

干潟における一次生産の空間分布

児玉真史*・水田健太郎**・松永信博***

干潟上の潮汐運動を同一流体塊から成る水塊(タイダルプリズム)の岸沖方向の移動とみなし、タイダルプリズム内の一次生産の空間分布特性とその季節変化について岸沖方向の一次元モデルを用いて解析した。その結果、夏季の一次生産に対してはタイダルプリズムの先端部分の方が底生微細藻類の寄与率が高く、沖では植物プランクトンの寄与率が高いことがわかった。冬季はタイダルプリズム全体に渡って底生微細藻類の生産が支配的であった。底生微細藻類の寄与が大きい冬季には水中由来の栄養塩の利用率は夏季に比べて低いことが明らかになった。また底生微細藻類の生息密度にはマクロペントスの捕食圧も大きく影響していることが示唆された。

1. はじめに

干潟上に生息する底生微細藻類は浅海域における一次生産者として極めて重要な役割を担っている(Macintyre et al., 1996)。冠水時に干潟上を浮遊している植物プランクトンもまた干潟上に生息する二枚貝の重要な餌となっている(Prins et al., 1996)。これら干潟の一次生産者の動態に関しては様々な手法で研究が行われている(例えば、Pomeroy, 1959; Colijn & de Jong, 1984; Goto et al., 2000)。本研究では、干潟上の潮汐運動を同一流体塊から成るタイダルプリズムが岸沖方向に移動するものとみなし、底生微細藻類と植物プランクトンによってタイダルプリズム内の一次生産の空間分布と栄養塩利用特性およびそれらの季節変化を数値モデルにより解析した。

2. 現地観測

数値解析の検証データおよび境界条件を得るために、2000年の8月(夏季)と11月(冬季)に福岡市の和白干潟において現地観測を行った(図-1参照)。観測の概要および結果の詳細は、児玉ら(2001)においてまとめられているので、ここでは観測の概略のみを述べる。観測は干潟上を岸沖方向に移動するタイダルプリズムをラグランジュ的に追跡し、移動するタイダルプリズム内のDO、クロロフィルa、栄養塩および水温の計測を行った。観測地点は、満潮時に潮位が30cmとなる地点をSta. 0とし、沖に向かって50m間隔でSta. 1からSta. 7まで設定された。観測領域における岸沖方向の平均海底勾配は、夏季観測時では1/350、冬季観測時では1/320であった。水位計を常に冠水する位置Sta. 7に設置し、潮位の連続観測を行った。タイダルプリズム内の水質の時間的、空間的变化を捉えるために、それぞれ上げ潮時に水深30

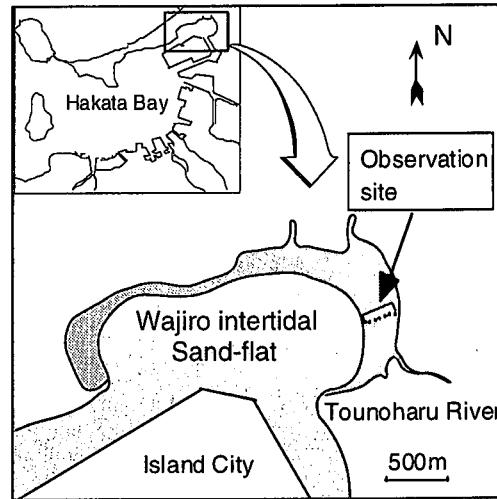


図-1 和白干潟の位置と観測点

cmの水塊がSta. 4に到達した時、Sta. 0に到達した時および下げ潮時に再びSta. 4に戻った時に観測を行った。水深30cmの水塊がSta. 0に到達した時はSta. 0～Sta. 7の8点で、それ以外はSta. 4～Sta. 7の4点で採水および測定を行った。いずれの採水も全水深のほぼ中央で行われた。観測期間中における水温は、夏季が26.9～32.2°C、冬季が10.9～14.9°Cであった。

3. モデルの概要

タイダルプリズム内の水質の解析には岸沖方向の一次元モデルを用い、観測対象と同じDOと植物プランクトン(クロロフィルa)濃度について数値解析を行った。ここで用いた生態系モデルはLeeら(1991)の短期的DO変動モデルである。生物・物理的原因に起因する酸素生産と消費を考慮し、干潟における一潮汐間のDO濃度と植物プランクトン濃度の変動がモデル化されている。DOの時間変動は植物プランクトンによる生産と呼吸、溶存・懸濁態有機物の酸化による消費、硝化に伴う消費、底生微細藻類による生産と呼吸、底泥における分解と生物

* 学生会員 工修 九州大学大学院総合理工学研究科 大気海洋環境システム学専攻 博士後期課程

** 工修 日本下水道事業団 東京支社 東海総合事務所

*** 正会員 工博 九州大学大学院総合理工学研究科 大気海洋環境システム学専攻

呼吸に伴う消費、および再曝気によって規定されているので、鉛直水柱内でのDO濃度の時間変動は次式で表される。

$$\frac{dc}{dt} = \alpha_{op}(\mu - r) \cdot P - k_1 L_0 - 4.57 \cdot k_{N_t} N_t + (a_{ops} \mu_s \cdot P_s - SOD) / h + k_2 \cdot c_s - c \quad \dots (1)$$

ここで、 c ：鉛直方向に平均化されたDO濃度 [mgO₂/l]、 P ：クロロフィルa濃度 [$\mu\text{g chl-a/l}$]、 α_{op} ：単位クロロフィルa当たりの酸素生産量 [mgO₂/μg chl-a]、 μ ：植物pl.増殖率 [d^{-1}]、 r ：植物pl.呼吸速度 [d^{-1}]、 k_1 ：生物化学的酸素消費速度 [d^{-1}]、 L_0 ：最終生物化学的酸素要求量 [mgO₂/l]、 N_t ：アンモニア態窒素濃度 [mgN/l]、 a_{ops} ：底泥における単位クロロフィルa当たりの酸素生産量 [mg/μg]、 μ_s ：底生微細藻類の増殖率 [d^{-1}]、 P_s ：底生微細藻類生息密度 [$\mu\text{g chl-a/m}^2$]、 SOD ：底質酸素消費速度 [gO₂/m²/d]、 h ：水深 [m]、 c_s ：飽和溶存酸素濃度 [mgO₂/l]、 k_2 ：再曝気係数 [d^{-1}]である。

植物プランクトン濃度の時間変動は生産、呼吸、死滅、沈降、捕食を考慮して次式により表される。

$$\frac{dP}{dt} = [\mu - r - d_p - v_s/h - C_g Z] \cdot P \dots \dots \dots (2)$$

ここで、 d_p ：植物pl.非捕食死滅速度 [d^{-1}]、 v_s ：植物pl.沈降速度 [m/d]、 C_g ：動物pl.捕食速度 [l/mg/d]、 Z ：動物pl.濃度 [mg/l]である。

植物プランクトンおよび底生微細藻類の増殖率 μ は一般に用いられるように日射量、栄養塩、水温の制限要素関数の重ね合わせで表される。ただし博多湾における制限栄養塩はリンであると考えられるため、ここではリンのみを与えて計算を行った。植物プランクトンの日射量依存関数 $g(I)$ としてはSteeleの強光阻害型と光透過にBeer's Lawを用いて、水深 h で平均した式、

$$g(I) = 2.718[\exp(-ae^{-\gamma h}) - \exp(-a)] / (\gamma \cdot h) \dots \dots \dots (3)$$

を用いた。ここで、 γ ：光の消散係数、 I_0 ：一日当たりに換算した毎時日射量 [MJ/m²/d]、 I_s ：最適日射量 [MJ/m²/d]である。水中の光は濁りと植物プランクトン自身によって減衰するため、 γ としてLeeら(1991)の式、

$$\gamma = 0.24 - 0.005P + 0.143P^{0.5} \dots \dots \dots (5)$$

を用いた。また、各パラメータのうち、変動係数、温度補正係数の可能なものについてはこれまでの確立された値を用い、場所に依存する P_s 、 L_0 等については現地観測データおよび過去の文献から、これらの値を推定した。

計算においては差分時間 Δt を1min、岸沖方向の計算格子間隔 Δx を10mとし、汀線からの距離が50mと350mで挟まれるタイダルプリズムの領域を解析した。ただし、計算領域における一潮汐間の物質変動に与える

水平拡散の影響は小さいと考えられるため(佐々木、1997)、水平方向の物質交換を無視して計算を行った。初期条件として各メッシュにDOおよびクロロフィルa濃度の観測値を与え、水温、日射量、栄養塩濃度は既知量として時間ステップ毎に観測値を与えた。計算時間は夏季が8:30~15:30の7時間、冬季が8:40~13:40の5時間である。

4. モデルの再現性

計算結果の妥当性を検証するために観測値と計算値の比較を行った。比較は満潮時のDO、クロロフィルaの濃度分布および一潮汐間のDO生産量について行った。

図-2(a), (b)に夏季および冬季の満潮時におけるDO濃度の空間分布を示す。図-3(a), (b)にクロロフィルa濃度の空間分布を示す。これらの図から、DO、クロロフィルa濃度とともに概ね観測値を再現できていることがわかる。表-1はタイダルプリズム全体にわたる一潮汐間のDO生産量について計算値と観測値の比較を示したものである。計算結果は夏季に観測値よりも小さく、冬季に観測値よりも大きくなっている。これは本計算において温度に対する応答関数などを夏季と冬季で同一ものを用いたためであると考えられる。実際には夏季と冬季で生物種構成の変化などが生じていることも考えられ、より再現性の高い計算を行うためには、このような現象を忠実にモデル化する必要があるものと考えられる。しかしながら、DOおよびクロロフィルa濃度の空間分布特性は概ね再現されており、本モデルを用いて一次生産に関する検討を行うことは妥当であると考えられ

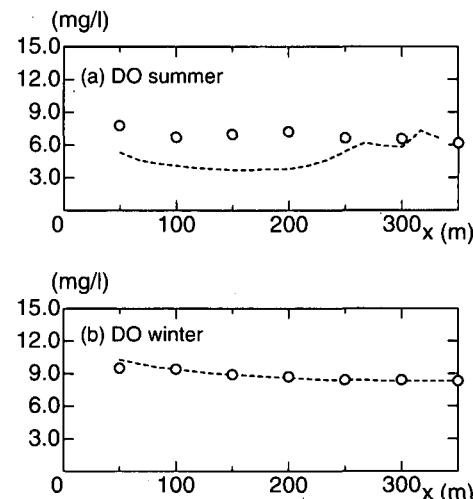


図-2 夏季および冬季の満潮時におけるDO濃度の観測値と計算値の比較。ただし、○は観測値、破線は計算値を表す。

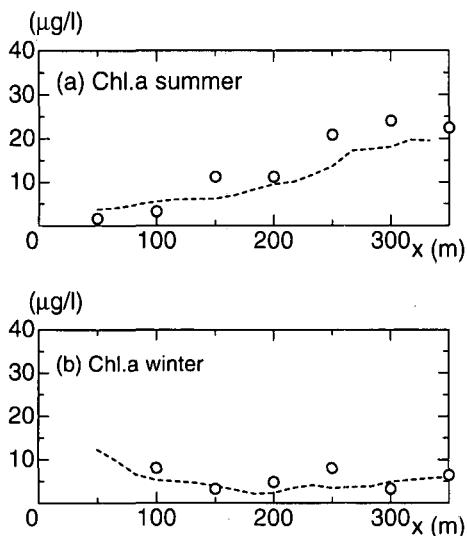


図-3 夏季および冬季の満潮時におけるクロロフィルa濃度の観測値と計算値の比較。ただし、○は観測値、破線は計算値を表す。

表-1 一潮流間のDO生産量の観測値と計算値の比較。
(a), (b) の単位は $\text{mgO}_2/\text{m}^2/\text{h}$ 。

	(a) calculation	(b) observation	(a)/(b)
Summer	622	921	68%
Winter	439	316	139%

る。

5. 考 察

(1) 底生微細藻類、植物プランクトンの生産と制限因子

図-4(a) に夏季における底生微細藻類および植物プランクトンによる総一次生産量の計算結果を示す。夏季の一次生産に対してはタイダルプリズムの先端部分の方が底生微細藻類の寄与が大きく、沖へ行くほど植物プランクトンの寄与が大きくなることがわかる。タイダルプリズム全体に対する寄与率では、底生微細藻類と植物プランクトンはそれぞれ 55%, 45% となっている。図-5(a) は夏季の底生微細藻類および植物プランクトンの一次生産量に対する各制限関数を一潮流間にわたって平均値を示したものである。ただし、温度および栄養塩の制限関数は底生微細藻類、植物プランクトンに共通である。この図より夏季においては植物プランクトンに対する各因子の制限はいずれも小さく、どの因子にもほとんど制限を受けていない状態であることがわかる。このことから図-4(a) で示された夏季における植物プランクトンの生産量の分布は、図-3(a) に示される沖へ向かって増加する植物プランクトンの濃度によって決定されている

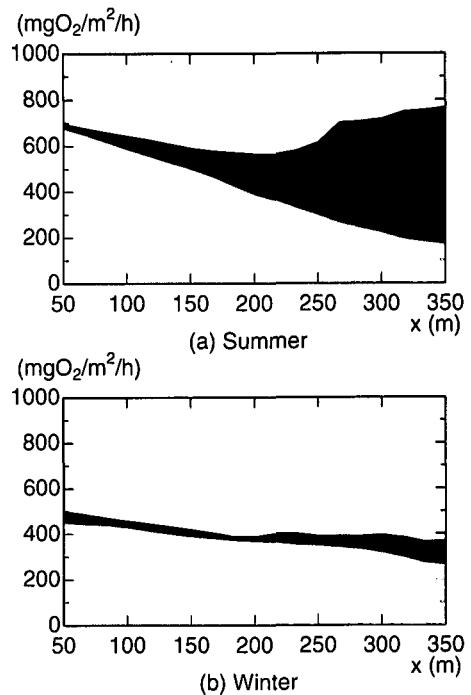


図-4 夏季および冬季における総一次生産量の空間分布。ただし、灰色は底生微細藻類による生産、黒は植物プランクトンによる生産を表す。

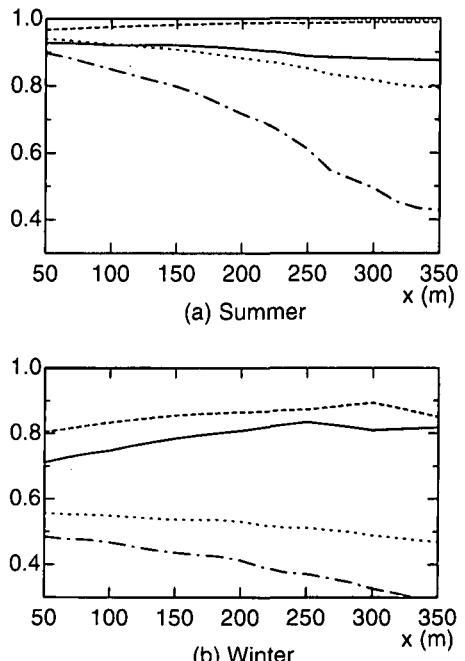


図-5 夏季および冬季の一次生産量に対する各制限関数の空間分布。ただし、破線は温度の制限関数、実線は栄養塩の制限関数、点線は植物プランクトンに対する日射の制限関数、一点鎖線は底生微細藻類に対する日射の制限関数を表す。

と考えられる。一方、底生微細藻類の日射の制限は植物プランクトンと異なり沖側へ行く程強くなっていることがわかる。このことから、底生微細藻類の生産量がフロントから沖へ向かって低下するという底生微細藻類の生産量の分布には、底泥に到達する日射量が強く影響することがわかる。つまり水深の深い沖側ではフロント部分に比べて日射が底泥まで届きにくいことに加え、植物プランクトン濃度の増加がさらなる日射量の低下を引き起こしており、沖側での底生微細藻類の生産を著しく低下させていると考えられる。

図-4(b)に冬季における底生微細藻類および植物プランクトンによる総一次生産量の計算結果を示す。冬季の場合、タイダルプリズム全体に渡って底生微細藻類の生産が支配的であり、タイダルプリズム全体に対する寄与率では底生微細藻類と植物プランクトンはそれぞれ87%, 13%と底生微細藻類の寄与の方が圧倒的に大きくなっている。図-5(b)は冬季の底生微細藻類および植物プランクトンに対する各制限因子の一潮汐間平均値を示したものである。冬の場合はどの因子の制限も全体的に夏よりも強くなっている。特に日射の制限が底生微細藻類、植物プランクトンのいずれについても夏季に比べて強くなっているが、これは計算期間中の水表面での平均日射量が夏季の 766 W/m^2 に比べて、冬季は 305 W/m^2 と小さくなっていることがその主な要因である。このため日射の制限について夏季との単純な比較はできないが、底生微細藻類については夏季よりも日射制限の空間分布の勾配が緩くなっているが、沖側でも植物プランクトンによる遮光の影響が小さく、比較的一様に生産が行われているものと考えられる。また冬季には栄養塩(リン)についても従来から指摘されている様に比較強い制限を受けていることがわかる。

(2) 底生微細藻類の生産量と現存量

数値解析により得られたタイダルプリズム全体の生産に対する底生微細藻類と植物プランクトンの寄与率(夏季:55%, 45%, 冬季:87%, 13%)を現地観測で得られたタイダルプリズム全体の総一次生産量に割り振ると、夏季の総生産量 $921 \text{ mgO}_2/\text{m}^2/\text{h}$ に対して底生微細藻類、植物プランクトンの生産量はそれぞれ、 $507 \text{ mgO}_2/\text{m}^2/\text{h}$, $414 \text{ mgO}_2/\text{m}^2/\text{h}$ となる。冬季の総生産量 $316 \text{ mgO}_2/\text{m}^2/\text{h}$ に対して底生微細藻類が $275 \text{ mgO}_2/\text{m}^2/\text{h}$ 、植物プランクトンの生産量は $41 \text{ mgO}_2/\text{m}^2/\text{h}$ であった。これら本研究で得られた底生微細藻類による夏季・冬季の生産量を有機炭素量に換算するとそれぞれ、 $190 \text{ mgC}/\text{m}^2/\text{h}$, $103 \text{ mgC}/\text{m}^2/\text{h}$ となる。これを他の干潟で得られている値(例えば、MacIntyre et al., 1996; 門谷, 2000)と比較すると和白干潟の基礎生産は比較的高い部類に属すると言える。

図-6(a), (b)に夏季および冬季における底生微細藻類および和白干潟でのマクロベントスの侵占種であるホソウミニナ(*Batillaria Cumingii*)の生息密度の岸沖分布を示す。50 m 地点での底生微細藻類の生息密度は夏と冬で同程度なのに対し、沖側では冬の方が高密度となっている。またホソウミニナについては、夏は沖へ向かって増加するのに対し、冬は一様な分布となっている。夏に沖側で底生微細藻類の生息密度が低くなっているのは、日射の制限により生産そのものが小さいことと、ホソウミニナの捕食圧が高いことがその原因であると考えられる。

(3) 栄養塩の利用特性

次に一次生産における栄養塩の利用特性を明らかにするため、底生微細藻類と植物プランクトンによる栄養塩の取り込み率として Redfield 比を仮定し、酸素生産量から見積もった溶存態無機窒素(DIN)の必要量と現地観測によって得られたタイダルプリズム内からの gross の DIN 減少量との比較を行った。その結果を表-2 に示す。

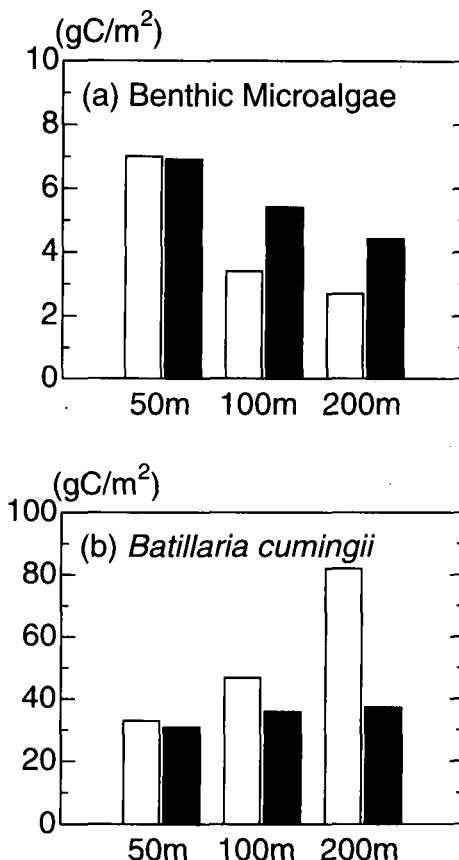


図-6 夏季および冬季の底生微細藻類およびホソウミニナの生息密度の岸沖分布。ただし、□は夏季、■は冬季を表す。

表-2 一潮汐間のタイダルプリズム内の(a)DIN 減少量、
(b) DO の生産量から推定した一次生産者による
DIN の取り込み量、(c) は (b) に対する (a) の割
合。(a), (b) の単位は $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{h}$ 。

	(a)	(b)	(c)
Summer	1600	3620	44%
Winter	192	755	25%

この表より夏季には水中由来の DIN の利用率は 44% と比較的大きいのに対し、冬季には 25% しか利用されていないことがわかる。このことから干潟域での一次生産には水中の栄養塩のみならず、底泥由来の栄養塩が特に底生微細藻類に多く利用されていると考えられる。このような特性はタイダルプリズムのフロント部分で溶存態の栄養塩が高濃度となる現象（児玉、2001）にも寄与しているものと推察される。

6. おわりに

本研究で得られた結論を以下に要約する。

- (1) 夏季の一次生産に対してはタイダルプリズムの先端部分では底生微細藻類の寄与が大きく、沖へ行くほど植物プランクトンの寄与が大きくなる。冬季の場合はタイダルプリズム全体に渡って底生微細藻類の生産が支配的である。
- (2) 一次生産に対する制限因子について考察した結果、底生微細藻類については、植物プランクトンによる遮光の影響を強く受けており、その空間分布の特性は植物プランクトン濃度によって決定されている。一方、植物プランクトンの生産に対しては、いずれの因子の制限とも空間的な変化は小さく、生産量の分布は濃度

によって決定されている。

- (3) 酸素生産量から見積もった一次生産に対する DIN の必要量と現地観測によって得られたタイダルプリズム内の DIN 減少量の比較を行った結果、底生微細藻類の寄与が大きい冬季には水中由来の栄養塩の利用率は夏季比べて低くなることが明らかになった。

参考文献

- 児玉真史・松永信博・水田健太郎・徳永貴久 (2001): 干潟における水質の時空間変動、水工学論文集、第45巻、pp. 1039-1044.
- 佐々木克之 (1997): 内湾および干潟における物質循環と生物生産 23、夏季盤洲干潟の窒素、リンおよびクロロフィル a の收支、海洋と生物、19, pp. 244-248.
- 門谷 茂 (2000): 瀬戸内海の現状と干潟域における物質循環、海洋と生物、22, pp. 323-331.
- Lee Joseph Hun-wei・平山彰彦・Lee Hok-shig (1991): 富栄養化した閉鎖性海域の短期的 DO 変動モデル、海岸工学論文集、第38巻、pp. 861-865.
- Colijn, F. and V. N. de Jonge. (1984): Primary production of microphytobenthos in Ems-Dollard estuary, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 14, pp. 185-196.
- Goto, T., Mitamura, O., and Terai, H. (2000): Seasonal variation in primary production of microphytobenthos at Issiki intertidal flat in Mikawa Bay, *Limnology*, 1, pp. 133-146.
- MacIntyre, H. L., Geider, R. J. and Miller, D. C. (1996): Microphytobenthos: the ecological role of the "Secret Garden" of unvegetated, shallow water marine habitats. I, *Estuaries*, 19, pp. 186-201.
- Pomeroy, L. R. (1959): Algal productivity in salt marshes of Georgia, *Limnol. Oceanogr.*, 4, pp. 386-397.
- Prins, T. C., Smaal, A. C., Pouwer, A. J. and Dankers, N. (1996): Filtration and resuspension of particulate matter and phytoplankton on an intertidal mussel bed in the Oosterschelde estuary, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 142, pp. 121-134.