

泥質干潟におけるマクロベントスの巣穴形成とその硝化・脱窒過程への影響

BURROW - FORMATION BY MACROBENTHOS IN THE MUDDY TIDAL FLAT AND ITS EFFECTS ON THE NITRIFICATION-DENITRIFICATION PROCESS

瀬口 昌洋¹⁾・郡山 益実²⁾・加藤 治¹⁾

Masahiro SEGUCHI, Masumi KORIYAMA, Osamu KATO

¹⁾正会員 博(農) 佐賀大学教授 農学部生物生産学科 (〒840-8502 佐賀市本庄町1)

²⁾博(農) 佐賀大学特定研究員 農学部生物生産学科 (同上)

The relationships between burrow-formation by macrobenthos and nitrification-denitrification process in the muddy tidal flat located in the interior parts of the Ariake Sea, which supports the purification action of environment, were investigated on the basis of the field measured and experimental data. It was showed that the burrow - formation by *Neanthes japonica*, etc. in the low tide made redox potential discontinuity layer (RPD layer) near the surface layer in the muddy tidal flat and caused the nitrification, and the disappearance of the burrow in the high tide erased RPD layer and caused the denitrification. An equation for the relation between denitrification rate and NO_3^- concentration and temperature in the muddy tidal flat was presented. The properties of denitrification were made clear by this equation.

Key words : burrow, macrobenthos, tidal flat, nitrification, denitrification, RPD layer, *Neanthes japonica*

1. はじめに

一般に干潟には、種々のベントスが多く生息している。しかし、生息するベントスの種類と数は、干潟の環境によって大きく異なる。すなわち、各干潟の環境に適した種類と数のベントスが生息している。そして、干潟に生息するベントスは、摂食、排泄、移動、巣穴形成などの活動を通して、干潟生態系さらにはこれによって支えられた干潟の多面的機能に大きな影響を及ぼしている^{1)~3)}。したがって、干潟の環境と機能について検討する際、ベントスの生物的活動を無視することは出来ない。しかし、現在のところ、ベントスの生物的活動と干潟の環境や機能との関連性は、必ずしも十分に解明されているとは言えない。

本報では、ベントスの生物的活動のうち、特に底泥環境へのインパクトの大きいマクロベントスの巣穴形成と干潟の環境浄化機能を支える硝化・脱窒過程との関わりについて、有明海奥部の泥質干潟での現地調査や実験の結果を基に検討、考察した。

2. 調査及び実験の概要

本研究では、まず泥質干潟におけるマクロベントスの巣穴形成及びその底泥環境への影響を明らかにするために、広大な泥質干潟の広がる有明海奥部沿岸域(図-1)に調査区域を設定し、現地調査を行った。調査項目は、干潟の干出時におけるコドラート(1m×1m)内の干潟表面及び底泥の各深さ(5, 10, 20, 30cm)における巣穴の分布数と大きさ、酸化還元電位、泥温である。

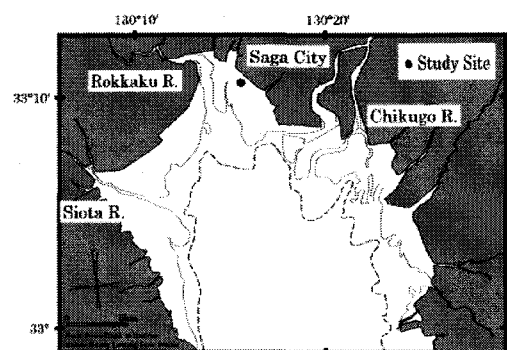


図-1 有明海沿岸域における調査地点

また、種々のマクロベントスの巣穴形状を把握するために、ポリエステル樹脂の注入による巣穴形状の抽出を行った。一方、底泥間隙水中の無機態窒素濃度の鉛直プロファイルを測定するために、底泥の各深さ(表面付近, 5, 10, 20, 30cm)における間隙水を土壌水サンプラーにより採水した。また、底泥中に生息するマクロベントスの生息数を把握するために、各深さ(表面付近, 5, 10, 20, 30cm)の底泥を6ℓづつ採取した。これらの試料は、大学内の研究室で分光光度計による定量化学分析とフルイによるベントスの分別に用いられた。更に、泥質干潟で最も生息数の多い埋在性マクロベントスであるゴカイの巣穴形成と底泥環境との関連性を明らかにするために、採土円筒(直径5cm×高さ5cm, 容量100cm³)に底泥とゴカイを入れて飼育し、約2日後に円筒内の気相率、酸化還元電位、飽和透水係数の測定を行った。そして、最後に底泥の脱窒能を明らかにするために、アセチレンブロック法⁴⁾による脱窒実験を種々の条件下で行った。

3. 結果と考察

(1) 巣穴の分布

図-2は、干潟の干出時に測定されたコードラート内の干潟表面上の巣穴分布を示したものである。図示されるように、干潟の表面には大小多数の巣穴が形成されている。これらの巣穴のうち、直径(d)が2cm前後の比較的大きな巣穴は、ここに生息するトビハゼ(ハゼ科)やヤマトオサガニ(スナガニ科)の巣穴である。また、 d が数mm程度の比較的小さい巣穴は、ゴカイの巣穴である。図-3は、コードラート内の d の度数分布を経時的に示したものである。図示されるように、6, 7月において $d \leq 5\text{mm}$ の比較的小さい巣穴が急増している。これは、気温さらには泥温の上昇に伴って、干潟の表面付近にゴカイなどの比較的小さいマクロベントスの生息数が急増したことを示している。さらに、図-4は、コードラート内に設定された小方形枠(0.1m×0.1m)内に存在する巣穴数の平均値(m)と

分散(v)との関係を示したものである。図示されるように、 $m < 1$ では、 $v/m \approx 1$ 、また $m > 1$ では、 $v/m \approx 2$ となる。すなわち、 m が小さい場合には、巣穴数の統計的分布はランダム分布に近いが、 m が大きくなるに伴い、それは集中分布へと変化する⁵⁾。特に $m < 1$ の場合、巣穴数は少ないが、トビハゼやヤマトオサガニなどの大きな巣穴の割合が比較的高い。しかし、 $m > 1$ の場合には、逆にゴカイなどの小さな巣穴が非常に多くなる。したがって、このような巣穴数の統計的分布性の変化は、干潟表面付近に生息するマクロベントスの種の変化とそれに伴う巣穴

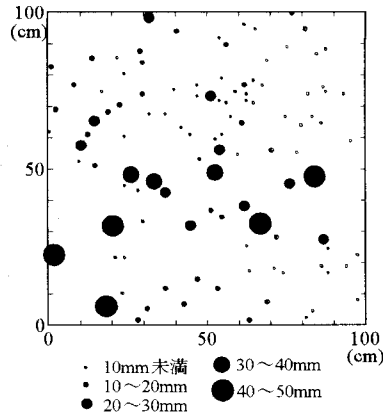


図-2 コドラート内の巣穴分布 (7/2)

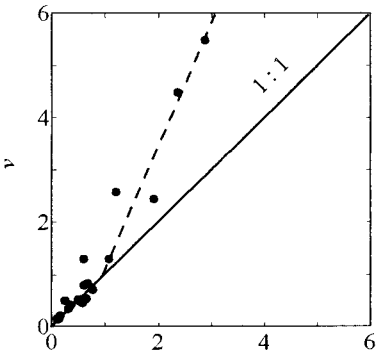


図-4 m と v の関係

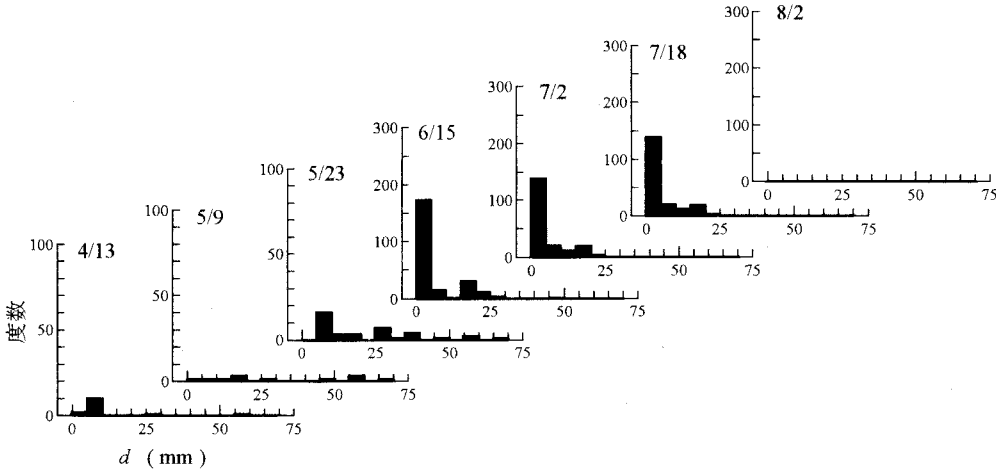


図-3 底泥表面における d の度数分布の経時変化

形成などの生物的活动の変移を反映したものといえる。一方、図-5は、干潟表面及び深さ5、10、20、30cmにおける巣穴分布を示したものである。図示されるように、巣穴は表面から深さ10cmまでは、比較的多く分布している。しかし、深さ20、30cmと深くなるに伴い、その分布数は急減する。これは、泥温の比較的高い場合には底泥中に生息するゴカイなどのマクロベントスが干潟の表層付近に多く生息していることを反映したものである。

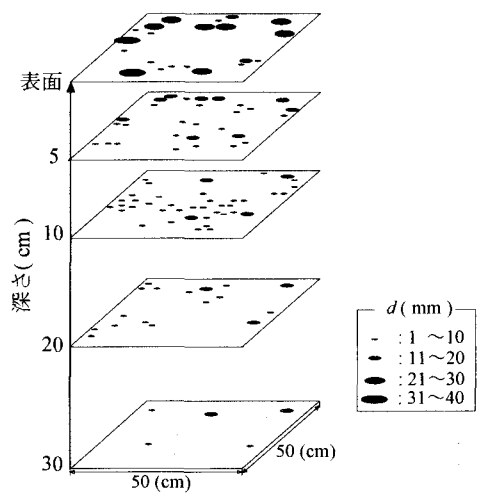


図-5 底泥中の巣穴分布 (8/11)

(2) 巣穴と底泥環境

図-6は、干出時における底泥中のマクロベントス(主にゴカイとイトゴカイ)の生息数(n)及び酸化還元電位(Eh)の鉛直プロファイルを示したものである。なお、 n とEhの測定は同地点ではなく、2~3m離れた地点で行われた。図示されるように、 n は干潟表面付近及び深さ5、10cmで大きな値を示すが、10cm以深では急減し、0あるいは小さな値となっている。また、 n は深さ5cmで最大となる場合が多い。すなわち、埋性マクロベントスであるゴカイやイトゴカイは、干潟表面付近から深さ10cmまでの底泥中に多数生息している。しかし、 n の鉛直プロフ

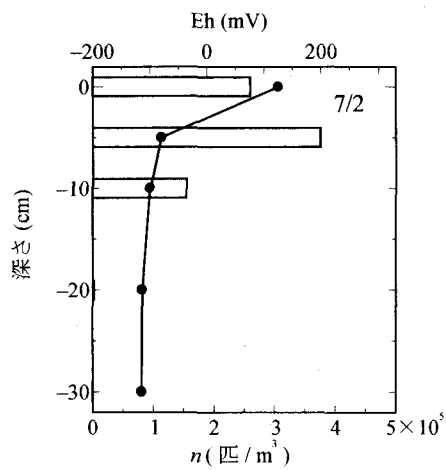


図-6 Ehと n の鉛直プロファイル

ァイルは、測定日によって大きく異なっている。これは、ゴカイやイトゴカイの生息が泥温、含水量及び有機物含有量などによって大きく左右されるためである。一方、Ehは、表面付近で100~300mVと比較的高い。しかし、それは表面から下層に向かって急減し、深さ5~10cm付近で-100mV前後となる。更にEhは、10cm以深では-100mV前後の一定値を示す。すなわち、空気に接する底泥表面は酸化状態であるが、表面から深さ5~10cmの底泥中は酸化状態から還元状態へ急変する不連続層(RPD層)となっている。更に深さ5~10cm以深の底泥中は、還元状態である。したがって、底泥中の n とEhの鉛直プロファイルの対比や前項で述べた巣穴分布より、このような特異な性状を呈するEhの分布には、底泥中のマクロベントス、特に多くの巣穴を形成するゴカイの活動が大きく関与していると考えられる。すなわち、本来通気性や透水性の非常に低い底泥中にゴカイなどの巣穴を通して空気やDO濃度の高い海水が流入することにより、このようなRPD層が形成されると考えられる。図-7~9は、ゴカイの巣穴形成が底泥環境に及ぼす影響を調べるために、実験的に求めた採土円筒内のゴカイの湿重量(W)と円筒内の気相率(A)、飽和透水係数(K)及びEhとの関係を示したものである。図示されるように、 W と A 、 K 及びEhとの間には高い相関性が見られ、 A 、 K 及びEhは W の増加に伴って急増する。すなわち、ゴカイの巣穴分布は、底泥中の通気性や透水性の増加に大きく寄与すると同時に、酸化的及び還元的な層の分布性をも大きく左右する。

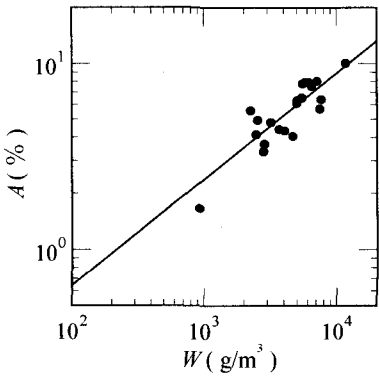


図-7 W と A の関係

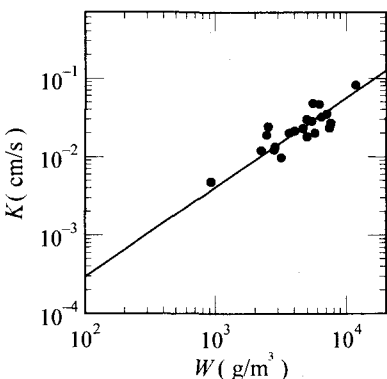


図-8 W と K の関係

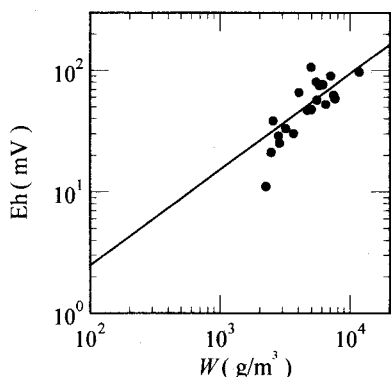


図-9 WとEhの関係

(3) 底泥環境と硝化・脱窒過程

図-10, 11 は、それぞれ干潟の干出後かなりの時間が経過した時点及び干出直後における底泥中のEhと無機態窒素濃度の鉛直プロファイルを示したものである。図示されるように、両時点のこれらの鉛直プロファイルには大きな差異が認められる。すなわち、まず8月11日のEhの鉛直プロファイルには、明白なRPD層が形成されている。しかし、8月2日のそれには、RPD層は認められず、ほぼ全層にわたってEhは一樣な分布となっている。この差

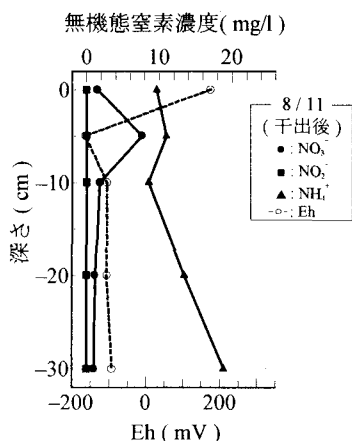


図-10 底泥中における無機態窒素濃度の鉛直分布

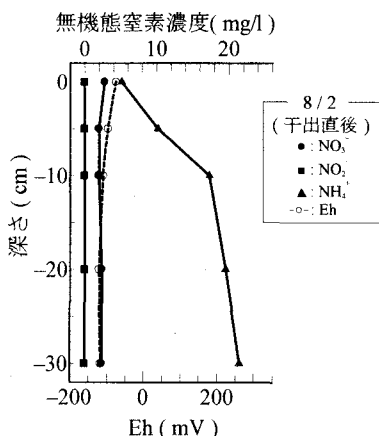


図-11 底泥中における無機態窒素濃度の鉛直分布

異には、干潟表面に形成されるマクロベントスの巣穴の有無が大きく関連していると考えられる。8月11日においては、干潟の干出後かなりの時間が経過していたため、マクロベントスの活動により比較的多くの巣穴が形成された。しかし、8月2日においては、干潟の干出直後のため、冠水時の底泥の巻き上げと浮泥の沈降、堆積により、前の干出時に形成されたマクロベントスの巣穴の大部分は破壊、封鎖され、マクロベントスの巣穴は全く認められなかった。したがって、8月11日においては、巣穴を通して底泥中に空気の流入があり、RPD層が形成された。逆に8月2日においては、巣穴の消滅により空気の流入が断たれ、RPD層が消去したものと推測される。このような両日におけるEhの鉛直プロファイルの測定値から、干潟の干出と冠水、それに伴うマクロベントスの巣穴の形成と消滅、そしてRPD層の形成と消失すなわち酸化的層の拡大と縮小との間には、図-12のような一連の流れが存在すると考えられる。一方、8月11日のNO₃⁻には、RPD層において高い濃度分布が見られる。しかし、8月2日のそれは、Ehの分布と同様に全層にわたってほぼ一樣な分布となっている。したがって、両日のNO₃⁻の濃度分布の差異は、底泥中のRPD層の有無と密接に関連していると推測される。すなわち、8月11日においては、酸化的状態のRPD層内で硝化作用によりNH₄⁺からNO₃⁻が生成され、また8月2日においては、RPD層の消滅に伴う還元的状態のもとで、前の干出時のRPD層内で生成されたNO₃⁻が脱窒作用によりN₂ガスとして消失したものと推察される。したがって、以上の検討結果より、干潟の干出と冠水に伴い、底泥表層内において図-13のような硝化・脱窒過程が機能的かつ周期的に繰り返されていると考えられる。

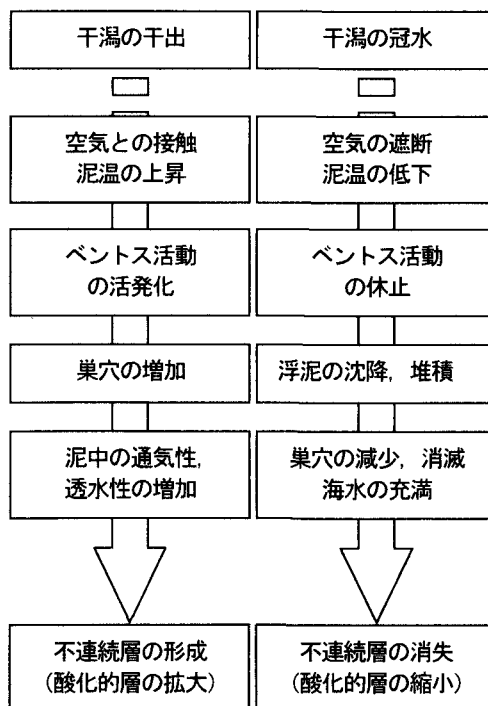


図-12 干潟の干出と冠水に伴う底泥環境の変化

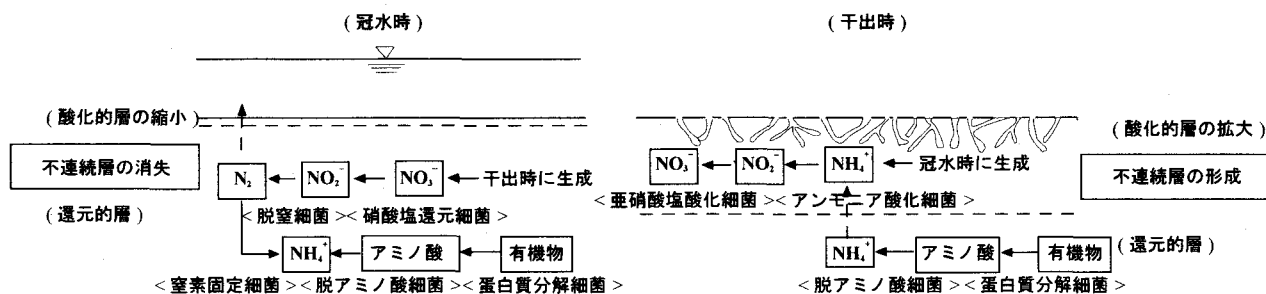


図-13 干潟域底泥表層付近における硝化・脱窒過程

(4) 底泥の脱窒能

底泥中の脱窒は、ここに生息する通性嫌気性細菌である脱窒菌の代謝によって引き起こされる。そして、脱窒すなわち NO_3^- から N_2 ガスへの反応速度は、代謝と密接な関係にある酵素反応によって大きく左右される⁶⁾。したがって、この反応速度(r)は、一般に次式の Michaelis-Menten 型反応速度式で表される⁷⁾。

$$r = \frac{r_m C}{K_m + C} \quad (1)$$

ここで、 r_m : 最大反応速度、 K_m : Michaelis 定数($r = r_m/2$ となる C)、 C : 基質の濃度である。

また、酵素反応は強い温度依存性を有するため、(1)式中の r_m 、 K_m と平衡状態における温度(T)との間には、次式の van't Hoff の関係式が成り立つ⁸⁾。

$$r_m = r_{m0} \exp\left(\frac{T}{T_r}\right) \quad (2)$$

$$K_m = K_{m0} \exp\left(\frac{T}{T_k}\right) \quad (3)$$

ここに、 r_{m0} 、 K_{m0} : それぞれ $T = 0$ における r_m 、 K_m 、また T_r 、 T_k : それぞれ r 、 K についての活性エンタルピーに関する温度である。

したがって、(1)式~(3)式より、 r と C 及び T との間に次式が成り立つ。

$$r = r_{m0} \exp\left(\frac{T}{T_r}\right) \frac{C}{K_{m0} \exp\left(\frac{T}{T_k}\right) + C} \quad (4)$$

そこで、脱窒速度の実験値より $r_{m0} = 2.50 \mu\text{g-N/g} \cdot \text{day}$ 、 $K_{m0} = 0.52 \mu\text{g-N/g} \cdot \text{day}$ 、 $T_r = 12.02^\circ\text{C}$ 、 $T_k = 8.96^\circ\text{C}$ とし、(4)式の関係及び脱窒速度の実験値を併示すると、図-14 となる。図示されるように、(4)式と実験値との分布傾向は、概ね一致している。すなわち、 r は各 C に対して最適温度を有する。そして、最適温度は C の増加に伴って高くなる。また、 r は C の増加に伴って限界線に漸近

するように増大する。

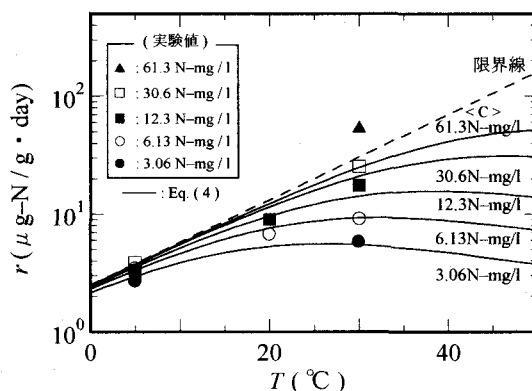


図-14 r と T 及び C の関係

4. まとめ

本研究では、有明海奥部に広がる泥質干潟での現地調査及び室内実験のデータを基に、マクロベントスの巣穴形成とその硝化・脱窒過程への影響について考察した。その結果、明らかにされた点を要約すると、以下のようになる。

- (1) 泥質干潟の表面に形成される巣穴数の統計的分布は、トビハゼやヤマトオサガニなどの比較的大きな巣穴が少なく存在する場合には、ほぼランダム分布となるが、ゴカイなどの比較的小きな巣穴が多数存在する場合には、集中分布を呈する。すなわち、巣穴数の統計的分布は、干潟表面付近に生息するマクロベントスの種の変化とそれに伴う造巣活動の差異を大きく反映するものと考えられる。
- (2) 底泥中のゴカイやイトゴカイなどの埋在性マクロベントスの生息数と酸化還元電位の鉛直プロファイルとの間には、密接な対応性が見られる。すなわち、埋在性マクロベントスの生息数の多い表層付近から深さ 5~10cm では、酸化的な RPD 層が、またその生息数の急減する深さ 10cm 以深では、還元的な層が存在する。

(3) 泥質干潟の最も典型的な埋在性マクロベントスであるゴカイの巣穴形成は、底泥中の通気性や透水性の増加に大きく寄与すると同時に、底泥中の酸化還元電位の鉛直プロファイルすなわち酸化的層と還元的層の分布性を左右する。

(4) 干潟の干出に伴うマクロベントスの巣穴形成による底泥表層での RPD 層の形成と逆に干潟の冠水に伴う巣穴消滅による RPD 層の消失が見られる。このことにより、潮汐の干満に応じて底泥表層での硝化と脱窒の過程が機能的かつ周期的に引き起こされると推測される。

(5) 細菌のエネルギー代謝と密接な関係にある酵素の反応速度式を基に、底泥中の脱窒速度と基質(NO_3^-)濃度及び泥温との関係式、すなわち(4)式が導出される。そして、この関係式は、脱窒速度の実験値の性状を概ね表す。また、この関係式より、底泥中の脱窒特性が明らかにされる。

謝辞：本研究は、文部省科学研究費補助基金 (C) (2) [課題番号:10660233, 研究代表者:瀬口昌洋] 及び文部省科学費補助金基盤研究 (B) (C) [課題番号:13460107, 研究代表者:瀬口昌洋] の補助を受けている。特に、この研究の遂行に際し、当研究室の院生や四年生の諸君には現地調査や試料分析において多大なご協力を頂いた。ここに記して、深謝致します。

参考文献

- 1) 栗原 康：干潟は生きている，岩波新書，pp. 12-32, 1980
- 2) 菊池泰二：ベントスの働き—生物攪乱を中心に—，沿岸海洋研究ノート，第 28 巻，第 2 号，pp. 67-75, 1981
- 3) 栗原 康編著：河口・沿岸域の生態学とエコテクノロジー，東海大学出版会，pp. 32-42, 1988
- 4) 土壤微生物研究会：土壤微生物実験法，養賢堂，pp. 216-217, 1997
- 5) 巖佐 庸：数理生物学入門—生物社会のダイナミクスを探る—，共立出版，pp. 115-118, 1997
- 6) 山中健生：微生物のエネルギー代謝，学会出版センター，pp. 65-68, 1993
- 7) 有田正光編著：水圏の環境，東京電機大学出版局，pp. 29-30, 1999
- 8) 田中渥夫，松野隆一：酵素工学概論，コロナ社，pp. 127-133, 1994

(2001. 10. 1 受付)