytoplankton production patterns in Massachusetts Bay and the absence of the 1998 winter-spring bloom. *Marine Biology* 138: 1051-1062.
- Kemp, W.M. & W.R. Boynton, 1984. Spatial and temporal coupling of nutrient inputs to estuarine primary production: the role of particulate transport and decomposition. *Bulletin of Marine Science* 35: 522-535.
- Kemp, W.M., W.R. Boynton, J.E. Adolf, D.F. Boesch, W.C. Boicourt, G. Brush, J.C. Cornwell, T.R. Fisher, P.M. Glibert, J.D. Hagy, L.W. Harding, E.D. Houde, D.G. Kimmel, W.D. Miller, R.I.E. Newell, M.R. Roman, E.M. Smith & J.C. Stevenson, 2005. Eutrophication of Chesapeake Bay: historical trends and ecological interactions. *Marine Ecology Progress Series* 303: 1-29.

- Kikuchi, T., 1993. Ecological characteristics of the tidal flat ecosystem and importance of its conservation. Japanese Journal of Ecology 43: 223-235 (in Japanese with English abstract).
- Kishi, M., 1994. Numerical model for mariculture reflecting upon oxygen consumption by bottom mud. Bulletin on Coastal Oceanography 32: 43-53 (in Japanese with English abstract).
- Kishi, M.J., 2008. Review of marine ecosystem modeling. Oceanography in Japan 17: 7-18 (in Japanese with English abstract).
- Kita, T. & E. Harada, 1962. Studies on the epiphytic communities 1. Abundance and distribution of microalgae and small animals on the *Zostera* blades. Publications of the Seto Marine Biological Laboratory 10: 245-257.
- Kittiwanch, J., T. Yamamoto, O. Kawaguchi & T. Hashimoto, 2007. Analyses of phosphorous and nitrogen cyclings in the estuarine ecosystem of Hiroshima Bay by a pelagic and benthic coupled model. Estuarine, Coastal and Shelf Science 75: 189-204.
- Kobayashi, M., E.E. Hofmann, E.N. Powell, J.M. Klinck & K. Kusaka, 1997. A population dynamics model for the Japanese oyster, *Crassostrea gigas*. Aquaculture 149: 285-321.
- Kodama, M., S. Watanabe, M. Toba, S. Katayama & K. Nakata, 2008. Composition of suspended particulate matter and food environment of Manila clam, *Ruditapes philippinarum* in Banzu intertidal sand flat. Proceeding of Coastal Engineering, JSCE 55: 1146-1150 (in Japanese with English abstract).
- Koh, C.-H., J.S. Khim, H. Araki, H. Yamanishi, H. Mogi & K. Koga, 2006. Tidal resuspension of microphytobenthic chlorophyll *a* in a Nanaura mudflat, Saga, Ariake Sea, Japan: flood-ebb and spring-neap variations. Marine Ecology Progress Series 312: 85-100.
- Kohata, K., T. Hiwatari & T. Hagiwara, 2003. Natural water-purification system observed in a shallow coastal lagoon: Matsukawa-ura, Japan. Marine Pollution Bulletin 47: 148-154.
- Koike, I., 1986. Chemical composition and mineralization of organic nitrogen in marine sediment. La mer 24: 104-110 (in Japanese with English abstract).
- Koike, H., T. Saito, M. Kosugi & J. Kakino, 1992. Shell growth and diet of *Tapes philippinarum* from the tidal flats of the Obitsu River, Tokyo Bay. Fisheries Engineering 29: 105-112 (in Japanese with English abstract).
- Koizumi, Y., J. Kohno, N. Matsuyama, T. Uchida & T. Honjo, 1996. Environmental features and the mass mortality of fish and shellfish during the *Gonyaulax polygramma* red tide occurred in and around Uwajima Bay, Japan, in 1994. Nippon Suisan Gakkaishi 62: 217-224 (in Japanese with English abstract).
- Komatsu, T., M. Nakaoka & T. Sugimoto, 2003. Changes in coastal ecosystem due to modifications of land use pattern. Bulletin on Coastal Oceanography 40: 149-157 (in Japanese with English abstract).
- Kombiadou, K., F. Ganthy, R. Verney, M. Plus & A. Sottolichio, 2014. Modelling the effects of *Zostera noltei* meadows on sediment dynamics: application to the Arcachon lagoon. Ocean Dynamics 64: 1499-1516.

- Komorita, T., R. Kajihara, H. Tsutsumi, S. Shibamura, T. Yamada, N. Higaki & S. Montani, 2010. Reevaluation of the nutrient mineralization process by infaunal bivalves (*Ruditapes philippinarum*) in a shallow lagoon in Hokkaido, Japan. *Journal of Experimental Marine Biology* 383: 8-16.
- Komorita, T., R. Kajihara, H. Tsutsumi, S. Shibamura, T. Yamada & S. Montani, 2014. Food sources for *Ruditapes philippinarum* in a coastal lagoon determined by mass balance and stable isotope approaches. *PLoS ONE* 9: e86732.
- Komorita, T., H. Tsutsumi, R. Kajihara, N. Suga, S. Shibamura, T. Yamada & S. Montani, 2012. Oceanic nutrient supply and uptake by microphytobenthos of the Hichirippu Lagoon, Hokkaido, Japan. *Marine Ecology Progress Series* 446: 161-171.
- Kondo, S., R. Nakao, M. Iwataki, S. Sakamoto, S. Itakura, Y. Matsuyama & K. Nagasaki, 2012. *Heterocapsa circularisquma* coming up north- Mass mortality of Pacific oysters due to its blooming at Lake Kamo in Sado Island Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi* 78: 719-725 (in Japanese with English abstract).
- Kono, T. and Y. Kawasaki 1997. Modification of the western subarctic water by exchange with the Okhotsk Sea. *Depp-Sea Research I*, 44: 689-711.
- Krause-Jensen, D. & K. Sand-Jensen, 1998. Light attenuation and photosynthesis of aquatic plant communities. *Limnology and Oceanography* 43: 396-407.
- Kroeger, K.D., P.W. Swarzenski, Wm.J. Greenwood & C. Reich, 2007. Submarine groundwater discharge to Tampa Bay: Nutrient fluxes and biogeochemistry of the coastal aquifer. *Marine Chemistry* 104: 85-97.
- Kudo, I. & K. Matsunaga, 1999. Environmental factors affecting the occurrence and production of the spring phytoplankton bloom in Funka Bay, Japan. *Journal of Oceanography* 55: 505-513.
- Kudo, I. & T. Yoshimura, 2000. The fate of primary production during spring bloom in Funka Bay. *Bulletin on Coastal Oceanography* 38: 47-54 (in Japanese with English abstract).
- Kudo, I., T. Yoshimura, M. Yanada & K. Matsunaga, 2000. Exhaustion of nitrate terminates a phytoplankton bloom in Funka Bay, Japan: change in $\text{SiO}_4\text{:NO}_3$ consumption rate during the bloom. *Marine Ecology Progress Series* 193: 45-51.
- Kuipers, B.R., 1977. On the ecology of juvenile plaice on a tidal flat in the Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* 11: 56-91.
- Kuroda, H., Y. Toya, T. Wagawa, A. Kuwata & T. Setou, 2016. Development of a high-resolution ocean model around Hokkaido ~To evaluate effects of the Okhotsk Sea on ecosystem in the North Pacific~. *Low Temperature Science* 74: 115-125 (in Japanese with English abstract).

- Kusaka, A., T. Ono, T. Azumaya, H. Kasai, S. Oguma, Y. Kawasaki & K. Hirakawa, 2009. Seasonal variations of oceanographic conditions in the continental shelf area off the eastern Pacific coast of Hokkaido, Japan. *Oceanography in Japan* 18: 135-156 (in Japanese with English abstract).
- Kusuki, Y., 1978. Fundamental studies on the deterioration of oyster growing grounds-III Sinking rates and distance of transport of the faeces of Japanese oyster. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries* 44: 971-973 (in Japanese with English abstract).
- Kyoda, J., S. Hosokawa, K. Watanabe, M. Nakaoka, S. Shibanuma, S. Montani & T. Kuwae, 2012. Estimation of the distribution and coverage of seagrasses using filed observation data and satellite imagery. *Journal of Japan Society of Civil Engineers, Ser. B2* 68: 1466-1490 (in Japanese with English abstract).
- Lancelot, C., J. Staneva, D. van Eeckhout, J.-M. Beckers & E. Stanev, 2002. Modelling the Danube-influenced north-western continental shelf of the Black Sea. II: Ecosystem response to changes in nutrient delivery by the Danube River after its damming in 1972. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 54: 473-499.
- Lebreton, B., P. Richard, G. Radenac, M. Bordes, M. Br  ret, C. Arnaud, F. Mornet & G.F. Blanchard, 2009. Are epiphytes a significant component of intertidal *Zostera noltii* beds? *Aquatic Botany* 91: 82-90.
- Lepoint, G., S. Millet, P. Dauby, S. Gobert, J.-M. Bouqueneau, 2002. Annual nitrogen budget of the seagrass *Posidonia oceanica* as determined by *in situ* uptake experiments. *Marine Ecology Progress Series* 237: 87-96.
- Levitus, S., J.I. Antonov, T.P. Boyer & C. Stephens, 2000. Warming of the world ocean. *Science* 287: 2225-2229.
- Li, W.K.W., 1985. Photosynthetic response to temperature of marine phytoplankton along a latitudinal gradient (16  N to 74  N). *Deep-Sea Research* 32: 1381-1391.
- Lim, B.K., 2009. Possibility of adherent microalgae on eelgrass leaf as a food source for bivalve (short-necked clam). *Bulletin on Coastal Oceanography* 47: 39-42 (in Japanese with English abstract).
- Lorenzen, C.J., 1972. Extinction of light in the ocean by phytoplankton. *ICES Journal of Marine Science* 34: 262-267.
- Lucas, C.H., J. Widdows, M.D. Brinsley, P.N. Salkeld & P.M.J. Herman, 2000. Benthic-pelagic exchange of microalgae at a tidal flat. 1. Pigment analysis. *Marine Ecology Progress Series* 196: 59-73.
- Lund-Hansen, L.C., M. Petersson & W. Nurjaya, 1999. Vertical sediment fluxes and wave-induced sediment resuspension in a shallow-water coastal lagoon. *Estuaries* 22: 39-46.
- Machiguchi, Y., 2006. Recommendation for restoration of native Manila clam stocks in Japan ~National Conference on Manila Clam Stocks~. *Nippon Suisan Gakkaishi* 72: 766-771 (in Japanese).
- Madden, C.J. & W.M. Kemp, 1996. Ecosystem model of an estuarine submersed plant community: Calibration and simulation of eutrophication responses. *Estuaries* 19: 457-474.

- Magni, P. & S. Montani, 1998. Responses of intertidal and subtidal communities of the macrobenthos to organic load and oxygen depletion in the Seto Inland Sea, Japan. *Journal de Recherche Océanographique* 23: 47-56.
- Magnuson, J.J., D.M. Robertson, B.J. Benson, R.H. Wynne, D.M. Livingstone, T. Arai, R.A. Assel, R.G. Barry, V. Card, E. Kuusisto, N.G. Granin, T.D. Prowse, K.M. Stewart & V.S. Vuglinski, 2000. Historical trends in lake and river ice cover in the northern hemisphere. *Science* 289: 1743-1746.
- Mann, R., 1979. The effect of temperature on growth, physiology, and gametogenesis in the Manila clam *Tapes philippinarum* (Adams & Reeve, 1850). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 38: 121-133.
- Mann, R., E.M. Burreson & P.K. Baker, 1991. The decline of the Virginia oyster fishery in Chesapeake Bay: Considerations for introduction of a non-endemic species, *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793). *Journal of Shellfish Research* 10: 379-388.
- Marchais, V., G. Schaal, J. Grall, A. Lorrain, C. Nerot, P. Richard & L. Chauvaud, 2013. Spatial variability of stable isotope ratios in oysters (*Crassostrea gigas*) and primary producers along an estuarine gradient (Bay of Brest, France). *Estuaries and Coasts* 36: 808-819.
- Matsukawa, Y., N. Cho, S. Katayama & K. Kamio, 2008. Factors responsible for the drastic catch decline of the Manila clam *Ruditapes philippinarum* in Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi* 74: 137-143 (in Japanese with English abstract).
- Matsuoka, S., S. Yoshimatsu, A. Ono, K. Ichimi, M. Fujiwara, K. Honda & K. Tada, 2005. Discoloration of nori (*Porphyra*) and characteristics of water quality in Eastern Bisan Seto. *Bulletin on Coastal Oceanography* 43: 77-84 (in Japanese with English abstract).
- Mazda, Y., T. Imai, Y. Ajioka & T. Fujiwara, 2010. Long-term change in hypoxia in an enclosed bay, Lake Hamana. *Bulletin on Coastal Oceanography* 48: 45-55 (in Japanese with English abstract).
- Mazouni, N., 2004. Influence of suspended oyster cultures on nitrogen regeneration in a coastal lagoon (Thau, France). *Marine Ecology Progress Series* 276: 103-113.
- McGlathery, K.J., K. Sundbäck & I.C. Anderson, 2007. Eutrophication in shallow coastal bays and lagoons: the role of plants in the coastal filter. *Marine Ecology Progress Series* 348: 1-18.
- McKenna, J., A. Cooper & A.M. O'Hagan, 2008. Managing by principle: A critical analysis of the European principles of Integrated Coastal Zone Management (ICZM). *Marine Policy* 32: 941-955.
- McKindsey, C.W., H. Thetmeyer, T. Landry & W. Silvert, 2006. Review of recent carrying capacity models for bivalve culture and recommendations for research and management. *Aquaculture* 261: 451-462.
- Melià, P., G.A. De Leo & M. Gatto, 2004. Density and temperature-dependence of vital rates in the Manila clam *Tapes philippinarum*: a stochastic demographic model. *Marine Ecology Progress Series* 272: 153-164.

- Mellor, G.L. & T. Yamada, 1982. Development of a turbulence closure model for geophysical fluid problems. *Reviews of Geophysics and Space Physics* 20: 851-875.
- Mikami, H., T. Fujita & K. Sakata, 2008. Characteristics of river water qualities in the basin of Lake Fuhren, in dairy area. *Report of Hokkaido Institute of Environmental Sciences* 34: 19-40 (in Japanese with English abstract).
- Mizuta, H., 2003. Distribution of *Laminaria* species in the coastal Oyashio region and their nutrient requirements. *Bulletin on Coastal Oceanography* 41: 33-38 (in Japanese with English abstract).
- Monsen, N.E., J.E. Cloern, L.V. Lucas & S.G. Monismith, 2002. A comment on the use of flushing time, residence time, and age as transport time scales. *Limnology and Oceanography* 47: 1545-1553.
- Montani, S., 2004. Biological production of tidal flat- It's trophic dynamics-. *Nippon Suisan Gakkaishi* 70: 796-797 (in Japanese).
- Montani, S., 2014. Multidisciplinary approach for evaluation of tidal estuary dynamics. *Bulletin on Coastal Oceanography* 51: 151-159 (in Japanese with English abstract).
- Montani, S., P. Magni & 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.
- Montani, S., Y. Managaki & S. Shibamura, 2011. The structural changes in biological productivity due to the progress of dairy in Lake Furen. *Bulletin on Coastal Oceanography* 49: 59-67 (in Japanese with English abstract).
- Montani, S., M. Tokuyasu & T. Okaichi, 1989. Occurrence and biomass estimation of *Chattonella marina* red tides in Harima Nada, the Seto Inland Sea, Japan. In Okaichi, T., D.M. Anderson & T. Nemoto (eds), *Red Tides: Biology, Environmental Science and Toxicology*. Elsevier Science Publishing Co., Inc., New York: 197-200.
- Morris, J.T., 1989. Modelling light distribution within the canopy of the marsh grass *Spartina alterniflora* as a function of canopy biomass and solar angle. *Agricultural and Forest Meteorology* 46: 349-361.
- Mozetič, P., C. Solidoro, G. Cossarini, G. Socal, R. Precali, J. Francé, F. Bianchi, C. de Vittor, N. Smolaka & S.F. Umani, 2010. Recent trends towards oligotrophication of the Northern Adriatic: Evidence from chlorophyll *a* time series. *Estuaries and Coasts* 33: 362-375.
- Nagao, S., T. Aramaki, O. Seki, M. Uchida & Y. Shibata, 2010. Carbon isotopes and lignin composition of POC in a small river in Bekanbeushi Moor, northern Japan. *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research B* 268: 1098-1101.
- Nagata, Y., S. Oguma, K. Nagase, K. Aikawa, I. Tanaka, A. Nakata & M. Natsume, 2009. Seasonal variation of the East Hokkaido Coastal Current (the Coastal Oyashio and the East Hokkaido Warm Current). *La mer* 47: 29-42 (in Japanese with English abstract).
- Nagumo, T. & R. Hatano, 2001. Regional characteristics of stream water quality during the snow-melting season in Hokkaido. *Japanese Society of Soil Science and Plant Nutrition* 72: 41-48 (in Japanese with English abstract).

- Nakamura, Y., 2001. Filtration rates of the Manila clam, *Ruditapes philippinarum*: dependence on prey items including bacteria and picocyanobacteria. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 266: 181-192.
- Nakamura, Y., 2004. Suspension feeding and growth of juvenile Manila clam *Ruditapes philippinarum* reared in the laboratory. *Fisheries Science* 70: 215-222.
- Nakamura, Y., M. Hagino, T. Hiwatari, A. Iijima, K. Kohata & T. Furota, 2002. Growth of the Manila clam *Ruditapes philippinarum* in Sanbanse, the shallow coastal area in Tokyo Bay. *Fisheries Science* 68: 1309-1316.
- Nakamura, Y., T. Okude, T. Terasawa, M. Sekine & N. Mimura, 2003. Development of the shellfish metabolism model for CO₂ fixation -cultured oyster-. *Proceedings of Coastal Engineering JSCE* 50: 1166-1170 (in Japanese).
- Nakao, T. & K. Matsuzaki, 1995. Potential for eutrophication based on the topography of coastal bays. *Oceanography in Japan* 4: 19-28 (in Japanese with English abstract).
- Nakashiki, N., T. Tsubono & K. Maruyama, 2005. Impact of global warming on the ocean environment around Japan. *Bulletin on Coastal Oceanography* 42: 103-109 (in Japanese with English abstract).
- Nakata, K., F. Horiguchi & M. Yamamuro, 2000. Model study of Lakes Shinji and Nakaumi - a coupled coastal lagoon system. *Journal of Marine Systems* 26: 145-169.
- Nalewajko, C., T.G. Dunstall & H. Shear, 1976. Kinetics of extracellular release in axenic algae and in mixed algal-bacterial cultures: Significance in estimation of total (gross) phytoplankton excretion rates. *Journal of Phycology* 12: 1-5.
- Nedwell, D.B., T.D. Jickells, M. Trimmer & R. Sanders, 1999. Nutrients in estuaries. In: Nedwell, D.B. & D.G. Raffaelli (eds) *Advances in Ecological Research: Estuaries* 29. Academic Press, San Diego, CA.
- Neumann, T., 2000. Towards a 3D-ecosystem model of the Baltic Sea. *Journal of Marine Systems* 25: 405-419.
- Newell, R.I.E., 2004. Ecosystem influences of natural and cultivated populations of suspension-feeding bivalve molluscs: A review. *Journal of Shellfish Research* 23: 51-61.
- Newell, R.I.E. & S.J. Jordan, 1983. Preferential ingestion of organic material by the American oyster *Crassostrea virginica*. *Marine Ecology Progress Series* 13: 47-53.
- Newton, A., J. Icely, S. Cristina, A. Brito, A.C. Cardoso, F. Colijn, S.D. Riva, F. Gertz, J.W. Hansen, M. Holmer, K. Ivanova, E. Leppäkoski, D. Melaku Canu, C. Mocenni, S. Mudge, N. Murray, M. Perup, A. Razinkobas, S. Reizopoulou, A. Pérez-Ruzafa, G. Schernewski, H. Schubert, L. Carr, C. Solidoro, P. Viaroli & J.-M. Zaldívar, 2014. An overview of ecological status, vulnerability and future perspectives of European large shallow, semi-enclosed coastal systems, lagoons and transitional waters. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 140: 95-122.
- Nishikawa, T. & Y. Hori, 2004. Effects of nitrogen, phosphorous and silicon on a growth of a diatom *Coscinodiscus wailesii* causing *Porphyra* bleaching isolated from Harima-Nada, Seto Inland Sea, Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi* 70: 872-878 (in Japanese with English abstract).

- Nishizawa, T., J. Kakino, K. Nakata & K. Taguchi, 1992. The growth and mortality of Japanese littleneck *Tapes philippinarum* on Banzu tidal flat, Tokyo Bay. *Fisheries Engineering* 29: 61-68 (in Japanese).
- Nixon, S.W., 1981. Remineralization and nutrient cycling in coastal marine ecosystems. In: B.J. Neilson & L.E. Cronin (eds) *Estuaries and nutrients*. Humana, New York, 111-138.
- Nixon, S.W., 1982. Nutrient dynamics, primary production and fisheries yields of lagoons. *Oceanologica Acta*: 357-371.
- Nixon, S.W., 1988. Physical energy inputs and the comparative ecology of lake and marine ecosystems. *Limnology and Oceanography* 33: 1005-1025.
- Nixon, S.W., 1995. Coastal marine eutrophication: a definition, social causes, and future concerns. *Ophelia* 41: 199-219.
- Nixon, S.W., J.W. Ammerman, L.P. Atkinson, V.M. Berounsky, G. Billen, W.C. Boicourt, W.R. Boynton, T.M. Church, D.M. Ditoro, R. Elmgren, J.H. Garber, A.E. Giblin, R.A. Jahnke, N.J.P. Owens, M.E.Q. Pilson & S.P. Seitzinger, 1996. The fate of nitrogen and phosphorous at the land-sea margin of the North Atlantic Ocean. *Biogeochemistry* 35: 141-180.
- Nizzoli, D., M. Bartoli & P. Viaroli, 2006. Nitrogen and phosphorous budgets during a farming cycle of the Manila clam *Ruditapes philippinarum*: A *in situ* experiment. *Aquaculture* 261: 98-108.
- Nizzoli, D., M. Bartoli & P. Viaroli, 2007. Oxygen and ammonium dynamics during a farming cycle of the bivalve *Tapes philippinarum*. *Hydrobiologia* 587: 25-36.
- Nomura, H., 1998. Changes in red tide events and phytoplankton community composition in Tokyo Bay from the historical plankton records in a period between 1907 and 1997. *Oceanography in Japan* 7: 159-178 (in Japanese with English abstract).
- Nomura, M. & Y. Nakamura, 2002. Fluctuations of water quality during a tidal cycle in Banzu tidal flat. *Journal of Japanese Society on Water Environment* 25: 217-225 (in Japanese with English abstract).
- Nowicki, B.L. & S.W. Nixon, 1985. Benthic nutrient remineralization in a coastal lagoon ecosystem. *Estuaries* 8: 182-190.
- Numaguchi, K., 2001. Aspect of sediment as food environment of Manila clam *Ruditapes philippinarum*. *Fisheries Engineering* 37: 209-215 (in Japanese with English abstract).
- Officer, C.B., 1979. Discussion of the behaviour of nonconservative dissolved constituents in estuaries. *Estuarine and Coastal Marine Science* 9: 91-94.
- Officer, C.B., T.J. Smayda & R. Mann, 1982. Benthic filter feeding: a natural eutrophication control. *Marine Ecology Progress Series* 9: 203-210.

- Oglesby, R.T., 1977. Relationships of fish yield to lake phytoplankton standing crop, production, and morphoedaphic factors. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34: 2271-2279.
- Ohba, S., 1959. Ecological studies in the natural population of a clam, *Tapes japonica*, with special reference to seasonal variations in the size and structure of the population and to individual growth. *Biological Journal of Okayama University* 5: 13-42.
- Ohtani, K., 1971. Studies on the change of the hydrographic conditions in the Funka Bay II. Characteristics of the waters occupying the Funka Bay. *Bulletin of the Faculty of Fisheries Hokkaido University* 22: 58-66 (in Japanese with English abstract).
- Okamoto, S., T. Hirawake & S.-I. Saito, 2010. Interannual variability in the magnitude and timing of the spring bloom in the Oyashio region. *Deep Sea Research Part II* 57: 1608-1617.
- Okamura, K., K. Tanaka, K. Kimoto, T. Fujita, Y. Mori & Y. Kiyomoto, 2010. Effects of oxygen deficient water and properties of surface sediments on the mass mortalities of the ark shell (*Scapharca kagoshimensis*) in the northwestern part of Ariake Bay. *Bulletin of the Japanese Society of Fisheries Oceanography* 74: 197-207 (in Japanese with English abstract).
- Olesen, B., 1996. Regulation of light attenuation and eelgrass *Zostera marina* depth distribution in a Danish embayment. *Marine Ecology Progress Series* 134: 187-194.
- Olesen, B., D. Krause-Jensen, N. Marbà, P.B. Christensen, 2015. Eelgrass *Zostera marina* in subarctic Greenland: dense meadows with slow biomass turnover in cold waters. *Marine Ecology Progress Series* 518: 107-121.
- Oshima, Y., M.J. Kishi & H. Mukai, 2006. Numerical study on nutrient cycles in Akkeshi estuary focused on the influence of bivalve. *Japanese Journal of Benthology* 61: 66-76 (in Japanese with English abstract).
- Oshima, Y., M.J. Kishi & T. Sugimoto, 1999. Evaluation of the nutrient budget in a seagrass bed. *Ecological Modelling* 115: 19-33.
- Page, H.M. & D.M. Hubbard, 1987. Temporal and spatial patterns of growth in mussels *Mytilus edulis* on an offshore platform: relationships to water temperature and food availability. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 111: 159-179.
- Parsons, T.R., R.J. LeBrasseur & J.D. Fulton, 1967. Some observations on the dependence of zooplankton grazing on the cell size and concentration of phytoplankton blooms. *Journal of the Oceanographical Society of Japan* 23: 10-17.
- Pastres, R., C. Solidoro, G. Cossarini, D. Melaku Canu & C. Dejak, 2001. Managing the rearing of *Tapes philippinarum* in the lagoon of Venice: a decision support system. *Ecological Modelling* 138: 231-245.
- Pellikaan, G.C. & P.H. Nienhuis, 1988. Nutrient uptake and release during growth and decomposition of eelgrass, *Zostera marina* L., and its effects on the nutrient dynamics of Lake Grevelingen. *Aquatic Botany* 30: 189-214.

- Percuoco, V.P., L.H. Kalnejais & L.V. Officer, 2015. Nutrient release from the sediments of the Great Bay Estuary, N.H. USA. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 161: 76-87.
- Petihakis, G., G. Triantafyllou, D. Koutsoubas, I. Allen & C. Dounas, 1999. Modelling the annual cycles of nutrients and phytoplankton in a Mediterranean lagoon (Gialova, Greece). *Marine Environmental Research* 48: 37-58.
- Pikitch, E.K., C. Santora, E.A. Babcock, A. Bakun, R. Bonfil, D.O. Conover, P. Dayton, P. Doukakis, D. Fluharty, B. Heneman, E.D. Houde, J. Link, P.A. Livingston, M. Mangel, M.K. McAllister, J. Pope & K.J. Sainsbury, 2004. Ecosystem-based fishery management. *Science* 305: 346-347.
- Pinckney, J.L. & R.G. Zingmark, 1993. Modeling the annual production of intertidal benthic microalgae in estuarine ecosystem. *Journal of Phycology* 29: 396-407.
- Platt, T. & B. Irwin, 1973. Caloric content of phytoplankton. *Limnology and Oceanography* 18: 306-310.
- Plus, M., I. Auby, D. Maurer, G. Trut, Y. Del Amo, F. Dumas & B. Thouvenin, 2015. Phytoplankton versus macrophyte contribution to primary production and biogeochemical cycles of a coastal mesotidal system. A modelling approach. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 165: 52-60.
- Plus, M., A. Chapelle, P. Lazure, I. Auby, G. Levavasseur, M. Verlaque, T. Belsher, J.-M. Deslous-Paoli, J.-M. Zaldívar & C.N. Murray, 2003. Modelling of oxygen and nitrogen cycling as a function of macrophyte community in the Thau lagoon. *Continental Shelf Research* 23: 1877-1898.
- Plus, M., F. Dumas, J.-Y. Stanisière & D. Maurer, 2009. Hydrodynamic characterization of the Arcachon Bay, using model-derived descriptors. *Continental Shelf Research* 29: 1008-1013.
- Plus, M., I. La Jeunesse, F. Bouraoui, J.-M. Zaldívar, A. Chapelle & P. Lazure, 2006. Modelling water discharge and nitrogen inputs into a Mediterranean lagoon. Impact on the primary production. *Ecological Modelling* 193: 69-89.
- Ponurovskii, S.K., 2008. Population structure and growth of the Japanese littleneck clam *Ruditapes philippinarum* in Amursky Bay, Sea of Japan. *Russian Journal of Marine Biology* 34: 329-332.
- Poole, H.H. & W.R.G. Atkins, 1929. Photo-electric measurements of submarine illumination throughout the year. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 16: 297-324.
- Postma, H., 1967. Sediment transport and sedimentation in the estuarine environment. In: *Estuaries* 83 (eds by G.H. Lauff), American Association for Advancement of Science, Washington, D.C., pp. 158-179.
- Pouvreau, S., Y. Bourles, S. Lefebvre, A. Gangnery & M. Alunno-Bruscia, 2006. Application of a dynamic energy budget model to the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, reared under various environmental conditions. *Journal of Sea Research* 56: 156-167.

- Powell, E.N., J.M. Klinck, E.E. Hofmann, E.A. Wilson-Ormond & M.S. Ellis, 1995. Modeling oyster populations. V. Declining phytoplankton stocks and the population dynamics of American oyster (*Crassostrea virginica*) populations. *Fisheries Research* 24: 199-222.
- Prins, T.C., V. Escaravage, A.C. Smaal & J.C.H. Peeters, 1995. Nutrient cycling and phytoplankton dynamics in relation to mussel grazing in a mesocosm experiment. *Ophelia* 41: 289-315.
- Redfield, A.C., B.H. Ketchum & F.A. Richards, 1963. The influence of organisms on the composition of sea-water. In: Hill, M.N. (eds). *The Sea* 2, Interscience, New York, 26-77.
- Ren, J.S. & A.H. Ross, 2001. A dynamic energy budget model of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Ecological Modelling* 142: 105-120.
- Ren, Y., B. Xu, Y. Guo, M. Yang & J. Yang, 2008. Growth, mortality and reproduction of the transplanted Manila clam (*Ruditapes philippinarum* Adams & Reeve 1850) in Jiaozhou Bay. *Aquaculture Research* 39: 1759-1768.
- Retamal, L., S. Bonilla & W.F. Vincent, 2008. Optical gradients and phytoplankton production in the Mackenzie River and the coastal Beaufort Sea. *Polar Biology* 31: 363-379.
- Riera, P. & P. Richard, 1996. Isotopic determination of food sources of *Crassostrea gigas* along a trophic gradient in the estuarine bay of Marennes-Oléron. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 42: 347-360.
- Riera, P., L.J. Stal & J. Nieuwenhuize, 2002. $\delta^{13}\text{C}$ versus $\delta^{15}\text{N}$ of co-occurring molluscs within a community dominated by *Crassostrea gigas* and *Crepidula fornicata* (Oosterschelde, The Netherlands). *Marine Ecology Progress Series* 240: 291-295.
- Rodríguez-MoscOSO, E., J.P. Pazo, A. García & F. Fernández Cortés, 1992. Reproductive cycle of Manila clam, *Ruditapes philippinarum* (Adams & Reeve 1850) in Ria of Vigo (NW Spain). *Scientia Marina* 56: 61-67.
- Ruesink, J.L., K. van Raay, S. Herrold, N. Freshley, A. Sarich & A.C. Trimble, 2014. Spatio-temporal recruitment variability of naturalized Manila clams (*Ruditapes philippinarum*) in Willapa Bay, Washington, USA. *Fisheries Research* 151: 199-204.
- Rysgaard, S., P.B. Christensen & L.P. Nielsen, 1995. Seasonal variation in nitrification and denitrification in estuarine sediment colonized by benthic microalgae and bioturbating infauna. *Marine Ecology Progress Series* 126: 111-121.
- Ryther, J.H., 1969. Photosynthesis and fish production in the sea. *Science* 166: 72-76.
- Saito, H. & S. Taguchi, 1996. Diel feeding behavior of neritic copepods during spring and fall blooms in Akkeshi Bay, eastern coast of Hokkaido, Japan. *Marine Biology* 125: 97-107.
- Saito, H., A. Tsuda & H. Kasai, 2002. Nutrient and plankton dynamics in the Oyashio region of the western subarctic Pacific Ocean. *Deep-Sea Research II* 49: 5463-5486.

- Sakurai, I., M. Seto & S. Nakao, 1996. Effects of water temperature, salinity and substrata on burrowing behaviors of the three bivalves, *Pseudocardium sachalinensis*, *Macra chinensis*, and *Ruditapes philippinarum*. Nippon Suisan Gakkaishi 62: 878-885 (in Japanese with English abstract).
- Sand-Jensen, K., 1977. Effect of epiphytes on eelgrass photosynthesis. Aquatic Botany 3: 55-63.
- Sand-Jensen, K. & J. Borum, 1984. Epiphyte shading and its effect on photosynthesis and diel metabolism of *Lobelia dortmanna* L. during the spring bloom in a Danish lake. Aquatic Botany 20: 109-119.
- Sand-Jensen, K. & J. Borum, 1991. Interactions among phytoplankton, periphyton, and macrophytes in temperate freshwaters and estuaries. Aquatic Botany 41: 137-175.
- Sato, T., Y. Imazu, T. Sakuma, T. Kazama, T. Wakabayashi & T. Uhrenholdt, 2007. Modeling of integrated marine ecosystem including the generation-tracing type scallop growth model. Ecological Modelling 208: 263-285.
- Saurel, C., J.G. Ferreira, D. Cheney, A. Suhrbier, B. Dewey, J. Davis & J. Cordell, 2014. Ecosystem good and services from Manila clam culture in Puget Sound: a modelling analysis. Aquaculture Environment Interactions 5: 255-270.
- Schindler, D.W., 2006. Recent advances in the understanding and management of eutrophication. Limnology and Oceanography 51: 356-363.
- Scudlark, J.R. & T.M. Church, 1993. Atmospheric input of inorganic nitrogen to Delaware Bay. Estuaries 16: 747-759.
- Seike, Y., M. Okumura, K. Fujinaga & S. Kurozumi, 1997. Nitrification and denitrification in anoxic water in the brackish Lake Nakaumi. Bulletin on Coastal Oceanography 35: 27-33 (in Japanese with English abstract).
- Sekiguchi, H. & R. Ishii, 2003. Drastic decreasing of annual catch yields of the Manila clam *Ruditapes philippinarum* in Ariake Sound, southern Japan. Oceanography in Japan 12: 21-36 (in Japanese with English abstract).
- Shida, O., H. Miyake, T. Kaneta, R. Ishida & K. Miyashita, 2008. Winter distribution of young walleye pollock *Theragra chalcogramma* investigated with quantitative echosounder on the Pacific coast of eastern Hokkaido, Japan. Nippon Suisan Gakkaishi 74: 152-160 (in Japanese with English abstract).
- Shikida, A. & S. Suenaga, 2003. Modeling successful regional coastal zone management: A case study of the coastal conservation movement at Kotohikihama coast in Kyoto. Journal of Japanese Association for Coastal Zone Studies 15: 25-36 (in Japanese with English abstract).
- Shinada, A., N. Shiga & S. Ban, 1999. Structure and magnitude of diatom spring bloom in Funka Bay, southwestern Hokkaido, Japan, as influenced by the intrusion of Coastal Oyashio Water. Plankton Biology & Ecology 46: 24-29.

- Shiomoto, A., 2009. Photosynthetic responses to the temperature of size-fractionated phytoplankton in the wintertime north-western Pacific. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 89: 265-268.
- Shiozawa, T., 1969. Bottom sediments of Akkeshi Lake and Akkeshi Bay -Mechanical compositions and clay mineral compositions-. *Journal of the Geological Society of Japan* 75: 1-11 (in Japanese with English abstract).
- Short, F.T. & C.P. McRoy, 1984. Nitrogen uptake by leaves and roots of the seagrass *Zostera marina* L.. *Botanica Marina* 27: 547-555.
- Silberstein, K., A.W. Chiffings & A.J. McComb, 1986. The loss of seagrass in Cockburn Sound, western Australia. III. The effect of epiphytes on productivity of *Posidonia australis* Hook. f. *Aquatic Botany* 24: 355-371.
- Slomp, C.P. & P. van Cappellen, 2004. Nutrient inputs to the coastal ocean through submarine groundwater discharge: controls and potential impacts. *Journal of Hydrology* 295: 64-86.
- Smaal, A.C., T.C. Prins, N. Dankers & B. Ball, 1998. Minimum requirements for modelling bivalve carrying capacity. *Aquatic Ecology* 31: 423-428.
- Smaal, A.C. & W. Zurburg, 1997. The uptake and release of suspended and dissolved material by oysters and mussels in Marennes-Oléron Bay. *Aquatic Living Resources* 10: 23-30.
- Smith, R.C. & K.S. Baker, 1978. The bio-optical state of ocean waters and remote sensing. *Limnology and Oceanography* 23: 247-259.
- Sohma, A., Y. Sekiguchi, T. Kuwae & Y. Nakamura, 2008. A benthic-pelagic coupled ecosystem model to estimate the hypoxic estuary including tidal flat - Model description and validation of seasonal/daily dynamics. *Ecological Modelling* 215: 10-39.
- Sohma, A., Y. Sekiguchi, H. Yamada, T. Sato & K. Nakata, 2001. A new coastal marine ecosystem model study coupled with hydrodynamics and tidal flat ecosystem effect. *Marine Pollution Bulletin* 43: 187-208.
- Solidoro, C., D. Melaku Canu & R. Rossi, 2003. Ecological and economic considerations on fishing and rearing of *Tapes philippinarum* in the lagoon of Venice. *Ecological Modelling* 170: 303-318.
- Solidoro, C., R. Pastres & G. Cossarini, 2005. Nitrogen and plankton dynamics in the lagoon of Venice. *Ecological Modelling* 184: 103-124.
- Solidoro, C., R. Pastres, D. Melaku Canu, M. Pellizzato & R. Rossi, 2000. Modelling the growth of *Tapes philippinarum* in Northern Adriatic lagoons. *Marine Ecology Progress Series* 199: 137-148.
- Souchu, P., A. Vaquer, Y. Collos, S. Landrein, J.-M. Deslous-Paoli & B. Bibent, 2001. Influence of shellfish farming activities on the biogeochemical composition of the water column in Thau lagoon. *Marine Ecology Progress Series* 218: 141-152.

- Spillman, C.M., D.P. Hamilton, M.R. Hipsey & J. Imberger, 2008. A spatially resolved model of seasonal variations in phytoplankton and clam (*Tapes philippinarum*) biomass in Barbamarco Lagoon, Italy. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 79: 187-203.
- Stapel, J., T.L. Aarts, B.H.M. van Duynhoven, J.D. de Groot, P.H.W. van den Hoogen & M.A. Hemminga, 1996. Nutrient uptake by leaves and roots of the seagrass *Thalassia hemprichii* in the Spermonde Archipelago, Indonesia. *Marine Ecology Progress Series* 134: 195-206.
- Steele, J.H., 1962. Environmental control of photosynthesis in the Sea. *Limnology and Oceanography* 7: 137-150.
- Suga, N., R. Kajihara, S. Shibamura, T. Yamada & S. Montani, 2011. Estimation of microphytobenthic resuspension fluxes in a shallow lagoon in Hokkaido, Japan. *Plankton & Benthos Research* 6: 115-123.
- Suga, N., S. Shibamura, T. Yamada, N. Higaki & S. Montani, 2011. Spatial-temporal distribution and origin of nutrients in the subarctic lagoon of Hichirippu (Hokkaido, Japan). *Oceanography in Japan* 20: 19-36 (in Japanese with English abstract).
- Sugawara, Y. & A. Koganezawa, 1995. The development of culture technology: Oysters. In *Oysters, scallops, and abalones* (eds by Y. Sugawara). Koseisha Koseikaku, Tokyo, pp. 1-17 (in Japanese).
- Sugisaki, H., M. Kodama, T. Ichikawa, K. Yamada, E. Wada & T. Watanabe, 2013. A new aspect on food web analyses using a nitrogen and carbon isotope map -Guidance for interpretations of values and estimation model for stable isotope values of primary producers of food web-. *Journal of Fisheries Technology* 6: 57-68 (in Japanese with English abstract).
- Sundbäck, K., V. Enoksson, W. Granéli & K. Pettersson, 1991. Influence of sublittoral microphytobenthos on the oxygen and nutrient flux between sediment and water: a laboratory continuous-flow study. *Marine Ecology Progress Series* 74: 263-279.
- Suzuki, T., 2001. Oxygen-deficient waters along the Japanese coast and their effects upon the estuarine ecosystem. *Journal of Environmental Quality* 30: 291-302.
- Suzuki, R. & T. Ishimaru, 1990. An improved method for the determination of phytoplankton chlorophyll using *N*, *N*-dimethylformamide. *Journal of the Oceanographical Society of Japan* 46: 190-194.
- Tada, K., M. Fujiwara & T. Honjo, 2010. Water quality and nori (*Porphyra*) culture in the Seto Inland Sea. *Bunseki Kagaku* 59: 945-955 (in Japanese with English abstract).
- Tadokoro, K., T. Sugimoto & M.J. Kishi, 2008. The effects of anthropogenic global warming on the marine ecosystem. *Oceanography in Japan* 17: 404-420 (in Japanese with English abstract).
- Tagliapietra, D., M. Sigovini & A.V. Ghirardini, 2009. A review of terms and definitions to categorise estuaries, lagoons and associated environments. *Marine and Freshwater Research* 60: 497-509.
- Taguchi, S., 1976. Microzooplankton and seston in Akkeshi Bay, Japan. *Hydrobiologia* 50: 195-204.

- Taguchi, S., M. Fukuchi, 1975. Filtration rate of zooplankton community during spring bloom in Akkeshi Bay. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 19: 145-164.
- Taguchi, S., K. Iseki & T. Kawamura, 1977. The estimation of annual production by phytoplankton in Akkeshi Bay, Japan. *Journal of the Oceanographical Society of Japan* 33: 97-102.
- Takao, S., N.H. Kumagai, H., H. Yamano, M. Fujii & Y. Yamanaka, 2015. Projecting the impacts of rising seawater temperatures on the distribution of seaweeds around Japan under multiple climate change scenarios. *Ecology and Evolution* 5: 213-223.
- Takeda, K., M. Ishida, K. Ieda, T. Ishida, T. Kuwae & T. Suzuki, 2007. Biological production and water purification functions of mega-infaunal community at an artificial tidal flat. *Fisheries Engineering* 44: 11-19 (in Japanese with English abstract).
- Takizawa, T. 1982. Characteristics of the Soya Warm Current in the Okhotsk Sea. *Journal of the Oceanographical Society of Japan* 38: 281-292.
- Tamaki, H., W. Nishijima, H. Tominaga, T. Terawaki, K. Iwase & M. Okada, 2002. The effect of transparency on the change in eelgrass bed area in the coastal area of the Hiroshima Prefecture. *Journal of Japan Society on Water Environment* 25: 151-156 (in Japanese with English abstract).
- Tanaka, Y., 2013. A study on the seasonal variation of water exchange in a semi-enclosed bay. *Journal of Japan Society of Civil Engineers, Ser. B2 (Coastal Engineering)* 69: 1061-1065 (in Japanese with English abstract).
- Tanaka, K., Y. Sato & T. Kakuda, 1991. Seasonal changes in nutrient concentrations in the coastal area of eastern Hokkaido. *Bulletin of the Hokkaido National Fisheries Research Institute* 55: 161-172 (in Japanese with English abstract).
- Tezuka, N., S. Kamimura, M. Hamaguchi, H. Saito, H. Iwano, J. Egashira, Y. Fukuda, T. Tawaratsumida, A. Nagamoto & K. Nakagawa, 2012. Settlement mortality and growth of the asari clam (*Ruditapes philippinarum*) for a collapsed population on a tidal flat in Nakatsu Japan. *Journal of Sea Research* 69: 23-35.
- Toba, M., 2002. Present status of the fishery for the clam *Ruditapes philippinarum* in Chiba Prefecture, Tokyo Bay. *Japanese Journal of Benthology* 57: 145-150 (in Japanese with English abstract).
- Toba, M., T. Kosemura, H. Yamakawa, Y. Sugiura & Y. Kobayashi, 2008. Field and laboratory observations on the hypoxic impact on survival and distribution of short-necked clam *Ruditapes philippinarum* larvae in Tokyo Bay, central Japan. *Plankton & Benthos Research* 3: 165-173.
- Tokoro, T., S. Hosokawa, E. Miyoshi, K. Tada, K. Watanabe, S. Montani, H. Kayanne & T. Kuwae, 2014. Net uptake of atmospheric CO₂ by coastal submerged aquatic vegetation. *Global Change Biology* 20: 1873-1884.

- Tsuji, Y. & S. Montani, 2016. The evaluation of environmental quality of a brackish lake in subarctic zone (Lake Furen, Japan) toward the reconstruction of *Corbicula japonica* fishery. *Low Temperature Science* 74: 21-30 (in Japanese with English abstract).
- Tsutsumi, H., K. Ishizawa, M. Tomishige, M. Moriyama, K. Sakamoto & S. Montani, 2002. Population dynamics of a clam, *Ruditapes philippinarum*, on an artificially-created sand cover on the tidal flats at the river mouth of Midorikawa River. *Japanese Journal of Benthology* 57: 177-187 (in Japanese with English abstract).
- Tsutsumi, H., E. Okamura, M. Ogawa, T. Takahashi, H. Yamaguchi, S. Montani, N. Kohashi, T. Adachi & T. Komatsu, 2003. Studies of the cross section of water in the innermost areas of Ariake Bay with the recent occurrence of hypoxic water and red tide. *Oceanography in Japan* 12: 291-305 (in Japanese with English abstract).
- Tyler, A.C. & K.J. McGlathery, 2003. Benthic algae control sediment-water column fluxes of organic and inorganic nitrogen compounds in a temperate lagoon. *Limnology and Oceanography* 48: 2125-2137.
- Uddin, M.J., H.-S. Yang, K.-J. Park, C.-K. Kang, H.-S. Kang & K.-S. Choi, 2012. Annual reproductive cycle and reproductive efforts of the Manila clam *Ruditapes philippinarum* in Incheon Bay off the west coast of Korea using a histology-ELISA combined assay. *Aquaculture* 364-365: 25-32.
- Underwood, G.J.C. & J. Kromkamp, 1999. Primary production by phytoplankton and microphytobenthos in estuaries. *Advances in Ecological Research* 29: 93-153.
- Valiela, I., J. McClelland, J. Hauxwell, P.J. Behr, D. Hersh & K. Foreman, 1997. Macroalgal blooms in shallow estuaries: Controls and Ecophysiological and ecosystem consequences. *Limnology and Oceanography* 42: 1105-1118.
- Vince, S. & I. Valiela, 1973. The effects of ammonium and phosphate enrichments on chlorophyll *a*, pigment ratio and species composition of phytoplankton of Vineyard Sound. *Marine Biology* 19: 69-73.
- Vollenweider, R.A., F. Giovanardi, G. Montanari & A. Rinaldi, 1998. Characterization of the trophic conditions of marine coastal waters with special reference to the NW Adriatic Sea: Proposal for a trophic scale, turbidity and generalized water quality index. *Environmetrics* 9: 329-357.
- Wang, H., W. Huang, M.A. Harwell, L. Edmiston, E. Johnson, P. Hsieh, K. Milla, J. Christensen, J. Stewart & X. Liu, 2008. Modeling oyster growth rate by coupling oyster population and hydrodynamic models for Apalachicola Bay, Florida, USA. *Ecological Modelling* 211: 77-89.
- Ward, L.G., W.M. Kemp & W.R. Boynton, 1984. The influence of waves and seagrass communities on suspended particulates in an estuarine embayment. *Marine Geology* 59: 85-103.
- Weinberg, J.R., 1998. Density-dependent growth in the Atlantic surfclam, *Spisula solidissima*, off the coast of the Delmarva Peninsula, USA. *Marine Biology* 130: 621-630.

- Weiss, R.F., 1970. The solubility of nitrogen, oxygen and argon in water and seawater. *Deep-Sea Research* 17: 721-735.
- Welsch, D.T., D. Nizzoli, E.A. Fano & P. Viaroli, 2015. Direct contribution of clams (*Ruditapes philippinarum*) to benthic fluxes, nitrification, denitrification and nitrous oxide emission in a farmed sediment. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 154: 84-93.
- Welschmeyer, N.A., 1994. Fluorometric analysis of chlorophyll *a* in the presence of chlorophyll *b* and pheopigments. *Limnology and Oceanography* 39: 1985-1992.
- Widdows, J., A. Blauw, C.H.R. Heip, P.M.J. Herman, C.H.L. Lucas, J.J. Middelburg, S. Schmidt, M.D. Brinsley, F. Twisk & H. Verbeek, 2004. Role of physical and biological processes in sediment dynamics of a tidal flat in Westerschelde Estuary, SW Netherlands. *Marine Ecology Progress Series* 274: 41-56.
- Wild-Allen, K., J. Skerratt, J. Whitehead, F. Rizwi & J. Parslow, 2013. Mechanisms driving estuarine water quality: A 3D biogeochemical model for informed management. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 135: 33-45.
- Woli, K.P., T. Nagumo, K. Kuramochi & R. Hatano, 2004. Evaluating river water quality through land use analysis and N budget approaches in livestock farming areas. *Science of the Total Environment* 329: 61-74.
- Wroblewski, J.S., 1977. A model of phytoplankton plume formation during variable Oregon upwelling. *Journal of Marine Research* 35: 357-394.
- Yamada, K. & N.H. Kumagai, 2012. Importance of seagrass vegetation for habitat partitioning between closely related species, mobile macrofauna *Neomysis* (Misidacea). *Hydrobiologia* 680: 125-133.
- Yamada, K., K. Takahashi, C. Vallet, S. Taguchi & T. Toda, 2007. Distribution, life history, and production of three species of *Neomysis* in Akkeshi-ko estuary, northern Japan. *Marine Biology* 150: 905-917.
- Yamada, M., N. Ueda & K. Hamada, 2011. Changes in red tide occurrence and organisms responsible for declining eutrophic level in hyper-eutrophic Dokai Bay, Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi* 77: 647-655 (in Japanese with English abstract).
- Yamaguchi, H., 2011. Biomass and productivity of microphytobenthos in temperate coastal areas. *Japanese Journal of Benthology* 66: 1-21 (in Japanese with English abstract).
- Yamaguchi, H. & S. Montani, 2002. Biological production in coastal seas with relation to benthic organisms. *Japanese Journal of Limnology* 63: 241-248 (in Japanese with English abstract).
- Yamaguchi, H., S. Montani, H. Tsutsumi, K. Hamada, N. Ueda & K. Tada, 2007. Dynamics of microphytobenthos biomass in a coastal area of western Seto Inland Sea, Japan. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 75: 423-432.
- Yamaguchi, H., H. Tsutsumi, M. Tsukuda, S. Nagata, C. Kimura, M. Yoshioka, S. Shibamura & S. Montani, 2004. Utilization of photosynthetically produced organic particles by dense patches of suspension feeding bivalves on the sand flat of Midori River estuary, Kyusyu, Japan. *Benthos Research* 59: 67-77.

- Yamakita, T., M. Nakaoka, A. Kondoh, M. Ishii & Y. Shoji, 2005. Long-term spatial dynamics of a seagrass bed on the Futtsu tidal flat in Tokyo Bay, Japan. *Japanese Journal of Conservation Ecology* 10: 129-138 (in Japanese with English abstract).
- Yamamoto, T., 2003. The Seto Inland Sea-eutrophic or oligotrophic? *Marine Pollution Bulletin* 47: 37-42.
- Yamamoto, K. & F. Iwata, 1956. Studies on the bivalve, *Venerupis japonica*, in Akkeshi Lake II. Growth rate and biological minimum size. *Bulletin of the Hokkaido Regional Fisheries Research Laboratory* 14: 57-62 (in Japanese with English abstract).
- Yamamoto, J., K. Hayashida, H. Mine, Y. Makita, S. Yamashita & H. Tanaka, 2008. Field observations for development of the ecosystem model in cold region enclosed sea. *Proceedings of Coastal Engineering, JSCE* 55: 1196-1200 (in Japanese with English abstract).
- Yamamoto, J., Y. Makita, S. Yamashita & H. Tanaka, 2007. Field observations on influences of pollution load from upstream farms in Lake Furen. *Proceedings of Coastal Engineering, JSCE* 54: 1006-1010 (in Japanese with English abstract).
- Yamamoto, T., H. Maeda, O. Matsuda & T. Hashimoto, 2009. Effects of culture density on the growth and fecal production of the oyster *Crassostrea gigas*. *Nippon Suisan Gakkaishi* 75: 230-236 (in Japanese with English abstract).
- Yamamoto, J., A. Sakou, M. Watanabe, Y. Makita & H. Tanaka, 2009. Field observation of anoxic water behavior in the destratification in Lake Noto. *Journal of Japan Society of Civil Engineers, Ser. B2 (Coastal Engineering)* 65: 966-970 (in Japanese with English abstract).
- Yamamuro, M., 1992. Problems in studying nitrogen cycling through filter-feeding bivalve and phytoplankton: A review. *Japanese Journal of Benthology* 42: 29-38 (in Japanese with English abstract).
- Yanada, M. & Y. Maita, 2000. Regional characteristics of dissolved nitrogen compound concentrations in porewater of marine sediments. *Bulletin of the Sea Water Science, Japan* 54: 234-241 (in Japanese with English abstract).
- Yanagi, T., 2004. Hypoxia - The chemical and biological consequences of the mechanisms of its generation, maintenance, variability and disappearance. *Oceanography in Japan* 13: 451-460 (in Japanese with English abstract).
- Yanagi, T. & G. Onitsuka, 1999. Numerical model on the lower trophic level ecosystem in Hakata Bay. *Oceanography in Japan* 8: 245-251 (in Japanese with English abstract).
- Yara, Y., M. Fujii, Y. Yamanaka, N. Okada, H. Yamano & K. Oshima, 2009. Projected effects of global warming on coral reefs in seas close to Japan. *Journal of the Japanese Coral Reef Society* 11: 131-140 (in Japanese with English abstract).

- Yara, Y., T. Yanagi & S. Montani, 2006. Numerical model on the seasonal variation of a benthic ecosystem in a tidal flat. *Oceanography in Japan* 15: 53-65 (in Japanese with English abstract).
- Yokoyama, H., A. Tamaki, K. Koyama, Y. Ishihi, K. Shimoda & K. Harada, 2005. Isotopic evidence for phytoplankton as a major food source for macrobenthos on an intertidal sandflat in Ariake Sound, Japan. *Marine Ecology Progress Series* 304: 101-116.
- Yoon, S., H. Abe & M.J. Kishi, 2013. Responses of Manila clam growth and its food sources to global warming in a subarctic lagoon in Japan. *Progress in Oceanography* 119: 48-58.
- Yoon, S., Y. Sakanishi & M.J. Kishi, 2011. Estimation of particulate organic carbon flux produced from eelgrass, *Zostera marina* L., in a subarctic estuary of Hokkaido, Japan. *Current Development in Oceanography* 3: 1-32.
- Zaldívar, J.M., F.S. Bacelar, S. Dueri, D. Marinov, P. Viaroli & E. Hernández-García, 2009. Modeling approach to regime shifts of primary production in shallow coastal ecosystems. *Ecological Modelling* 220: 3100-3110.
- Zaldívar, J.M., E. Cattaneo, M. Plus, C.N. Murray, G. Giordani & P. Viaroli, 2003. Long-term simulation of main biogeochemical events in a coastal lagoon: Sacca Di Goro (Northern Adriatic Coast, Italy). *Continental Shelf Research* 23: 1847-1875.