

鹿島灘沿岸における一次生産の基本構造

奥 西 武*・足立久美子**・日向野純也***
中村義治**・中山哲厳****

1. はじめに

鹿島灘砂浜域は高い一次生産性を有している開放性砂浜域であり(足立ら, 1994), その高い一次生産性が二枚貝, シラスなどの豊富な漁業資源を支えていると推測できる。高い生産力を担うには豊富な栄養塩供給が不可欠である。これまで, 地下水, 河川水, または沖合深層など外部から供給される栄養塩が鹿島灘の高い一次生産を担っていると考えられてきた。特に, 流入している那珂川, 利根川が鹿島灘の栄養塩供給に大きく寄与していると考えられている。那珂川および利根川の栄養塩の窒素成分は主に硝酸態窒素 ($\text{NO}_3\text{-N}$) である(表-1)。一方, 鹿島灘沿岸での観測結果を見ると, しばしばアンモニア態窒素 ($\text{NH}_4\text{-N}$) が高濃度で検出されている。この供給源は, 水域内で有機物分解により再無機化されたと考えるのが妥当である。

一次生産は利用する栄養塩類の由来によって再生栄養塩類に依存する「再生生産」と, 系外からもたらされた栄養塩類に依存する「新生産」に分けられる(高橋ら, 1984)。ここで, 再生生産および新生産の概念を鹿島灘沿岸に適応して, 窒素源として $\text{NH}_4\text{-N}$ を利用するものを再生生産, $\text{NO}_3\text{-N}$ を利用するものを新生産と仮定する。植物プランクトンは窒素源として $\text{NH}_4\text{-N}$ を選択的に利用する(Conway, 1977)。そのため, 鹿島灘沿岸で $\text{NH}_4\text{-N}$ が高濃度で存在するなら, それを選択的に利用して生産されるので, 一次生産は河川由来の栄養塩を利用した新生産ではなく, 再生生産が多くを占めることが予想できる。しかしながら, 本海域における一次生産および物質循環のメカニズムに関する知見は乏しいのが現状である。

そこで著者らは, 鹿島灘砂浜域で連続観測されているデータを解析し総生産量に占める再生生産の割合を試算することによって, 水域内において循環している物質が鹿島灘沿岸の一次生産にどのくらい寄与しているか明確にするなど鹿島灘沿岸における一次生産の基本的な構造

表-1 利根川および那珂川の栄養塩濃度

観測地	$\text{NO}_3\text{-N}$		$\text{NH}_4\text{-N}$		$\text{PO}_4\text{-P}$		$\text{SiO}_2\text{-Si}$		Number
	mean	S.D.	mean	S.D.	mean	S.D.	mean	S.D.	
利根川	130	7.4	18	5.8	1.2	0.22	260	22	$n=18$
那珂川	94	1.0	1.1	1.6	0.57	0.03	430	29	$n=10$

1999 年夏季, 河口域での観測結果 (単位は μM)

を把握することを試みた。

2. 現地調査結果の解析

水産庁水産工学研究所では鹿島灘南部に位置する運輸省港湾技術研究所波崎海洋施設(図-1, 以下 HORS と称す)の観測桟橋付近において通年の海洋観測を行っている。モデル解析するにあたって, 植物プランクトン種の変遷による影響をなるべく少なくするため, 例年, 植物プランクトン優占種の入れ替わりが比較的少ない 1 月から 4 月までの期間に限定して解析することにした。そのため, 現場調査結果の解析についてもモデル適応期間について行う。用いた解析資料は, 1994 年 1 月 2 日から 4 月 28 日の期間, HORS における汀線部の表層で観測された水温・塩分・Chl. *a*・栄養塩 ($\text{NO}_3\text{-N}$, $\text{NH}_4\text{-N}$, $\text{PO}_4\text{-P}$, $\text{SiO}_2\text{-Si}$) の結果である。

図-2 に Chl. *a* および塩分の時系列変化を示す。Chl. *a* 濃度は $0.52\sim 22 (\mu\text{g/l})$ の間で推移し, 1 月中は比較的低い値を示し, 2 月の中, 下旬にピークが出現している。その後, 3 月に再度, 低い値を示し, 4 月下旬に春季ブルームと思われるピークが出現する。塩分は $27.5\sim 34.2$ の間で推移し, しばしば 30 以下の値がみられ陸水の流入がうかがえる。

図-3 に $\text{NO}_3\text{-N}$ および $\text{NH}_4\text{-N}$, 図-4 に $\text{PO}_4\text{-P}$ および $\text{SiO}_2\text{-Si}$ の時系列変化を示す。 $\text{NO}_3\text{-N}$ 濃度は $0.01\sim 33 (\mu\text{M})$, $\text{NH}_4\text{-N}$ 濃度は $0\sim 36 (\mu\text{M})$, $\text{PO}_4\text{-P}$ 濃度は $0\sim 0.49 (\mu\text{M})$, $\text{SiO}_2\text{-Si}$ 濃度は $1.4\sim 76 (\mu\text{M})$ の間で推移している。それぞれ, 日々大きく変動している。 $\text{NH}_4\text{-N}$ 濃度以外は 2 月下旬から 3 月上旬に低い値, 4 月下旬は全項目が低い値になっている共通点がみられる。

図-5 に塩分と栄養塩濃度の関係を示す。 $\text{NO}_3\text{-N}$ 濃度と塩分の関係 ($r=-0.74$, $p<0.0001$) および $\text{SiO}_2\text{-Si}$ 濃

* 株式会社エコニクス
** 水産庁 水産工学研究所
*** 国際農林水産業研究センター
**** 正会員 水産庁 水産工学研究所

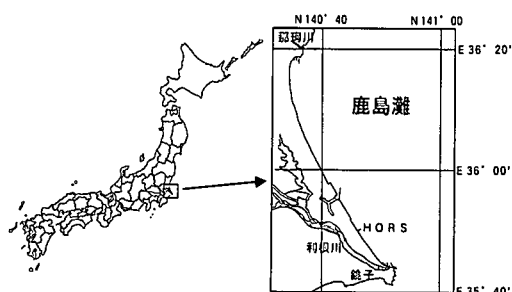


図-1 鹿島灘の概要

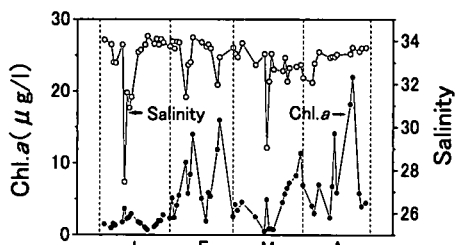
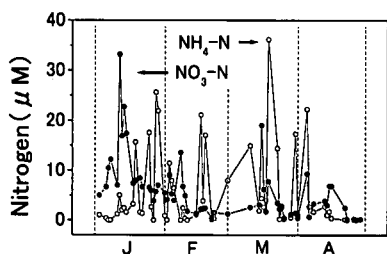
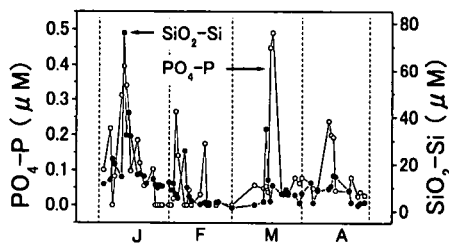


図-2 Chl.a および塩分の時系列変化

図-3 NO₃-N および NH₄-N の時系列変化図-4 PO₄-P および SiO₂-Si の時系列変化

度と塩分の関係 ($r = -0.79, p < 0.0001$) には、それぞれ有意な負の相関がある。これは NO₃-N、および SiO₂-Si の供給源が陸水に依存していることを示唆していると考えられる。一方、PO₄-P 濃度と塩分の関係および NH₄-N 濃度と塩分の関係には相関性がみられない。PO₄-P および NH₄-N 濃度については塩分の高いところにおいて値のばらつきがみられる。これは、PO₄-P は

有機物の分解による回帰、または沖合底層からの移流などが存在している可能性があることを示唆している。また、NH₄-N については有機物の分解および生物の代謝などによって主に供給されるので、高い NH₄-N 濃度は海域周辺において再生産されたものと考えられる。これらの結果より、NH₄-N は再生産栄養塩、NO₃-N は系外から供給されたものといえるので、先に仮定した鹿島灘沿岸における再生産および新生産の概念は妥当であると考えられる。

図-6 に栄養塩濃度と Chl.a 濃度の関係を示す。栄養塩濃度が高いとき Chl.a 濃度は低く、栄養塩濃度が低いとき Chl.a 濃度は高い傾向が全ての栄養塩項目についてみられる。これは、栄養塩が供給されるとき、High Nutrients, Low Chlorophyll の水塊が移流してくるためと推察される。そして、供給された栄養塩を利用して植物プランクトンが生産されるために、Low Nutrients, High Chlorophyll と観測されていると考えられる。

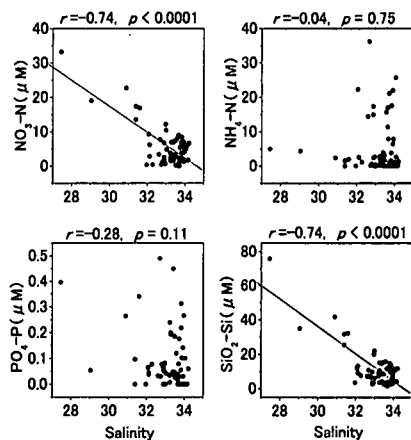


図-5 塩分と栄養塩濃度の関係

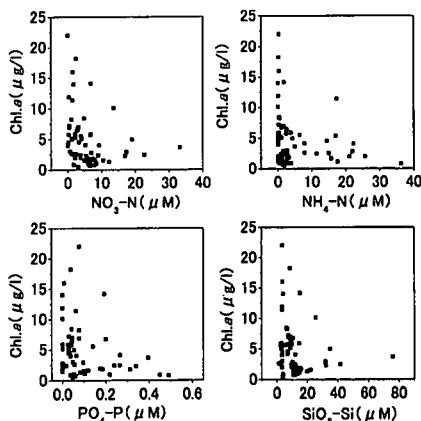


図-6 栄養塩濃度と Chl.a の関係

3. ボックスモデルによる解析

(1) モデルの概要

植物プランクトンの生物過程を考慮した1ボックスモデルを用い、HORSにおけるChl.*a*濃度の観測結果(1994年1月2日～4月28日)の再現を試みた。HORSを中心に海岸方向に1 km、汀線から沖合方向に1.8 kmをモデル適応範囲とした。植物プランクトンの現存量は移流・拡散の物理過程によって大きく支配されているが、モデル海域における植物プランクトンの流入量と流入量のバランスが取れていると仮定し、モデルでは物理過程を考慮していない。

鹿島灘において1993年にウバガイの大量発生が確認されている(茨城県水産試験場事業報告 平成5年度)。1994年のHORS付近においても殻長約22 mmのウバガイが約50 個体/m²と依然高い生息密度を保っている(第10回波崎海洋研究施設研究成果報告会資料より算出)。ウバガイは植物プランクトンおよびデトリタスを主要な餌料としている(佐々木, 1987)。そのため、高密度で生息するウバガイが、当海域における植物プランクトン捕食者として圧倒的に優占していると考えられる。そこで、植物プランクトンの時間変化式は光合成、呼吸、枯死、ウバガイによる捕食とし、式(1)のように定式化した。

$$\frac{dPhy}{dt} = \text{Photosynthesis} - \text{Respiration} - \text{Mortality} - \text{Grazing} \quad (1)$$

また、それぞれの素過程は次に示すように定式化した。

a) Photosynthesis (光合成)

光合成は栄養塩・光強度を制限要因とし、温度と植物プランクトン濃度に依存する関数とし、式(2)のように定式化した。栄養塩による制限についてはMichaelis-Menten型の式を用い窒素、リン、ケイ素を考慮する。また、窒素に関してはアンモニウムの選択吸収性(Wroblevski, 1977)を用いた。また、強光阻害の過程はSteele(1962)によって定式化されているものを用いた。光の消散係数は、水深と植物プランクトン濃度の関数(Riley, 1956)である。

$$\text{Photosynthesis} = V_{\max} \cdot B_1 \cdot B_2 \cdot B_3 \cdot Phy \quad (2)$$

$$B_1 = \min(NLIM, PLIM, SLIM) \quad (3)$$

$$NLIM = \frac{NO_3}{NO_3 + K_N} \cdot e^{(-\Psi_{NH_4})} + \frac{NH_4}{NH_4 + K_N} \quad (4)$$

$$PLIM = \frac{PO_4}{PO_4 + K_P} \quad (5)$$

$$SLIM = \frac{SiO_2}{SiO_2 + K_S} \quad (6)$$

$$B_2 = \frac{I}{I_{opt}} \cdot \exp\left(1 - \frac{I}{I_{opt}}\right) \quad (7)$$

$$B_3 = \exp(k_T T) \quad (8)$$

$$I = I_0 \cdot \exp(-k \cdot \text{depth}) \quad (9)$$

$$k = 0.04 + 0.0088 \cdot Chl.a + 0.054 \cdot Chl.a^{2/3} \quad (10)$$

ここで、 $V_{\max}$ は最大光合成速度(day⁻¹)、 Phy は植物プランクトン濃度(mg-C/m³)、 $NLIM$ は窒素制限の関数、 $PLIM$ はリン制限の関数、 $SLIM$ はケイ酸制限の関数、 NO_3 はNO₃-N濃度(μM)、 K_N は窒素の半飽和定数、 Ψ はアンモニウムの選択吸収係数、 NH_4 はNH₄-N濃度(μM)、 PO_4 はPO₄-P濃度(μM)、 K_P はリン酸塩の半飽和定数、 SiO_2 はSiO₂-Si濃度(μM)、 K_S はケイ酸塩の半飽和定数、 k_T は温度定数、 T は水温(°C)、 I は光強度(MJ/m²/hr.)、 I_{opt} は最適光強度(MJ/m²/hr.)である。

b) Respiration (呼吸)

光合成によって生産された有機物は、呼吸によって消費される。呼吸は植物プランクトンの現存量に比例し、かつ温度の指数関数であるとして、式(11)のように定めた。

$$\text{Respiration} = R_0 \cdot \exp(k_R \cdot T) \cdot Phy \quad (11)$$

ここで、 R_0 は水温0°Cでの呼吸速度(day⁻¹)、 k_R は温度定数である。

c) Mortality (枯死)

植物プランクトンの枯死は、植物プランクトンの現存量に比例し、かつ温度の指数関数であるとして、式(12)のように定めた。

$$\text{Mortality} = M_P \cdot \exp(k_M \cdot T) \cdot Phy \quad (12)$$

ここで、 M_P は水温0°Cでの枯死速度(day⁻¹)、 k_M は温度定数である。

d) Grazing (捕食)

ウバガイにろ過捕食された植物プランクトンは全て死亡するとして、捕食を式(13)のように定めた。また、水温に依存する濾水速度関数を式(14)とした。

$$\text{Grazing} = \frac{N \cdot FT(T) \cdot Phy}{V} \cdot \alpha \quad (13)$$

$$FT(T) = 0.081 \cdot T \quad (14)$$

ここで、 N はモデル適応海域のウバガイ資源量(個体)、 $FT(T)$ はウバガイの濾水速度関数(水温に依存: 1/indiv./hr.)、 V はモデル適応海域の海水容量(l)、 α は捕食効率である。

(2) 生産力の計算方法

植物プランクトンの総生産量は光合成量(mg-C/m²/day)を単位換算(mg-C/m²/day)して求めている。新生産の割合(f 比)を式(15)として、総生産量に占める新生産および再生産の割合を算出した。

$$f = \frac{\frac{NO_3}{NO_3 + K_N} \cdot e^{(-\Psi_{NH_4})}}{\frac{NO_3}{NO_3 + K_N} \cdot e^{(-\Psi_{NH_4})} + \frac{NH_4}{NH_4 + K_N}} \quad (15)$$

(3) 計算条件

モデルにおける環境因子である栄養塩 ($\text{NO}_3\text{-N}$, $\text{NH}_4\text{-N}$, $\text{PO}_4\text{-P}$, $\text{SiO}_2\text{-Si}$) および水温は HORS における観測結果を移動平均して強制関数として与えた。日射量は銚子地方気象台で毎時に観測されているデータを用いた (地上気象観測原簿, 1994)。計算に使用したパラメータを表一2に示す。ウバガイの捕食効率 α を1, つまりウバガイが濾水した容量分の植物プランクトンの全てが捕食されるとして計算すると, 捕食圧が強いため植物プランクトンは増殖できず, $\text{Chl.}a$ の時間変化を再現できない。実際, 海域はモデルのように閉鎖空間ではないため, このように捕食圧が高くなることはないと考えられる。そこで, モデルをなるべく再現できるように, パラメータをチューニングして α を決定した。また, 計算期間は1994年1月6日から4月30日までとし, 計算間隔は1時間とした。

(4) 結果および考察

図一7に $\text{Chl.}a$ 濃度の観測値および計算値の時系列変化を示す。観測値にみられるような大きな日変化はモデル計算では再現できていないが, 3月上旬の低 $\text{Chl.}a$ 濃度, 4月下旬の高 $\text{Chl.}a$ 濃度などの概略的な変動は再現できている。図一8に $\text{Chl.}a$ 濃度の計算結果と観測値の関係 ($r=0.48$, $p<0.0001$) を示す。この関係には正の有意な関係が認められ, モデルがある程度, 観測値を再

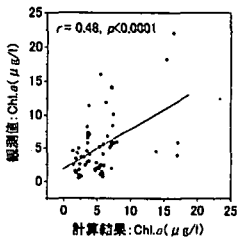
現していると言える。詳細に再現できない主な理由は移流・拡散が考慮されていないためと考えられる。観測結果より栄養塩が供給されるとき, High Nutrients, Low Chlorophyll の水塊が移流してくると考えられたが, モデルでは植物プランクトン ($\text{Chl.}a$ 濃度) の移流効果は表現できないため, しばしば急激に減少する $\text{Chl.}a$ 濃度の推移は再現できない。

また, モデルの再現性を上げるには, 日射量, 温度, および栄養塩の関数, 式 (10) の植物プランクトン濃度に依存した光の消散を示す関数を考慮する必要があった。

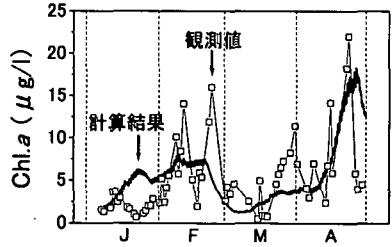
図一9にモデルにおける栄養塩の Limiting factor の推移を示す。窒素, リン, ケイ素の3つの要素が入れ替わり, 光合成の制限因子となっている。特に, リンによる制限を受けている期間が多い (49%) ことが注目できる。栄養塩の Limiting factor を決定するパラメータ (K_N , K_P および K_S) を変化させて, 計算結果の振舞いを観察した。ここでは, 計算結果と観測値との相関係数で表現する。図一10はパラメータを変化させたときの相関係数の動向を示している。X軸はパラメータの変動の割合を示す。パラメータを負の方向に変化させたときには, 3項目とも大きな変化はみられないが, 正の方向に変化させたときは K_P の項目において計算結果が大きく変化し, その結果, 相関係数が減少した。このことは, 計算結果における K_P の感度が高いことを示しており, $\text{PO}_4\text{-P}$ 濃度が光合成の制限因子としての依存度が高いことを示唆している。足立 (1995) は, 本海域は年間を通して $\text{PO}_4\text{-P}$ が少なく, リンが植物プランクトン生産の制限要因と

表一2 モデルで使したパラメーター

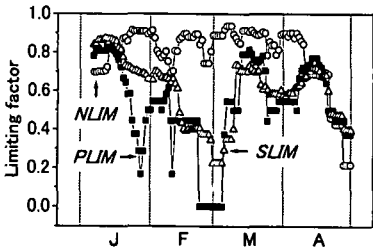
Symbols	Definitions	Value	Unit
V_{max}	植物プランクトンの最大光合成速度	0.893	day^{-1}
k_T	光合成の温度定数	0.027	—
K_N	窒素の半飽和定数	1	μM
K_P	リン酸塩の半飽和定数	0.05	μM
K_S	ケイ酸塩の半飽和定数	5	μM
Ψ	アンモニウムの選択吸収係数	1.5	—
I_{opt}	光合成の最適日射量	0.26	$\text{MJ}/\text{m}^2/\text{hr.}$
R_0	水温 0°C での呼吸速度	0.03	day^{-1}
k_R	呼吸の温度定数	0.0524	—
M_P	水温 0°C での植物プランクトン枯死速度	0.005	day^{-1}
k_M	枯死の温度定数	0.063	—
V	モデル適応海域の海水容量	$1.4 \text{ E} + 10$	
N	ウバガイ資源量	$5.1 \text{ E} + 07$	(number)
α	捕食効率	0.58	—
$C/\text{Chl.}a$	植物プランクトンの組成比	50	by weight



図一8 $\text{Chl.}a$ 濃度の計算結果と観測値の関係



図一7 $\text{Chl.}a$ 濃度の観測値および計算値の時系列変化



図一9 栄養塩 Limiting factor の時系列変化

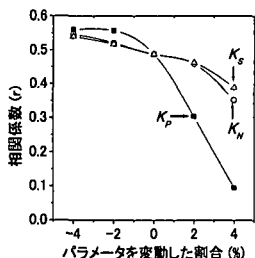


図-10 パラメータ変化に伴う相関係数の変動

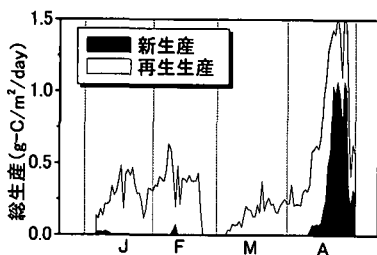


図-11 総生産量の時系列変化

なる可能性があることを示しており、モデル解析はこれを支持するものである。

モデルからの総生産量を試算すると、 $0 \sim 1.5 \text{ g-C/m}^2/\text{day}$ で推移し、平均 $0.4 \text{ g-C/m}^2/\text{day}$ であった(図-11)。また、新生産の割合は平均 24% となり、一般に外洋で 10~20% と言われている値 (Epply, 1989) より高い値であるが再生生産の割合は平均 76% であり、一次生産の多くを占めており、その役割は無視できないものである。これは、鹿島灘沿岸における一次生産は、単に河川供給の栄養塩を利用して生産されているものではなく、複雑な物質循環が内在していることを示唆している。そして、生産量の把握、または高次生物へのエネルギー伝達過程の解明などには、外部からの物質フラックスのみならず、水域内において循環する物質の動態にも配慮していく必要があることを意味している。

4. おわりに

観測結果より、 $\text{NO}_3\text{-N}$ および $\text{SiO}_2\text{-Si}$ は主に陸水から供給されていることが明らかになった。 $\text{PO}_4\text{-P}$ については有機物の分解による回帰、または沖合底層からの移流などにより供給されている可能性がある、また、しばしば観測されている高濃度の $\text{NH}_4\text{-N}$ は、有機物の生産、分解にともなう窒素循環が活発に促進されていることを意味しているかもしれない。

簡便なボックスモデルの解析より、本海域における植物プランクトンの光合成制限因子として $\text{PO}_4\text{-P}$ 濃度の依存度が高いことが明らかになった。また、モデルから試算した総生産量は平均 $0.4 \text{ g-C/m}^2/\text{day}$ であり、鹿島

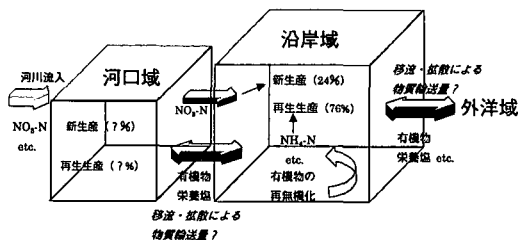


図-12 鹿島灘における一次生産の基本構造の概念

灘砂浜域は高い生産力を有していること理解できる。この高い生産力がこの海域の豊富な二枚貝資源などを支えていると推察できる。また、総生産量の多くは再生生産が占めていることを示した。

これらの解析結果から、鹿島灘における一次生産の基本構造を大胆に予想すると、第一段階として、河川から供給される栄養塩を利用して河口域付近で植物プランクトンが生産(新生産)される。第二段階として、生産された有機物および未利用の栄養塩が沿岸域に輸送される。第三段階として、有機物が沿岸域で再無機化され、その栄養塩を利用して植物プランクトンが生産(再生生産)される。そして、生産された有機物は高次生物や外洋への物質フラックスとしてエネルギーが伝達されていく(図-12 参照)。

しかし、現時点では河川からの栄養塩供給量とそれを利用した生産量の把握、そして海域内における物質の循環過程、外洋へのフラックスなどは明解には至っていない。これらの物質循環の動態を把握するには、物理過程を考慮した生態系モデルを構築することが望まれる。

参考文献

- 足立久美子・日向野純也・木元克則 (1994): 鹿島灘砂浜海岸における一次生産 (1992 年) 水産工学研究所, Vol. 16, pp. 13-24.
- 足立久美子 (1995): 鹿島灘砕波帯における植物プランクトン量の分布・変動, シンポジウム 砂浜海岸の生態系と物理環境, 水産工学研究集録, No. 1, pp. 57-62.
- 佐々木浩一 (1987): ウバガイ (ホッキガイ) の生態と資源, (社) 日本水産資源保護協会, 83 p.
- 高橋正征・古谷 研・石丸 隆 (1996): 生物海洋学 2 粒状物質の一次生成, 東海大学出版, 90 p.
- Conway, H. L. (1977): Interaction of inorganic nitrogen in the uptake and assimilation by marine phytoplankton. Mar. Biol. Vol. 39, pp. 221-232.
- Epply, R. E. (1989): New production: History, methods and problems. In Productivity of Ocean: Present and Pasted: by W. H. Berger et al., John Wiley & Sons. pp. 85-97.
- Riley, G. A. (1956): Oceanography of Long Island Sound. 1952-1954. II. Physical oceanography, Bull. Bingham Oceanogr. Collection, Vol. 15, pp. 15-46.
- Steele, J. H. (1962): Environmental control of photosynthesis in sea. Limnol. Oceanogr., Vol. 7, pp. 137-150.
- Wroblewski, J. S. (1977): A Model of Phytoplankton Plume formation during Oregon Upwelling. Journal of Marine Research, Vol. 35, pp. 357-394.