

相模湾沿岸域における
マイクロ植物プランクトン群集の季節変遷
ならびにその栄養塩環境との関係

日本大学大学院生物資源科学研究科生物環境科学専攻

博士後期課程

福山 哲司

2013

目次

ページ

第 I 章 緒言

I-1	沿岸の重要性	1
I-2	相模湾について	1
I-3	マイクロ植物プランクトン (>20 μm) について	3
I-4	一次生産 (光合成) について	4
I-5	マイクロ植物プランクトンの増殖を左右する因子	6
I-6	マイクロ植物プランクトンと栄養塩環境の関係	7
I-7	国内でのマイクロ植物プランクトンの研究	9
I-8	本論文の目的	11

第 II 章 相模湾沿岸域における物理・化学環境特性の把握

II-1	はじめに	12
II-2	方法	12
II-2-1	観測定点・期間	12
II-2-2	水温、塩分および密度 (δt)	12
II-2-3	溶存酸素濃度	14
II-2-4	栄養塩類濃度	14
II-2-5	データ解析	14
II-3	結果	15
II-3-1	水温、塩分、密度 (δt) および溶存酸素飽和度	15
II-3-2	栄養塩類濃度	15

II-3-3 栄養塩類濃度比 (モル比)	19
--------------------------------	----

II-4 考察	19
-------------------	----

第 III 章 相模湾沿岸域におけるマイクロ植物プランクトン群集の季節変遷

III-1 はじめに	24
----------------------	----

III-2 方法	24
--------------------	----

III-2-1 観測定点・期間	24
---------------------------	----

III-2-1 クロロフィル <i>a</i> (Chl- <i>a</i>) 濃度	24
---	----

III-2-2 マイクロ植物プランクトン (>20 μm)	24
---	----

III-3 結果	30
--------------------	----

III-3-1 クロロフィル <i>a</i> (Chl- <i>a</i>) 濃度	30
---	----

III-3-2 マイクロ植物プランクトン (>20 μm)	30
---	----

III-3-3 珪藻 (>20 μm)	41
---	----

III-3-4 渦鞭毛藻 (>20 μm)	44
---	----

III-4 考察	44
--------------------	----

III-4-1 クロロフィル <i>a</i> (Chl- <i>a</i>) 濃度の季節変動	44
--	----

III-4-2 マイクロ植物プランクトン群集の季節変動	46
---------------------------------------	----

III-4-3 春季ブルーム	47
--------------------------	----

III-4-4 夏季ブルーム	51
--------------------------	----

III-4-5 秋季ブルーム	56
--------------------------	----

III-4-6 渦鞭毛藻の出現の季節変動	57
--------------------------------	----

第IV章 マイクロ植物プランクトンと栄養塩環境の因果関係 - 培養実験による

検証 -

IV-1	はじめに	59
IV-2	方法	59
IV-2-1	観測定点・実験期間	59
IV-2-2	現場培養実験	59
IV-2-3	サンプル処理	60
IV-2-3	データ解析	61
IV-3	結果	61
IV-3-1	栄養塩類濃度	61
IV-3-2	マイクロ植物プランクトンの増殖に及ぼす栄養塩類濃度の影響	63
IV-4	考察	71
IV-4-1	春季ブルーム	76
IV-4-2	夏季ブルーム	77
IV-4-3	渦鞭毛藻	78

第V章 マイクロ植物プランクトンのバイオマスの推定

V-1	はじめに	80
V-2	方法	80
V-2-1	観測定点・期間	80
V-2-2	マイクロ植物プランクトン (>20 μm)	80
V-2-3	データ解析	81
V-3	結果	81
V-3-1	マイクロ植物プランクトン (> 20 μm) のバイオマス	81

V-3-2	珪藻 (> 20 μm)	84
V-3-3	渦鞭毛藻 (> 20 μm)	86
V-3-4	Chl- <i>a</i> (>20 μm) 濃度と全マイクロ植物プランクトンのバイオマスの関係	86
V-4	考察	89
V-4-1	全マイクロ植物プランクトン (> 20 μm) バイオマス	89
V-4-2	Chl- <i>a</i> (>20 μm) 濃度と全マイクロ植物プランクトンのバイオマスの関係	94
第 VI 章 総括		97
謝辞		106
引用文献		108

第 I 章 緒言

I-1 沿岸の重要性

海洋は地球表面の約 71%を占め、広大な外洋域と沿岸域に区分される。この区分法は、海底の水深と陸地からの距離に基づいており、一般的に大陸棚縁とされる水深 200 m を境としている。沿岸域は海岸線から僅かな広がりしかなく、沿岸域は全海洋のわずか約 10%にも満たない。しかし、沿岸域は大陸縁沿いに存在するため、隣接する陸域からの河川水の流入、鉛直混合ならびに沿岸湧昇により深層から上層へ栄養塩類が供給される。その富んだ栄養塩類を利用して、植物プランクトンは光合成すなわち一次生産を行う。この海域の植物プランクトンによる一次生産速度（量）は $250 \text{ mg C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ を越え、外洋域での一次生産速度（量）（ $100 \text{ mg C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ 未満）よりもはるかに高い（關, 1996; 柳, 2001）。その一次生産により生産された有機物は、食物連鎖を介してより高次の海洋生物（魚類）に転送されるため、沿岸域での漁獲可能量は、全海洋域の 50%を越えるとも言われている（關, 1996, 柳, 2001）。また、沿岸域は藻場や干潟、サンゴ礁などが分布し、海洋生物の繁殖、生育、採餌の場として多様な生息・生育環境を提供しており、その生物種が豊かである（環境省, 2011）。海洋の総生物種約 23 万種のうち（Fujikura *et al.*, 2010）、全世界の沿岸域では平均 4.7%の生物が生息することが知られている（Costello *et al.*, 2010; Fujikura *et al.*, 2010）。このように、沿岸域は、高い生物生産性と生物多様性によって特徴付けられる重要な領域である。

I-2 相模湾について

相模湾は日本本州関東地方南部に位置し、三浦半島の南端にある城ヶ島（三浦市）と真鶴半島の真鶴岬（真鶴町）とを結んだ線よりも北側の海域を指す（古島,

2004)。この定義よりも大きな海域として、石廊崎（伊豆半島）と伊豆大島、劔崎（三浦半島）の3点を結んだ範囲を相模灘と呼ぶこともある。相模湾の湾口は、伊豆大島と石廊崎を直線で結んだ「大島西水道」（直線距離約37 km）と伊豆大島と洲崎（房総半島）を結んだ「大島東水道」（直線距離約42 km）で2分される。その湾口幅と奥行き幅はほぼ等しく40～60 km、最大水深1,500 m（平均水深750 m）、面積約2,700 km²の規模を有する南部北太平洋に面した半円型の開放的な湾である（岩田, 1985; 中田, 1985; 松山・石丸, 2001）。

相模湾では、定置網漁やワカメ養殖、マダイの種苗放流などの水産業が盛んに行われ、1960年以降の約40年間における総漁獲量は23,906（2000年）～40,080トン（1984年）、年間平均30,000トン前後を推移し、そのほとんどが沿岸域である浅海域（水深250 m以浅）で漁獲されたものである。この漁獲量の経年変動に着目すれば、相模湾は本邦海域で最も漁業生産の安定した漁場の1つであることが窺える（木幡, 2003; 一色, 2013）。神奈川県内の定置網漁場は西湘区、湘南区、三浦区、金田湾区の4つに大別される。その内の1つ湘南地区の定置網による漁獲量は神奈川県全体の漁獲量の約50%を占め、その中でも、江の島付近の定置網による漁獲量は湘南地区全体の漁獲量の約75%を占めており、この海域は県下最良の漁場である（神奈川県定置漁業研究会, 2009）。

近年、相模湾沿岸域はマリンレジャー（ゲームフィッシング、ヨットセーリング、ダイビング、海水浴、サーフィンなど）が日本で最も盛んな海域の1つにもなりつつある。そのため、人間活動に関わる湾として、当湾の沿岸域が注目され始めた。それゆえ、地元漁業者をはじめ各種研究機関や行政のみならず多くの市民が相模湾の海洋研究、特に漁況や海況に強い関心を示している。同時に、近年神奈川県内の相模湾沿いの市町（三浦市～湯河原町）の人口は1980～2005年の25年間に約167万人から192万人と約15%増加した（Ara & Hiromi, 2008）。それに伴

い、河川から相模湾へ流入する窒素・リンの負荷量が増大し、沿岸域の水質悪化が懸念されている（古島ら, 1994; 鎌谷ら, 2000; Ara & Hiromi, 2008）。斉藤（1992）は、その中でも江の島周辺の沿岸域では、境川・引地川より高濃度の窒素、リンなどが流入するため、最も富栄養化が進行していることを報告している。1980～1990年には、相模湾沿岸域での全窒素・全リンの平均濃度は表層で 1.37 mg L^{-1} で 2000年には県内の河川から相模湾へ流入する全窒素・全リン負荷量は境川が最も大きかったと報告され（山田・松下, 2006）、江の島周辺海域での水質悪化が懸念される（斉藤, 1992; 山田・岩田, 1992; 山田・松下, 2006; Ara & Hiromi, 2008）。今後さらに人口増加や都市の発展により汚染が進むと予想されるこの海域での水質環境の改善は我々に課せられた課題である。したがって、相模湾沿岸域での物理・化学環境特性の継続的なモニタリングは重要である。

I-3 マイクロ植物プランクトン (>20 μm) について

これまで述べた通り、沿岸域は高い生物生産性と高い生物多様性の特徴を有する重要な領域である。その一方で、沿岸域は富栄養化や有機汚濁化などの様々な環境変化の影響を受けやすい構造を内包する。したがって、沿岸域に生息・出現する生物群は、これらの環境ストレスを直接受ける。

魚類の多くは海洋生態系の上位に位置し、食物連鎖を介して植物プランクトンによる一次生産に依存している（高柳, 2009）。その一次生産は、太陽光と海水中の CO_2 と栄養塩類（窒素、リン、ケイ素）を利用して行うため、水温、照度、栄養塩類などの外的環境の変化によってその生産速度が決定づけられる（小達, 1996; 岸野・高橋, 1996）。したがって、海洋生態系の基盤を担う植物プランクトンは他の水生生物と比較して環境の変化に対して高い感受性を示す（小達, 1996）。

植物プランクトンは、原核から真核までの幅広い生物群を含む浮遊性単細胞藻

類であり、そのサイズから分類が出来る。すなわち、ピコサイズ (0.2~2 μm) のシアノバクテリア、ナノサイズ (2~20 μm) の独立栄養性ナノプランクトン、マイクロサイズ (20 μm 以上) のマイクロ植物プランクトンである (關, 1996)。この植物プランクトンは、太陽の光エネルギーを利用し水と二酸化炭素 (CO_2)、栄養塩類 (N、P、Si など) や微量金属元素 (Fe、Co など) を取り込み、光合成とそれに引き続く有機物生産 (一次生産) を行う。この一次生産は、主にマイクロ植物プランクトンが行い、沿岸域での高い生産性はこれに起因する。

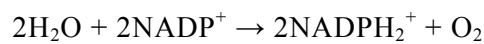
一次生産は、生態系内における物質とエネルギーの流れの出発点であり、海洋の生物活動全体を支えている (小達, 1996)。海洋生態系において、一次生産から高次消費者へと炭素が転送される過程は、古典的食物連鎖 (Classical food chain) (Ryther, 1969) と微生物食物連鎖網 (Microbial food web) (Azam *et al.*, 1983) に大別される。いずれの食物連鎖構造もこの一次生産が起点である。海洋での全一次生産量の 95%以上は植物プランクトンが担う (高橋・田口, 1996)。さらに、全海洋での植物プランクトンの生物量 (バイオマス) は陸上植物のわずか 0.2%に過ぎないが、その年間一次生産は炭素量にして約 500 億トンと推定され、これは、地球上の一次生産の約 50%に相当する (Field *et al.*, 1998)。このように、植物プランクトンによる炭素循環は、海洋内での物質輸送にとどまらず、大気中の二酸化炭素濃度の増減の要因にもなっている (杉森, 2000)。

I-4 一次生産 (光合成) について

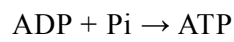
一次生産 (光合成) は、植物プランクトンが細胞内に保有する色素 (クロロフィル *a*、*b*、*c*、カロテノイド、フィコビルリンなど) が光エネルギーを捕捉してから行われる。その中でも、クロロフィル *a* が葉緑体内で最も多く存在し、他の色素が集めた光エネルギーを集約する部位として光合成反応の中心的役割を果たし、

全ての光合成生物が保有している。その他の色素は光を集める補佐的な役割を果たしていることからアンテナ色素と称する（岸野・高橋, 1996）。

植物プランクトンは細胞内で吸収した太陽光と周辺環境中から吸収した水を利用して、二酸化炭素（CO₂）還元剤となるニコチナミド・アデニン・ジヌクレオチドリン酸（NADPH₂）を生成する。



同時に、アデノシン 2 リン酸（ADP）と吸収したリン酸（PO₄³⁻-P, Pi）からアデノシン 3 リン酸（ATP）を生成する。



ここまでの反応は光エネルギーを利用することから「明反応」と呼ばれる。次に、光エネルギーを利用しない「暗反応」では、吸収した CO₂ を NADPH₂ で還元し、それを基に ATP を利用して有機物（炭水化物、脂質、アミノ酸、タンパク質など）を生産する（山本, 1998）。

植物プランクトンは、窒素やリンなどの必須多量栄養元素を取り込んで光合成を行う。窒素は、水環境中のアンモニア態窒素（NH₄⁺-N）、亜硝酸・硝酸態窒素（NO₃⁻+NO₂⁻-N）の形態で用いる。NH₄⁺-N は、生産されたグルタミン酸と結合し、グルタミンを生産するのに用いる。明反応を経て NO₃⁻-N は NO₂⁻-N に、その NO₂⁻-N は NH₄⁺-N にそれぞれ還元され、最終的に NH₄⁺-N として利用される。その際に大量の ATP を使用するため、PO₄³⁻-P も欠かせない。なお、一部の植物プランクトン（珪藻・珪質鞭毛藻など）は、自己の細胞殻を形成するためにケイ酸態ケイ素（Si

(OH)₄-Si) を必要とする (山本, 1998; 齋藤, 2008)。

I-5 マイクロ植物プランクトンの増殖を左右する因子

前述の光合成経路より、マイクロ植物プランクトンの一次生産速度 (増殖) を制限するのは、主に CO₂、照度、栄養塩類濃度、水温、動物プランクトンの摂餌圧などが挙げられる (Eppley, 1972; 山本, 1998; 蔣, 2008; 小埜, 2012)。以下にそれぞれの要因との関わりについて述べる。

海水中の CO₂ の存在量は、炭酸水素イオンや炭酸イオンの形態で蓄えられたものを含めると十分量が存在し (約 2 mmol CO₂ L⁻¹)、また、海洋の表面では大気と海洋との間の CO₂ 交換によって常時補給されるため、一次生産により枯渇することはない (山本, 1998; 小埜, 2012)。

照度 (光条件) は、一次生産を行う上で欠かせない要素である。例えば、中緯度～高緯度の海域では、冬～春季に日照量が増加し、マイクロ植物プランクトンの大増殖 (春季ブルーム) の引き金になる (古谷, 1996)。しかし、この照度が直接マイクロ植物プランクトンの一次生産を左右する主要因であるかと言えばそうではない。というのも、珪藻が一次生産を行う上で最低限必要な光量は、0.8～40 μmol m⁻² s⁻¹ 程度であり、市販の白色蛍光灯の下 (約 60 μmol m⁻² s⁻¹ 程度) でも行える (Castenholz, 1964; 山本, 1998)。したがって、照度の増加はあくまで大増殖の引き金であり、その後のブルームの維持や増減には大きく関与しない (古谷, 1996)。

栄養塩類は前述のように、一次生産を行う上で必要である。マイクロ植物プランクトンの増殖によって大量に消費されると、海水中の濃度が低下し、マイクロ植物プランクトンの生長・増殖が制限されることがしばしばある。

水温もマイクロ植物プランクトンの増殖に関与する要因であり、水温が 10°C 上昇すると、マイクロ植物プランクトンの比増殖速度が 2～3 倍上昇すると推測され

ている（山本, 1998）。しかし、珪藻など一部のマイクロ植物プランクトンは熱帯から極域の広範囲に分布し（鈴木, 1995）、その増殖に関する至適水温も $-1.8\sim 35^{\circ}\text{C}$ 幅広いため（鈴木, 1995; 鈴木・高橋, 1996）、水温がマイクロ植物プランクトンの一次生産を大きく左右する要因にはなりにくいとされている（關, 1996; 山本, 1998）。

動物プランクトンによる摂餌圧（トップダウン効果）は、その海域毎に異なる（關, 1996）。特徴として、主にマイクロ植物プランクトンのバイオマスや一次生産速度が低い時期や海域で確認され（Mozetić *et al.*, 2012）、新生産した分だけでなく植物プランクトンの現存量も消費されるからである。逆に一次生産速度が高い海域では、動物プランクトンによる摂食が一次生産の増大に追いつけず、マイクロ植物プランクトンのごく一部が摂食されるだけなので、トップダウン効果をほとんど受けない（關, 1996）。トップダウン効果が働く場合、通常は被捕食者（餌生物）の出現密度のピーク後に捕食者の出現密度のピークが現れるか、あるいは捕食者と被捕食者（餌生物）の出現密度が互いに逆の変動パターンを呈し（Tanaka & Taniguchi, 1996, 1999; Tanaka *et al.*, 1997; Jürgens *et al.*, 2000）、両者の間には負の相関関係が認められる（Parsons *et al.*, 1984a）からである。相模湾沿岸域（江の島沖）の場合、マイクロ動物プランクトン群集全体の出現密度はクロロフィル *a* 濃度との間に有意な正の相関関係が認められ、トップダウン効果よりもボトムアップ効果が重要であることが報告されている（奥津ら, 2012）。このことから、当海域では動物プランクトンによるトップダウン効果よりもマイクロ植物プランクトンの栄養塩類の取り込み（ボトムアップ効果）の作用が大きいことが言え、栄養塩類がマイクロ植物プランクトンの生産量を左右する主要因であることが窺える。

I-6 マイクロ植物プランクトンと栄養塩環境の関係

沖合などの貧栄養海域では、珪藻などのマイクロ植物プランクトンの代わりに

小型の植物プランクトン（円石藻や鞭毛藻など）が群集中で優占しやすい（佐々木, 2008）。一方、沿岸域では、陸域（河川）からの栄養塩負荷が大きいためマイクロ植物プランクトンの現存量が大きく、中でも珪藻がマイクロ植物プランクトン群集中で優占しやすい。珪藻は全海洋における一次生産の約 45%を担い、海洋生態系の一次生産者として最も重要な位置にある（丸茂, 1974; Tréguer *et al.*, 1995; 鎌谷ら, 2000; 鎌谷・武田, 2007）。その珪藻は自己の細胞殻を形成するためにケイ素を必要とする（山本, 1998; 齋藤, 2008）しかし、ケイ素の供給源は窒素やリンとは異なる。ケイ素は陸上の岩石・鉱物の風化や生物の死骸（珪藻、魚類の歯など）からの溶出により供給される。その溶出は窒素やリンよりも時間がかかるため（鎌谷・上野, 1980）、海洋環境中ではケイ素は不足しやすく、珪藻はケイ素欠乏による増殖制限を受けやすい。結果、珪藻主体の群集からケイ素を必要としない渦鞭毛藻やラフィド藻が主体の群集へと群集構造が変化する。この2藻には、有毒・有害赤潮を引き起こす種が多く存在する（例: *Heterosigma akashiwo* (Y. Hada) Y. Hada *ex* Y. Hara & M. Chihara 1987 など）。この赤潮により大量の魚貝類が死滅し、養殖などで数十億円分の被害を与えることもある（日本海洋学会, 1994）。また、無毒種であっても、海底にたまった大量の植物プランクトンの屍骸を微生物が分解する過程で大量の酸素を消費し、生物が生息できない低酸素水塊や青潮を形成することも知られている（日本海洋学会, 1994）。事実、東京湾（吉田ら, 1998）、大阪湾・播磨灘（堀ら, 1998; 吉松, 2008）、有明海（松岡ら, 2004; 手崎ら, 2005）、瀬戸内海（西川, 2002）ではその被害が甚大である。

このように、マイクロ植物プランクトンの動態はその海域の栄養塩環境に大きく左右されるため、その因果関係を明確化するのは重要であり、国内で、これまでにマイクロ植物プランクトン群集の季節消長と栄養塩環境の動態に関する研究は後述のように数多く行われている。

I-7 国内でのマイクロ植物プランクトンの研究

我が国日本で本格的に現場海域でのマイクロ植物プランクトンの研究が開始されたのは、1965年西九州の大村湾で渦鞭毛藻 *Karenia mikimotoi* (Miyake & Kominami ex Oda) Gert Hansen & Ø. Moestrup による赤潮が発生したことからである (大原ら, 2008)。その後、マイクロ植物プランクトンの細胞数や種組成が富栄養などの水質環境の指標となる可能性が示唆されたことから (吉田, 1983)、富栄養化の進行の程度とマイクロ植物プランクトンの多様性に関する研究が国内の多くの海域で継続的に行われている。

マイクロ植物プランクトンの生態学的研究例は、その目的から大きく3つに分類できる。すなわち、(1) 特定海域で短期間～長期間 (最長25年) にわたって観測を行い、出現するマイクロ植物プランクトンの季節消長を観測し、同時に栄養塩環境との関係を調べること、(2) 赤潮を形成する有害藻を様々な条件下で培養し、増殖の好適条件を調べること、(3) 今後の食糧増産や水産業の振興上、海洋食物連鎖構造とその機能を把握することを目的としたマイクロ植物プランクトンのバイオマスの推定である。

まず(1)は、有明海 (松岡ら, 2004; 手崎ら, 2005; 清本ら, 2008)、洞海湾 (Tada *et al.*, 2001; 山田・梶原, 2004)、播磨灘 (堀ら, 1998; 眞鍋ら, 1994; Nishikawa *et al.*, 2007; 吉松, 2008)、的矢湾 (結城, 2008)、忍路湾 (鹿又・小鳥, 2000)、噴火湾 (嶋田, 2000; Azumaya *et al.*, 2001)、東京湾 (吉田ら, 1998; 石井ら, 2008; Nakane *et al.*, 2008)、相模湾 (風呂田, 1980; Satoh *et al.*, 2000; 田代, 2004; Baek 2006, 2007, 2009; 下出ら, 2009; 福山, 2010; Ara *et al.*, 2011b; Kok *et al.*, 2012) など精力的に行われている。海域毎に欠乏しやすい栄養塩類が異なり、瀬戸内海や播磨灘、噴火湾などでは NO_3^- -N が、東京湾では窒素やリンの濃度が高く、相対的にケイ素が欠乏しやすいとそれぞれ報告されている。

続いて (2) は、有害・有毒赤潮形成するマイクロ植物プランクトンを対象に、ノリ養殖やマガキ養殖業が活発な瀬戸内海（長井・今井, 1999; 西川, 2002; 西川・堀, 2004）を中心とした西日本で特に行われている。

最後に (3) は、沿岸域の高い生産性を有効かつ持続的に利用するためにも海洋の食物連鎖構造とその機能を明らかにすることは重要であり、今後の食糧増産や水産業の振興の上では欠かせず（山田・梶原, 2004; Shinada *et al.*, 2005; 奥津, 2008）、北海道沖（Shinada *et al.*, 2001, 2005, 2008）、相模湾（奥津, 2008; Ara & Hiromi, 2009; 奥津ら, 2012）、伊勢湾（Uye *et al.*, 2000）、大阪湾～紀伊水道（Uye *et al.*, 1999）、瀬戸内海（Nakamura *et al.*, 1994; Uye *et al.*, 1996）、宇和海（Nakano *et al.*, 2004）、洞海湾（Uye *et al.*, 1998）、有明海（Nakamura & Hirata, 2006）など、本邦のほぼ全域で報告されている。その際には、全プランクトン群集のバイオマスの推定が必要になり、最も困難を極める研究分野でもある。

以上のように、マイクロ植物プランクトンに関する研究は国内で数多く行われてきたが、問題点がいくつか挙げられる。1 点目は、前述のようにマイクロ植物プランクトンは栄養塩環境の変化に対して他の生物群よりも高い感受性を示す特徴があるが、(1) の研究の多くが春季や夏季のみと季節を限定した報告であったり、長期間観測を行ったとしても、月 1 回という低頻度観測であったりして、マイクロ植物プランクトン群集の出現密度や優占種の変遷過程に関する知見が十分でない。また、本来マイクロ植物プランクトンのバイオマスは、細胞各部位の計測に基づき算出した細胞容積から推定する必要があり、多大な時間と労力を要し、作業能率が極めて悪い。そのため、Parsons *et al.* (1984a) が報告した Chl-*a*-炭素変換計数を用いて算出するのが主流である。しかし、マイクロ植物プランクトンが含有する葉緑体の体積は、その種によって異なるため（大原ら, 2008）、Chl-*a* 濃度は必ずしもバイオマスを反映せず、Chl-*a*-炭素変換計数で算出したマイクロ植物プ

ランクトンのバイオマスはあくまで暫定的な目安の可能性はある。しかし、国内でのマイクロ植物プランクトンのバイオマスは Chl-*a* 濃度から推定する方法 (Uye *et al.*, 1999; 奥津, 2008; Ara & Hiromi, 2009 など) が主流であり、またマイクロ植物プランクトンのバイオマスに関する報告自体が乏しく、(3) の研究分野の問題点として挙げられる。

I-8 本論文の目的

以上のような背景から、本研究は相模湾沿岸域 (江の島沖) で 6 年半にわたり長期的に、かつ月 2 回という比較的高頻度の定期観測を行うことで、前述の欠点を補うことを試みた。

マイクロ植物プランクトン群集の季節変動を把握するためには、その海域の環境の変動と出現特性との関係を明らかにする必要がある。そこで、第 II 章では相模湾沿岸域 (江の島沖) の物理・化学環境特性、第 III 章ではマイクロ植物プランクトン群集の季節変動ならびにその要因を把握することを目的とした。さらに、現場環境下で行った培養実験により、マイクロ植物プランクトンと栄養塩環境との関係を明らかにすることを目的に第 IV 章を行った。

前述の通り、マイクロ植物プランクトンの細胞数や種組成が富栄養などの水質環境の指標となる可能性が示唆された (吉田, 1983)。その背景から、第 IV 章まではマイクロ植物プランクトン群集の出現密度ならびに種組成の変動と栄養塩環境との関係に着目した。そして、水産資源からの観点ではマイクロ植物プランクトンのバイオマスの把握が挙げられる (山田・梶原, 2004)。水産生物資源は海洋生態系の上位に位置する (高橋ら, 1996; 高柳, 2009)。そのため、マイクロ植物プランクトンのバイオマスの把握が欠かせない。そこで、V 章では、国内では知見が乏しいマイクロ植物プランクトンのバイオマスを推定することを目的とした。

第 II 章 相模湾沿岸域における物理・化学環境特性の把握

II-1 はじめに

マイクロ植物プランクトンの季節変動を把握する上で、その海域の環境の変動と出現特性との関係を明らかにする必要がある。そのためにはまず、現場海域における海洋観測から対象とする物理・化学環境特性を調査することは必要不可欠である。そこで、本章では、相模湾沿岸域における物理・化学環境特性について述べる。

II-2 方法

II-2-1 観測定点・期間

2007 年 1 月～2013 年 9 月までの期間中、相模湾江の島沖約 4.5 km に設けた 1 定点（北緯 35°16.3′、東経 139°29.77′、平均水深 55 m）で毎月ほぼ 2 回（計 165 回）定期観測を行った（Figure 1）。

II-2-2 水温、塩分および密度（ δt ）

水温、塩分はメモリーSTD（アレック電子社製 AST-1000 / P-64K）を用いて、表層から海底まで 1 m 間隔で測定した。なお、密度は、得られた水温、塩分のデータを基に、次式を用いて算出した（日本海洋学会, 1985）。

$$\delta t = 20.99 + \{ -4.3 \times 10^{-3} \times (T - 20) - 0.256 \} \times (T - 20) + \{ 2.3 \times 10^{-4} \times (S - 30) - 1.53 \times 10^{-3} \times (T - 20) + 0.7577 \} \times (S - 30)$$

ここで、T: 水温（8～32°C）、S: 塩分（24.0～35.5）である。

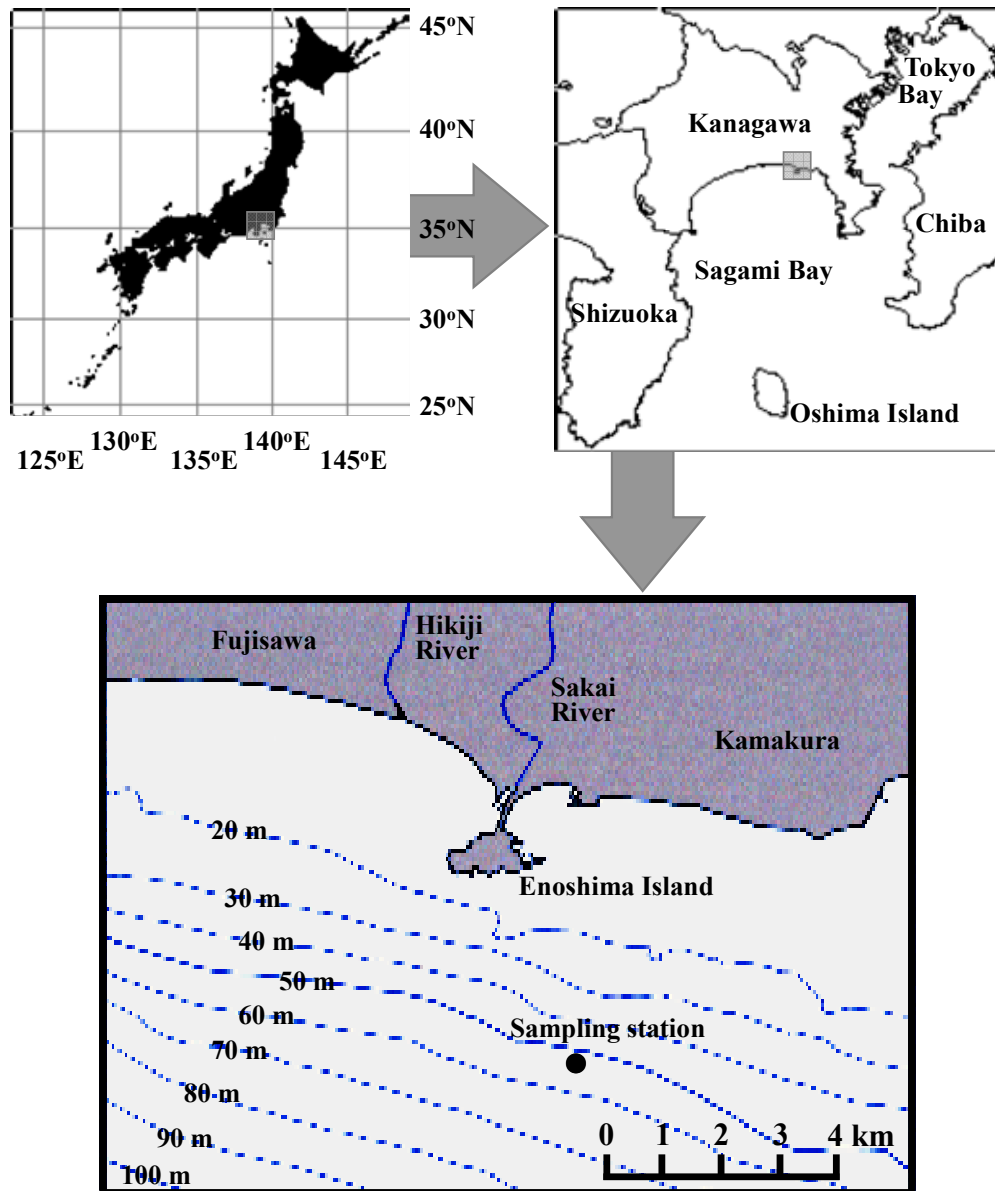


Figure 1 Map showing the sampling station in Sagami Bay.

II-2-3 溶存酸素濃度

溶存酸素濃度用の海水試料は、北原式採水器（容量: 1 L）を用いて、水深 0、5、10、20、30、40 および 50 m 層から採取した。海水試料採取後、酸素瓶（容量約 100 ml）に入れて、船上で固定後、実験室に持ち帰り、Winkler 法で滴定した（Strickland & Parsons, 1972）。

II-2-4 栄養塩類濃度

栄養塩類分析用の海水試料は、バンドーン採水器（容量: 10 L×2 連式）を用いて、水深 0、5、10、20、30、40 および 50 m 層から採取した。海水試料採取後、ガラス繊維濾紙（Whatman GF/F）で直ちに濾過し、実験室に持ち帰った後、分析まで -40°C で冷凍保存した。海水試料は室温で解凍後、多項目水質測定装置（Bran+Luebbe 社製 AACSIH）を用いて、DIN（Dissolved inorganic nutrients: $\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^- + \text{NO}_2^- - \text{N}$ ）、 $\text{PO}_4^{3-} - \text{P}$ および $\text{Si}(\text{OH})_4 - \text{Si}$ の濃度を測定した（Parsons *et al.*, 1984b; Hansen & Koroleff, 1999）。

各栄養塩の検出限界濃度は、DIN が $0.05 \mu\text{M}$ 、 $\text{PO}_4^{3-} - \text{P}$ が $0.02 \mu\text{M}$ 、 $\text{Si}(\text{OH})_4 - \text{Si}$ が $0.03 \mu\text{M}$ である（Parsons *et al.*, 1984b）。それに準じて、栄養塩類濃度の有効数字は小数点以下 2 桁とした。

II-2-5 データ解析

本海域での栄養塩類濃度の比（Si: N: P）は、 $\text{Si}(\text{OH})_4 - \text{Si}$ と $\text{PO}_4^{3-} - \text{P}$ （Si/P 比）、DIN と $\text{PO}_4^{3-} - \text{P}$ （N/P 比）、 $\text{Si}(\text{OH})_4 - \text{Si}$ と DIN（Si/N 比）をそれぞれ回帰分析（2 変量解析）し、その勾配の比から求めた。

本海域での塩分と各種栄養塩類濃度の関係をスピアマンの順位相関（Spearman rank correlation）により解析した。

II-3 結果

II-3-1 水温、塩分、密度 (δt) および溶存酸素飽和度

水温は 12.8~28.4°C、塩分は 27.1~34.7、密度 (δt) は 17.3~26.2 の範囲でそれぞれ変動した (Figure 2)。毎年秋~春季 (11~5 月) には、鉛直混合が起こり、水温、塩分、密度いずれも表層から底層までほぼ均一だった (鉛直混合期)。毎年晩春~秋季 (5 月下旬~10 月初旬) には、水深 20~30 m 層で季節躍層が発達し (季節躍層期)、水深 20 m 層以浅で水温は高く (平均 \pm SD: 17.9 \pm 1.2~27.6 \pm 0.6°C)、塩分 (平均 \pm SD: 30.4 \pm 2.0~34.4 \pm 0.1)、密度 (δt) (平均 \pm SD: 19.6 \pm 1.6~24.8 \pm 0.3) は低かった (Figure 2)。

溶存酸素濃度は 3.40~8.01 mL L⁻¹ の範囲で変動した。溶存酸素飽和度は 57.8~163.4% の範囲で変動した (Figure 2)。毎年 4 月中旬~9 月初旬には、表層付近では過飽和状態 (100%以上) であり、特に 2008 年 9 月 3 日、2011 年 6 月 22 日、8 月 26 日、9 月 8 日の表層では 130%以上を示した。底層では常に 70%未満であった (Figure 2)。

II-3-2 栄養塩類濃度

DIN 濃度は 0.64~32.06 μ M、PO₄³⁻-P 濃度は検出限界 (0.02) 未満~1.51 μ M、Si(OH)₄-Si 濃度は 0.16~66.72 μ M の範囲でそれぞれ変動した (Figure 3)。栄養塩類濃度は、いずれも毎年水深 30 m 層以深で高かった。秋季~初春 (10~3 月) にかけて、栄養塩類濃度は高く、表層から底層までほぼ均一だった。中春~夏季 (4~9 月) には、水深 20 m 層以浅で栄養塩類濃度は低く、特に PO₄³⁻-P 濃度と Si(OH)₄-Si 濃度は枯渇するほどであった (Figure 3)。スピアマンの順位相関の検定結果から、塩分と各種栄養塩類濃度との間にはそれぞれ有意な正の相関関係が認められた (Table 1)。

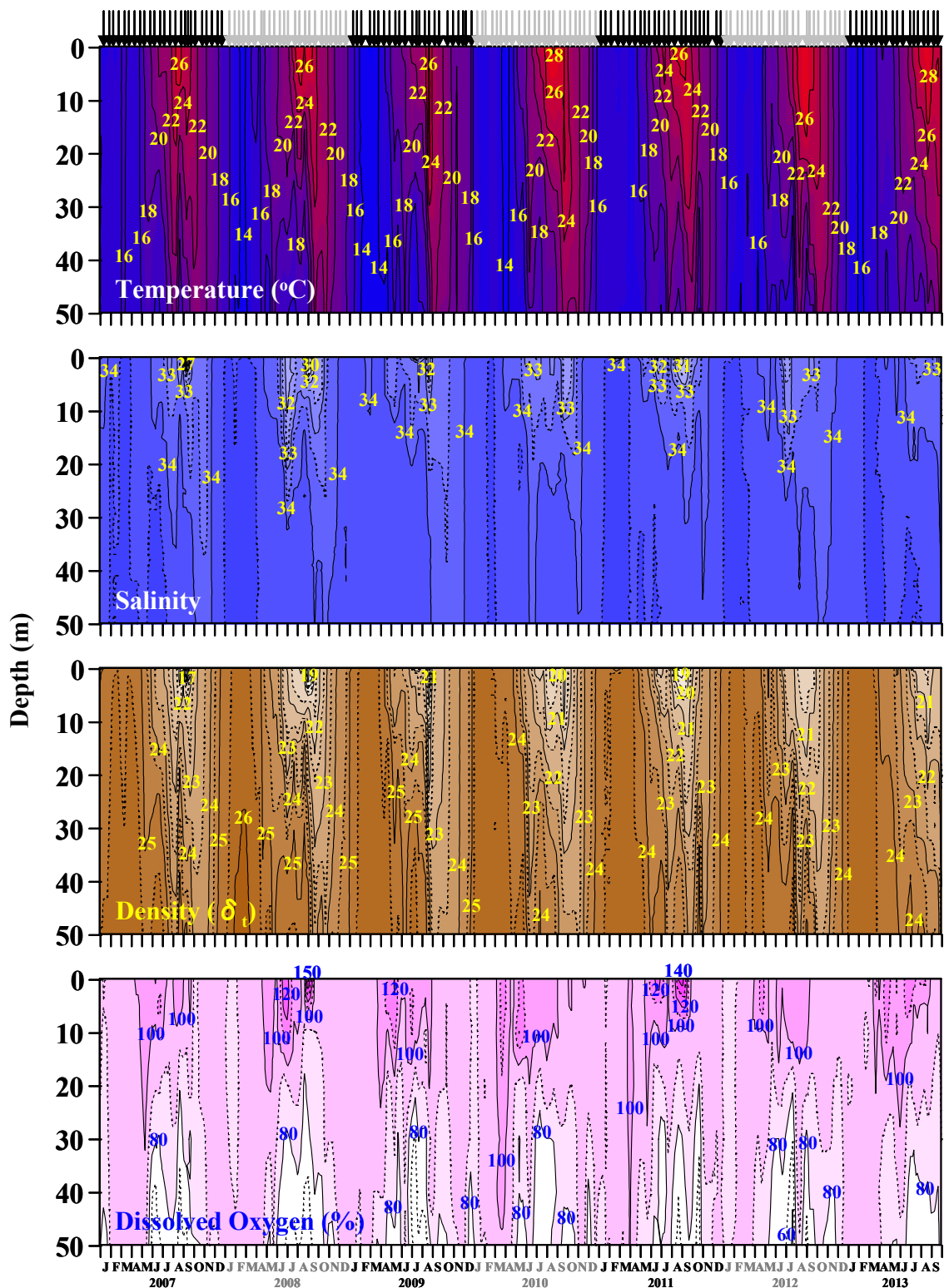


Figure 2 Seasonal variations in vertical profile of temperature, salinity, density (δ_t) and dissolved oxygen (%) in Sagami Bay, from January 2007 to September 2013. Allows denote sampling dates.

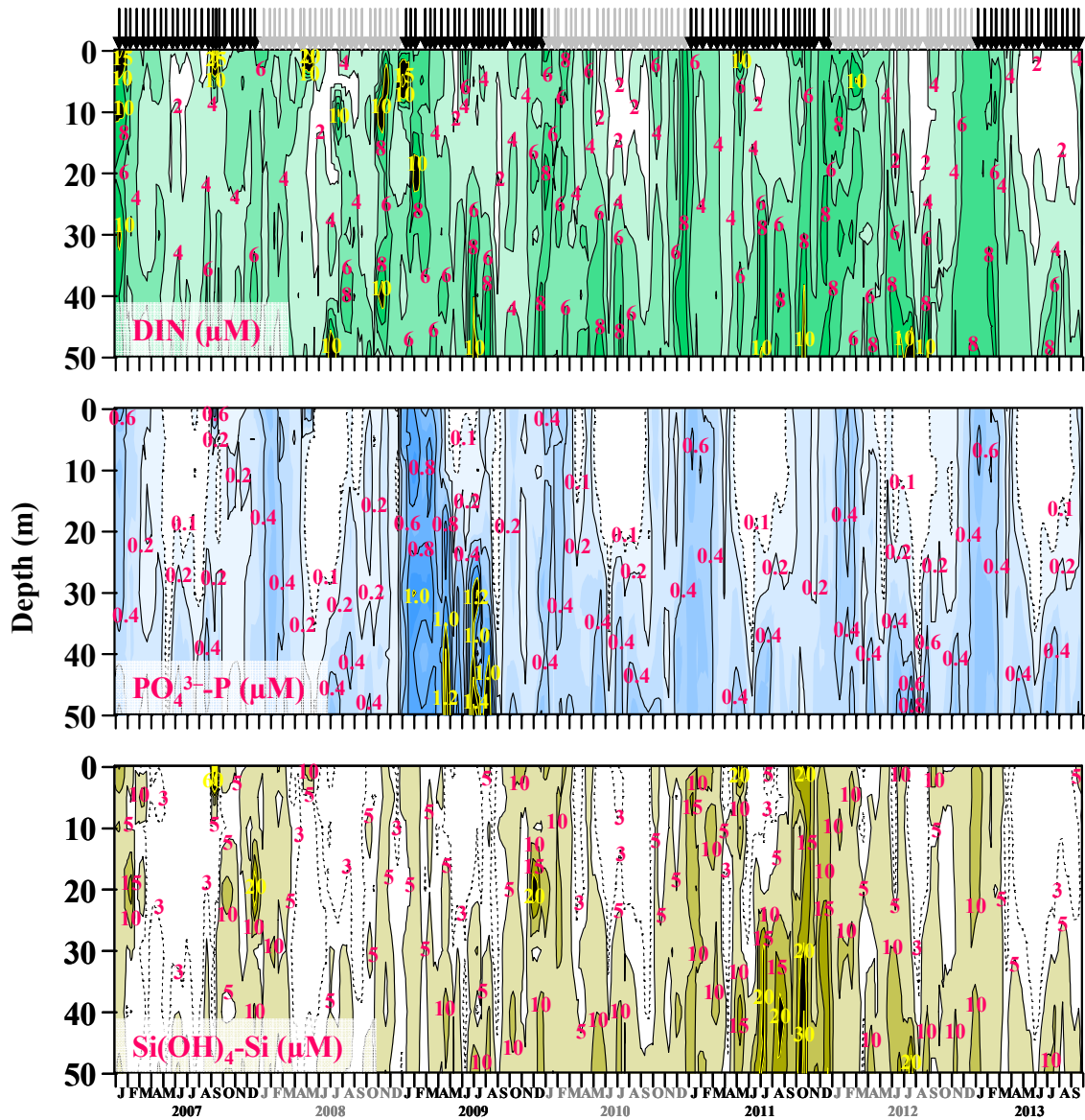


Figure 3 Seasonal variations in vertical profile of dissolved inorganic nitrogen (DIN), phosphate ($\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$) and silicate ($\text{Si(OH)}_4\text{-Si}$) in Sagami Bay, from January 2007 to September 2013. Allows denote sampling dates.

Table 1 Coefficients of Spearman rank correlation between dissolved inorganic nutrients (DIN, $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ and $\text{Si(OH)}_4\text{-Si}$) and salinity in the water column (0–50 m depth) in Sagami Bay, from January 2007 to September 2013. Significant correlation: * $p < 0.001$.

	DIN (μM)	$\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ (μM)	$\text{Si(OH)}_4\text{-Si}$ (μM)
Salinity	0.387*	0.559*	0.335*

II-3-3 栄養塩類濃度比（モル比）

栄養塩類濃度比（モル比）は、Si/N 比が 0.01～5.3（平均 1.0）、N/P 比が 3.6～1,722（平均 16.5）、Si/P 比が 1.6～2,081（平均 21.5）の範囲でそれぞれ変動した。N-P、Si-P および Si-N との間には、それぞれ有意な正の相関関係が認められた（Figure 4）。得られた回帰式の傾きより、2007 年 1 月～2013 年 9 月までの栄養塩類の濃度比は $Si : N : P = 12 : 8 : 1$ だった（Figure 4）。

II-4 考察

本研究期間中における物理・化学環境特性（水温、塩分、密度 δ_t 、溶存酸素飽和度、栄養塩類濃度）は、これまで同じ場所で観測・報告された変動と同様だった（Ara & Hiromi, 2007, 2008, 2009; 荒・廣海, 2009; 八巻, 2010; Ara *et al.*, 2011a, b）。ここでは、それらの報告と今回の結果を合わせて本海域での物理・化学環境特性の季節変動について述べる。

本海域での物理・化学環境特性は、毎年ほぼ同様の明確な季節変動を呈した。すなわち、冬季（12～2 月）には、表層から海底の間で鉛直混合、降雨量ならびに流入河川（境川・引地川）からの淡水流入量が少なかったため（Ara & Hiromi, 2008; 八巻, 2010; Ara *et al.*, 2011a, b）、物理・化学環境特性は全層でほぼ均一であった（Figures 2, 3）。季節躍層が発達した夏季～初秋（6～10 月）には、水深 20 m 層以浅で水温が高く、塩分・栄養塩類濃度が低かった（Figures 2, 3）。八巻（2010）は、2007～2009 年の春～秋季（3～10 月）には年間の降雨量の約 80%、特に夏～秋季（6～10 月）は年間の降雨量の 50%をそれぞれ占め、高降雨を観測した直後に境川・引地川両河川の淡水流入量が多かったことを報告している。このことから、低塩分は降雨ならびに河川水の流入の増加に起因したことが窺える。栄養塩類濃

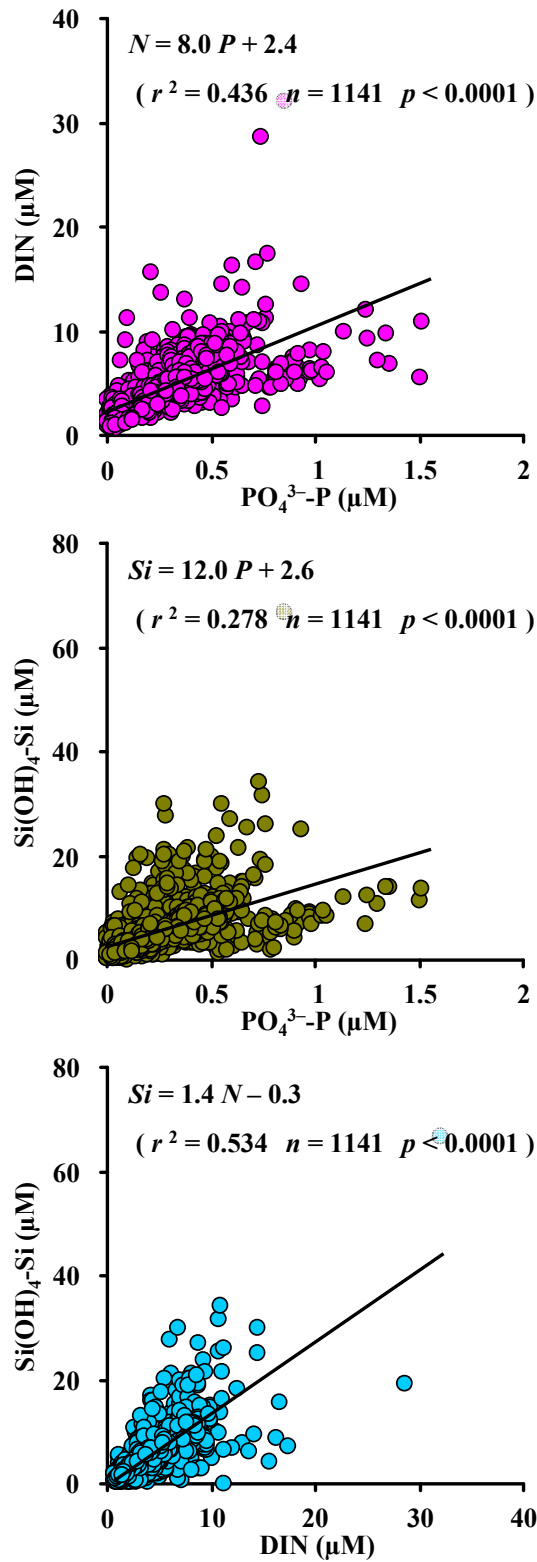


Figure 4 Relationships between DIN and PO_4^{3-} -P, between $Si(OH)_4$ -Si and PO_4^{3-} -P and between $Si(OH)_4$ -Si and DIN in Sagami Bay, from January 2007 to September 2013.

度は、年間を通じて常に水深 30 m 層以深で高く、特に 2009 年 4 月、7 月、8 月には $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 濃度が高かった (Figure 3)。八巻 (2010) がこれらの時期には沿岸湧昇を観測したことを報告している。このことから、これらの時期には栄養塩類が沿岸湧昇によって底層から上層に供給されたことが窺える。一方、夏季～初秋 (6～10 月) には、季節躍層の発達により栄養塩類の深層から表層への供給が妨げられたことが窺える。さらに、植物プランクトンによる生物過程 (栄養塩類の消費) の影響が大きいためだと考えられる。これに関しては、本海域で夏季に全植物プランクトンによる一次生産速度が高かったこと (和田, 2010; Ara *et al.*, 2011a)、そしてマイクロ植物プランクトン (珪藻) による夏季ブルームが発生したこと (福山, 2010; Ara *et al.*, 2011a, b) から裏付けられる。

続いて、相模湾外洋域ならびに沿岸域での今までの研究報告例と本研究の比較・検討を行う。外洋域については同湾中央部 (Kamatani *et al.*, 1981; 鎌谷ら, 2000; Hashimoto, 2005; Hashihama *et al.*, 2008) の報告、沿岸域については同湾北東部に位置する逗子湾 (風呂田, 1980) と同湾西部に位置する真鶴港の報告 (Satoh *et al.*, 2000; Baek *et al.*, 2005, 2006, 2007, 2009; Miyaguchi *et al.*, 2006; 下出ら, 2009) をそれぞれ参考とする。同湾外洋域では、11～4 月には鉛直混合、6～10 月には季節躍層が発達するという本海域と同様の変動を呈した (Kamatani *et al.*, 1981; 鎌谷ら, 2000; Hashimoto, 2005; Hashihama *et al.*, 2008)。塩分・栄養塩類濃度の変動幅は、外洋域よりも本海域の方が大きかった。これは外洋域では河川水の流入がないこと (Kamatani *et al.*, 1981; 鎌谷ら, 2000)、マイクロ植物プランクトンの現存量が低く (Hashimoto *et al.*, 2005; Hashihama *et al.*, 2008)、そのためマイクロ植物プランクトンによる栄養塩類の消費量が低いためと考えられる。

同湾の他の沿岸域では、本海域と同様に 11～4 月に鉛直混合が盛んであることが報告されている (風呂田, 1980; Satoh *et al.*, 2000; Fujiki *et al.*, 2004; Baek *et al.*,

2006, 2007; Miyaguchi *et al.*, 2006; 下出ら, 2009)。逗子湾（風呂田, 1980）や真鶴沖（Sato *et al.*, 2000; Fujiki *et al.*, 2004）での報告は、いずれも比較的岸寄りの拠点で行われたため、栄養塩類の供給は河川に依存しやすく、降雨が少ない鉛直混合期には外洋水の進入により栄養塩類の混合希釈が行われ、栄養塩類濃度は低く枯渇状態であったことを報告した。一方で、Baek *et al.* (2005, 2006, 2007)、下出ら (2009) は、鉛直混合期に栄養塩類濃度が高く、季節躍層期の上層（水深 20 m 以浅）で栄養塩類濃度が低い本海域とほぼ同様の変動であった。また、Fujiki *et al.* (2004)、Baek *et al.* (2009)、下出ら (2009) は、スピアマンの順位相関係数ならびに回帰式より、塩分と各種栄養塩類濃度との間には有意な負の相関関係が認められたと報告した。一般的に沿岸域では、流入河川からの淡水流入量が増加すると塩分が低下する。そのため、相模湾西部では河川水による栄養塩の供給が重要であると報告されている。本海域では、塩分と各種栄養塩類濃度との間には有意な正の相関が認められたことから (Table 1)、本海域は相模湾西部や東部とは異なり、河川水流入による栄養塩供給はそれほど重要ではなく、むしろ底層からの栄養塩供給の方が重要であることが示唆された。

続いて、栄養塩類について考察する。本研究期間中の栄養塩類濃度（モル）比は、Ara & Hiromi (2008, Si : N : P = 14.8 : 13.4 : 1) の報告より低く (Figure 4)、DIN 濃度や Si(OH)_4 -Si 濃度に対して PO_4^{3-} -P 濃度が高かったことが示唆された。一方、本研究期間中の濃度比は八巻 (2010)、福山 (2010) の報告よりも高かった (Si : N : P = 8.1 : 6.8 : 1)。八巻 (2010)、福山 (2010) は、2009 年の PO_4^{3-} -P 濃度が他年よりも、特に水深 30~50 m 層で高く (Figure 3)、それにより相対的に N/P ならびに Si/P が低下したため、栄養塩類濃度比が低かったと報告している。そこで、本研究期間中の栄養塩類濃度の変動が激しい上層（水深 0~20 m 層）と栄養塩類濃度が常に高かった底層（水深 30~50 m 層）とで濃度比を回帰式より求めた。その結

果、底層の濃度比 (Si : N : P = 10.1 : 6.4 : 1) は上層の濃度比 (Si : N : P = 13.6 : 9.8 : 1) よりも低かったことから、水深 30~50 m 層 (特に 2009 年) で $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 濃度が高かったため相対的に栄養塩類濃度比が低かったことが裏付けられる。

Kamatani *et al.* (1981) や、Sato *et al.* (2000)、Baek *et al.* (2009)、下出ら (2009) は、相模湾中央域や真鶴沿岸では N が欠乏しやすく、マイクロ植物プランクトンの増殖の制限要因になりうると報告している。しかし、本海域では、DIN 濃度が一般的な制限濃度である $1 \mu\text{M}$ (Justić *et al.*, 1995; 鎌谷ら, 2000) を下回ることはほとんどなく、稀に夏季に表層~水深 10 m 層付近で欠乏する程度であった。むしろ、晩春~夏季 (5~9 月) に P、春季~夏季には Si がそれぞれ欠乏しやすく (Figure 3)、これまでの報告 (Ara & Hirose, 2008; 八巻, 2010; 福山, 2010; Ara *et al.*, 2011b) ならびに真鶴沿岸の Fujiki *et al.* (2004) の報告とほぼ同様の結果を得た。また、本海域では、夏季の季節躍層発達期の水深 20 m 層以浅で栄養塩類が枯渇し、相模湾沿岸の他海域 (風呂田, 1980; Sato *et al.*, 2000; Fujiki *et al.*, 2004; Baek *et al.*, 2009; 下出ら, 2009) の報告 (河川水流入による栄養塩供給) とは異なった。このことから、本観測地点は、沿岸域に位置するにもかかわらず、外洋域に類似した特性を有することが示唆された。

第 III 章 相模湾沿岸域におけるマイクロ植物プランクトン群集の季節変遷

III-1 はじめに

本章では、マイクロ植物プランクトン群集の季節変動を長期間、高頻度で精査し、その動態を把握するとともに、栄養塩環境との関係を明らかにすることを目的とした。

III-2 方法

III-2-1 観測定点・期間

観測は、第 II 章と同じ期間・頻度・定点で行った。

III-2-1 クロロフィル *a* (Chl-*a*) 濃度

クロロフィル *a* (Chl-*a*) 濃度分析用の海水試料は、バンドーン採水器（容量: 10 L × 2 連式）を用いて、水深 0、5、10、20、30、40 および 50 m 層から採取した。海水試料は、目合い 20 μm のメッシュでサイズ画分した (<20 μm、>20 μm)。メッシュを通した海水試料とメッシュを通していない海水試料は、それぞれ 500 ml をガラス繊維濾紙（Whatman GF/F）で濾過し、その濾紙を分析まで -40°C で冷凍保存した。その後、実験室で濾紙上の Chl-*a* は、90%アセトン溶液で抽出し、蛍光光度計（Turner Designs 社製 TD-700）を用いて蛍光強度を測定した（Holm-Hansen *et al.*, 1965; Parsons *et al.*, 1984b）。蛍光強度測定の際には、クロレラ（*Chlorella*）から抽出された純正 Chl-*a*（和光純薬製）で校正した。

III-2-2 マイクロ植物プランクトン (>20 μm)

マイクロ植物プランクトンの海水試料は、バンドーン採水器（容量 10 L × 2 連

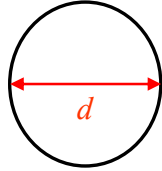
式) を用いて水深 0、5、10、20、30、40 および 50 m 層から採取した。採取した海水試料は、目合い 20 μm のハンドネットを用いて 100 ml に濃縮後、直ちにグルタルアルデヒド溶液 (最終濃度 1%) で固定した。固定した試料は、研究室に持ち帰った後、濃縮ビンを用いて 50~200 ml に濃縮或いは希釈し、そのうちの 0.1~10% をサブサンプルとして生物顕微鏡下で同定・計数・計測 (細胞サイズ) を行った。マイクロ植物プランクトンは、図鑑 (山路, 1979; Hasle & Syvertsen, 1997; Steidinger & Tangen, 1997; Omura *et al.*, 2012) ならびにインターネットにより一般公開されている「Public Algae base: Listing the World's algae (2013)」を参照して、形状・サイズ・分布域・出現時期に基づいて、分類した。細胞サイズの計測は、倍率 \times 200 倍で 1 属につき 50 細胞まで行った。

マイクロ植物プランクトンの細胞サイズは、Kovala & Larrance (1966) および Hillebrand *et al.* (1999) に従って各細胞径を接眼マイクロメーターで計測した (Figure 5)。その際、細胞の貫殻軸が頂軸ならびに切頂軸の長さが異なる場合には、宮井ら (1988) の報告を参考にし、貫殻軸は頂軸あるいは切頂軸の $3/5$ とした。なお、珪藻 *Eucampia zodiacus* の貫殻軸は、頂軸 $\times 2/5$ とした (吉田・石丸, 2008)。珪藻 *Helicotheca tamesis* の貫殻軸は非常に薄く、接眼マイクロメーターによる計測は困難だったため、その貫殻軸は $1 \mu\text{m}$ とした。マイクロ植物プランクトンの細胞形態は、全 15 種類の幾何学的立体に近似させて、既存式から細胞容積 ($V, \mu\text{m}^3$) を算出した (Figure 5)。各属の算出した細胞容積の平均値が $3,000 \mu\text{m}^3$ 未満の場合を小型種、 $3,000$ から $5,000 \mu\text{m}^3$ の場合を中型種、 $5,000 \mu\text{m}^3$ 以上の場合を大型種としてそれぞれ分類した。

Geometric shapes

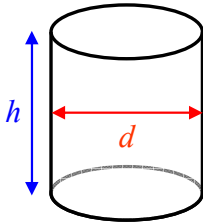
Equations for the calculations

A. sphere



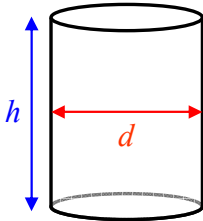
$$V = \frac{d^3 \pi}{6}$$

B. cylinder



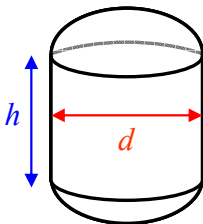
$$V = \frac{d^2 h \pi}{4}$$

C. elliptic cylinder



$$V = 0.1 d^2 h \pi$$

D. cylinder + 2 half spheres



$$V = \frac{d^2 (3h + 2d) \pi}{12}$$

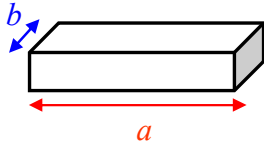
Figure 5 Geometric shapes and equations for the calculations of biovolume (μm^3).

Abbreviations: V = biovolume; d = diameter; h = height; a = apical axis (length); b = transapical axis (width); c = perivalvar axis (height); z = height of cone.

Geometric shapes

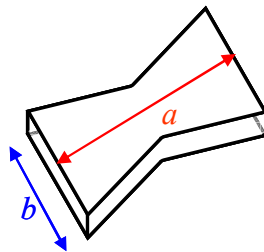
Equations for the calculations

E. rectangular box



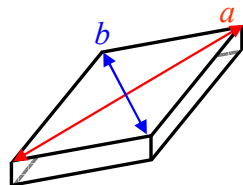
$$V = 0.6 ab^2$$

F. elliptic prism with constriction



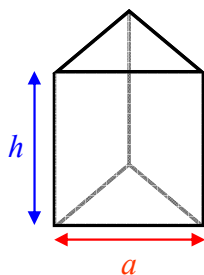
$$V = 0.1 ab^2$$

G. prism on parallelogram-base



$$V = 0.3 ab^2$$

H. prism on triangle



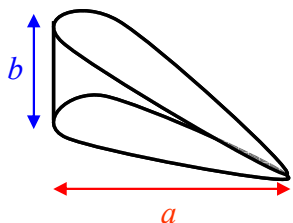
$$V = \frac{\sqrt{3} a^2 h}{4}$$

Figure 5 Continued.

Geometric shapes

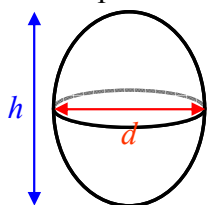
Equations for the calculations

I. gomphonemoid



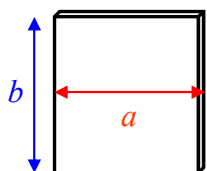
$$V = b^2 \times \left\{ \frac{(a - 0.5 b) \pi}{4} + \frac{(c - b) \pi}{3} \right\}$$

J. ellipsoid



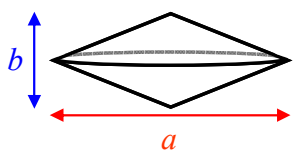
$$V = 0.1 d^2 h \pi$$

K. *Helicotheca tamesis*



$$V = ab$$

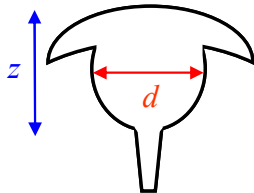
L. *Ceratium furca, fusus*



$$V = 0.05 ab^2 \pi$$

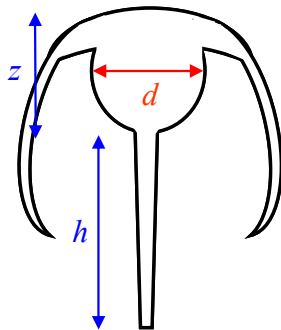
Figure 5 Continued.

M. *Ceratium* A



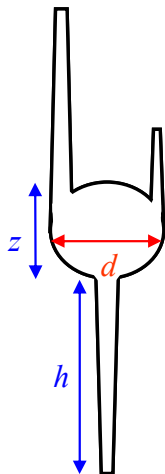
$$V = \frac{d^2 z \pi}{12}$$

N. *Ceratium* B



$$V = \frac{d^2 z \pi}{15} + 25 h \pi$$

O. *Ceratium* C



$$V = \frac{d^2 z \pi}{15} + 50 h \pi$$

Figure 5 Continued.

III-3 結果

III-3-1 クロロフィル *a* (Chl-*a*) 濃度

全 Chl-*a* 濃度は、 $0.04 \sim 14.25 \mu\text{g L}^{-1}$ (平均 \pm SD: $1.28 \pm 1.38 \mu\text{g L}^{-1}$) の範囲で変動した (Figure 6)。全 Chl-*a* 濃度は、秋季 \sim 冬季 (11 \sim 1月) に全層で低かった ($1 \mu\text{g L}^{-1}$ 未満)。晩冬 \sim 春季 (2 \sim 5月) に全層あるいは上層で全 Chl-*a* 濃度が高く、夏季 (6 \sim 9月) には上層 (水深 0 \sim 10 m 層) で比較的高い全 Chl-*a* 濃度 ($>3 \mu\text{g L}^{-1}$) が維持された。晩冬 \sim 春季 (2 \sim 5月) には、マイクロサイズ ($>20 \mu\text{m}$) が全 Chl-*a* 濃度の 50%以上を占め、その他の時期 (夏季から冬季) にはピコ・ナノサイズ ($<20 \mu\text{m}$) が 60%以上を占めた (Figure 6)。

III-3-2 マイクロ植物プランクトン ($>20 \mu\text{m}$)

本海域・本研究期間中に出現が確認されたマイクロ植物プランクトン ($>20 \mu\text{m}$) は、珪藻 46 属 133 種、渦鞭毛藻 13 属 62 種、珪質鞭毛藻が 2 属 5 種、合計 200 種だった (Table 2)。

2008 年 4 月 \sim 2013 年 9 月までのマイクロ植物プランクトン ($>20 \mu\text{m}$) 群集全体の出現密度は $2.9 \times 10^1 \sim 3.1 \times 10^6 \text{ cells L}^{-1}$ (平均 \pm SD: $5.4 \times 10^4 \pm 1.8 \times 10^5 \text{ cells L}^{-1}$) の間で変動した (Figure 7)。マイクロ植物プランクトン群集全体の出現密度は、概ね毎年ほぼ同様な変動を示した。すなわち、晩冬 \sim 春季 (2 \sim 5月) に全層 (水深 0 \sim 50 m 層) で、夏季 (6 \sim 9月) には上層 (水深 20 m 層以浅) で、また、年によっては秋季 (10 \sim 11月) のほぼ全層でそれぞれ出現密度が高かった。その後、冬季 (12 \sim 1月) には全層でマイクロ植物プランクトン全体の出現密度は低かった (Figure 7)。

本研究期間中、マイクロ植物プランクトン群集全体の出現密度のうち珪藻が

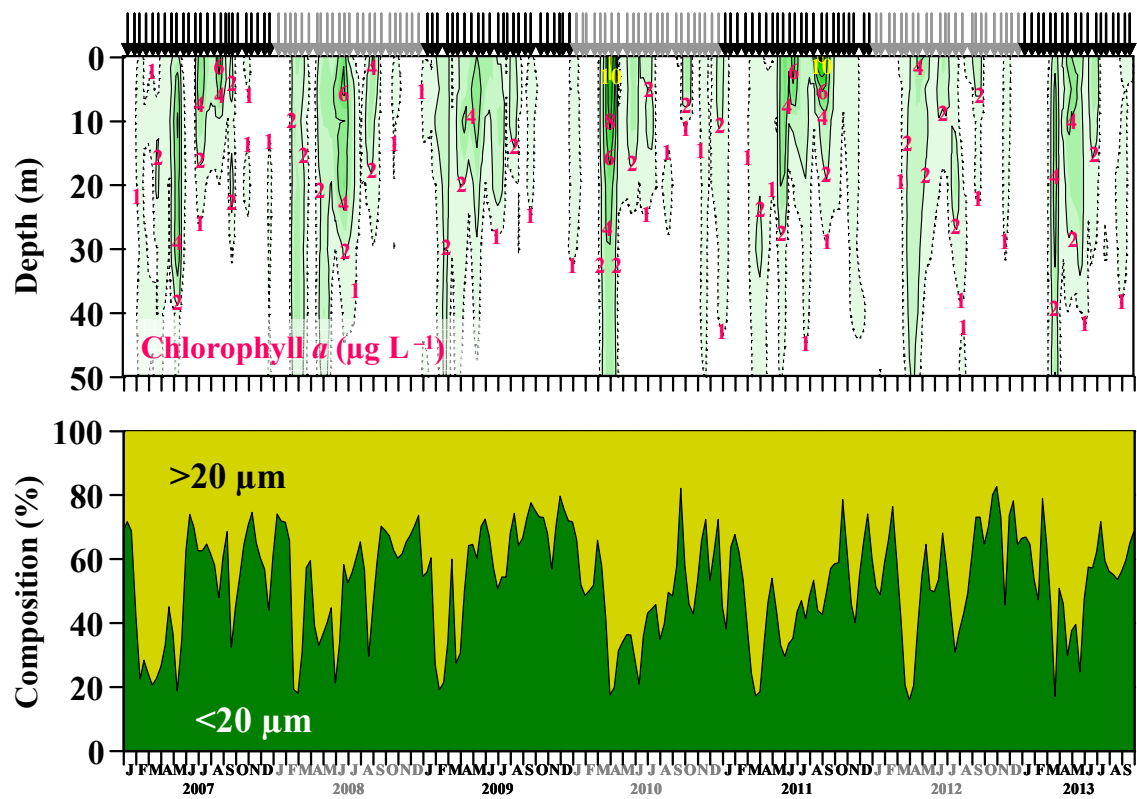


Figure 6 Seasonal variations in vertical profile of chlorophyll *a* concentration (upper) and mean size composition (Chl-*a* <20 μm and >20 μm) (lower) in Sagami Bay, from January 2007 to September 2013. Allows denote sampling dates.

Table 2 The list of microphytoplankton species found in the neritic area Sagami Bay, from January 2007 to September 2013.

Diatoms

Centrales

<i>Actinoptychus undulatus</i> J. W. Bailey	<i>Ch. coarctatus</i> Lauder 1864
ex Huste dt 1927	<i>Ch. compressus</i> Lauder 1864
<i>A. senarius</i> (Ehrenberg) Ehrenberg 1843	<i>Ch. constrictus</i> Gran 1897
<i>Arachnoidiscus ehrenbergii</i> J. R. Bailey	<i>Ch. contortus</i> Schütt 1895
ex Ehrenberg	<i>Ch. costatus</i> Pavillard 1911
<i>Asterolampra marylandica</i> Ehrenberg 1844	<i>Ch. curvisetus</i> Cleve 1889
<i>Bacteriastrum delicatulum</i> Cleve 1897	<i>Ch. danicus</i> Cleve 1889
<i>Ba. hyalinum</i> Lauder 1864	<i>Ch. debilis</i> Cleve 1894
<i>Ba. hyalinum</i> var. <i>princeps</i> (Castracane) Ikari	<i>Ch. decipiens</i> Cleve 1873
<i>Biddulphia aurita</i> (Lyngbye) Brébisson 1838	<i>Ch. diadema</i> (Ehrenberg) Gran 1897
<i>B. obtusa</i> (Kützing) Ralfs 1861	<i>Ch. didymus</i> Ehrenberg 1845
<i>B. pulchella</i> S. F. Gray 1821	<i>Ch. holsaticus</i> F. Schütt 1895
<i>B. tuomeyi</i> var. <i>globiceps</i> Grunow	<i>Ch. lacinosus</i> F. Schütt 1895
<i>Cerataulina dentata</i> Hasle in Hasle & Syvertsen 1980	<i>Ch. lorenzianus</i> Grunow 1863
<i>C. pelagica</i> (Cleve) Hendey 1937	<i>Ch. messanensis</i> Castracane 1875
<i>Chaetoceros affinis</i> Lauder 1864	<i>Ch. pelagicus</i> P. T. Cleve 1873
<i>Ch. atlanticus</i> Cleve 1873	<i>Ch. peruvianus</i> Brightwell 1856
<i>Ch. brevis</i> F. Schütt 1895	<i>Ch. radicans</i> Schütt 1895
	<i>Ch. seiracanthus</i> Gran 1897

Table 2 Continued.

Diatoms	
Centrales	
<i>Chaetoceros setoense</i> J. Ikari	<i>Cosconodiscus wailesii</i> Gran & Angst
<i>Ch. siamense</i> C. E. H. Ostenfeld	1931
<i>Ch. seiracanthus</i> Gran 1897	<i>Dactyliosolen antarcticus</i> Castracane 1886
<i>Ch. socialis</i> H. S. Lauder 1864	<i>D. fragilissimus</i> (Bergon) Hasle in Hasle
<i>Climacodium biconcavum</i> Cleve	& Syvertsen 1996
<i>Cl. fraunfeldianum</i> Grunow 1868	<i>D. phuketensis</i> (B. G. Sundström) G. R.
<i>Corethron hystrix</i> Hensen 1887	Hasle in Hasle & Syvertsen 1996
<i>Co. pelagicum</i> Brun	<i>Detonula pumila</i> (Castracane) Gran 1900
<i>Coscinodiscus curvatulus</i> Grunow ex A. Schmidt 1878	<i>Ditylum brightwellii</i> (T. West) Grunow in Van Heurck 1885
<i>Cos. gigas</i> Ehrenberg 1843	<i>D. sol</i> (Grunow) De Toni 1894
<i>Cos. granii</i> Gough 1905	<i>Eucampia cornuta</i> (Cleve) Grunow 1882
<i>Cos. jonesianus</i> (Greville) Ostenfeld 1915	<i>Eucampia zodiacus</i> Ehrenberg 1839
<i>Cos. marginatus</i> Ehrenbarg 1844	<i>Guinardia flaccida</i> (Castracane)
<i>Cos. nitidus</i> W. Gregory 1857	Peragallo 1892
<i>Cos. oculus-iridis</i> (Ehrenberg) Ehrenberg 1840	<i>Helicotheca tamesis</i> (Shrubsole) Ricard 1897
<i>Cos. radiatus</i> Ehrenberg 1843	<i>Hemiaulus membranaceus</i> Cleve
<i>Cos. stellaris</i> Roper 1858	<i>H. sinensis</i> Greville 1865

Table 2 Continued.

Diatoms	
Centrales	
<i>Hemidiscus hardmanianus</i> (Greville) Mann 1907	<i>Rhizosolenia indica</i> H. Peragallo 1892 <i>R. robusta</i> G. Norman ex Ralfs in Prichard 1861
<i>Lauderia borealis</i> Gran 1900	<i>R. setigera</i> Brightwell 1858
<i>Leptocylindrus danicus</i> Cleve 1889	<i>Rhizosolenia stolterfothii</i> H. Peragallo 1888
<i>L. mediterraneus</i> (H. Peragallo) Hasle 1975	<i>Skeletonema costatum</i> (Greville) Cleve 1873
<i>L. minimus</i> Gran 1915	<i>S. tropicum</i> Cleve 1900
<i>Odontella longicruris</i> (Greville) M. A. Hoban 1983	<i>Skeletonema</i> spp.
<i>O. mobiliensis</i> (J. W. Bailey) Grunow 1884	<i>Stephanopyxis palmeriana</i> (Greville) Grunow 1884
<i>O. sinensis</i> (Greville) Grunow 1884	<i>Thalassiosira anguste-lineata</i> (A. Schmidt) G. Fryxell & Hasle 1977
<i>Planktoniella sol</i> (C. G. Wallich) Schütt 1892	<i>T. condensata</i> Cleve 1900
<i>Rhizosolenia alata</i> forma <i>gracillima</i> (Cleve) Gran 1908	<i>T. diporocyclus</i> Hasle 1972
<i>R. bergonii</i> H. Peragallo 1892	<i>T. mala</i> Takano 1965
<i>R. cylindrus</i> Cleve 1897	<i>T. oestrupii</i> var. <i>venrickiae</i> G. Fryxell & Hasle 1980
<i>R. delicatula</i> Cleve 1900	
<i>R. fallax</i> B. G. Sundström 1986	
<i>R. formosa</i> H. Peragallo 1888	
<i>R. hebetata</i> forma <i>hiemalis</i> Gran 1904	

Table 2 Continued.

Diatoms	
Centrales	
<i>Thalassiosira pacifica</i> Gran & Angst 1931	<i>A. karenia</i> (Grunow) Round in F. E.
<i>T. rotula</i> Meunier 1910	Round, R. M. Crawford & D. G. Mann
<i>T. proschkinae</i> var. <i>spinulata</i> (Takano)	1990
Makarova 1988	<i>Bacillaria paxillifera</i> (O. F. Müller)
<i>T. subtilis</i> (Ostenfeld) Gran 1900	Hendey 1964
<i>Triceratium alternans</i> Bailey 1851	<i>Cylindrotheca closterium</i> (Ehrenberg)
<i>Tri. antediluvianum</i> (Ehrenberg) Grunow	Reimann & J. C. Lewin 1964
1868	<i>Diatoma hyalina</i> Kützing 1844
<i>Tri.</i> Ehrenberg 1839	<i>Diploneis fusca</i> var. <i>gregorii</i> Cleve 1894
	<i>Dip. splendida</i> Cleve 1894
Pennales	
<i>Achnanthes brevipes</i> C. Agardh 1824	<i>Grammatophora marina</i> (Lyngbye)
<i>Ac. longipes</i> C. Agardh 1824	Kützing 1844
<i>Amphiprora hyperborea</i> Grunow 1880	<i>Licmophora abbreviata</i> C. Agardh 1931
<i>A. gigantea</i> var. <i>sulcata</i> (O'Meara)	<i>Lioloma pacificum</i> (Cupp) Hasle in
Cleve 1894	Hasle & Syvertsen 1996
<i>Amphora laevis</i> Gregory 1857	<i>Meuniera membranacea</i> (Cleve) P. C. Silva
<i>Asterionellopsis glacialis</i> (Castracane)	in Hasle & Syvertsen 1996
Round in Round, R. M. Crawford &	<i>Navicula elegans</i> W. Smith 1853
D. G. Mann 1990	<i>N. salinarum</i> Grunow 1880
	<i>Nitzschia lanceolata</i> W. Smith 1853

Table 2 Continued.

Diatoms	Dinoflagellates
Pennales	Prorocentrales
<i>Nitzschia longissima</i> (Brébisson) Ralfs in Pritchard 1861	<i>Prorocentrum compressum</i> (Bailey) Abé ex Dodge 1975
<i>N. pacifica</i> Cupp 1943	<i>P. marinum</i> (Cienkowski) Loeblich III
<i>Plagiogramma vanheurckii</i> Grunow 1881	<i>P. micans</i> Ehrenberg 1834
<i>Pleurosigma angulatum</i> (Queckett) W. Smith 1852	Dinophysiales
<i>Ple. elongatum</i> W. Smith 1852	<i>Ceratocorys horrida</i> Stein 1883
<i>Ple. normanii</i> Ralfs in Pritchard 1861	<i>Dinophysis caudata</i> Claparède & Lachmann 1859
<i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i> (Cleve) Heiden in Heiden & Kolbe 1928	<i>D. caudata</i> Saville-Kent 1881
<i>P. fraudulenta</i> (Cleve) Hasle 1993	<i>D. fortii</i> Pavillard 1923
<i>P. multistriata</i> (Takano) Takano 1995	<i>D. homunculus</i> Stein 1883
<i>P. pungens</i> (Grunow ex Cleve) G. R. Hasle 1993	<i>D. infundibulum</i> J. Schiller 1928
<i>Rhabdonema adriaticum</i> Kützing 1844	<i>D. tripos</i> Gourret 1883
<i>Thalassionema bacillare</i> (Heiden) Kolbe 1955	<i>Ornithocercus magnificus</i> Stein 1883
<i>T. nitzschoides</i> (Grunow) Mereschkowsky 1902	<i>O. steinii</i> Schütt 1900
	Gymnodiniales
	<i>Dissodinium elegans</i> (Pavillard)

Table 2 Continued.

Dinoflagellates	
Gymnodiniales	
<i>Dissodinium hamulus</i> var. <i>matzenauer</i> (Schroeder) Matzenauer	<i>Ceratium contortum</i> (Gourret) Cleve 1900
<i>D. lunula</i> (Schütt) Klebs in Pascher 1916	<i>C. deflexum</i> (Kofoid) E. G. Jørgensen 1911
<i>D. pseudolunura</i> Swift ex Elbrächter & Drebes 1978	<i>C. euarcuatum</i> E. G. Jørgensen in Schmidt 1920
<i>Pseliodinium vanbanii</i> Soumia	<i>C. falcatum</i> (Kofoid) E. G. Jørgensen 1920
<i>Ptychodiscus noctiluca</i> Stein 1883	<i>C. furca</i> (Ehrenberg) Claparède & Lachmann 1859
Gonyaulacales	
<i>Alexandrium minutum</i> Halim 1960	<i>C. furca</i> var. <i>incisum</i> Karsten 1906
<i>A. tamarense</i> (Lebour) Balech 1995	<i>C. fusus</i> (Ehrenberg) Dujardin 1841
<i>Ceratium arcticum</i> (Ehrenberg) Cleve 1901	<i>C. gibberum</i> Gourret 1883
<i>C. arientinum</i> Cleve 1900	<i>C. gibberum</i> forma <i>subaequale</i> Jørgensen 1920
<i>C. belone</i> Cleve 1900	<i>C. grivium</i> Gourret 1883
<i>C. biceps</i> Claparède & Lachmann 1859	<i>C. humile</i> Jørgensen 1911
<i>C. boehmii</i> Graham & Bronikovsky 1944	<i>C. inflatum</i> (Kofoid) E. G. Jørgensen 1911
<i>C. breve</i> (Ostenfeld & Schmidt) Schroder 1906	<i>C. kofoidii</i> E. G. Jørgensen 1911
<i>C. candelabrum</i> (Ehrenberg) Stein 1883	<i>C. limulus</i> (Pouchet) Gourret 1883
<i>C. carriense</i> Gourret 1883	<i>C. longipes</i> (Bailey) Gran 1902
	<i>C. lunula</i> Schimper ex Karsten 1906

Table 2 Continued.

Dinoflagellates	
Gonyaulacales	
<i>Ceratium macroceros</i> var. <i>gallicum</i> (Kofoid) Sournia 1966	<i>Pyrophacus steinii</i> (Schiller) Wall & Dale 1971
<i>C. paladoxides</i> Cleve 1900	
<i>C. pentagonum</i> Gourret 1883	
<i>C. platycorne</i> Daday 1888	
<i>C. pulchellum</i> Schröder 1906	
<i>C. ranipes</i> Cleve 1900	
<i>C. strictum</i> (Kofoid) E. G. Jørgensen 1906	
<i>C. sumatranum</i> (Karsten) Jørgensen 1911	
<i>C. teres</i> Kofoid 1907	
<i>C. trichoceros</i> (Ehrenberg) Kofoid 1908	
<i>C. tripos</i> (O. F. Müller) Nitzsch 1817	
<i>C. tripos</i> var. <i>atlanticum</i> (Ostenfeld) Paulsen 1908	
<i>C. vultur</i> Cleve 1900	
<i>Gonyaulax highley</i> Murray & Whitting 1899	
<i>Heteraulacus polyedricus</i> (Pouchet) Drugg & Loeblich Jr.	
<i>Pyrocystis noctiluca</i> Murray ex Haeckel 1890	
<i>Pyrophacus horologium</i> Stein 1883	

Table 2 Continued.

Silicoflagellates

Dictyochophyte

Dicthyocha fibula Ehrenberg 1839

D. fibula var. *messanensis* (E. H. P. A.

Haeckel) Lemmermann 1901

D. fibula var. *stapedia* (E. H. P. A.

Haeckel) Lemmermann

Distephanus speculum (Ehrenberg) Haeckel

1887

D. speculum var. *octonarius* (Ehrenberg)

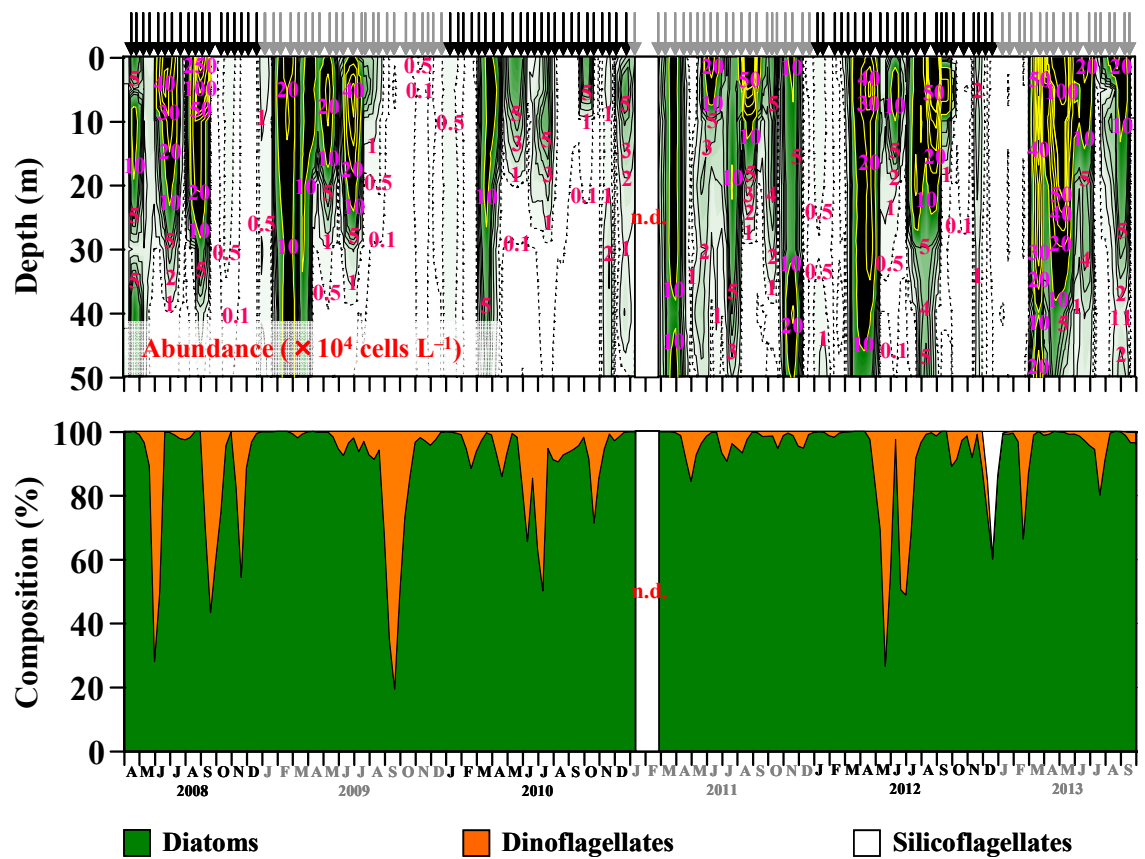


Figure 7 Seasonal variations in vertical profile of abundance of the total microphytoplankton ($>20 \mu\text{m}$) (upper) and mean composition at 0–50 m depth (lower) in Sagami Bay, from April 2008 to September 2013. Allows denote sampling dates.

20.9~100% (平均 91.0%)、渦鞭毛藻が 0~79.1% (平均 8.7%)、珪質鞭毛藻が 0~42.2% (平均 0.3%) をそれぞれ占めた (Figure 7)。渦鞭毛藻は、年によって異なっていたが、概ね晩春~夏季 (5~9 月) にマイクロ植物プランクトン全体の出現密度のうち 50%以上を占めた。また、珪質鞭毛藻が出現することは殆どなく、唯一 2012 年 12 月に多く出現した (平均±SD: $5.2 \times 10^2 \pm 1.1 \times 10^2$ cells L⁻¹) (Figure 7)。

III-3-3 珪藻 (>20 μm)

珪藻 (>20 μm) の出現密度は $1.0 \times 10^1 \sim 3.1 \times 10^6$ cells L⁻¹ (平均±SD: $5.3 \times 10^4 \pm 1.1 \times 10^5$ cells L⁻¹) の間で変動した (Figure 8)。珪藻の出現密度の変動は、マイクロ植物プランクトン群集全体の出現密度の変動とほぼ同様だった (Figures 7, 8)。

珪藻群集内で優占した (全出現密度の 6%以上を占めた) 種は、*Chaetoceros* spp. (*Ch. affinis* Lauder 1864、*Ch. curvisetus* Cleve 1889、*Ch. debilis* Cleve 1894 など) であり、平均 38.8%を占めた (Figure 8)。それに次いで優占頻度が高かったのが *Pseudo-nitzschia* spp. (*P. delicatissima* (Cleve) Heiden in Heiden & Kolbe 1928、*P. fraudulentata* (Cleve) Hasle 1993、*P. pungens* (Grunow ex Cleve) G. R. Hasle 1993 など) が平均 13%、*Skeletonema* spp. (*Sk. costatum* (Greville) Cleve 1873、*Sk. tropicum* Cleve 1900 など) が平均 7%、*Coscinodiscus* spp. (*Cos. curvatulus* Grunow ex A. Schmidt 1878、*Cos. gigas* Ehrenberg 1843、*Cos. wailesii* Gran & Angst 1931 など) が平均 6.8%、*Eucampia zodiacus* Ehrenberg 1839 が平均 6.1%を占めた (Figure 8)。

冬季 (12~1 月) には、珪藻全体の出現密度が全層で低く (平均±SD: $5.4 \times 10^3 \pm 7.7 \times 10^3$ cells L⁻¹)、珪藻全体の出現密度のうち *Chaetoceros* spp. が 3.2~76.9% (平均 39.5%)、*Skeletonema* spp. が 0~90.9% (平均 17.8%)、*Thalassiosira* spp. (*T. mara* Takano 1965、*T. pacifica* Gran & Angst 1931、*T. subtilis* (Ostenfeld) Gran 1900 など) が

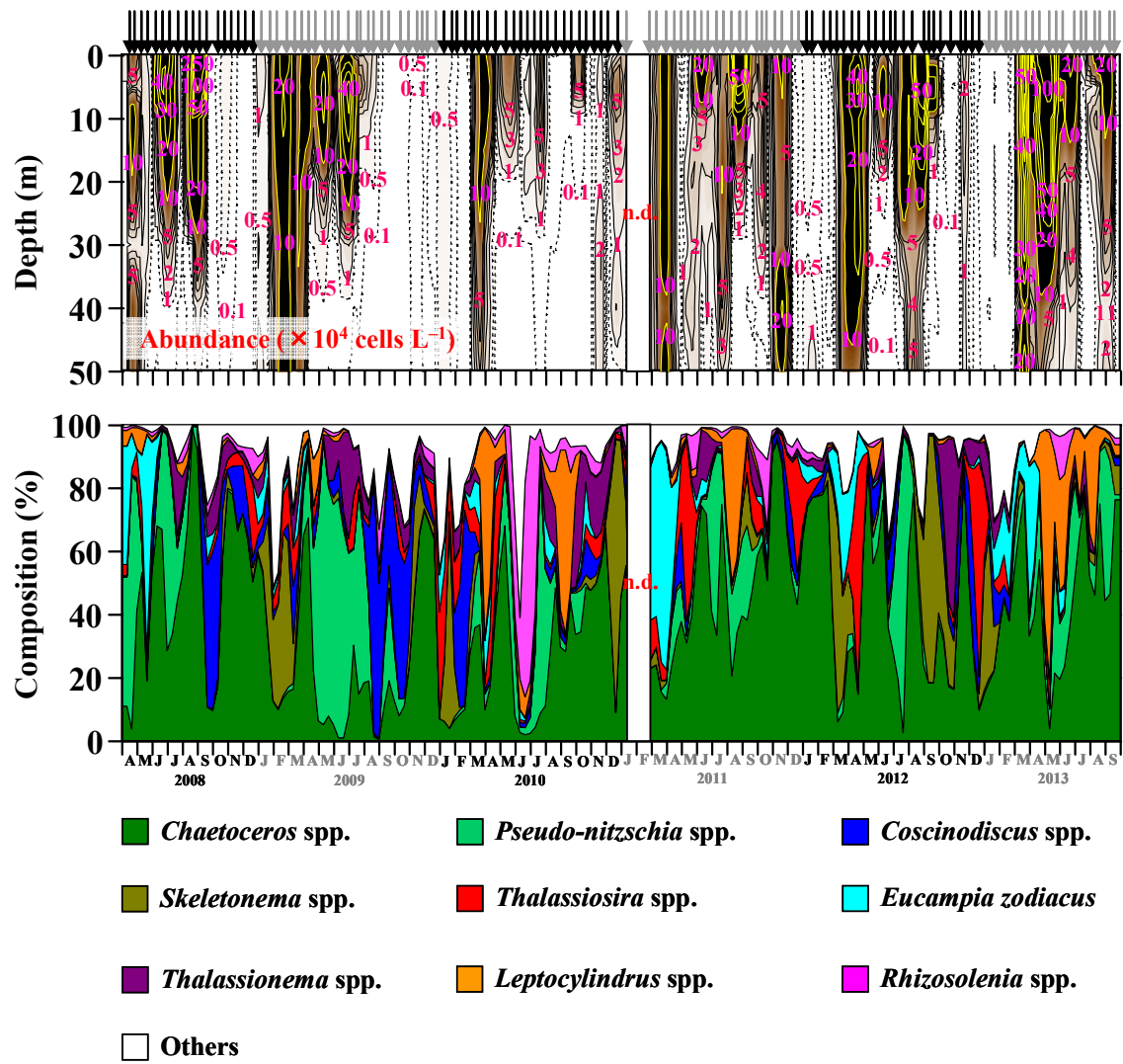


Figure 8 Seasonal variations in vertical profile of abundance of the total diatoms (>20 μm) (upper) and mean species composition at 0–50 m depth (lower) in Sagami Bay, from April 2008 to September 2013. Allows denote sampling dates.

1.0~72.8% (平均 12.6%)、*Coscinodiscus* spp. が 0.1~39.0% (平均 7.4%) をそれぞれ占めた (Figure 8)。

晩冬 (2月) から珪藻全体の出現密度は高く (平均 \pm SD: $7.7 \times 10^4 \pm 1.2 \times 10^5$ cells L^{-1})、春季 (3~5月) の間維持され、珪藻による春季ブルームが発生した (Figure 8)。春季ブルーム中の珪藻全体の出現密度は、 10^5 cells L^{-1} 以上であり、時には 10^6 cells L^{-1} 以上 (2013年5月8日) だった (Figure 8)。春季ブルームは、毎年2~3回ピークに達した。春季ブルームの開始時や初期には、珪藻群集内で大型珪藻 *Coscinodiscus* spp.、*Eucampia zodiacus*、*Ditylum* spp. (*D. brightwellii* (T. West) Grunow in Van Heurck 1885、*D. sol* (Grunow) De Toni 1894) が優占し、珪藻全体の出現密度のうち 7.2~83.7% (平均 39%) を占めた (Figure 8)。春季ブルーム中期から終焉期には、優占種が大型珪藻から小型珪藻へと遷移し、小型珪藻 *Chaetoceros* spp. や *Pseudo-nitzschia* spp. が珪藻全体の出現密度のうち 14.2~97.6% (平均 56.0%) を占め、5月に春季ブルームが終焉した (Figure 8)。

夏季 (6~9月) には水深 20 m 層以浅で珪藻全体の出現密度が高く (平均 \pm SD: $1.1 \times 10^5 \pm 3.4 \times 10^5$ cells L^{-1})、時には 10^6 cells L^{-1} 以上の夏季ブルームが発生した (Figure 8)。夏季ブルーム期には、小型珪藻 *Chaetoceros* spp. や *Pseudo-nitzschia* spp. が珪藻全体の出現密度のうち 10.0~99.5% (平均 65.8%) を占めて群集内で優占した (Figure 8)。例外として、2009年8月には大型珪藻 *Coscinodiscus* spp.、2010年6~7月には中型珪藻 *Rhizosolenia* spp. (*R. alata* forma *gracillima* (Cleve) Gran 1908、*R. cylindrus* Cleve 1897、*R. indica* H. Peragallo 1888 など) が多く出現し、珪藻全体の出現密度のうち 50%以上を占めた (Figure 8)。

2010年、2011年、2012年の秋季 (10~11月) には、小型珪藻 *Chaetoceros* spp. による秋季ブルームが発生し、珪藻全体の出現密度のうち 52.7~94.9% (平均 79.3%) を占めた (Figure 8)。秋季ブルーム発生時以外には、小型珪藻 *Thalassionema*

spp. (*Th. bacillare* (Heiden) Kolbe 1955、*Th. frauenfeldii* (Grunow) Hallegraff 1986、*Th. nitzschoides* (Grunow) Mereschkowsky 1902) や大型珪藻 *Coscinodiscus* spp. が出現し、珪藻全体の出現密度のうち 40% を占めることが度々あった (Figure 8)。

III-3-4 渦鞭毛藻 (>20 μm)

渦鞭毛藻 (>20 μm) の出現密度は $0 \sim 4.4 \times 10^4$ cells L⁻¹ (平均 ± SD: $5.9 \times 10^2 \pm 1.6 \times 10^3$ cells L⁻¹) の間で変動した (Figure 9)。渦鞭毛藻の出現密度は、概ね毎年ほぼ同様な変動を示した。すなわち、渦鞭毛藻の出現密度は水深 20 m 層以浅で珪藻の春季ブルームが終焉した晩春 (5 月) から高く、夏季 (6~9 月) まで維持された。渦鞭毛藻の出現密度は 11~4 月には全層で低かった (Figure 9)。

本研究期間中、*Ceratium* spp. (*C. furca* (Ehrenberg) Claparède & Lachmann 1859、*C. fusus* (Ehrenberg) Dujardin 1841、*C. kofoidii* E. G. Jørgensen 1911 など) が渦鞭毛藻全体の出現密度のうち平均 84.9% を占めた (Figure 9)。それに次いで *Dinophysis* spp. (*D. caudata* Claparède & Lachmann 1859、*D. fortii* Pavillard 1923、*D. tripos* Gourret 1883 など) と *Pyrophacus* spp. (*P. horologium* Stein 1883、*P. steinii* (Schiller) Wall & Dale 1971) の優占頻度が高く、それぞれ平均 6.9%、6.1% を占めた (Figure 9)。

III-4 考察

III-4-1 クロロフィル *a* (Chl-*a*) 濃度の季節変動

本海域での全 Chl-*a* 濃度とそのサイズ別組成は、毎年ほぼ同様な季節変動を呈した (Figure 6)。すなわち、珪藻による春季ブルーム期 (2~5 月) には、表層から海底まで全 Chl-*a* 濃度が高く、マイクロサイズ画分 (>20 μm) が全 Chl-*a* のうち 60% 以上を占めた。夏季 (6~9 月) には、水深 20 m 層以浅で小型珪藻による夏季

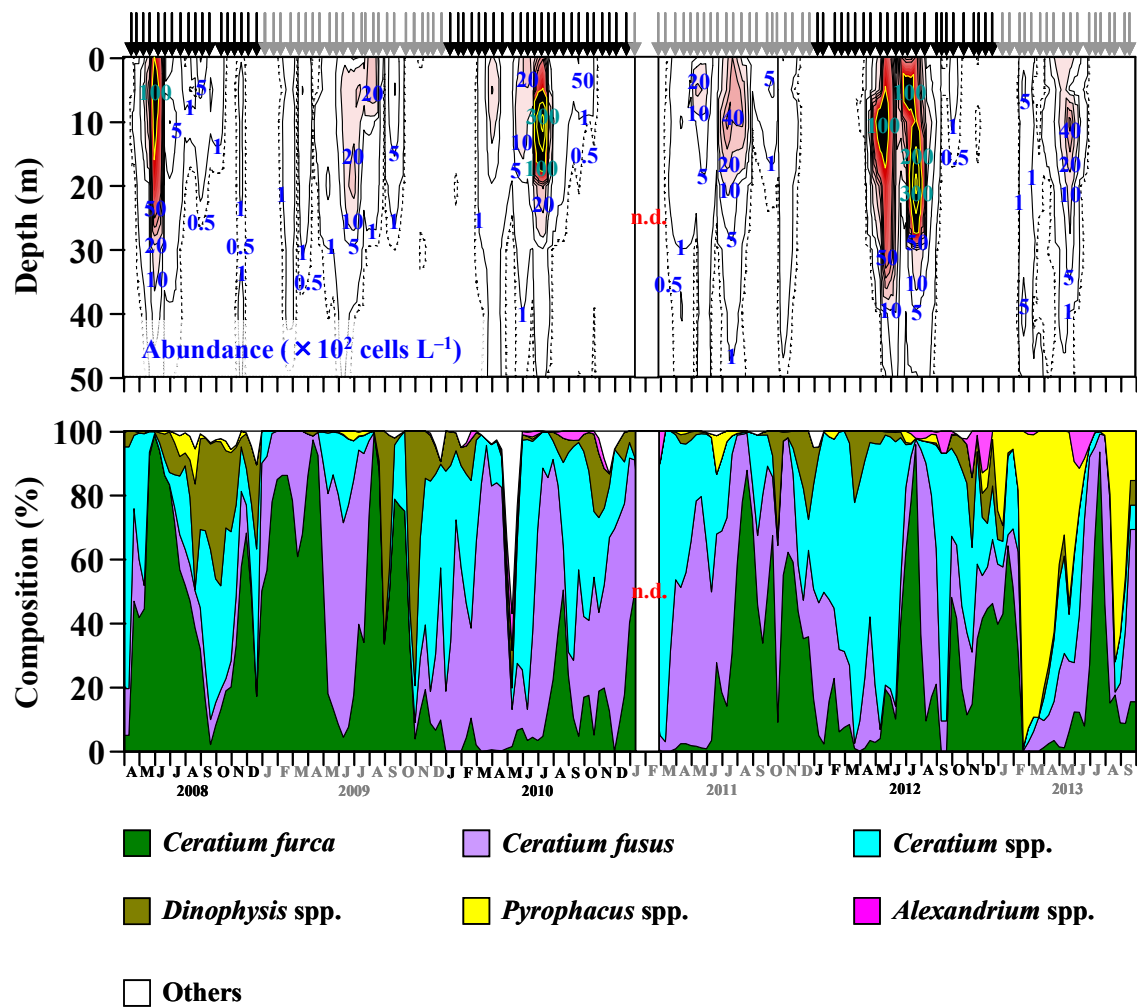


Figure 9 Seasonal variations in vertical profile of abundance of the total dinoflagellates (>20 μ m) and mean species composition at 0–50 m depth in Sagami Bay, from April 2008 to September 2013. Allows denote sampling dates.

ブルームが発生し、ピコ・ナノサイズ画分 (<20 μm) が全 Chl-*a* の 50%以上を占めた (Figure 6)。秋季～冬季 (10～1 月) には、全 Chl-*a* 濃度は低く、ピコ・ナノサイズ画分 (<20 μm) が全 Chl-*a* の 60%以上を占めた (Figure 6)。このような一連の変動は、国内として噴火湾 (Maita & Odate, 1988)、土佐湾 (市川・広田, 2004) ならびに国外としてアメリカ ロードアイランド州ナラガンセット湾 (Durbin *et al.*, 1975)、地中海 (Kormas *et al.*, 2002)、チリ沿岸域 (Iriarte *et al.*, 2007) などの沿岸域でも確認されている。

III-4-2 マイクロ植物プランクトン群集の季節変動

本海域でのマイクロ植物プランクトン群集は、毎年ほぼ同様な季節変動を呈し、これまで本海域で観測されたのと同様であった (田代, 2004; 福山, 2010; Ara *et al.*, 2011b)。また、年間を通じて、小型珪藻 *Chaetoceros* spp. がマイクロ植物プランクトン群集内でほぼ優占し (Figure 8)、これまでの同湾の報告例とほぼ同様だった (相川, 1935; 丸茂, 1951; 中田, 1985; 田代, 2004; 下出ら, 2009; 福山, 2010; Ara *et al.*, 2011b; Kok *et al.*, 2012)。ここでは、それらの報告と今回の結果を合わせて本海域でのマイクロ植物プランクトン群集の季節変動について述べる。

通常、温帯海域での栄養塩類に関連したマイクロ植物プランクトンの季節消長は以下の様にパターン化される。すなわち、冬季には、鉛直混合によって火葬から上層へ栄養塩類が供給される。春季に上層が栄養塩類・光制限のない好適条件になると、大型のマイクロ植物プランクトン (珪藻) が一時的に大増殖 (春季ブルーム) する。夏季には季節躍層により栄養塩類の供給が絶たれることで生じる栄養塩類欠乏により出現密度が低い。秋季には鉛直混合による底層からの栄養塩類の供給により、マイクロ植物プランクトンの出現密度が高い (秋季ブルームの発生) (Carefoot, 1979; Parsons *et al.*, 1984a; Sze, 1993)。このような変動は、国内とし

て噴火湾（嶋田, 2000）、伊勢湾（Sugimoto *et al.*, 2010）など、国外として黄海（Fu *et al.*, 2009）、ビーグル水道（Almandoz *et al.*, 2011）など多くの沿岸域で報告され、洞海湾（Tada *et al.*, 2001）や東京湾（Nakane *et al.*, 2008）などのように一部の沿岸域では本海域と同様に夏季にもマイクロ植物プランクトンによるブルームが観測されている。

以上から、本海域でのマイクロ植物プランクトン群集は、温帯海域で確認される典型的な季節変動を呈したことが示唆された。続いて、変動が激しかった春季、夏季ならびに秋季ブルーム発生時のマイクロ植物プランクトン群集（珪藻）の動態（各季節のブルームの構成種、開始ならびに終焉）ならびに渦鞭毛藻の季節消長についてそれぞれ考察する。

III-4-3 春季ブルーム

各年の春季ブルームの開始日は、2008年2月21日（福山, 2010; Ara *et al.*, 2011b）、2009年2月4日、2010年3月3日、2011年2月23日、2012年2月21日、2013年2月9日（Figures 8, 10, 11）と毎年ほぼ同時期であった。本研究と同じ海域で調査を行った田代（2004）、清岡（2004）、大野（2005）、坂澤（2006）、福山（2010）、Ara *et al.*（2011b）もマイクロ植物プランクトン（63 μm 画分以上のサイズ）による春季ブルームは早くも2月上旬、遅くても3月下旬に開始したと報告しており、本研究と一致した。また、Ara *et al.*（2011b）は、春季ブルームの開始時は、その年の水温が最低値を示す時と一致したことを報告している。本研究期間中の春季ブルーム開始時とその時の水温を比べたところ、Ara *et al.*（2011b）と同様に春季ブルーム開始時は最低値を示す時期と一致した（Figures 10, 11）。冬季に上層水が外気で冷やされて密度が増大し重くなって下層へ沈み込み、下層水と入れ替わる鉛直混合によって下層から上層へ栄養塩類が供給される。したがって、水温が低

い時ほど鉛直混合は活発であるため、より豊富な栄養塩類が下層から上層に供給され、この栄養塩類を利用して、マイクロ植物プランクトン（珪藻）による春季ブルームが発生したと推察される。

本海域におけるマイクロ植物プランクトンによる春季ブルーム中の優占種は、特徴的なことは大型珪藻（*E. zodiacus*、*Coscinodiscus* spp.など）から小型珪藻（*Chaetoceros* spp.、*Pseudo-nitzschia* spp.など）への遷移であり（Figure 8）、田代（2004）、清岡（2004）、大野（2005）、坂澤（2006）、福山（2010）、Ara *et al.*（2011b）の報告と同様だった。しかし、2008年、2009年、2013年には、小型珪藻、大型珪藻、小型珪藻の順に遷移し、これまでとは異なった（Figure 8）。2008年、2009年、2013年の春季ブルーム開始時には $\text{Si(OH)}_4\text{-Si}$ 濃度が低く、Redfield *et al.*（1963）、Justić *et al.*（1995）や鎌谷ら（2000）が報告した珪藻の増殖が制限される条件（ $\text{Si(OH)}_4\text{-Si}$ 濃度が $3\ \mu\text{M}$ 未満、 Si/N が 1 未満）であった（Figure 10）。珪藻は、環境中の $\text{Si(OH)}_4\text{-Si}$ を基に自己の珪酸質の殻を形成する。また、細胞サイズが大きいほどその要求量が多い（西川, 2007; 佐々木, 2008）。したがって、大型珪藻は Si 欠乏によりその増殖が制限され、出現が中～晩春に遅れたと考えられる。なお、Si 欠乏による珪藻の増殖が制限された観測日（例: 2008年4月23日など）やその直後の観測日（例: 2011年4月13日など）には、大型珪藻の出現密度が低く、優占種が大型珪藻から小型珪藻に遷移した（Figure 10）。北海では Si 欠乏時に、春季ブルームの構成種が珪藻から鞭毛藻 *Phaeocystis* spp.に遷移したという報告がある（van Beusekom *et al.*, 2009）。これらのことから、Si 欠乏によって大型珪藻の増殖が制限され、小型珪藻に優占種が遷移したものと推察される。

春季ブルームは、2008年5月21日、2009年5月25日、2010年5月27日（6月8日）、2011年5月12日、2012年5月23日、2013年5月22日にそれぞれ終焉した（Figures 10, 11）。温帯域での春季ブルームは主に N 欠乏で終焉することが知

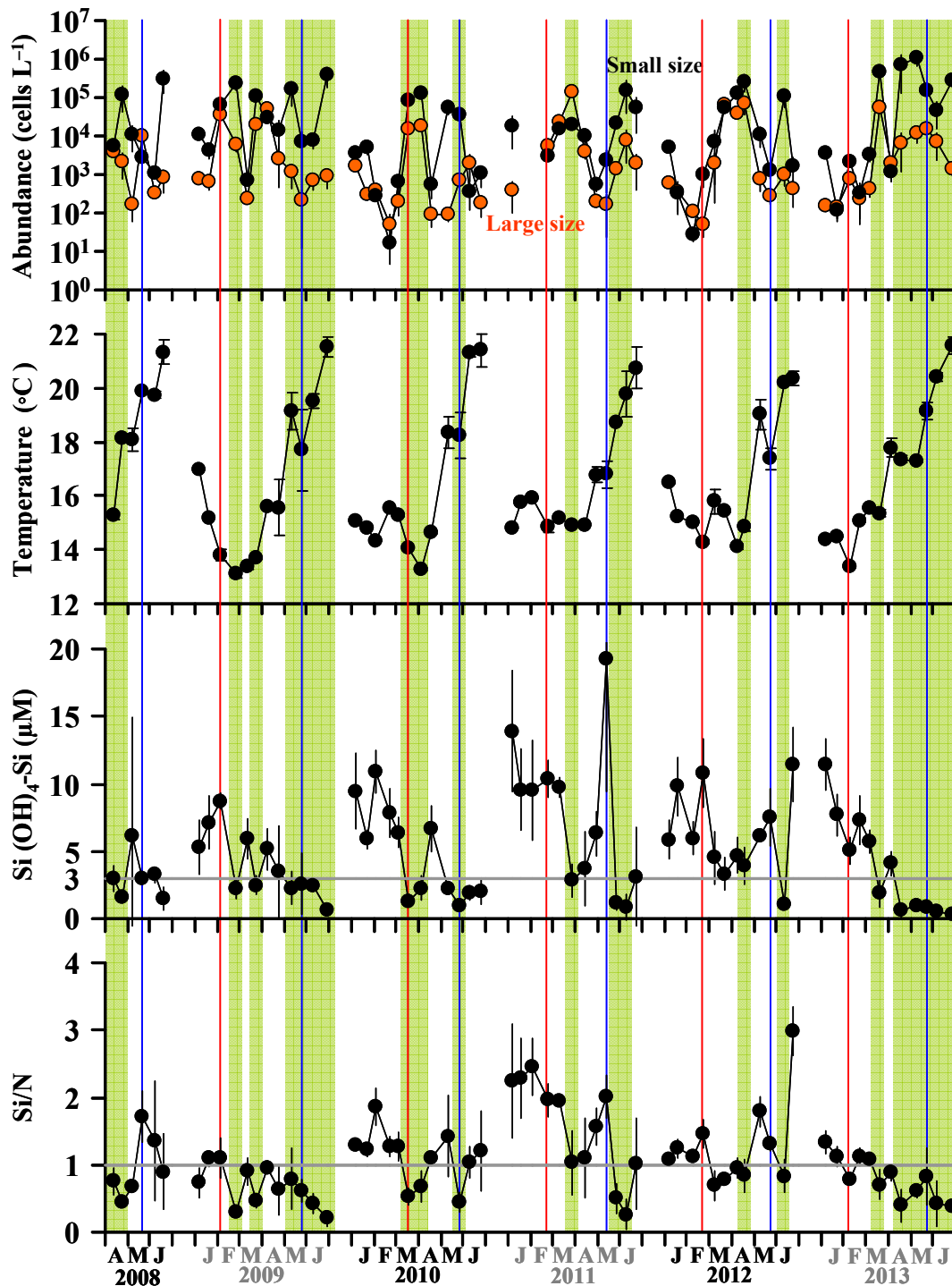


Figure 10 Variations in abundance of small diatoms (i.e. *Chaetoceros* spp.) and large diatoms (i.e. *Coscinodiscus* spp.), temperature (°C), silicate (Si(OH)₄-Si) and molar ratio of Si/N in the euphotic zone in Sagami Bay, from January to June 2008–2013. Data are means ± SD. Red lines denote the start of spring blooms. Blue lines denote the end of spring blooms. Green shadow bars denote the period of Si-deficiency (Si < 3 μM, Si/N < 1, Justić *et al.*, 1995).

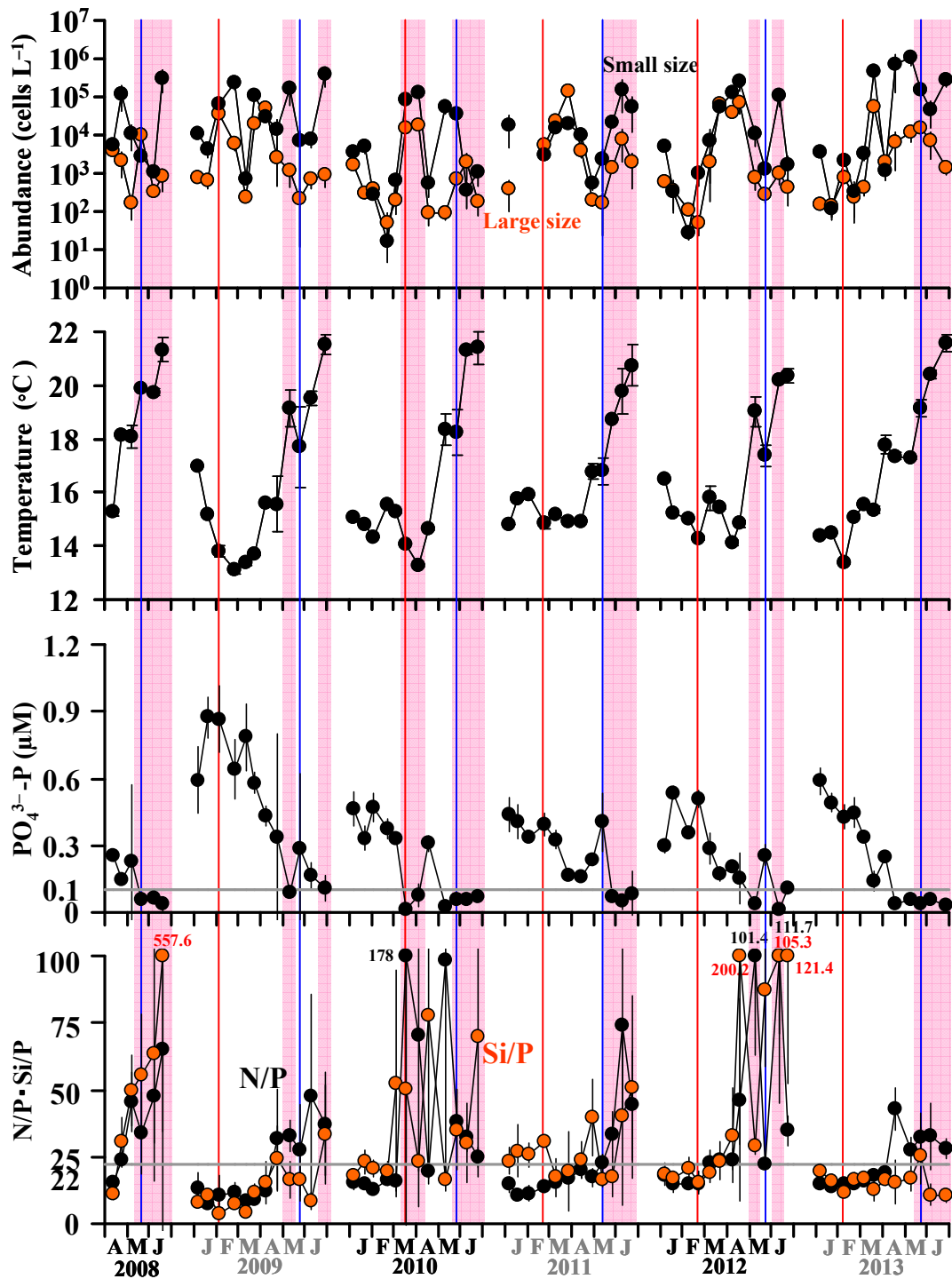


Figure 11 Variations in abundance of small diatoms (i.e. *Chaetoceros* spp.) and large diatoms (i.e. *Coscinodiscus* spp.), temperature (°C), phosphate (PO₄³⁻-P) and molar ratio of N/P and Si/P in the euphotic zone in Sagami Bay, from January to June 2008–2013. Data are means ± SD. Red lines denote the start of spring blooms. Blue lines denote the end of spring blooms. Purple shadow bars denote the period of P-deficiency (P < 0.1 μM, N/P > 22, Justić *et al.*, 1995).

られており (Waiste *et al.*, 1992)、国内として噴火湾 (Azumaya *et al.*, 2001)、相模湾 (Baek *et al.*, 2009; 下出ら, 2009)、忍路湾 (鹿又・小鳥, 2000) や国外としてチリ沿岸域 (Iriarte *et al.*, 2007)、香港沿岸域 (Lie *et al.*, 2011) でも同様な報告がされている。しかし、本海域においては、そもそも N が欠乏 (DIN が $1 \mu\text{M}$ 未満: Justić *et al.*, 1995) することは殆どなかった。一方、春季ブルーム終焉時には、Si 欠乏による珪藻の増殖制限が確認され、大型珪藻の出現密度が低かったことから、増殖が制限されたことが窺える (Figure 10)。また、春季ブルーム終焉時には、 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 濃度は $0.1 \mu\text{M}$ 未満と低かった (Figure 11)。Redfield *et al.* (1963)、Justić *et al.* (1995) や鎌谷ら (2000) は、 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 濃度が $0.1 \mu\text{M}$ 未満、N/P と Si/P が 22 以上の時、P 欠乏により珪藻の増殖が制限されると報告している。珪藻による春季ブルームが終焉に近づくにつれて、 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 濃度は低く、また N/P と Si/P はいずれも高く、終焉時にそれらの値が 22 をはるかに越えた (Figure 11)。以上から、春季ブルームは、P 欠乏により小型珪藻の増殖が制限されたことで終焉したものと推察される。そこで次章では、現場海域での培養実験により、各種栄養塩類濃度が珪藻に及ぼす影響についてさらに検討を加える。

III-4-4 夏季ブルーム

温帯域や亜寒帯域の夏季には栄養塩類が欠乏し、植物プランクトンの出現密度は低い傾向が知られている (Parsons *et al.*, 1984a)。しかし、国内の多くの沿岸域でマイクロ植物プランクトンによる夏季ブルームの発生が数多く報告されている。例えば、ブルーム構成種が本研究同様に珪藻による例が相模湾江の島沖 (田代, 2004; 福山, 2010; Ara *et al.*, 2011b)、同湾真鶴沖 (Fujiki *et al.*, 2004)、同湾逗子湾 (風呂田, 1980)、東京湾 (Nakane *et al.*, 2008)、宇和海 (小泉・山下, 2001)、洞海湾 (Tada *et al.*, 2001; 山田・梶原, 2004; 多田ら, 2004)、渦鞭毛藻やラフィド藻によ

る例が相模湾真鶴沖 (Satoh *et al.*, 2000; Baek 2006, 2007, 2009)、有明海 (松岡ら, 2004; 手崎ら, 2005) でそれぞれ報告されている。また、国外でも、韓国沿岸域 (Kim *et al.*, 2007)、アメリカ フロリダ州ルーシー河口域 (Millie *et al.*, 2004)、黒海 (Morgan *et al.*, 2006)、地中海 (Spatharis *et al.*, 2007)、チリ沖 (Iriarte *et al.*, 2007)、チュクチ海 (Sukhanova *et al.*, 2009) などで同様に珪藻あるいは渦鞭毛藻による夏季ブルームの発生が報告されている。その中で、夏季ブルームの発生要因について論じられたものとしては洞海湾 (Tada *et al.*, 2001; 山田・梶原, 2004) での研究例がある。洞海湾は、栄養塩類濃度が高い富栄養海域であり、夏季以外には低水温・低照度のためブルームが発生しないと報告されている。それに対して本研究海域は、洞海湾とは異なる環境 (夏季の上層で低栄養塩類濃度など) のため (Figure 3)、夏季ブルームの発生要因は別にあることが窺える。続いて、夏季ブルームの発生要因が河川水流入による栄養塩類の供給の場合である (風呂田, 1980; Satoh *et al.*, 2000; 下出ら, 2009; 田代, 2004; 福山, 2010; Ara *et al.*, 2011b)。本海域に流入する境川や酒匂川からの栄養塩類の流入負荷は大きい (山田・松下, 2006)、第 II 章で述べたようにこの要因はそれほど重要ではない。実際に現場海域での栄養塩類濃度 (特に $\text{Si(OH)}_4\text{-Si}$ と $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$) は低く枯渇状態だった (Figures 3, 12, 13)。低塩分水塊形成から河川水の流入は考えられるものの、現場海域の低栄養塩類濃度から栄養塩類が河川から供給された形跡がないことから、河川水流入による栄養塩類供給が夏季ブルーム発生の要因であるとは断定できない。また、Ara *et al.* (2013) によると、本海域で赤潮を形成する従属栄養性渦鞭毛藻 *Noctiluca scintillans* (Macartney) Ehrenberg (ヤコウチュウ: マイクロ植物プランクトンに属するが、従属栄養性であるため本研究では対象外とした) は細胞内に高濃度の栄養塩類濃度を蓄積し、排泄することで再生栄養塩類を供給する。*N. scintillans* は晩春から夏季にかけて出現し (Ara *et al.*, 2013)、本研究期間中の同時期にも *N. scintillans* が多く

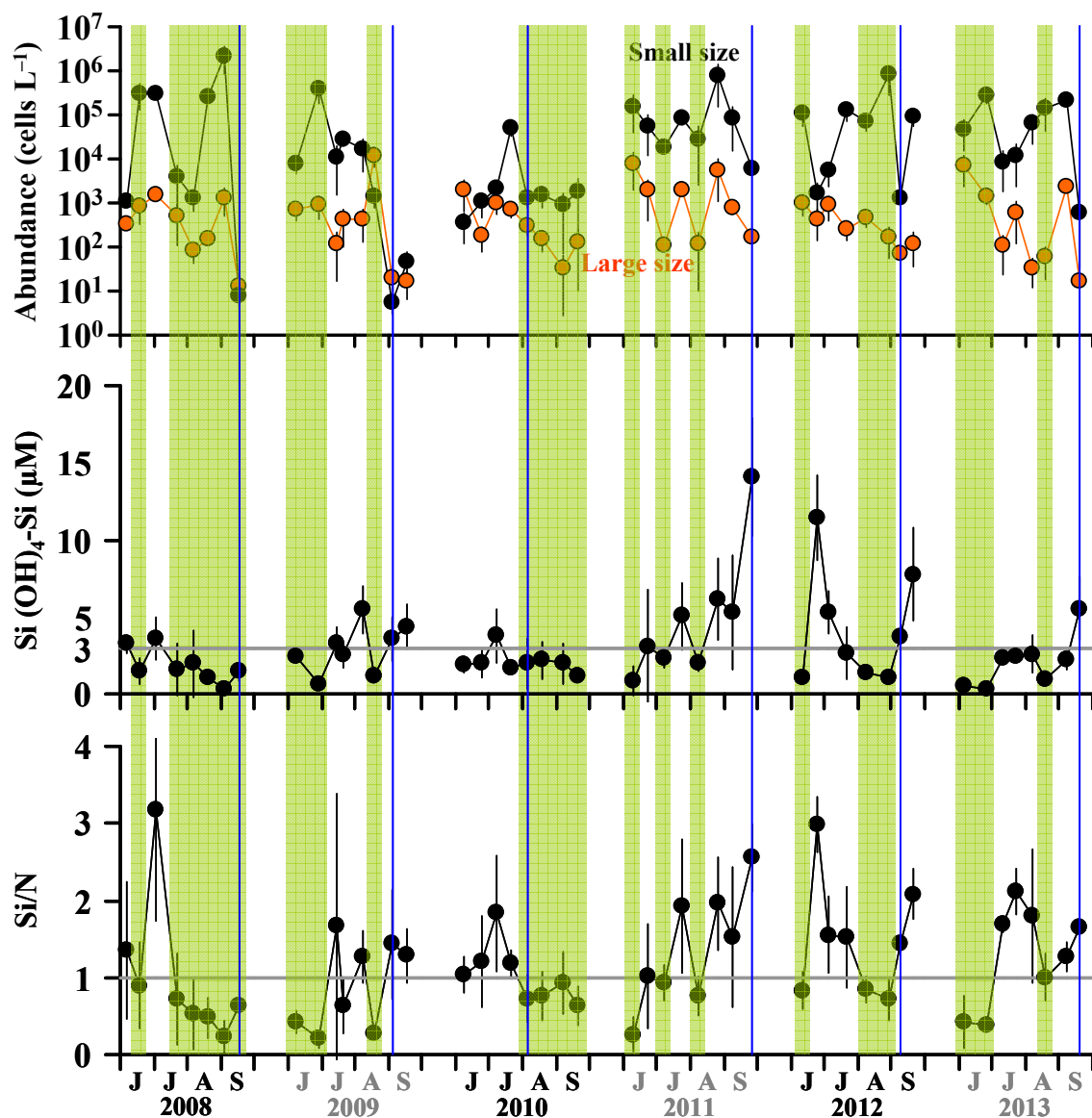


Figure 12 Variations in abundance of small diatoms (i.e. *Chaetoceros* spp.) and large diatoms (i.e. *Coscinodiscus* spp.), silicate ($\text{Si}(\text{OH})_4\text{-Si}$) and molar ratio of Si/N in the euphotic zone in Sagami Bay, from June to September 2008–2013. Data are means \pm SD. Blue lines denote the end of summer blooms. Green shadow bars denote the period of Si-deficiency ($\text{Si} < 3 \mu\text{M}$, $\text{Si}/\text{N} < 1$, Justić *et al.*, 1995).

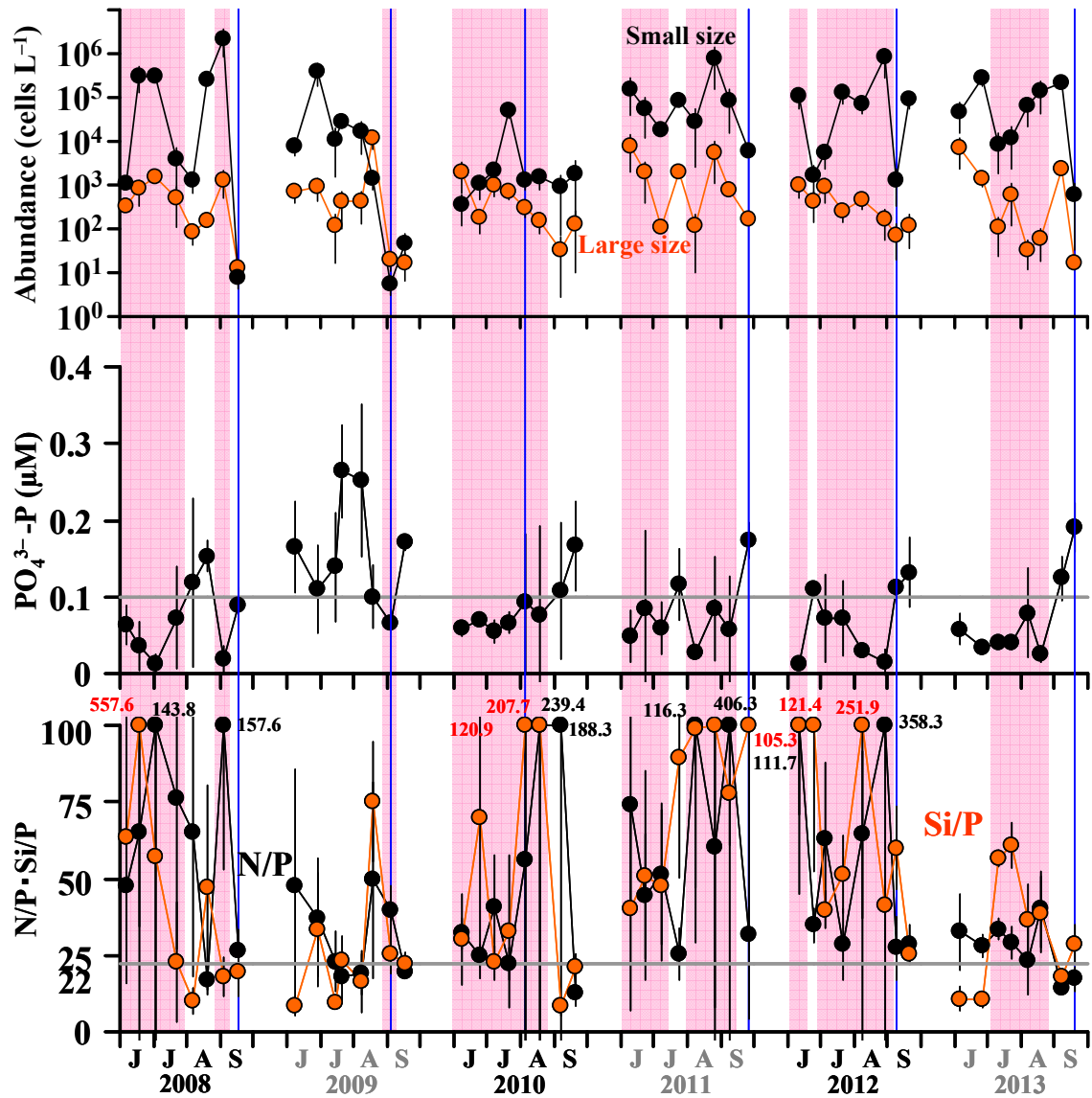


Figure 13 Variations in abundance of small diatoms (i.e. *Chaetoceros* spp.) and large diatoms (i.e. *Coscinodiscus* spp.), phosphate (PO₄³⁻-P) and molar ratio of N/P and Si/P in the euphotic zone in Sagami Bay, from January to June 2008–2013. Data are means ± SD. Blue lines denote the end of summer blooms. Purple shadow bars denote the period of P-deficiency (P<0.1 μM, N/P and Si/P >22, Justić *et al.*, 1995).

出現した（福山，未発表データ）。したがって、*N. scintillans* の排泄による栄養塩類の供給により夏季ブルームが発生した可能性が考えられる。その場合、海水中で栄養塩類濃度が低かったことは、放出された栄養塩類がマイクロ植物プランクトン（珪藻）に速やかに取り込まれたためと推察される。したがって、前述の河川水流入についても、河川水中の栄養塩類濃度が観測地点までの輸送過程でマイクロ植物プランクトン（珪藻）に消費され、枯渇状態だった可能性がある。

夏季ブルーム中、*E. zodiacus* や *Coscinodiscus* spp. といった大型珪藻は出現しなかった。これは、春季ブルーム同様に Si 欠乏による増殖制限に起因したものと考えられる（Figures 12, 13）。まず、前者についてだが、珪藻は珪酸質の硬い殻に覆われているために比重が大きく、細胞サイズが大きい種ほど海底に沈降しやすい（小野ら，2006）。大型珪藻が有光層内で活発に増殖するには海水の鉛直混合が欠かせない。そのため、上層で大型珪藻の出現密度が低かったと考えられる。そして、上層で Si 欠乏により、大型珪藻の増殖にとって不適な環境だった。Si(OH)₄-Si 濃度は DIN 濃度や PO₄³⁻-P 濃度とは異なり、人間活動による影響をほとんど受けない（鎌谷・武田，2007）。そのため、Si(OH)₄-Si 濃度は、DIN 濃度や PO₄³⁻-P 濃度に比べると河川水流入による供給は少なく、相対的に不足しがちである（鎌谷ら，2000; 鎌谷・武田，2007）。さらに、夏季は季節躍層の形成・発達により下層から上層への栄養塩類の供給が断たれる。これが Si 欠乏を引き起こし、結果的に大型珪藻の増殖を制限させた要因だと推察される。

小型珪藻による夏季ブルームは 2008 年 9 月 17 日、2009 年 9 月 4 日、2010 年 8 月 4 日、2011 年 9 月 26 日、2012 年 9 月 8 日、2013 年 9 月 18 日にそれぞれ終焉した。各年の夏季ブルーム終焉時ならびにその前には P 欠乏が観測された (Figure 13)。また、2008 年 8 月 6 日、2011 年 7 月 7 日、8 月 8 日、2012 年 7 月 20 日にそれぞれ夏季ブルームが衰退し、その時の栄養塩類濃度・濃度比からも P 欠乏による珪藻

の増殖が制限される条件を満たしていた (Figure 13)。したがって、小型珪藻による夏季ブルームは、P 欠乏によって小型珪藻の増殖が制限されたことで終焉したと推察される。

III-4-5 秋季ブルーム

一般的に温帯域や亜寒帯域では、鉛直混合の再発による下層から上層へ栄養塩類が供給され秋季ブルームが発生することが報告されている (Parsons *et al.*, 1984a)。しかし、実際に秋季ブルームの発生が確認された例は少ない。国内では有明海 (手崎ら, 2005)、伊勢湾 (Sugimoto *et al.*, 2010)、東京湾 (Nakane *et al.*, 2008)、国外ではインド ベンガル湾 (Paul *et al.*, 2008)、南シナ海 (Weihua *et al.*, 2009)、地中海 (Gutiérrez-Rodríguez *et al.*, 2011) で知られているに過ぎない。この背景から、秋季ブルームの発生は Parsons *et al.* (1984a) の一般論以外の他の要因があるのではないかと推察される。これまで本海域で珪藻による秋季ブルームが確認されたのは、2004 年と 2006 年のみであり、観測日の直前に降雨量の増加に起因したものと推察されている (清岡, 2004; 坂澤, 2006)。本研究で秋季ブルームを観測したのは、2010 年 10 月 6 日、2011 年 11 月 2~16 日、2012 年 11 月 21 日であった (Figures 7, 8)。2010 年 10 月には降雨は確認されず (吉田, 2011)、2011 年ならびに 2012 年には高い降雨量を確認した (竹内, 2012; 片野, 2013)。それを踏まえると、2010 年の秋季ブルームの規模が 2011 年、2012 年より小さかった (Figures 7, 8) のは、栄養塩類の供給源が鉛直混合による下層からのみだったからだと推察される (Figure 3)。また、2013 年 10 月 20 日にも小型珪藻 *Chaetoceros* spp. による秋季ブルームを確認した (福山, 未発表データ)。2013 年の秋季ブルーム発生時の数日前 (10 月 16 日) に、台風 26 号 (*Wipha*) が関東に接近した (気象庁, 2013)。これまでの国内外の研究で台風とマイクロ植物プランクトン (特に珪藻) の関係について、い

くつか報告されている (Glynn *et al.*, 1964; Zeeman, 1985; Delesalle *et al.*, 1993; Chen *et al.*, 2009; Tsuchiya *et al.*, 2013)。その概要としては、台風通過・上陸直後に珪藻の出現密度が低く、その数日後に珪藻の出現密度が高かったというものである (Tsuchiya *et al.*, 2013)。2013 年の秋季ブルームの発生はこのケースに該当すると考えられるため、マイクロ植物プランクトン (珪藻) の変動の要因には、気象条件などの要因も関係する可能性が示唆された。

III-4-6 渦鞭毛藻の出現の季節変動

渦鞭毛藻の季節消長についてまとめると、珪藻の春季ブルーム後から夏季にかけての上層 (水深 20 m 層以浅) で出現密度が高く、それ以外の時期には出現密度が低かった (Figure 8)。こうした傾向は本海域のこれまでの報告例と同様である (田代, 2004; 清岡, 2004; 大野, 2005; 福山, 2010; Ara *et al.*, 2011b)。本研究期間中に、渦鞭毛藻 (*C. furca* や *C. fusus*) がマイクロ植物プランクトン群集内で優占したのは、約 6 年半にわたる全観測中わずか 6 回 (2008 年 6 月 4 日、9 月 17 日、2009 年 9 月 16 日、2010 年 7 月 7 日、2012 年 5 月 23 日、6 月 23 日) だった (Figure 9)。また、相模湾真鶴沖でも同様な変動が確認され、晩春から夏季に限り渦鞭毛藻 *Ceratium furca* や *C. fusus* がマイクロ植物プランクトン群集内で優占したことが報告されている (Baek *et al.*, 2006, 2007, 2009; 下出ら, 2009)。

Egge & Aksnes (1992)、Béthoux *et al.* (2002)、Yunev *et al.* (2007)、吉田・石丸 (2008) は、Si/N が 1 未満、すなわち、Si 欠乏時に渦鞭毛藻類が出現しやすいと報告している。渦鞭毛藻は、その増殖に $\text{Si(OH)}_4\text{-Si}$ を必要としないため、珪藻の増殖が制限された後に出現しやすいことが知られている (Du *et al.*, 2001; Cloern *et al.*, 2005; Jester *et al.*, 2009)。さらに、Baek *et al.* (2006, 2007, 2008) は *Ceratium furca* ならびに *C. fusus* の培養実験から、両種は低塩分環境下 (<30) で出現密度が高くなると

報告した。夏季に本海域では、他の季節と比べて降水量・河川からの淡水流入量の増加により表層の塩分は低かった (Figure 2)。このことが *C. furca*、*C. fusus* の出現密度が高く、時にはマイクロ植物プランクトン群集内で優占したのではないかと推察される (Figures 7, 9)。真鶴沖とは異なり、本海域で *C. furca*、*C. fusus* の出現密度が低かったのは、江の島沖では河川水流入による塩分の低下が下出ら (2009) が報告した真鶴沖ほどでなかったためと推察される。

第 IV 章 マイクロ植物プランクトンと栄養塩環境の因果関係 - 培養実験 による検証 -

IV-1 はじめに

前章で触れたように、マイクロ植物プランクトン群集の変動は栄養塩類濃度の変動に同調したことから、次の 2 つの仮説を立てた。すなわち、(1) 春季ブルーム中に優占種が大型珪藻 (*Coscinodiscus* spp., *Eucampia zodiacus*) から小型珪藻 (*Chaetoceros* spp., *Pseudo-nitzschia* spp. など) に遷移したのは、Si 欠乏によって大型珪藻の増殖が制限されたためであること、(2) 春・夏季ブルームの終焉は、P 欠乏によって珪藻群集全体の増殖が制限されたことによるというものである。そこで本章では、栄養塩類濃度を低～高濃度に調整した培養実験を行い、マイクロ植物プランクトン (珪藻) の比増殖速度に及ぼす低栄養塩類濃度の影響を評価することで、上記の仮説の検証を行った。

IV-2 方法

IV-2-1 観測定点・実験期間

マイクロ植物プランクトンの現場培養実験は、季節躍層が形成・発達した 2012 年 5～9 月、2013 年 5～9 月の期間中、相模湾江の島沖約 4.5 km に設けた 1 定点 (北緯 35°16.3'、東経 139°29.77'、水深約 55 m) で毎月 1～2 回 (計 18 回) 吊下培養することで行った (Figure 1)。

IV-2-2 現場培養実験

培養実験用のマイクロ植物プランクトン含む海水試料は、表層よりポリバケツで採取し、目合い 200 μm のネットを通して中・大型動物プランクトンを取り除い

た後、実験に使用した（実験用海水）。さらに、水深 40 m 層からニスキン式採水器（容量: 12 L）を用いて、高栄養塩類濃度の海水を採取した。採取した水深 40 m 層海水は、ガラス繊維濾紙（Whatman GF/F）で直ちに濾過して濾過海水を作製し、それを表層水と混合することにより希釈列を作成した。濾過海水に対する表層水の割合は、25%、50%、75%、100%（無調整：対照区）とし、濾過海水の割合が高いほど栄養塩類濃度が高くなるように調整した。それを予め 24 時間以上塩酸（0.1N）滅菌処理したポリカーボネイト製角ボトル（容量 1.2 L）に満たした。各実験区は、栄養塩類濃度の消費量、マイクロ植物プランクトンの増殖速度を測定するために実験開始時用と実験終了時用の 2 セット用意した。実験開始時用の各実験区のボトルは、直ちに次項で記した処理を施した。実験終了時用の各実験区のボトルは、現場海域の表層で 24 時間吊下培養し、翌日回収した。

IV-2-3 サンプル処理

実験開始時の試料は、船上で直ちにガラス繊維濾紙（Whatman GF/F）で 250 ml 濾過し、栄養塩類濃度分析用の試料を得た。栄養塩類濃度は第 II 章と同様の方法で測定した。また、Justić *et al.* (1995) の報告を参考に、N 欠乏によりマイクロ植物プランクトンの増殖が制限される条件は、DIN 濃度が 1 μM 未満、Si/N が 1 以上の時とした。P 欠乏によりマイクロ植物プランクトンの増殖が制限される条件は、 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 濃度が 0.1 μM 未満、N/P と Si/P が 22 以上の時とした。Si 欠乏によりマイクロ植物プランクトンの増殖が制限される条件は、 $\text{Si(OH)}_4\text{-Si}$ 濃度が 3 μM 未満、Si/N が 1 未満の時とした。

マイクロ植物プランクトンの試料は、各ボトルの海水試料 500 ml を目合い 20 μm のハンドネットを用いて 100 ml に濃縮後、直ちにグルタルアルデヒド溶液（最終濃度 1%）で固定した。固定試料を実験室に持ち帰った後、プランクトン沈殿管を

用いて 10~20 ml に濃縮し、そのうちの 1~100%を生物顕微鏡下で同定・計数した。現場海域に 24 時間係留・培養したボトルは、実験室に持ち帰った後、同様の処理を施した。実験開始時ならびに終了時のマイクロ植物プランクトンの出現密度から、各属の比増殖速度 ($\mu \text{ day}^{-1}$) を以下の式を用いて推定した (Parsons *et al.*, 1984a)。

$$\mu = \ln (X_t - X_0) / t$$

ただし、 X_t は培養 t 日後 (実験終了日) の出現密度、 X_0 は培養初日 (実験開始日) の出現密度、 t は培養時間 (日数) である。

本研究では、春季・夏季ブルームの主要構成属・種に焦点を当てた。そのうち、本実験 18 回 (合計 144 実験区) で出現が確認され、かつ出現頻度が高かった (出現頻度 60%以上) 大型珪藻 *Coscinodiscus* spp.、小型珪藻 *Chaetoceros* spp.、*Pseudo-nitzschia* spp.、渦鞭毛藻 *Ceratium furca*、*C. fusus* を対象とした。

IV-2-4 データ解析

各マイクロ植物プランクトンの比増殖速度と実験開始時の各種栄養塩類濃度の関係はスピアマンの順位相関 (Spearman rank correlation) により解析し、 p 値が 0.05 未満の場合を有意差とした。

IV-3 結果

IV-3-1 栄養塩類濃度

実験開始時・終了時ともに DIN 濃度は全 144 区のうちほとんど (90%) の区で $1 \mu\text{M}$ より高かった (Table 3)。一方、 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 濃度は、実験開始時に 100%区 (無

Table 3 Initial and final concentrations of DIN (μM) in the 24 h-incubation experiments.

Bold values indicate $\text{DIN} < 1 \mu\text{M}$.

Year	Date	100%		75%		50%		25%	
		Initial	Final	Initial	Final	Initial	Final	Initial	Final
2012	8 May	4.00	2.65	3.67	2.56	3.95	2.70	4.11	2.72
	23 May	4.08	3.66	5.76	4.38	5.45	4.98	8.06	5.38
	10 Jun	0.87	0.62	1.21	0.52	1.64	0.53	2.12	0.73
	23 Jun	4.26	2.28	5.26	3.75	6.23	4.49	7.17	5.84
	4 Jul	1.78	1.05	2.65	0.74	4.05	1.77	5.06	4.58
	20 Jul	0.97	0.75	1.92	1.21	5.88	3.09	6.06	4.97
	7 Aug	0.93	0.79	1.08	0.74	1.39	0.69	1.59	0.95
	27 Aug	0.96	0.88	2.18	0.64	2.59	1.05	4.10	2.70
	8 Sep	1.33	1.02	2.84	1.19	6.97	3.19	5.87	4.79
	20 Sep	1.99	0.71	2.11	0.72	3.25	0.86	4.47	n. d.
2013	22 May	1.69	1.32	2.02	1.51	2.54	1.69	3.19	2.22
	5 Jun	2.02	1.11	1.65	1.10	1.76	1.06	1.57	1.27
	26 Jun	2.95	1.36	2.82	1.53	3.89	1.33	4.79	2.79
	10 Jul	1.49	1.36	1.90	1.25	2.58	1.46	3.29	1.36
	22 Jul	1.75	1.57	2.83	2.18	4.23	2.89	5.59	4.52
	7 Aug	1.39	1.16	3.04	1.06	3.49	1.64	4.14	3.77
	19 Aug	1.29	1.09	1.88	1.08	2.64	1.65	4.16	3.25
	6 Sep	1.81	1.34	2.45	1.24	2.42	1.56	3.52	2.60

調整：対照区）で全実験区のうち 75%、75%区で全実験区のうち 61%で 0.1 μM 未満だった（Table 4）。実験開始時の 50%区、25%区では、全実験区のうち 80%以上の実験区で $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 濃度が 0.1 μM 以上であり、実験終了時には全実験区の 90%以上で 0.1 μM 未満だった（Table 4）。また、 $\text{Si(OH)}_4\text{-Si}$ 濃度は、実験開始時に 100%区（無調整：対照区）で全実験区のうち 55%、75%区で全実験区のうち 44%で 3 μM 未満だった（Table 5）。実験開始時の 50%区、25%区では、全実験区のうち 80%以上の実験区で $\text{Si(OH)}_4\text{-Si}$ 濃度が 3 μM 以上で、実験終了時には全実験区の 90%以上で 3 μM 未満だった（Table 5）。

本実験において N 欠乏により珪藻の増殖が制限されることはなかった（Tables 3, 6）。一方、 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 濃度が 0.1 μM 未満のほとんど全ての実験区で N/P ならびに Si/P が 22 以上だったため、P 欠乏による珪藻の増殖が制限される条件を満たしていた（Tables 4, 6, 7）。また、 $\text{Si(OH)}_4\text{-Si}$ 濃度が 3 μM 未満の実験区の約 50%で Si 欠乏による珪藻の増殖が制限される条件を満たしていた（Tables 5, 8）。

IV-3-2 マイクロ植物プランクトンの増殖に及ぼす栄養塩類濃度の影響

大型珪藻 *Coscinodiscus* spp.の増殖は実験開始時に Si 欠乏区で増殖が制限された。特に、 $\text{Si(OH)}_4\text{-Si}$ 濃度が 2 μM 未満、Si/N が 1 未満の時には、大型珪藻 *Coscinodiscus* spp.の比増殖速度は $\mu < 0 \text{ d}^{-1}$ を示した（Figure 14）。また、実験開始時の P 欠乏区で大型珪藻 *Coscinodiscus* spp.の比増殖速度は、正負両方の場合が混在し、その傾向は見出せなかった（Figure 14）。大型珪藻 *Coscinodiscus* spp.の比増殖速度は、P 非欠乏区と Si 欠乏区で有意な正の相関関係が認められた（Table 9）。

小型珪藻 *Chaetoceros* spp.は、実験開始時の Si 欠乏区のほとんどで増殖が認められ、Si 欠乏による増殖が制限される傾向は見出せなかった（Figure 15）。実験開始時の P 欠乏区で小型珪藻 *Chaetoceros* spp.の比増殖速度は、 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 濃度が 0.05 μM

Table 4 Initial and final concentrations of $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ (μM) in the 24 h-incubation experiments. Bold values indicate $\text{PO}_4^{3-}\text{-P} < 0.1 \mu\text{M}$.

Year	Date	100%		75%		50%		25%	
		Initial	Final	Initial	Final	Initial	Final	Initial	Final
2012	8 May	0.05	<0.02	0.10	<0.02	0.12	<0.02	0.17	0.05
	23 May	0.22	0.13	0.29	0.22	0.32	0.26	0.41	0.36
	10 Jun	0.03	0.03	0.06	0.02	0.08	0.02	0.08	<0.02
	23 Jun	0.18	<0.02	0.20	0.03	0.28	0.08	0.41	0.19
	4 Jul	0.05	<0.02	0.13	<0.02	0.20	0.03	0.27	0.10
	20 Jul	0.04	0.03	0.11	0.04	0.34	0.15	0.45	0.27
	7 Aug	0.07	<0.02	0.07	<0.02	0.08	<0.02	0.08	<0.02
	27 Aug	0.05	<0.02	0.12	<0.02	0.18	0.03	0.25	0.02
	8 Sep	0.07	0.03	0.18	0.03	0.32	0.05	0.39	0.17
	20 Sep	0.10	0.03	0.16	0.05	0.17	<0.02	0.28	n. d.
2013	22 May	0.04	<0.02	0.10	0.02	0.14	<0.02	0.17	<0.02
	5 Jun	0.06	0.03	0.04	0.03	0.08	<0.02	0.08	0.03
	26 Jun	0.05	0.04	0.12	0.03	0.23	0.03	0.30	0.04
	10 Jul	0.05	<0.02	0.06	0.03	0.13	0.02	0.21	0.04
	22 Jul	0.02	0.02	0.13	0.04	0.24	0.06	0.37	0.17
	7 Aug	0.04	0.02	0.10	<0.02	0.13	<0.02	0.17	0.04
	19 Aug	0.03	0.02	0.07	0.02	0.14	<0.02	0.25	<0.02
6 Sep	0.11	0.08	0.17	0.03	0.18	0.06	0.29	0.10	

Table 5 Initial and final concentrations of Si(OH)₄-Si (μM) in the 24 h-incubation experiments. Bold values indicate Si(OH)₄-Si < 3 μM.

Year	Date	100%		75%		50%		25%	
		Initial	Final	Initial	Final	Initial	Final	Initial	Final
2012	8 May	4.98	4.39	5.23	4.12	5.40	3.34	5.87	2.92
	23 May	6.58	4.99	7.88	5.62	9.07	6.78	11.57	7.51
	10 Jun	1.39	0.48	1.43	0.69	1.85	1.31	2.07	1.39
	23 Jun	17.48	16.91	15.09	13.48	12.31	9.66	10.78	7.45
	4 Jul	1.91	1.88	3.37	3.18	4.68	4.12	6.58	6.47
	20 Jul	1.30	0.86	2.10	2.03	8.62	4.70	11.03	7.14
	7 Aug	1.17	0.90	1.98	0.72	2.09	0.88	2.12	1.97
	27 Aug	0.89	0.46	2.56	0.49	2.94	1.53	5.56	4.33
	8 Sep	3.00	2.14	4.48	3.99	7.15	6.64	8.44	7.45
	20 Sep	3.12	2.02	3.35	0.92	4.86	2.14	6.04	n. d.
2013	22 May	1.06	0.63	1.76	0.75	2.55	0.98	3.47	2.21
	5 Jun	0.54	0.48	0.56	0.90	1.23	0.91	1.17	1.17
	26 Jun	1.17	0.83	2.19	1.40	4.09	2.61	5.66	4.56
	10 Jul	3.93	0.58	3.24	1.09	3.92	0.96	4.87	1.63
	22 Jul	3.34	2.30	4.14	3.87	6.34	4.10	7.19	5.81
	7 Aug	1.72	1.07	7.26	4.99	9.93	8.37	13.50	13.07
	19 Aug	0.73	0.34	1.33	0.32	2.97	1.68	5.62	3.64
6 Sep	7.55	1.38	3.74	1.76	3.06	2.89	5.43	3.94	

Table 6 Initial and final molar ratio of N/P in the 24 h-incubation experiments. Bold values indicate N/P > 22 μ M.

Year	Date	100%		75%		50%		25%	
		Initial	Final	Initial	Final	Initial	Final	Initial	Final
2012	8 May	83.4	139.3	36.7	134.8	33.0	168.6	24.6	53.3
	23 May	18.5	28.1	19.7	19.9	16.9	19.0	19.6	14.9
	10 Jun	32.1	24.8	20.2	25.9	19.8	22.2	28.3	56.0
	23 Jun	23.6	126.9	26.3	121.0	22.6	56.8	17.6	30.6
	4 Jul	37.9	70.1	20.7	57.2	20.7	71.0	18.5	45.8
	20 Jul	24.3	24.1	18.3	33.6	17.1	20.1	13.4	18.1
	7 Aug	14.3	49.6	14.8	46.3	18.5	43.2	21.1	79.5
	27 Aug	19.6	48.7	18.3	35.6	14.7	36.1	16.5	117.5
	8 Sep	18.5	39.2	15.5	38.3	21.9	67.8	15.2	29.0
	20 Sep	20.9	23.0	13.4	15.6	18.9	61.3	16.1	n. d.
2013	22 May	40.2	88.0	20.4	72.0	18.8	88.8	19.3	201.7
	5 Jun	35.4	42.7	37.4	34.4	20.9	70.3	19.7	47.2
	26 Jun	55.7	35.9	23.9	56.5	17.1	45.7	16.1	75.5
	10 Jul	29.8	71.5	29.7	48.1	19.8	73.0	15.8	33.2
	22 Jul	76.0	78.7	21.7	58.8	17.9	51.6	15.3	26.7
	7 Aug	34.8	57.8	32.0	176.8	27.5	163.9	25.1	96.6
	19 Aug	51.6	47.5	26.4	51.2	18.5	127.3	16.4	216.7
6 Sep	17.2	16.0	14.7	36.5	13.3	24.7	12.1	25.2	

Table 7 Initial and final molar ratio of Si/P in the 24 h-incubation experiments. Bold values indicate Si/P > 22 μ M.

Year	Date	100%		75%		50%		25%	
		Initial	Final	Initial	Final	Initial	Final	Initial	Final
2012	8 May	103.8	231.1	52.3	216.6	45.0	208.8	35.1	57.3
	23 May	29.9	38.4	26.9	25.6	28.2	25.9	28.2	20.8
	10 Jun	51.5	19.0	23.9	34.7	22.3	54.4	27.6	106.5
	23 Jun	97.1	939.4	75.4	434.7	44.8	122.2	26.4	39.0
	4 Jul	40.7	125.4	26.3	244.5	24.0	164.8	24.0	64.7
	20 Jul	32.5	27.6	20.0	56.4	25.1	30.5	24.5	26.0
	7 Aug	17.9	56.4	27.1	44.8	27.9	54.8	28.2	163.9
	27 Aug	18.1	25.3	21.5	27.1	16.7	52.7	22.3	188.3
	8 Sep	41.7	82.4	24.5	128.8	22.5	141.2	21.9	45.1
	20 Sep	32.8	65.1	21.4	20.0	28.3	153.0	21.7	n. d.
2013	22 May	25.3	41.9	17.8	35.6	18.9	51.4	21.0	201.2
	5 Jun	9.5	18.5	12.7	28.3	14.6	60.5	14.6	43.3
	26 Jun	22.2	21.8	18.6	52.0	18.0	89.9	19.1	123.3
	10 Jul	78.5	30.3	50.7	41.7	30.1	48.2	23.3	39.9
	22 Jul	145.0	115.1	31.8	104.7	26.9	73.2	19.6	34.4
	7 Aug	42.9	53.5	76.5	830.8	78.2	836.8	81.8	335.2
	19 Aug	29.3	14.8	18.7	15.2	20.8	129.5	22.1	242.7
6 Sep	71.9	16.4	22.5	51.8	16.8	45.9	18.7	38.3	

Table 8 Initial and final molar ratio of Si/N in the 24 h-incubation experiments. Bold values indicate Si/N < 1 μ M.

Year	Date	100%		75%		50%		25%	
		Initial	Final	Initial	Final	Initial	Final	Initial	Final
2012	8 May	1.2	1.7	1.4	1.6	1.4	1.2	1.4	1.1
	23 May	1.6	1.4	1.4	1.3	1.7	1.4	1.4	1.4
	10 Jun	1.6	0.8	1.2	1.3	1.1	2.5	1.0	1.9
	23 Jun	4.1	7.4	2.9	3.6	2.0	2.2	1.5	1.3
	4 Jul	1.1	1.8	1.3	4.3	1.2	2.3	1.3	1.4
	20 Jul	1.3	1.1	1.1	1.7	1.5	1.5	1.8	1.4
	7 Aug	1.3	1.1	1.8	1.0	1.5	1.3	1.3	2.1
	27 Aug	0.9	0.5	1.2	0.8	1.1	1.5	1.4	1.6
	8 Sep	2.2	2.1	1.6	3.4	1.0	2.1	1.4	1.6
	20 Sep	1.6	2.8	1.6	1.3	1.5	2.5	1.4	n. d.
2013	22 May	0.6	0.5	0.9	0.5	1.0	0.6	1.1	1.0
	5 Jun	0.3	0.4	0.3	0.8	0.7	0.9	0.7	0.9
	26 Jun	0.4	0.6	0.8	0.9	1.1	2.0	1.2	1.6
	10 Jul	2.6	0.4	1.7	0.9	1.5	0.7	1.5	1.2
	22 Jul	1.9	1.5	1.5	1.8	1.5	1.4	1.3	1.3
	7 Aug	1.2	0.9	2.4	4.7	2.8	5.1	3.3	3.5
	19 Aug	0.6	0.3	0.7	0.3	1.1	1.0	1.4	1.1
6 Sep	4.2	1.0	1.5	1.4	1.3	1.9	1.5	1.5	

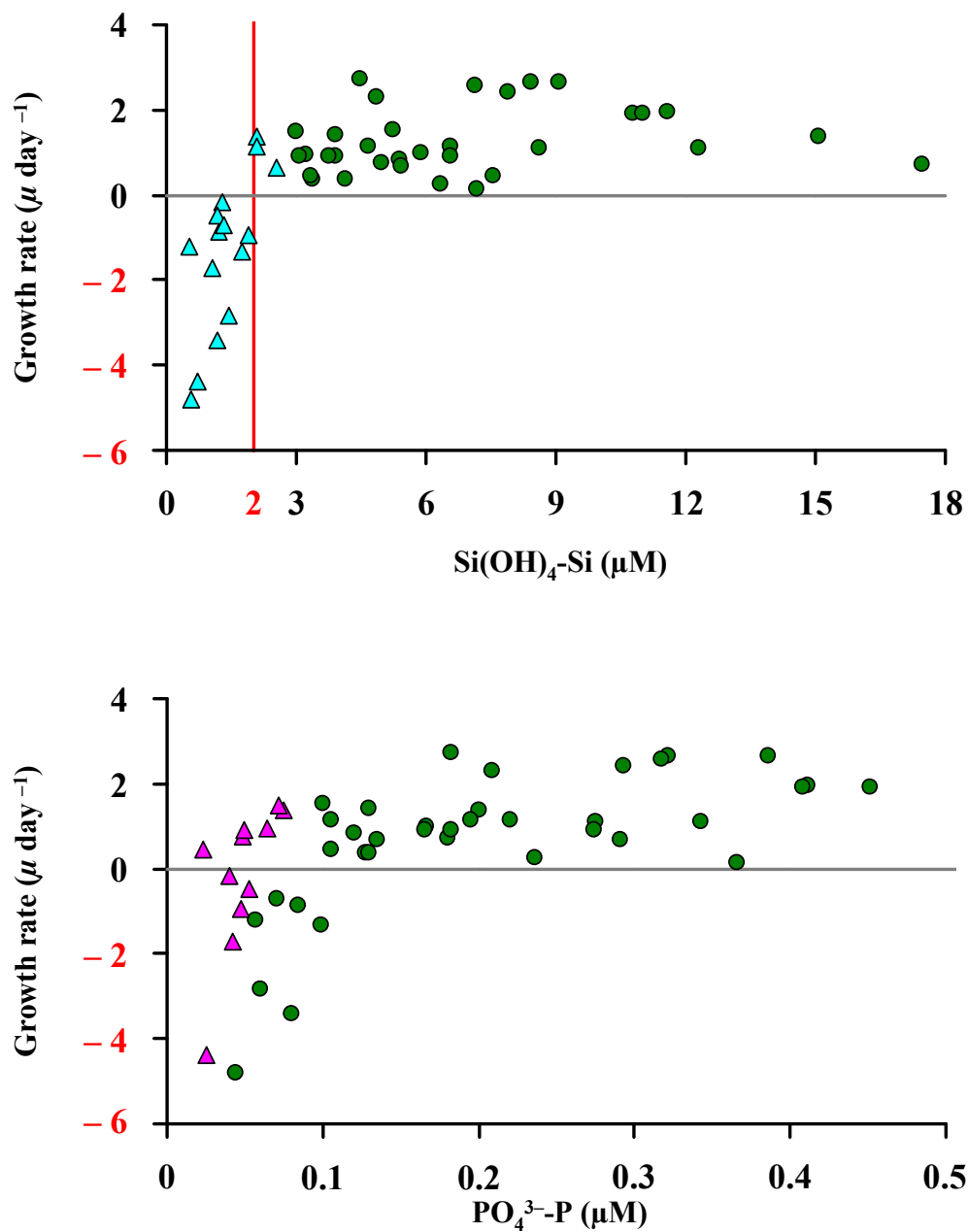


Figure 14 The growth rates of *Coscinodiscus* spp. versus Si(OH)₄-Si (upper) and PO₄³⁻-P concentrations (lower). Blue triangles (▲) denote the growth rates when Si was deficient (Si < 3 μM , Si/N < 1, Justić *et al.*, 1995). Purple triangles (▲) denote the growth rates when P was deficient (P < 0.1 μM , N/P and Si/P > 22, Justić *et al.*, 1995).

Table 9 Coefficients of Spearman rank correlations between nutrients concentrations and the growth rates of microphytoplankton.

Species	DIN		PO ₄ ³⁻ -P		Si(OH) ₄ -Si	
	>1 μM	<1 μM	>0.1 μM	<0.1 μM	>3 μM	<3 μM
<i>Coscinodiscus</i> spp.	0.631	n.d.	0.395*	0.250*	0.258*	0.689*
<i>Chaetoceros</i> spp.	0.435	n.d.	0.385*	0.828*	0.203*	0.184*
<i>Pseudo-nitzschia</i> spp.	0.367	n.d.	0.237*	0.708*	0.270*	0.125*
<i>Ceratium furca</i>	0.007	n.d.	0.021	0.060	0.248	0.409
<i>Ceratium fusus</i>	-0.353	n.d.	-0.345	0.336	0.125	-0.494

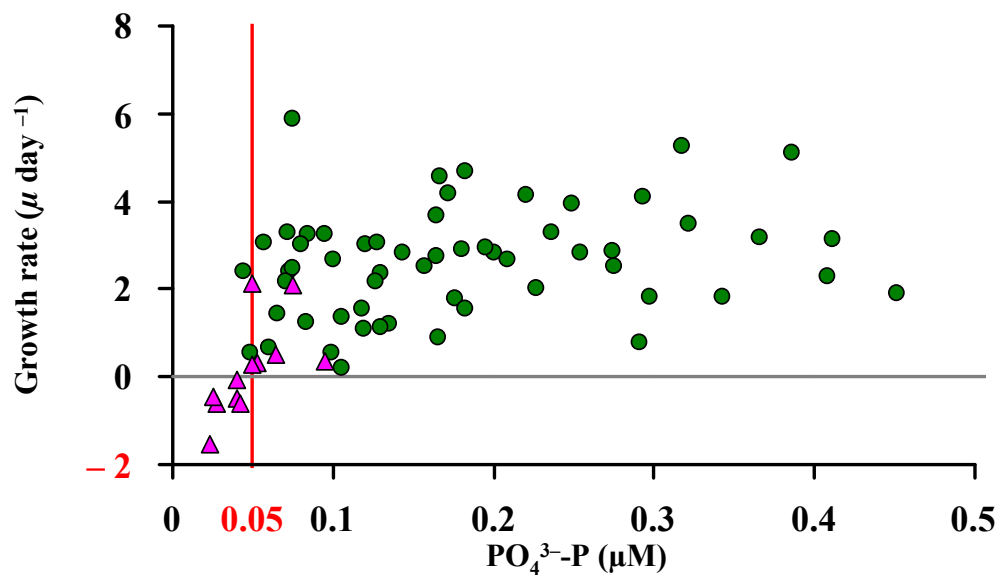
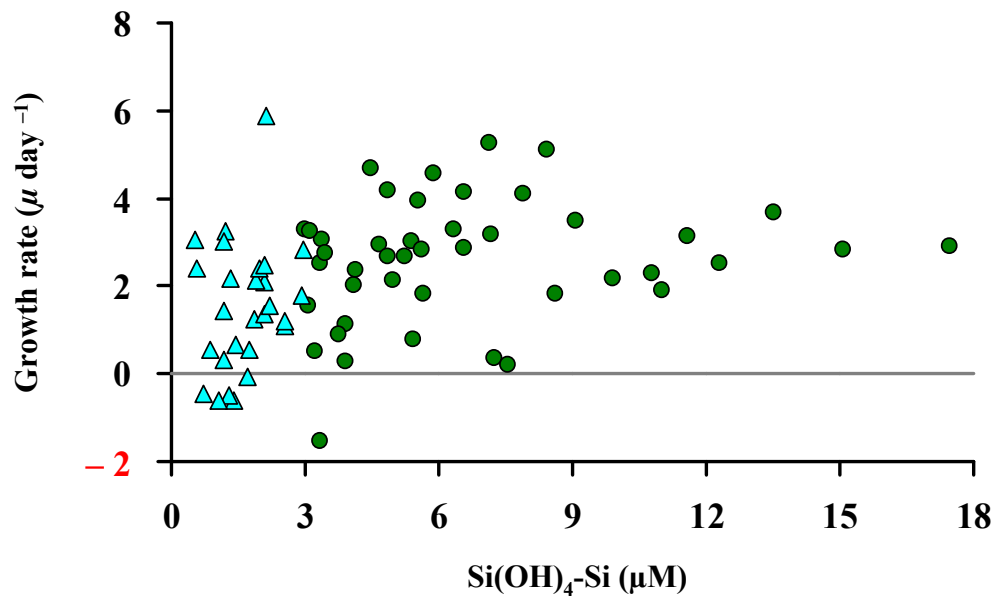


Figure 15 The growth rates of *Chaetoceros* spp. versus $\text{Si(OH)}_4\text{-Si}$ (upper) and $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ concentrations (lower). Blue triangles (\blacktriangle) denote the growth rates when Si was deficient ($\text{Si} < 3 \mu\text{M}$, $\text{Si/N} < 1$, Justić *et al.*, 1995). Purple triangles (\blacktriangle) denote the growth rates when P was deficient ($\text{P} < 0.1 \mu\text{M}$, N/P and $\text{Si/P} > 22$, Justić *et al.*, 1995).

までは正の値、0.05 μM 未満で負の値を示し、その増殖が律速した (Figure 15)。小型珪藻 *Chaetoceros* spp. の比増殖速度は、P 非欠乏区と P 欠乏区で有意な正の相関関係が認められた (Table 9)。

小型珪藻 *Pseudo-nitzschia* spp. は、小型珪藻 *Chaetoceros* spp. 同様に実験開始時の Si 欠乏区のほとんどで増殖が認められ、Si 欠乏による増殖が制限される傾向は見出せなかった (Figure 16)。実験開始時の P 欠乏区で小型珪藻 *Pseudo-nitzschia* spp. の比増殖速度は、 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 濃度が 0.04 μM までは正の値 ($\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 濃度が 0.04 μM 時、 $\mu\text{day}^{-1}=0.00$)、 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 濃度が 0.03 μM 未満で負の値を示した (Figure 16)。小型珪藻 *Pseudo-nitzschia* spp. の比増殖速度は、P 欠乏区で有意な正の相関関係が認められた (Table 9)。

渦鞭毛藻 *Ceratium furca*、*C. fusus* の比増殖速度は、 $\text{Si(OH)}_4\text{-Si}$ ならびに $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ の初期濃度が高い場合でも負の値を示し、初期濃度が低い場合でも正の値を示すなど (Figures 17, 18)、珪藻のような傾向は見出せなかった。

IV-4 考察

培養実験により、マイクロ植物プランクトンの増殖に影響する栄養塩類 (特に $\text{Si(OH)}_4\text{-Si}\cdot\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$) 間の相互作用が示された。そこで、第 III 章で立てた仮説 (1) 春季ブルーム中に優占種が大型珪藻から小型珪藻へと遷移したのは、Si 欠乏による大型珪藻の増殖制限を受けた結果によるもの、(2) 春季ブルームの終焉は P 欠乏による全珪藻の増殖制限を受けた結果によるものについて、本実験で得られた結果を基にそれぞれ検証し、マイクロ植物プランクトン群集と栄養塩環境との因果関係を明らかにする。さらに、小型珪藻による夏季ブルームの発生要因についても、第 III 章ならびに本実験で得られた結果を基に再考察する。

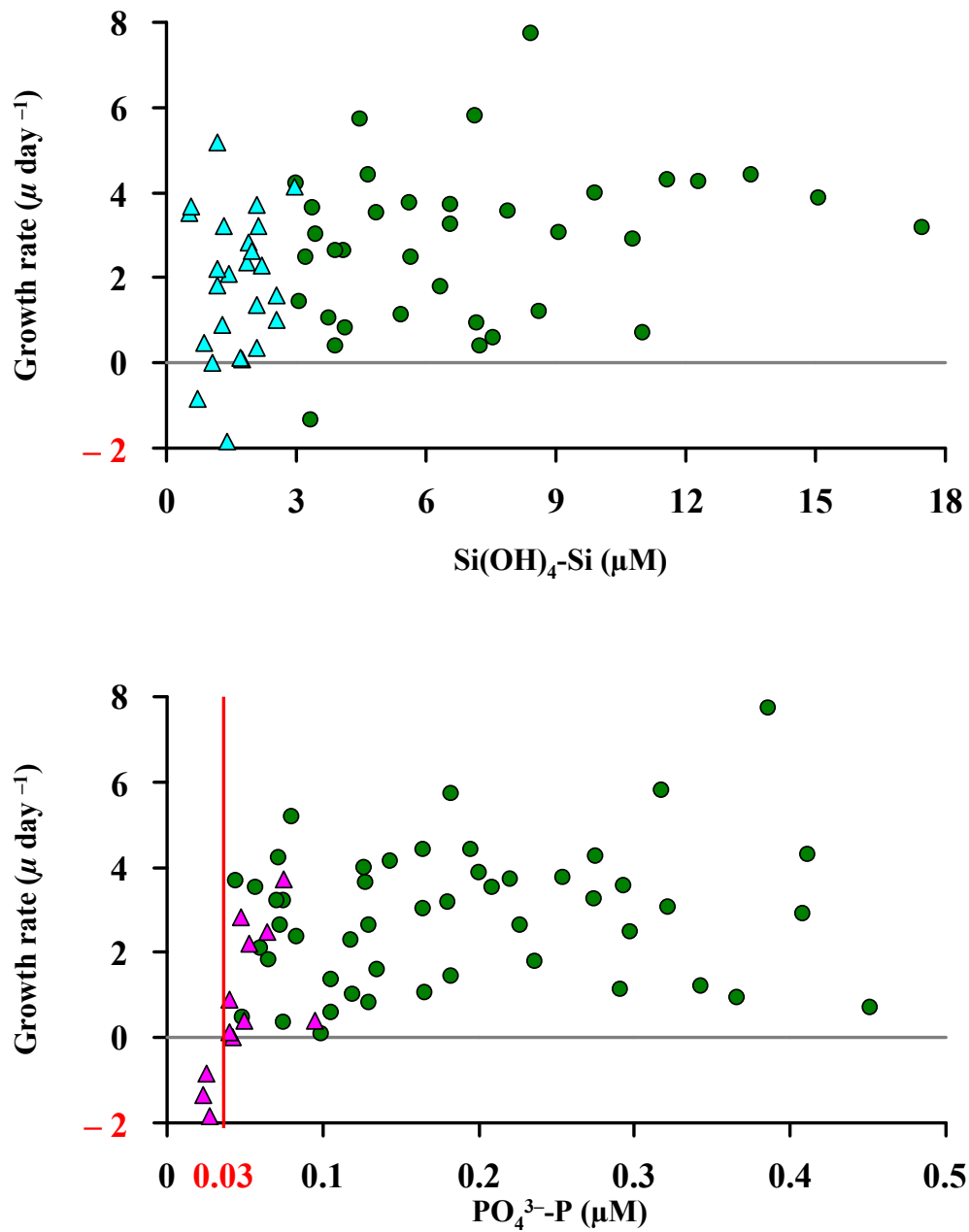


Figure 16 The growth rates of *Pseudo-nitzschia* spp. versus Si(OH) $_4$ -Si (upper) and PO $_4^{3-}$ -P concentrations (lower). Blue triangles (\blacktriangle) denote the growth rates when Si was deficient (Si < 3 μ M, Si/N < 1, Justić *et al.*, 1995). Purple triangles (\blacktriangle) denote the growth rates when P was deficient (P < 0.1 μ M, N/P and Si/P > 22, Justić *et al.*, 1995).

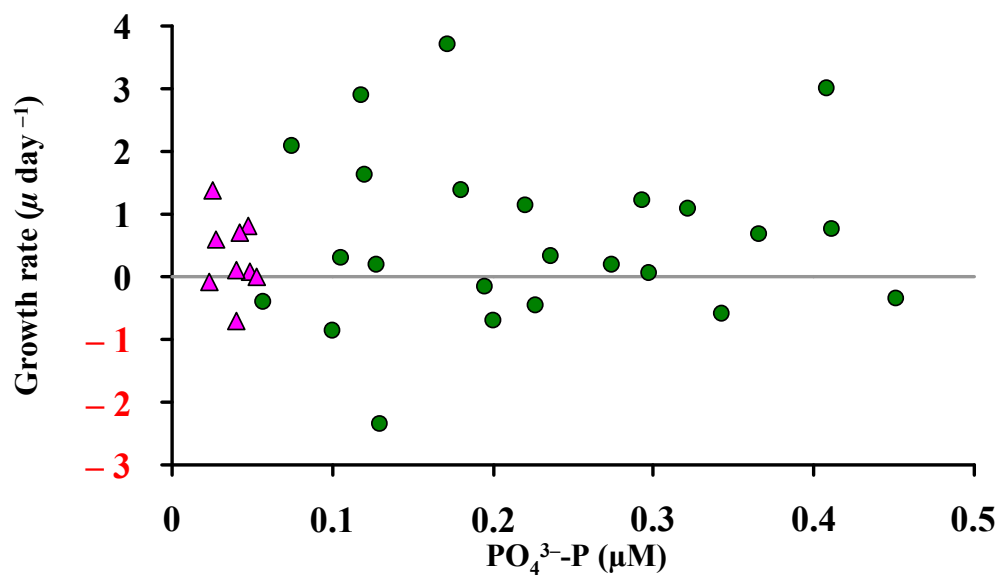
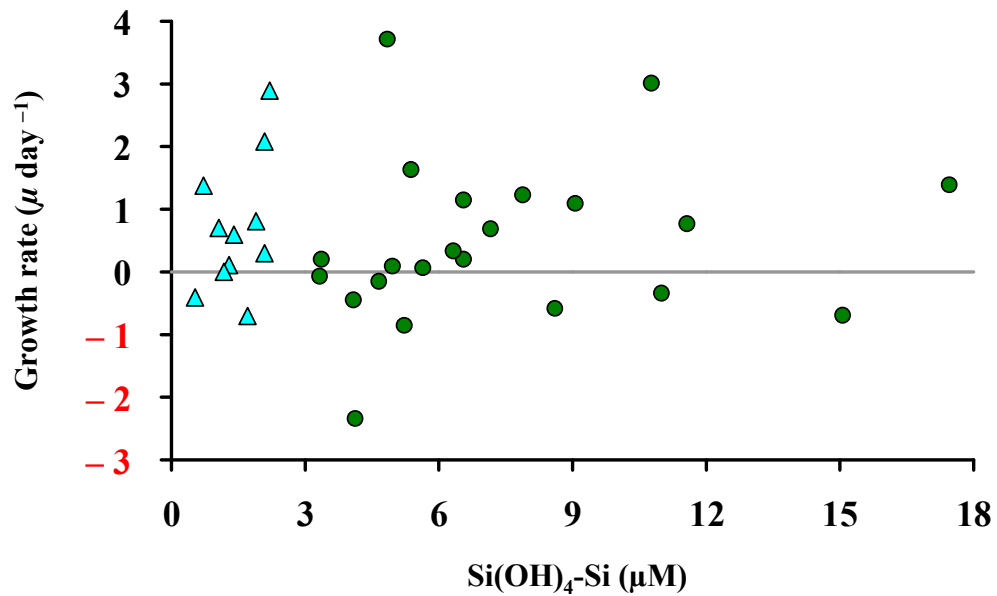


Figure 17 The growth rates of *Ceratium furca* versus $\text{Si(OH)}_4\text{-Si}$ (upper) and $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ concentrations (lower). Blue triangles (\blacktriangle) denote the growth rates when Si was deficient ($\text{Si} < 3 \mu\text{M}$, $\text{Si/N} < 1$, Justić *et al.*, 1995). Purple triangles (\blacktriangle) denote the growth rates when P was deficient ($\text{P} < 0.1 \mu\text{M}$, N/P and $\text{Si/P} > 22$, Justić *et al.*, 1995).

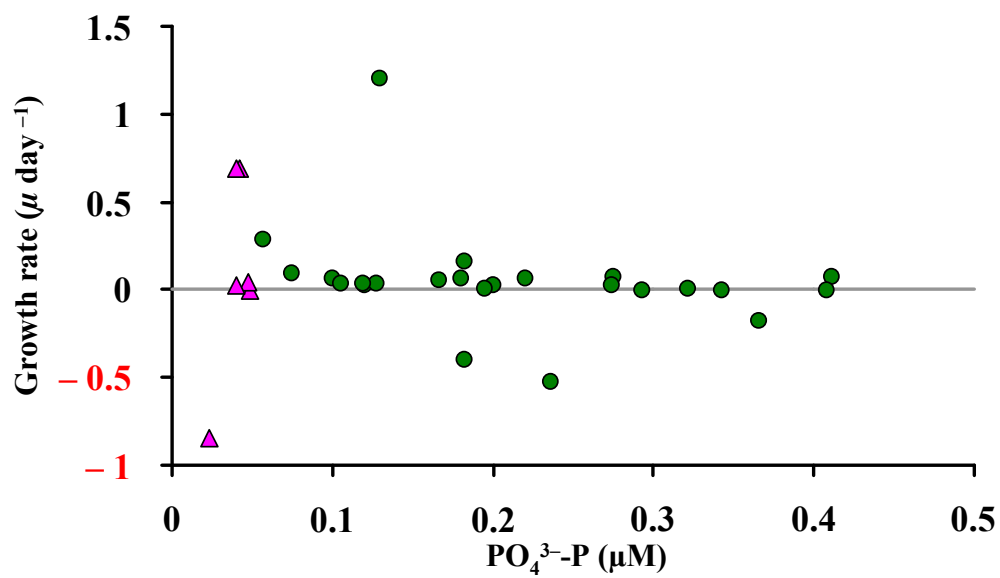
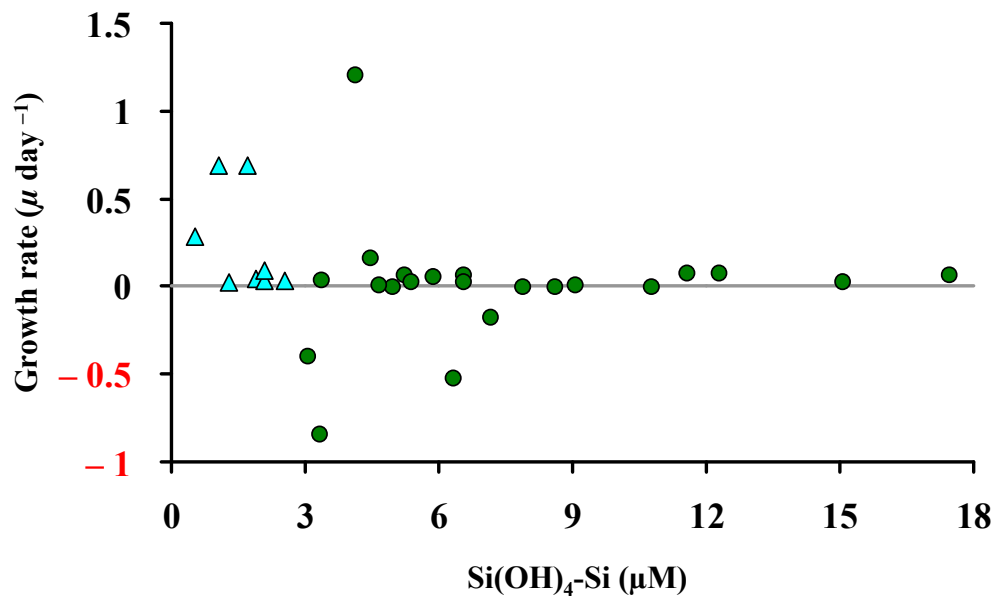


Figure 18 The growth rates of *Ceratium furca* versus $\text{Si(OH)}_4\text{-Si}$ (upper) and $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ concentrations (lower). Blue triangles (\blacktriangle) denote the growth rates when Si was deficient ($\text{Si} < 3 \mu\text{M}$, $\text{Si/N} < 1$, Justić *et al.*, 1995). Purple triangles (\blacktriangle) denote the growth rates when P was deficient ($\text{P} < 0.1 \mu\text{M}$, N/P and $\text{Si/P} > 22$, Justić *et al.*, 1995).

IV-4-1 春季ブルーム

第 III 章で述べた通り、春季ブルーム中、マイクロ植物プランクトン群集の優占種が大型珪藻から小型珪藻に遷移した際、現場海域では Si 欠乏 ($\text{Si(OH)}_4\text{-Si}$ 濃度が $3 \mu\text{M}$ 未満、 Si/N が 1 未満) が確認された (Figure 10)。培養実験において、大型珪藻 *Coscinodiscus* spp. の増殖は Justić *et al.* (1995) が報告した珪藻の増殖が制限される条件 ($\text{Si(OH)}_4\text{-Si}$ 濃度が $3 \mu\text{M}$ 未満、 Si/N が 1 未満) より低い $\text{Si(OH)}_4\text{-Si}$ 濃度が $2 \mu\text{M}$ 未満、 Si/N が 1 未満で律速した (Figure 14)。また、小型珪藻 *Chaetoceros* spp. と *Pseudo-nitzschia* spp. は、Si 欠乏の環境下 ($\text{Si(OH)}_4\text{-Si}$ 濃度が $3 \mu\text{M}$ 未満、 Si/N が 1 未満) でその増殖が制限されなかった (Figures 15, 16)。むしろ、Si 欠乏時の平均の比増殖速度 ($\mu \text{ day}^{-1}$) がそれぞれ 1.5 (*Chaetoceros* spp.)、1.8 (*Pseudo-nitzschia* spp.) を示し、むしろ助長された (Figures 15, 16)。この 2 属はともに細胞サイズが小さいため、自己の殻を形成する上で大型珪藻ほどには $\text{Si(OH)}_4\text{-Si}$ を必要としないと考えられる。実際に、*Chaetoceros* spp. ならびに *Pseudo-nitzschia* spp. の比増殖速度と実験開始時の Si 欠乏区 ($\text{Si(OH)}_4\text{-Si}$ 濃度 $3 \mu\text{M}$ 未満、 Si/N が 1 未満) ならびに実験開始時の Si 非欠乏区の間にはそれぞれ有意差は認められなかった (Table 9)。このことから、小型珪藻 *Chaetoceros* spp. と *Pseudo-nitzschia* spp. は、 $\text{Si(OH)}_4\text{-Si}$ 濃度が $3 \mu\text{M}$ 未満で増殖が制限されるという仮説 (Justić *et al.*, 1995) に反して、 $3 \mu\text{M}$ 未満でも増殖制限を受けないことが明らかとなった。以上の結果から、Si 欠乏 ($\text{Si(OH)}_4\text{-Si}$ 濃度が $2 \mu\text{M}$ 未満、 Si/N が 1 未満) で大型珪藻の増殖が制限されるが (Figure 14)、Si 欠乏で小型珪藻 *Chaetoceros* spp. と *Pseudo-nitzschia* spp. の増殖が制限されないため (Figures 15, 16)、優占種が遷移したことが立証された。

続いて、春季ブルームの終焉が何に起因するものであるのかについて考察する。春季ブルーム後期には、すでに $\text{Si(OH)}_4\text{-Si}$ 濃度は低く、 $2 \mu\text{M}$ 未満であり大型珪藻の増殖が制限され、小型珪藻がマイクロ植物プランクトン群集内で優占したこと

を述べた (Figures 7, 8)。そして、本実験で小型珪藻 *Chaetoceros* spp. と *Pseudo-nitzschia* spp. の増殖が制限される PO_4^{3-} -P 濃度はそれぞれ 0.05 μM 未満と 0.03 μM 未満 (Figures 15, 16) であり、Justić *et al.* (1995) の報告値 (PO_4^{3-} -P 濃度が 0.1 μM 未満) よりもさらに低いことが明らかとなった。各年の春季ブルーム終焉時には PO_4^{3-} -P 濃度は概ね 0.03~0.05 μM を示し、この濃度で *Chaetoceros* spp. と *Pseudo-nitzschia* spp. の増殖が制限されたことを意味する。以上を踏まえると、Si 欠乏 (大型珪藻の増殖を制限) と P 欠乏 (小型珪藻の増殖を制限) によって春季ブルームが終焉したことが示唆された。

IV-4-2 夏季ブルーム

夏季の上層では、季節躍層の発達した結果底層からの栄養塩の供給が絶たれ、栄養塩類、特に P が欠乏する (PO_4^{3-} -P 濃度が 0.1 μM 未満)。この濃度は、Justić *et al.* (1995) の論じた珪藻の増殖を制限する濃度 (PO_4^{3-} -P 濃度が 0.1 μM 未満) に近いものであるにもかかわらず、本調査海域では小型珪藻による夏季ブルームが発生した (Figures 7, 8, 12, 13)。このブルームを形成した要因として、本海域ではさほど重要ではない河川水流入による栄養塩類の供給の可能性が示唆された (田代, 2004; 清岡, 2004; 大野, 2005; 坂澤, 2006; 福山, 2010)。しかし、本実験より、夏季ブルームを形成した小型珪藻 *Chaetoceros* spp. と *Pseudo-nitzschia* spp. はさらに低い濃度 (PO_4^{3-} -P 濃度が 0.03~0.05 μM 未満) でなければ増殖が制限されないことが明らかとなった (Figures 15, 16)。なお、夏季ブルーム発生中の有光層での PO_4^{3-} -P 濃度は 0.05 μM 以上だったことから、小型珪藻 *Chaetoceros* spp. と *Pseudo-nitzschia* spp. は P 欠乏によって増殖が制限されることがなく、夏季ブルームを形成したと推察される。

IV-4-3 渦鞭毛藻

渦鞭毛藻 *Ceratium furca* と *C. fusus* の両種の比増殖速度と栄養塩類濃度との関係から、栄養塩類濃度が両種の増殖の制限要因になりえないことが示唆された (Table 9, Figures 17, 18)。したがって、渦鞭毛藻の増減を左右する濃度比 Si/N (Egge & Aksnes, 1992; Béthoux *et al.*, 2002; Yunev *et al.*, 2007; 吉田・石丸, 2008) に着目し、*C. furca* と *C. fusus* の増殖への影響を検討した。

Ceratium furca と *C. fusus* の比増殖速度と実験開始時の Si/N の間には、大型珪藻 *Coscinodiscus* spp. (Figure 14) や小型珪藻 *Chaetoceros* spp. (Figure 15)、*Pseudo-nitzschia* spp. (Figure 16) と栄養塩類濃度との関係のように、明確な関係を確認できなかった (Figure 19)。したがって、栄養塩類濃度比 Si/N もまた両種の比増殖速度を左右しないことが示唆された (Figure 19)。

Ceratium furca と *C. fusus* の増殖に、栄養塩類濃度 ($\text{Si(OH)}_4\text{-Si}$ 、 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$)、栄養塩類濃度比 Si/N は直接関係しないものと考えられたが、両種の増殖が負の値を示すことがあった (Figures 17, 18, 19)。したがって、両種の増殖を左右するものとして、他の環境要因が存在することが示唆された。例えば、一部の渦鞭毛藻 (*Alexandrium* spp.、*Ceratium* spp.、*Prorocentrum* spp. など) は躍層が発達した環境を好む (Gentien *et al.*, 2005; Corcoran & Shipe, 2011; Du *et al.*, 2011) ことが報告されているが、その要因については明らかにされていない。したがって、渦鞭毛藻の季節消長については、今後も精査する必要がある。

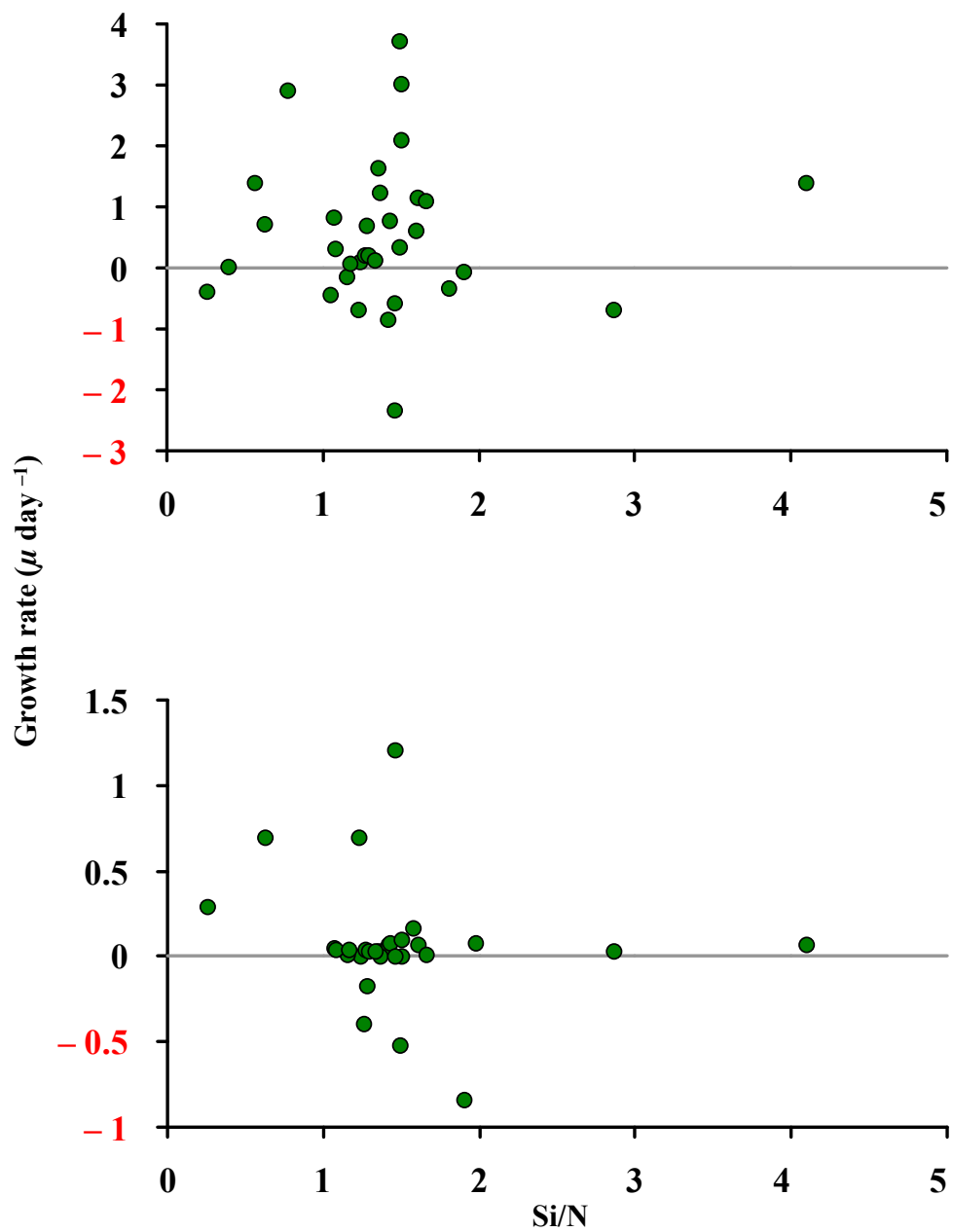


Figure 19 The growth rate of *Ceratium furca* (upper) and *C. fusus* (lower) versus Si/N.

第 V 章 マイクロ植物プランクトンのバイオマスの推定

V-1 はじめに

我が国は世界 6 番目の排他的経済水域面積を有する海洋国家である。漁場としては世界 3 大漁場の 1 つであり、漁業国としての基礎をなし、水産生物資源の自給率は近年増加傾向にある（水産庁, 2009）。この水産生物資源の多くは海洋生態系の上位に位置し、食物連鎖を介して植物プランクトン（特にマイクロサイズ）に依存している（關, 1996）。したがって、水産資源管理の観点からマイクロ植物プランクトンのバイオマスを把握することは重要である（山田・梶原, 2004）。しかし、国内でのマイクロ植物プランクトンのバイオマスは Chl-*a* 濃度から推定する方法（Uye *et al.*, 1999; 奥津, 2008; Ara & Hiromi, 2009 など）が主流であり、マイクロ植物プランクトンのバイオマスに関する報告自体が乏しい。そこで、本章では、国内では知見の乏しいマイクロ植物プランクトン群集のバイオマスを推定することを目的とした。

V-2 方法

V-2-1 観測定点・期間

観測は、第 I 章と同様の期間・頻度に同観測定点で行った。

V-2-2 マイクロ植物プランクトン (>20 μm)

マイクロ植物プランクトンの試料は III-2-2 で記した方法と同様の処理を施し、生物顕微鏡下で同定・計数・計測（細胞サイズ）を行った。なお、細胞サイズの計測は倍率×200 倍で 1 属につき 50 細胞まで行った。

各属ならびに種の細胞容積に対する炭素量 ($C, \text{pg C cell}^{-1}$) は、算出した細胞容

積 ($V, \mu\text{m}^3$) から Menden-Deuer & Lessard (2000) ならびに Strathmann (1967) の式を用いて算出し (Table 10)、バイオマス ($\mu\text{g C L}^{-1}$) を推定した。

V-2-3 データ解析

Chl-*a* ($>20 \mu\text{m}$) 濃度とマイクロ植物プランクトンのバイオマスとの関係は、期間全体ならびに季節毎 (冬季: 12~2 月; 春季: 3~5 月; 夏季: 6~9 月; 秋季: 10~11 月) に回帰分析 (2 変量解析) を行い、その勾配の比から求めた。

V-3 結果

V-3-1 マイクロ植物プランクトン ($>20 \mu\text{m}$) のバイオマス

2008 年 4 月~2013 年 9 月までのマイクロ植物プランクトン群集全体 ($>20 \mu\text{m}$) のバイオマスは、 $0.02 \sim 316.61 \mu\text{g C L}^{-1}$ (平均 \pm SD: $16.84 \pm 26.30 \mu\text{g C L}^{-1}$) の間で変動した (Figure 20)。マイクロ植物プランクトン群集全体のバイオマスは、毎年春季 (3~5 月) に全層 (水深 0~50 m 層)、夏季 (6~9 月) に上層 (水深 20 m 層以浅) でそれぞれ高く、秋季~冬季 (10~2 月) に低かった (ただし、2011 年 10~11 月は除く) (Figure 20)。

本研究期間中、マイクロ植物プランクトン群集全体のバイオマスのうち珪藻が 5.4~100% (平均 76.3%)、渦鞭毛藻が 0~94.6% (平均 23.0%)、珪質鞭毛藻が 0~59.3% (平均 0.7%) をそれぞれ占めた (Figure 20)。毎年冬季~春季 (12~4 月) には、珪藻がマイクロ植物プランクトン群集全体のバイオマスのうち 80%以上を占め、晩春~夏季 (5~9 月) には、渦鞭毛藻がマイクロ植物プランクトン群集全体のバイオマスのうち 60%以上を占めた。秋季 (10~11 月) には、珪藻がマイクロ植物プランクトン群集全体のバイオマスのうち 50~60%を占め、その残り

Table 10 Conversion factor or formulae to estimate carbon weight from biovolume (V , μm^3) for microphytoplankton.

Plankton	Conversion factors or formulae	Reference
Diatoms ($V < 3,000 \mu\text{m}^3$)	$0.288 V^{0.811} \text{ pg C cell}^{-1}$	Menden-Deuer & Lassard (2000)
Diatoms ($V > 3,000 \mu\text{m}^3$)	$0.117 V^{0.881} \text{ pg C cell}^{-1}$	Menden-Deuer & Lassard (2000)
Dinoflagellates	$0.760 V^{0.819} \text{ pg C cell}^{-1}$	Menden-Deuer & Lassard (2000)
Silicoflagellates	$\log_{10} \text{ pg C cell}^{-1} = 0.866 \log_{10} V - 0.460$	Strathmann (1967)

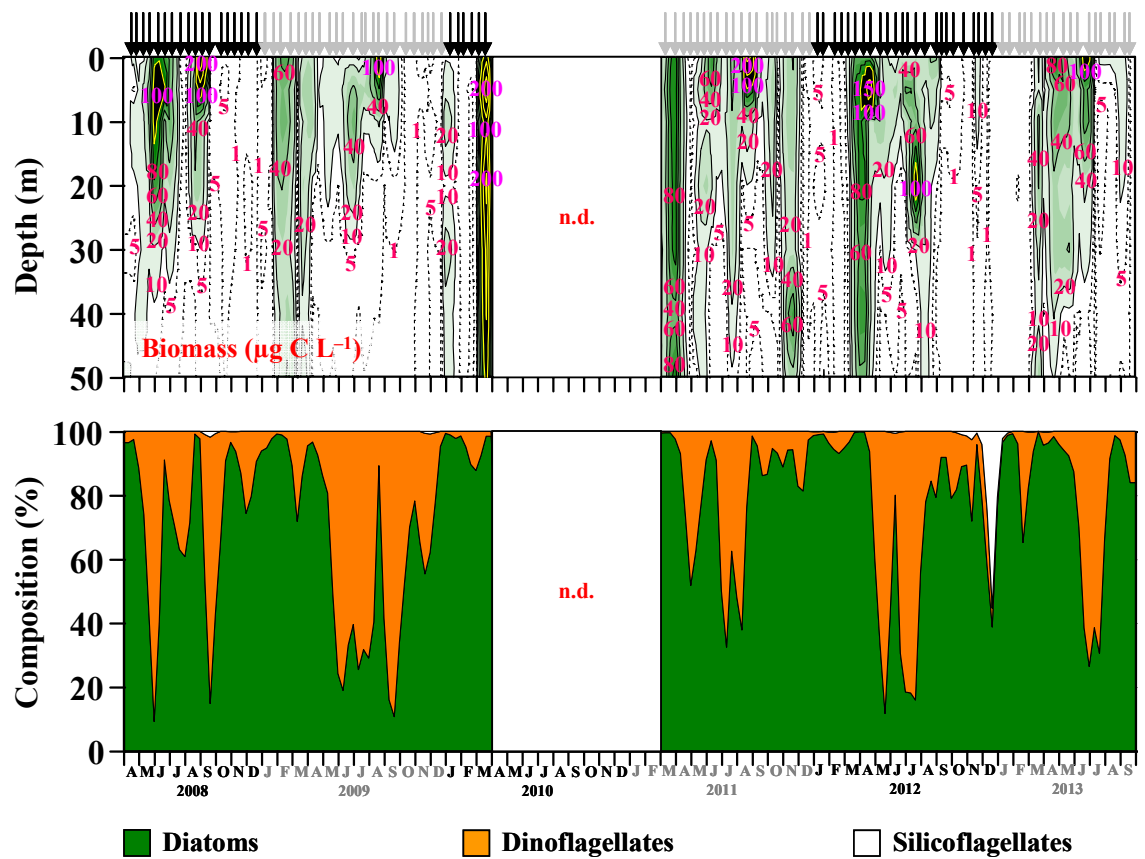


Figure 20 Seasonal variations in vertical profile of biomass of the total microphytoplankton ($>20 \mu\text{m}$) (upper) and mean composition at 0–50 m depth (lower) in Sagami Bay, from April 2008 to September 2013. Allows denote sampling dates.

を渦鞭毛藻が占めた (Figure 20)。

V-3-2 珪藻 (>20 μm)

珪藻全体 (>20 μm) のバイオマスは、0.02 ~ 314.68 $\mu\text{g C L}^{-1}$ (平均 \pm SD: 13.79 \pm 25.64 $\mu\text{g C L}^{-1}$) の間で変動した (Figure 21)。冬季 (12 ~ 2 月) には、珪藻全体のバイオマスは全層で低く (平均 \pm SD: 5.96 \pm 10.81 $\mu\text{g C L}^{-1}$)、*Coscinodiscus* spp. が珪藻全体のバイオマスのうち 1.9 ~ 88.2% (平均 33.8%)、*Chaetoceros* spp. が 0.5 ~ 68.6% (平均 20.0%)、*Ditylum* spp. が 0 ~ 78.5% (平均 10.4%) をそれぞれ占めた (Figure 21)。

春季 (3 ~ 5 月) には、珪藻全体のバイオマスは全層で高く (平均 \pm SD: 26.60 \pm 42.53 $\mu\text{g C L}^{-1}$)、時には 90 $\mu\text{g C L}^{-1}$ 以上だった。これほどの高バイオマスの時には、大型珪藻 *Ceratulina* spp. (*C. dentata* Hasle in Hasle & Syvertsen 1980、*C. pelagica* (Cleve) Hendey 1937)、*Coscinodiscus* spp.、*Ditylum* spp.、*Eucampia zodiacus* が珪藻全体のバイオマスのうち 32.6 ~ 90.2% を占めた (Figure 21)。3 ~ 4 月には大型珪藻 *Ceratulina* spp.、*Coscinodiscus* spp.、*Ditylum* spp.、*Eucampia zodiacus* が珪藻全体のバイオマスのうち 8.2 ~ 90.6% (平均 55.2%) を占め、5 月には *Chaetoceros* spp. と *Pseudo-nitzschia* spp. が珪藻全体のバイオマスのうち 42.1 ~ 83.9% (平均 63.2%) を占めた (Figure 21)。

夏季 (6 ~ 9 月) には、水深 20 m 層以浅で珪藻全体のバイオマスが高く (平均 \pm SD: 23.25 \pm 33.41 $\mu\text{g C L}^{-1}$)、*Coscinodiscus* spp. が珪藻全体のバイオマスのうち 0.9 ~ 99.0% (平均 56.2%)、*Chaetoceros* spp. が 0.2 ~ 96.0% (平均 25.0%) をそれぞれ占めた (Figure 21)。

秋季 (10 ~ 11 月) には、2011 年を除いて全層で珪藻全体のバイオマスは低かった (平均 \pm SD: 1.39 \pm 2.51 $\mu\text{g C L}^{-1}$)。珪藻全体のバイオマスのうち *Coscinodiscus*

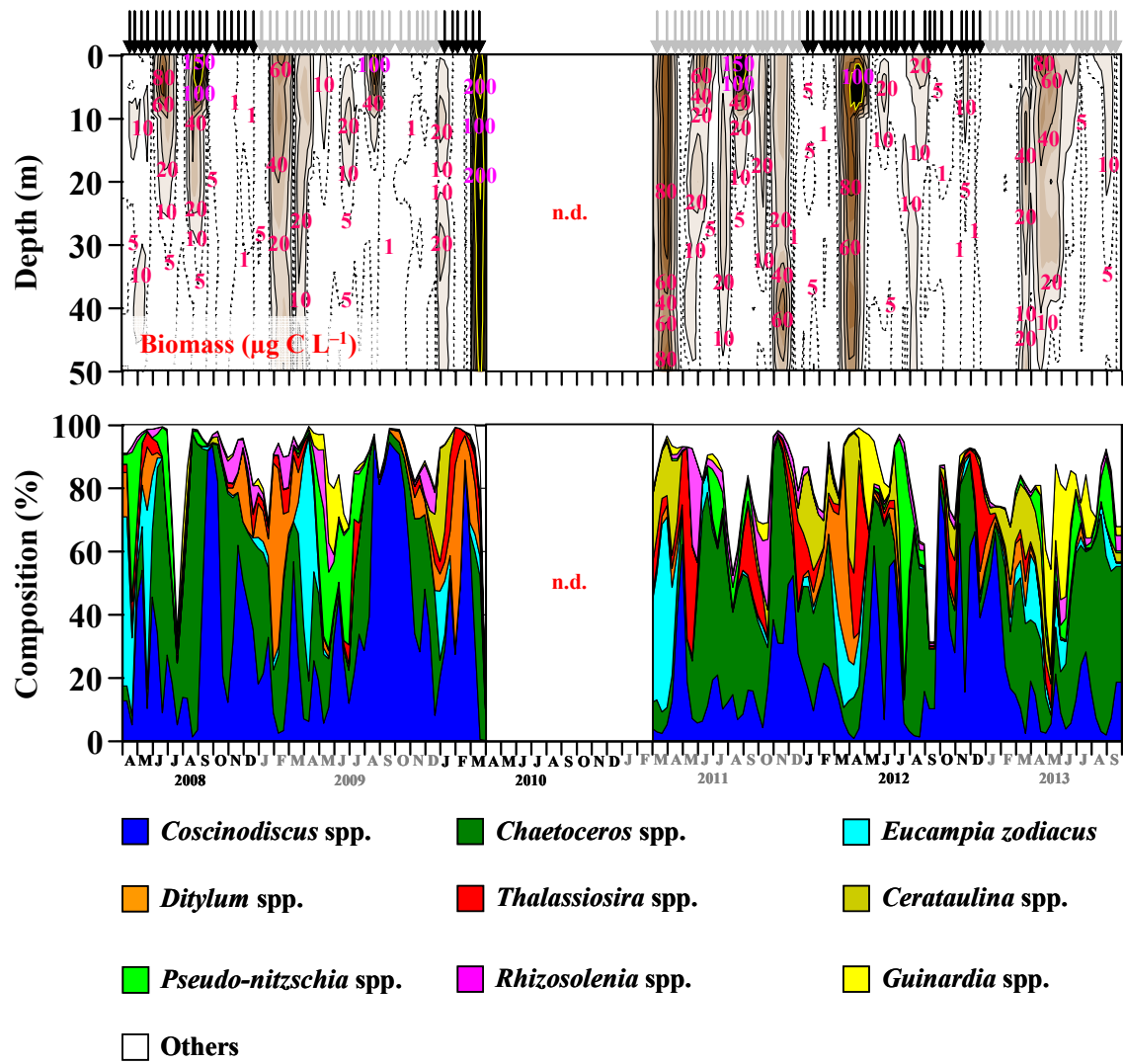


Figure 21 Seasonal variations in vertical profile of biomass of the total diatoms ($>20 \mu\text{m}$) (upper) and mean composition at 0–50 m depth (lower) in Sagami Bay, from April 2008 to September 2013. Allows denote sampling dates.

spp.が 1.6~94.3% (平均 41.9%)、*Chaetoceros* spp.が 0.8~76.6% (平均 33.3%) をそれぞれ占めた (Figure 21)。

V-3-3 渦鞭毛藻 (>20 μm)

渦鞭毛藻全体 (>20 μm) のバイオマスは、0~131.33 μg C L⁻¹ (平均±SD: 3.04±8.02 μg C L⁻¹) の間で変動した (Figure 22)。渦鞭毛藻全体のバイオマスは、晩春~夏季 (5~9 月) に水深 20 m 層以浅で高く、秋季~春季 (11~4 月) に全層で低い季節変遷を毎年呈した (Figure 22)。

全季節を通じて *Ceratium* spp.が渦鞭毛藻全体のバイオマスのうち平均 68.1%を占めた。そのうち、冬季 (12~2 月) に全渦鞭毛藻のバイオマスのうち平均 81.7%、春季 (3~5 月) に平均 80.0%、夏季 (6~9 月) に平均 81.0%、秋季 (10~11 月) に平均 74.1%を *Ceratium* spp.がそれぞれ占めた。その残りのほとんどを常時 *Dinophysis* spp.が占めた (Figure 22)。

V-3-4 Chl-*a* (>20 μm) 濃度と全マイクロ植物プランクトンのバイオマスの関係

期間全体ならびに各季節の Chl-*a* (>20 μm) 濃度と全マイクロ植物プランクトンのバイオマスとの間には、有意な正の相関関係が認められた (Figure 23)。得られた回帰式の傾き (MPB/Chl-*a*) より、本海域におけるマイクロ植物プランクトンのバイオマスは、現場 Chl-*a* (>20 μm) 濃度の 27.1 倍に相当することが明らかとなった。また、各季節の MPB/Chl-*a* は異なり、それぞれ 20.4 (冬季: 12~2 月)、20.8 (春季: 3~5 月)、30.3 (夏季: 6~9 月)、37.4 (秋季: 10~11 月) であった (Figure 23)。細胞容積から推定したバイオマスと得られた MPB/Chl-*a* 値を用いて推定したバイオマスの誤差はそれぞれ平均 0.3% (期間全体)、平均 24.7% (冬季)、平均 4.3% (春季)、平均 8.5% (夏季)、平均 35.6% (秋季) だった。

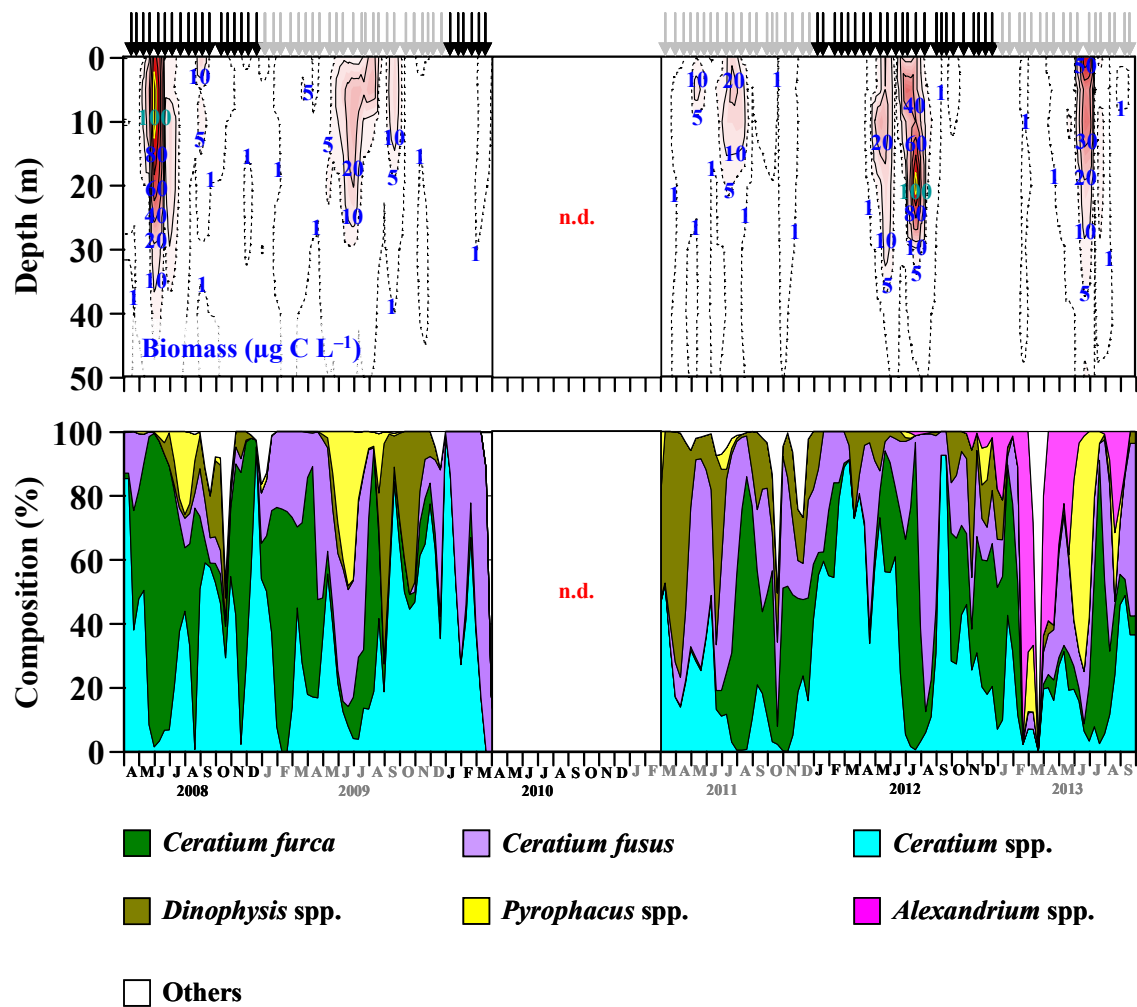


Figure 22 Seasonal variations in vertical profile of biomass of the total dinoflagellates (>20 μm) (upper) and mean composition at 0–50 m depth (lower) in Sagami Bay, from April 2008 to September 2013. Allows denote sampling dates.

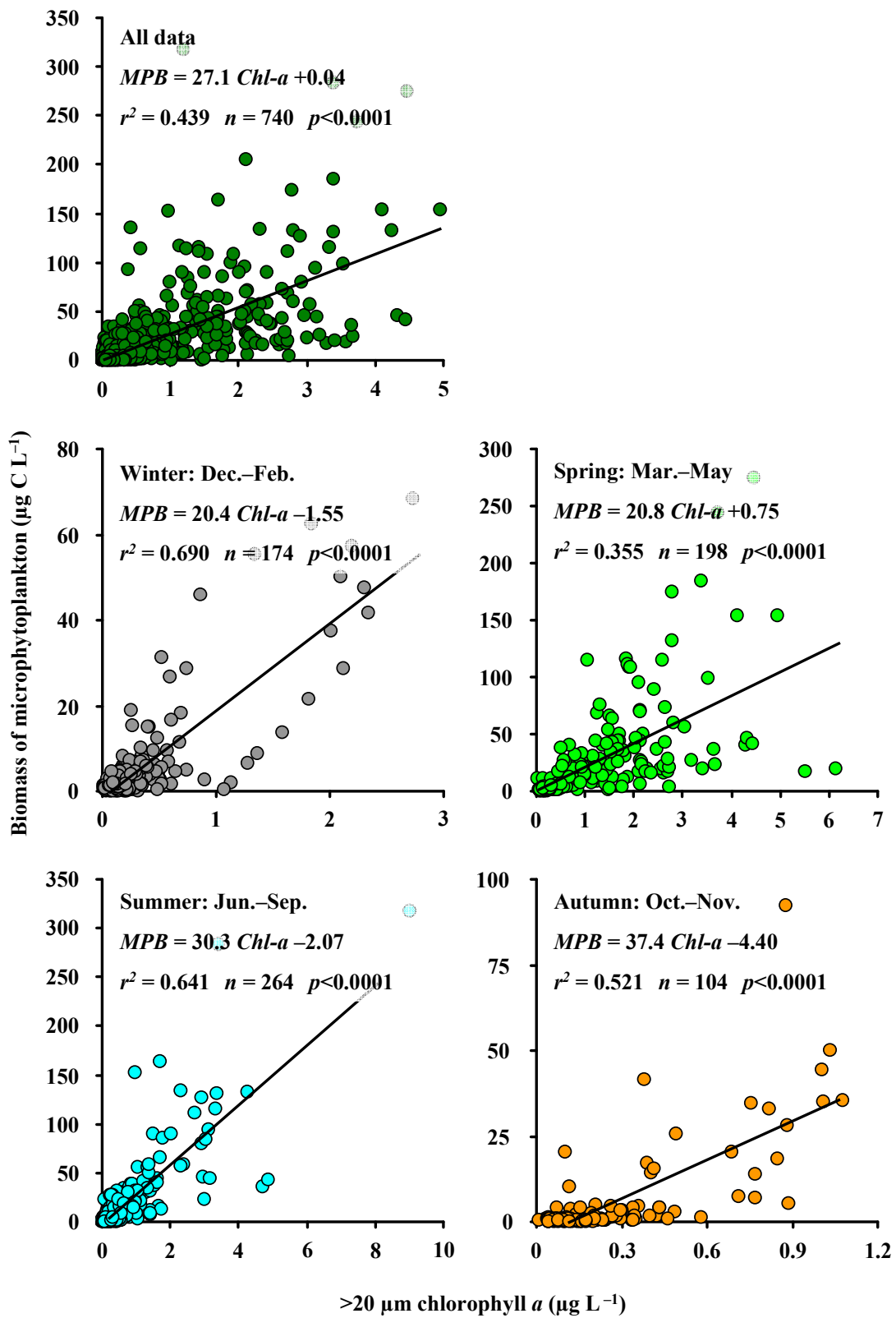


Figure 23 Relationships between biomass of microphytoplankton (*MPB*) and chlorophyll *a* concentration ($>20 \mu\text{m}$) (*Chl-a*) for all sampling dates and in each season of 2008–2013.

V-4 考察

V-4-1 全マイクロ植物プランクトン (>20 μm) バイオマス

海水中には、懸濁粒子や様々な生物群が混在し、採取した試料の中からマイクロ植物プランクトンのみを分離することは技術的に困難である（福山ら, 2014）。そのため、マイクロ植物プランクトンのバイオマスを直接測定する容易な方法はない。したがって、マイクロ植物プランクトン群集全体あるいはサイズ画分した Chl-*a* 濃度を測定し、得られた Chl-*a* 値に係数（平均 40 あるいは 50, Parsons *et al.*, 1984b; Montagnes *et al.*, 1994）を掛けることで推定する方法がとられてきた（Kirchman *et al.*, 1993; Uye *et al.*, 1999 など）。しかし、マイクロ植物プランクトンが含有する葉緑体の体積はその種によって異なるため（大原ら, 2008）、Chl-*a*-炭素変換計数で算出したマイクロ植物プランクトンのバイオマスはあくまで暫定的な目安の可能性はある。国内では、マイクロ植物プランクトンのバイオマスの知見が乏しく、本海域のバイオマスがどれほどの数値を有するのかが不明である。

そこで、本海域でのマイクロ植物プランクトンのバイオマスを同様の方法で推定した他海域のバイオマスと比較を行う（Table 11）。本海域のマイクロ植物プランクトンのバイオマスは、他海域よりも高い、あるいはほぼ同等だった（Table 11）。本海域よりもマイクロ植物プランクトンのバイオマスが低かった海域では、栄養塩類濃度（特に NO_3^- ）が低いため、マイクロ植物プランクトン（珪藻）が増殖に適していなかったからだと報告されている（Gall & Zeldis, 2011; Cerino *et al.*, 2012）。特に、地中海（南アドリア海）では、各種栄養塩類濃度は低く、ほぼ枯渇状態だった（Cerino *et al.*, 2012）。一方、北海道近海では、本海域よりも高バイオマスを示した（Table 11）。Shinada *et al.* (2001, 2005, 2008) が行った調査から、北海道近海では比較的栄養塩類濃度が高い親潮系水が進入するためと推察されている。本海域の栄養塩類濃度は、国内の他海域（播磨灘、瀬戸内海、東京湾など）

Table 11 Biomass of microphytoplankton (MPB) estimated from biovolume in the other area.

Study area	MPB ($\mu\text{g C L}^{-1}$)	Reference
Western subarctic Pacific (Oyashio region)	6.3–330.2	Shinada <i>et al.</i> (2001)
Usujiri off (Hokkaido)	5.8–225.6	Shinada <i>et al.</i> (2005)
Cape Esan (Hokkaido)	4.2–56.1	Shinada <i>et al.</i> (2008)
Gulf of California	3.0–51.1	Zeitzschel (1970)
Arabian Sea	0.04–2.20	Garrison <i>et al.</i> (2000)
Western North Pacific Ocean	1.3–114.0	Yamaguchi <i>et al.</i> (2002)
Adriatic lagoon	<100–347.0	Fanuko & Valčić (2009)
Central Atlantic Ocean	11.0–17.0	Huete-Ortega <i>et al.</i> (2011)
New Zealand continental shelf	1.0–49.3	Gall & Zeldis (2011)
Mediterranean Sea	0.2–63.8	Cerino <i>et al.</i> (2012)
Sagami Bay	0.02–314.68	this study

に比べてそれほど高くないが (Figure 3)、珪藻が十分に増殖できる環境だったため、高いバイオマスを維持できたと推察される。

マイクロ植物プランクトンのバイオマスの変動は、一部例外はあったが、その出現密度の変動とほぼ同様であった (Figures 6, 20)。しかし、高出現密度・低バイオマスの時期 (例: 2008 年 4 月 23 日、2009 年 7 月 21 日など)、あるいは低出現密度・高バイオマスの時期 (例: 2009 年 8 月 18 日、2010 年 1 月 7 日など) が少なからず確認された (Figures 6, 20)。高出現密度・低バイオマスの時には、小型珪藻 *Pseudo-nitzschia* spp. がマイクロ植物プランクトン全体の出現密度ならびにバイオマスの 85% 以上を占めた (Figures 7, 21)。小型珪藻 *Pseudo-nitzschia* spp. は細胞容積に対する炭素量 (pg C cell^{-1}) が低いため (Table 12)、出現密度が高くてもバイオマスが低かったと推察される。一方、低出現密度・高バイオマスの時には、大型珪藻 *Ceratulina* spp.、*Coscinodiscus* spp.、*Eucampia zodiacus* がマイクロ植物プランクトン全体の出現密度ならびにバイオマスの 70% 以上を占めた (Figures 7, 21)。また、小型珪藻 *Chaetoceros* spp. の出現密度が高かったとき (例: 2008 年 8 月 20 日、9 月 3 日、2011 年 11 月 16 日など)、マイクロ植物プランクトンのバイオマスも高く、*Chaetoceros* spp. がマイクロ植物プランクトン全体の 70% 以上を占めた (Figures 7, 20, 21)。*Chaetoceros* spp. は、*Pseudo-nitzschia* spp. と同様に細胞容積に対する炭素量 (pg C cell^{-1}) は低い (Table 12)、*Pseudo-nitzschia* spp. よりも出現密度が高かったため (Figure 7)、その分バイオマスも高い値を示したと推察される。珪藻の春季ブルームが終焉し、珪藻の出現密度が低い時 (Figure 7) でも、バイオマスは高く、渦鞭毛藻が 70% 以上を占めた (Figure 20)。本海域に限らず、アドリア海 (Fanuko & Valčić, 2009) や地中海 (Cerino *et al.*, 2012) では、珪藻のブルームが終焉した後もバイオマスが高く、渦鞭毛藻が占める割合が高いことが報告されている。特に、2008 年、2009 年の春季ブルームが終焉した後 (Fig. 6) にも、

Table 12 Estimated cellular carbon weight (pg C cell⁻¹) from biovolume for abundance microphytoplankton.

Species	Min.	Max.	Mean ± SD
Diatoms			
<i>Asterionelopsis</i> spp.	0.71×10 ¹	1.13×10 ²	2.96×10 ¹ ± 2.14×10 ¹
<i>Bacillaria</i> spp.	1.64×10 ²	9.36×10 ²	6.32×10 ² ± 3.41×10 ²
<i>Bacteriastrum</i> spp.	0.51×10 ²	2.32×10 ³	5.31×10 ² ± 3.93×10 ²
<i>Biddulphia</i> spp.	0.81×10 ²	1.40×10 ⁶	3.91×10 ⁴ ± 1.59×10 ⁵
<i>Chaetoceros</i> spp.	0.54×10 ¹	1.63×10 ³	2.75×10 ² ± 2.66×10 ²
<i>Climacodium</i> spp.	7.01×10 ¹	4.19×10 ³	1.09×10 ³ ± 8.55×10 ²
<i>Corethron</i> spp.	9.20×10 ²	5.71×10 ⁴	1.28×10 ⁴ ± 1.08×10 ⁴
<i>Coscinodiscus</i> spp.	0.57×10 ²	1.22×10 ⁵	8.91×10 ³ ± 1.57×10 ⁴
<i>Dactyliosolen</i> spp.	0.81×10 ²	3.94×10 ³	1.43×10 ³ ± 7.21×10 ²
<i>Detonula</i> spp.	3.05×10 ²	1.78×10 ³	1.05×10 ³ ± 2.28×10 ²
<i>Ditylum</i> spp.	0.64×10 ²	6.35×10 ⁴	6.25×10 ³ ± 8.56×10 ³
<i>Eucampia zodiacus</i>	1.37×10 ²	2.36×10 ³	4.99×10 ² ± 3.09×10 ²
<i>Gunardia</i> spp.	1.47×10 ³	2.06×10 ⁴	4.04×10 ³ ± 2.78×10 ³
<i>Hemilicotheca tamesis</i>	1.83×10 ²	8.34×10 ²	5.00×10 ² ± 1.76×10 ²
<i>Lauderia</i> spp.	0.81×10 ²	7.40×10 ³	6.93×10 ² ± 7.34×10 ²
<i>Leptocylindrus</i> spp.	0.19×10 ²	6.84×10 ²	1.31×10 ² ± 8.21×10 ¹
<i>Licmophora</i> spp.	0.49×10 ²	6.93×10 ³	3.17×10 ³ ± 1.85×10 ³
<i>Melosira</i> spp.	0.44×10 ²	1.29×10 ⁴	2.24×10 ³ ± 1.24×10 ³
<i>Navicula</i> spp.	0.81×10 ²	4.62×10 ³	1.63×10 ³ ± 1.01×10 ³

Table 12 Continued.

Species	Min.	Max.	Mean \pm SD
Diatoms			
<i>Planktoniella sol</i>	8.05×10^1	8.91×10^2	$8.47 \times 10^2 \pm 6.08 \times 10^2$
<i>Pleurosigma</i> spp.	4.40×10^2	7.36×10^3	$1.47 \times 10^3 \pm 1.16 \times 10^3$
<i>Pseudo-nitzschia</i> spp.	0.58×10^1	5.97×10^2	$5.60 \times 10^1 \pm 4.00 \times 10^1$
<i>Rhizosolenia</i> spp.	0.32×10^2	6.61×10^4	$1.50 \times 10^3 \pm 6.27 \times 10^3$
<i>Skeletonema</i> spp.	0.78×10^1	3.80×10^2	$4.90 \times 10^1 \pm 1.37 \times 10^2$
<i>Stephanopyxis</i> spp.	8.05×10^1	2.43×10^4	$1.09 \times 10^4 \pm 4.88 \times 10^3$
<i>Striatella</i> spp.	3.16×10^2	6.14×10^3	$3.41 \times 10^3 \pm 2.40 \times 10^3$
<i>Thalassionema</i> spp.	1.25×10^1	1.32×10^3	$1.67 \times 10^2 \pm 1.76 \times 10^2$
<i>Thalassiosira</i> spp.	0.38×10^1	3.38×10^3	$6.68 \times 10^2 \pm 5.42 \times 10^2$
<i>Triceratium</i> spp.	5.79×10^3	2.54×10^4	$1.60 \times 10^4 \pm 8.16 \times 10^3$
Dinoflagellates			
<i>Alexandrium</i> spp.	1.25×10^2	4.86×10^3	$1.89 \times 10^3 \pm 8.04 \times 10^2$
<i>Ceratium furca</i>	1.37×10^3	1.51×10^4	$4.09 \times 10^3 \pm 1.69 \times 10^3$
<i>Ceratium fusus</i>	1.37×10^3	2.01×10^4	$4.67 \times 10^3 \pm 2.10 \times 10^3$
<i>Ceratium</i> spp.	1.08×10^3	1.55×10^5	$7.73 \times 10^3 \pm 1.29 \times 10^4$
<i>Dinophysis</i> spp.	1.58×10^3	5.87×10^4	$4.92 \times 10^3 \pm 6.44 \times 10^3$
<i>Dissondinium</i> spp.	1.08×10^2	7.05×10^4	$1.19 \times 10^4 \pm 2.87 \times 10^4$
<i>Pyrocystis</i> spp.	1.25×10^2	1.11×10^3	$4.63 \times 10^2 \pm 5.57 \times 10^2$
<i>Pyrophacus</i> spp.	1.25×10^2	6.38×10^4	$3.20 \times 10^4 \pm 1.52 \times 10^4$
Silicoflagellates	5.27×10^2	3.19×10^3	$1.73 \times 10^3 \pm 5.88 \times 10^2$

マイクロ植物プランクトンのバイオマスは高く、渦鞭毛藻が 60%以上を占めた (Figure 20)。この時、群集内で優占したのは *Ceratium* spp. (特に *Ceratium furca* と *C. fusus*) であった (Figure 22)。この属の細胞容積に対する炭素量 (pg C cell^{-1}) が高かったので (Table 12)、低い出現密度であっても高いバイオマスを維持できたと推察される (Figures 20, 22)。

以上から、本海域での代表的な一次生産者は、細胞内炭素量 (pg C cell^{-1}) が低いものの出現密度が高かった *Chaetoceros* spp. や出現密度が低いものの細胞内炭素量 (pg C cell^{-1}) が高い大型珪藻 *Cerataulina* spp.、*Coscinodiscus* spp.、*Eucampia zodiacus*、渦鞭毛藻 *Ceratium* spp. であることが明らかとなった。

V-4-2 Chl-*a* (>20 μm) 濃度と全マイクロ植物プランクトンのバイオマスの関係

多くの研究が Chl-*a* 濃度や懸濁態有機炭素 (POC) からマイクロ植物プランクトンのバイオマスを推定してきた (例: Fu *et al.*, 2009; Weihua *et al.*, 2009)。しかし、マイクロ植物プランクトンが含有する葉緑体の体積は、その種によって異なるため、Chl-*a* 濃度は必ずしもバイオマスを反映させない (大原ら, 2008)。そこで、実際に本海域での Chl-*a* (>20 μm) 濃度と全マイクロ植物プランクトンのバイオマスの関係 (MPB/Chl-*a*) を調べたところ、Parsons *et al.* (1984a) が報告した数値 (Chl-*a*-炭素変換計数: $40 \times \text{Chl-}a$ 濃度) と同等あるいはやや低かった (Figure 23)。この値は、栄養塩類濃度や種類、細胞サイズなどによって異なるため (Steel & Baird, 1962; Banse, 1970; Furuya *et al.*, 1986; Furuya, 1990)、実際には海域あるいは同一海域でも季節や深度によって大きく変動することが報告されている (Table 13)。本研究で得られた MPB/Chl-*a* 値 (Figure 23) は、他海域で報告された数値の範囲内であった (Table 13)。また、MPB/Chl-*a* 値は栄養塩類濃度が高く、マイクロ植物プランクトンの生長・増殖に適した環境だと 35 前後を示し (Ryther & Menzel, 1965)、適さ

Table 13 The ratio of microphytoplankton biomass (MPB) to Chl-*a* (MPB/Chl-*a*).

Study area	MPB/ Chl- <i>a</i>	Season	Reference
North Sea	23.0	spring	Steele & Baird (1962)
Lock Nevis Scotland	74.0	summer	
Gulf of California	37.8	autumn–winter	Zeitzschel (1970)
the coast of Washington off	20.0–30.0	winter	Schaefer & Lewin (1984)
	50.0–75.0	summer	
San Francisco Bay	51.0	all period	Wienke & Cloern (1987)
North Atlantic Sea	20.0–160.0	summer	Taylor <i>et al.</i> (1997)
East China Sea	18.0–97.4	summer	Chang <i>et al.</i> (2003)
Oginohama Bay	48.0	winter	Kamiyama <i>et al.</i> (2009)
	39.0	spring	
	49.0	summer	
	61.0	autumn	
Sagami Bay	27.1	all period	this study
	20.4	winter	
	20.8	spring	
	30.3	summer	
	37.4	autumn	

ない環境（貧栄養環境など）だと値が 50 を越えることが報告されている (Lorenzen, 1968; Banse, 1977)。これは Taylor (1997) が夏季の表層（低栄養塩類濃度環境）で MPB/Chl-*a* が 160、Chang *et al.* (2003) が貧栄養塩類濃度の特徴を有する黒潮系水が進入する海域で MPB/Chl-*a* が 94.4 とそれぞれ高い値を示したことから裏付けられる。したがって、本海域は、MPB/Chl-*a* の値 (Table 13, Figure 23) から、マイクロ植物プランクトンの生長・増殖に適した環境であることが示唆された。

細胞容積から推定したバイオマスと MPB/Chl-*a* 値を用いて推定したバイオマスには最大 35.6%の誤差が生じた。誤差が大きかった秋季に着目すると (Figure 23)、Chl-*a* (>20 μm) 濃度が高い時にバイオマスが低い場合が数多く見受けられ、これが大きな誤差が生じた要因だと考えられる。しかし、細胞容積から推定したバイオマスと MPB/Chl-*a* 値を用いて推定したバイオマスに誤差が生じたものの、期間全体或いは春季の誤差は小さかった。したがって、本海域でのマイクロ植物プランクトンのバイオマスは、本研究で得られた MPB/Chl-*a* 値を用いて Chl-*a* (>20 μm) 濃度から容易に推定できる可能性が示唆された。そこで、今後とも継続的にデータを収集し、より精度を高くすることを課題とする。

第 VI 章 総括

相模湾は、南部北太平洋に面した半円型の開放的な湾である。その沿岸域では、定置網漁やワカメ養殖、マダイの種苗放流などの水産業が盛んに行われている。1960 年以降の約 40 年間における総漁獲量は年間平均 30,000 トン前後で推移し、本邦海域で最も漁業生産が安定した漁場の 1 つである。魚介類などの生物資源は海洋生態系の上位に位置するため、その資源量の変動は、海洋生態系の根幹を担う植物プランクトンの中でもマイクロサイズ (>20 μm) の植物プランクトンの一次生産に依存する。

マイクロ植物プランクトンの増殖（一次生産）は、栄養塩類の濃度やそれらの濃度比に左右されるため、栄養塩環境の変化に対して他の生物群よりも敏感に反応する。陸域から栄養塩が供給される沿岸域では栄養塩類濃度が高く、マイクロ植物プランクトンが増殖し、多くの場合、珪藻が優占する。しかし、海水中の窒素・リン濃度が上昇し、ケイ素濃度が低下すると、珪藻よりも非珪藻（とりわけラフィド藻、一部の渦鞭毛藻など）の増殖が次第に有利になり、珪藻から非珪藻へ長期的にシフトするという生態系の変化が起こる（吉田・石丸, 2008）。非珪藻には有害赤潮ブルーム（HAB: Harmful Algal Bloom）を形成する種（ラフィド藻や一部の渦鞭毛藻）が存在する。それらが産生する毒は、直接魚介類を死に至らせる場合（代田, 1992; 吉松, 1992）と、食物連鎖を通じて毒素を生物濃縮によって哺乳類に転送し、中毒させる場合がある（菊池, 1973）。

近年、神奈川県では人口の増加に伴い、相模湾沿岸域の一部では河川水流入による窒素、リンの負荷量が増大し、沿岸域の水質悪化（富栄養化）が懸念されている（(古島ら, 1994; 鎌谷ら, 2000; Ara & Hiromi, 2008)）。相模湾の隣接海域である東京湾のように極度に富栄養化した海域では、これまでに有害藻による赤潮が発

生し、沿岸漁業や海面養殖に甚大な被害を及ぼしてきた。このように、マイクロ植物プランクトン群集と栄養塩環境は密接な関係にあるため、一次生産の変動、ひいては魚類などの高次生物生産の動態を把握する上でも栄養塩環境との因果関係を明らかにすることは重要である。過去に我が国では、マイクロ植物プランクトンの季節消長と栄養塩環境の動態に関する研究は数多く行われてきた。しかし、その多くが春季や夏季のみといった季節に限定した観測や、数年にわたる観測を行ったとしても、月 1 回という低頻度観測によるものである（松岡ら, 2004; 手崎ら, 2005）。そのため、栄養塩環境と関連したマイクロ植物プランクトンの変遷過程に関する知見が乏しいのが現状である。

以上のような背景から、本研究は相模湾沿岸域（江の島沖）で 6 年半にわたり長期的に、かつ月 2 回という比較的高頻度の定期観測を行うことで、上記の欠点を補った。こうした観測手法により、(1) 物理・化学環境特性（水温、塩分、栄養塩類濃度）を把握すること、(2) マイクロ植物プランクトン群集の季節変動ならびにその要因を把握すること、(3) 培養実験によりマイクロ植物プランクトンの出現密度の変動と栄養塩環境との関係を実証的に明らかにすること、(4) マイクロ植物プランクトンのバイオマスを推定することを目的とした。以下に本論文の各章で得られた結果を基に、相模湾沿岸定点での物理・化学・生物学環境特性をまとめ、本論文の総括とする。

1) 定点海況条件

2007 年 1 月～2013 年 9 月までの期間中、相模湾江の島沖約 4.5 km に設けた 1 定点（北緯 35°16.3'、東経 139°29.77'、平均水深 55 m）で毎月ほぼ 2 回（計 165 回）定期観測を行った。水温は 12.8～28.4°C、塩分は 27.1～34.7、密度（ δt ）は 17.3～26.2 の範囲でそれぞれ変動した。毎年 11～5 月には、鉛直混合により、表

層から底層までほぼ均一だった。毎年 6～10 月には、水深 20～30 m 層で季節躍層が発達し、水深 20 m 層以浅で水温は高く、塩分、密度 (δt) は低かった。

2) 定点栄養塩環境

DIN は $0.64\sim 32.06\ \mu\text{M}$ 、 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ は $<0.02\sim 1.51\ \mu\text{M}$ 、 $\text{Si(OH)}_4\text{-Si}$ は $0.16\sim 66.72\ \mu\text{M}$ の範囲でそれぞれ変動した。10～3 月には、各栄養塩類濃度は高く、表層から底層までほぼ均一だった。5～10 月には、水深 20 m 層以浅で栄養塩類濃度は低く、特に $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ と $\text{Si(OH)}_4\text{-Si}$ がそれぞれ $0.1\ \mu\text{M}$ 未満、 $3\ \mu\text{M}$ 未満とほとんど枯渇するほどだった。

3) 栄養塩類の主要な供給源

塩分と各栄養塩類濃度の間には、有意な正の相関関係 (DIN: $r = 0.387$, $p < 0.001$; $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$: $r = 0.559$, $p < 0.001$; $\text{Si(OH)}_4\text{-Si}$: $r = 0.335$, $p < 0.001$) が認められた (Spearman の順位相関)。このことから、本海域では河川水流入による栄養塩供給はそれほど重要ではなく、むしろ底層からの栄養塩の供給の方が重要であることが示唆され、相模湾東部逗子湾 (風呂田, 1980)、西部真鶴沖 (Fujiki *et al.*, 2004; Baek *et al.*, 2009; 下出ら, 2009) で行われた研究とは異なる結果を示した。

4) Chl-*a* 濃度の変動

全 Chl-*a* 濃度は、 $0.04\sim 14.25\ \mu\text{g L}^{-1}$ (平均 $1.28\ \mu\text{g L}^{-1}$) の範囲で変動した。全 Chl-*a* 濃度は、マイクロ植物プランクトンによる春季ブルーム期 (2～5 月) に高く、マイクロサイズ ($>20\ \mu\text{m}$) が Chl-*a* 濃度全体の 50%以上を占めた。6～9 月の上層では、比較的高い全 Chl-*a* 濃度が維持されたが、秋季～冬季には $1\ \mu\text{g L}^{-1}$ 未満と比較的低かった。

なお、夏季から冬季には、ピコ・ナノサイズ (<20 μm) が Chl-*a* 濃度全体の 60%以上を占めた。

5) マイクロ植物プランクトンの変動

マイクロ植物プランクトンの出現密度は、 $2.9 \times 10^1 \sim 3.1 \times 10^6$ cells L⁻¹の間で変動し、そのうち珪藻が平均 91.0%、渦鞭毛藻が平均 8.7%、それ以外を珪質鞭毛藻が占めた。珪藻群集内では、ほぼ周年 *Chaetoceros* spp.が優占し、マイクロ植物プランクトン群集全体の出現密度の平均 38.8%を占めた。このことから、本海域のマイクロ植物プランクトン群集は小型珪藻 *Chaetoceros* spp.で代表されることから、同海域は珪藻生態系であるといえる。

6) 珪藻の春季ブルーム

毎年 2~5 月に珪藻による春季ブルーム (出現密度が 1.0×10^5 cells L⁻¹以上) が発生した。春季ブルームは毎年水温が最も低く、鉛直混合が最も活発なタイミングで開始し、その時には大型珪藻 *Eucampia zodiacus* や *Coscinodiscus* spp.が群集内で優占し、中期~終焉期には小型珪藻 *Chaetoceros* spp.や *Pseudo-nitzschia* spp.が群集内で優占し、大型サイズから小型サイズの種類へと優占種が遷移した。培養実験より、大型珪藻は Si 欠乏 (Si(OH)₄-Si 濃度が 2 μM 未満、Si/N が 1 未満) により増殖が制限されたことで、また、小型珪藻は P 欠乏 (PO₄³⁻-P 濃度が 0.03 ~ 0.05 μM 未満、N/P と Si/P が 22 以上) により増殖が制限されたことで、春季ブルームが終焉したことが明らかとなった。

7) 珪藻の夏季ブルーム

毎年栄養塩類濃度が枯渇する 6~9 月の上層で、小型珪藻 *Chaetoceros* spp.、

Pseudo-nitzschia spp.による夏季ブルームが発生した。培養実験より、小型珪藻 *Chaetoceros* spp.や *Pseudo-nitzschia* spp.の増殖が律速することが知られている濃度 ($\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 濃度が $0.03\sim 0.05\ \mu\text{M}$ 未満) が現場濃度より低いことが明らかとなった。この夏季ブルームは、P 欠乏による増殖制限を受けることなく発生したことが認められる。その後、 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 濃度はさらに減少することで、これら小型珪藻の増殖が制限されたことで夏季ブルームが終焉することが明らかとなった。

8) 珪藻の秋季ブルーム

従来、秋季ブルームは、鉛直混合の再発で底層から豊富な栄養塩類が供給されることで発生するものといわれている。しかしながら、本海域では小型珪藻 *Chaetoceros* spp の秋季ブルームは発生する年と発生しない年が確認された。発生年においては、直前に高い降雨量 (台風含む) が確認されるが、非発生時には同時期に顕著な降雨はなかった。したがって、秋季ブルームの発生には、気象条件、すなわち、降雨に伴う河川からの栄養塩類の供給が関わっていることが明らかとなった。

9) 渦鞭毛藻の動態

渦鞭毛藻の出現密度は珪藻の春季ブルーム終焉後 (5月) から高く、その後の小型珪藻の夏季ブルーム中にも $4.0\times 10^3\ \text{cells L}^{-1}$ 以上と高かった。渦鞭毛藻は Si 欠乏状態 ($\text{Si(OH)}_4\text{-Si}$ 濃度が $3\ \mu\text{M}$ 未満、 Si/N が 1 未満) で珪藻が減少すると出現しやすいことが知られている (Du *et al.*, 2001; Cloern *et al.*, 2005; Jester *et al.*, 2009) が、本調査において晩春～夏季にかけて渦鞭毛藻の出現密度が高かったことは不可解なことである。しかし、培養実験の結果から、渦鞭毛藻の比増殖速度と各栄養塩類濃度の間には、有意な関係 ($p > 0.05$) は認められなかった

(Spearman の順位相関)。また、Si/N 比が 1 未満あるいは 1 以上であっても、その増殖に関わることはなかった。以上から、渦鞭毛藻の増殖には、栄養塩類濃度や濃度比は直接関係しないことが示唆された。7) の結果を踏まえ、マイクロ植物プランクトン群集の動態には、栄養塩環境だけでなく、その他外的環境要因も関わる可能性が示唆された。ただし、珪藻との競合や珪藻によるアレロパシー効果が効いているとは考えにくい。

10) マイクロ植物プランクトンのバイオマスの変動

マイクロ植物プランクトンのバイオマスは、 $0.02 \sim 316.61 \mu\text{g C L}^{-1}$ の間で変動し、そのうち、珪藻が平均 76.3%、渦鞭毛藻が平均 23.0%、それ以外を珪質鞭毛藻が占めた。特に、細胞内炭素量が低いものの出現密度が高い特徴である小型珪藻 *Chaetoceros* spp. や、細胞内炭素量が高いものの出現密度が低い特徴である大型珪藻 *Cerataulina* spp.、*Coscinodiscus* spp.、*Eucampia zodiacus*、渦鞭毛藻が組成の大半を占めた。したがって、本海域での主要な一次生産者はこれら珪藻 4 属と渦鞭毛藻であることが明らかとなった。

11) Chl-*a* (>20 μm) 濃度と全マイクロ植物プランクトンのバイオマスの関係

Chl-*a* (>20 μm) 濃度と全マイクロ植物プランクトンのバイオマスの回帰式から、本海域でのマイクロ植物プランクトンのバイオマスは Chl-*a* (>20 μm) 濃度の約 27.1 倍に相当することが明らかとなった。季節毎にも同様の結果が得られ、それぞれ 20.4 (冬季: 12~2 月)、20.8 (春季: 3~5 月)、30.3 (夏季: 6~9 月)、37.4 (秋季: 10~11 月) であった。細胞容積から推定したバイオマスと Chl-*a* (>20 μm) 濃度から推定したバイオマスの誤差は平均 0.3~35.6% だった。

以上、約 6 年半にわたる観測結果から、相模湾沿岸域（江の島沖）の物理・化学環境特性は、隣接する東京湾のような富栄養化の傾向は認められず、また栄養塩の供給源として鉛直混合や沿岸湧昇に伴う底層からもたらされることが重要であることから沿岸というよりはむしろ外洋の特徴を有する海域であることが明らかとなった。また、本海域は、マイクロ植物プランクトンの増殖にとって Si が主要な制限因子となっており、一方で、P は二次的な制限因子となるという特性を有することが明らかとなった。それは小型珪藻の増殖にとって好適環境であるため、小型珪藻 *Chaetoceros* spp. が本海域のマイクロ植物プランクトン群集内で優占することができた。また、本研究結果より、小型珪藻 *Chaetoceros* spp. と *Pseudo-nitzschia* spp. の増殖は $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 濃度が $0.03\sim 0.05\ \mu\text{M}$ 未満、N/P と Si/P が 22 以上で制限されることが明らかとなった。そして、本海域では $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 濃度が $0.05\ \mu\text{M}$ 未満になることはほとんどなかった。このために、小型珪藻が夏季から秋季にかけてブルームを形成することができたと推察される。

主題であるマイクロ植物プランクトンと栄養塩環境との因果関係を第 IV 章までで解明するに達した。そこでさらにマイクロ植物プランクトンに関する生態学研究の背景から、水産資源からの観点（山田・梶原, 2004）からすれば植物プランクトン群集のバイオマスを把握することが重要となることから、マイクロ植物プランクトンのバイオマスからみた変遷について第 V 章で取り上げた。その結果、マイクロ植物プランクトン群集内で細胞数において優占する種（属）とバイオマスにおいて優占する種（属）が異なることが明らかとなった。したがって、水産資源学や生態学からの観点からみれば出現密度だけでなく、バイオマスの動態も同時に把握することが重要であることが改めて理解できる。

マイクロ植物プランクトンのバイオマス推定法について、以下に得られた成果を要約する。水中には、懸濁粒子や様々な生物群が混在し、採取した試料の中か

らマイクロ植物プランクトンのみを分離することは技術的に困難である。そのため、マイクロ植物プランクトンのバイオマスは本来その細胞容積を算出し、既存の炭素換算式から推定するしか方法がなく、非常に手間と時間がかかる。そのため、多くの研究 (Kirchman *et al.*, 1993; Uye *et al.*, 1999; Weihua *et al.*, 2009 など) でサイズ画分した Chl-*a* 濃度を測定し、得られた Chl-*a* 濃度に係数を掛けることで推定する方法がとられてきた。しかし、その係数 (MPB/Chl-*a*) は、栄養塩類濃度や種類、細胞サイズなどによって異なるため (Steel & Baird, 1962; Banse, 1970; Furuya *et al.*, 1986; Furuya, 1990)、実際には海域あるいは同一海域でも季節や深度によって大きく変動することが報告されている。本研究では、期間全体、季節毎の MPB/Chl-*a* はそれぞれ異なる数値を示した。得られた MPB/Chl-*a* を用いて Chl-*a* (>20 μm) 濃度から推定したバイオマスと細胞容積から推定したバイオマスは、平均 0.3~35.6%の誤差があった。しかし、期間全体あるいは春季の誤差は低かったことから、Chl-*a* (>20 μm) 濃度からマイクロ植物プランクトンのバイオマスを推定できる可能性が示唆された。そこで、誤差を無くすためにも今後とも継続的にデータを収集し、より精度を高くすることを課題とする。

本研究成果により、海域中の Si 欠乏 (濃度が 2 μM 未満、Si/N が 1 未満) で大型珪藻から小型珪藻への優占種の遷移が引き起こされること、P 欠乏 (濃度が 0.03~0.05 μM 未満、N/P、Si/P が 22 以上) で小型珪藻の増殖が制限されることが明らかとなった。さらに、現場海域中で珪藻群集の増殖が制限される栄養塩類濃度の限界値が明らかとなった。

本研究の成果に基づけば、沿岸域の水質の管理・保全に向けて提言できる。すなわち、沿岸域では、有毒・有害藻が大増殖せず、珪藻主体の生態系が維持される状態である事が望ましい。濃度比を考慮すると、N/P 比が 100 を越える時が多数あ

り、時には 1000 を越えることもあるため、環境中の窒素濃度をまず削減する必要があると考えられる。このように、その海域の栄養塩環境の特徴を把握し、余剰である栄養塩類を削減する必要がある。

水処理のあり方について以下のようなことも検討に値しよう。増殖に窒素を特に必要とする種類を当該海域の 1 区画（専用の生簀など）で培養する。その後、窒素が削減されたであろう海水を環境中に放出することで、窒素を効率よく削減できると考えられる。同時に、植物プランクトンの大増殖後の貧酸素水塊や青潮の形成による 2 次被害を避けることを考慮し、二枚貝などの養殖を行うことで増殖した植物プランクトンを効率よく除去するなどの対処法を考慮する必要がある。

渦鞭毛藻には、有害・有毒赤潮を形成する種が存在し、それらによる赤潮の被害は甚大である。本研究ではその渦鞭毛藻と栄養塩環境との関係を明らかにするまでには至らなかった。将来的に植物プランクトンによるバイオマニピレーションを確立するために、渦鞭毛藻の出現する環境条件を把握する必要がある。

謝 辞

本研究の遂行および取りまとめにあたり、多くの方々からご指導およびご協力を賜りました。本論文の主査として日本大学大学院生物資源科学研究科 廣海十朗先生、副査として日本大学大学院同研究科教授 安倍 弘先生、同教授 上田眞吾先生、同准教授 荒 功一先生には、親切に、そして厳しくご指導くださいましたことを心から感謝申し上げます。

学部生 4 年（2007 年）から 7 年間、長い間在席させて頂いた海洋環境学研究室では、主査である廣海十朗先生、副査である荒 功一先生には絶えず懇切丁寧な御指導と叱咤激励を賜りました。特に荒 功一先生には、私が病に伏し、立ち直れなかった時、度重なる励ましのお言葉を頂きました。心から厚く御礼申し上げます。

本研究を遂行するにあたり、6 年半以上にわたる長期間そして月 2 回という高頻度の定期観測には藤沢市江の島漁港所属第 12 源春丸船長である湯浅一春氏には多大なるご協力を頂きました。そして、その奥様である湯浅美子氏には、船酔いする私を常に心配してくださり、様々な処置を施してくださりました。心から厚く御礼申し上げます。

本研究は、私が所属する海洋環境学研究室の主研究である『相模湾沿岸域における海洋構造とプランクトン生態系の構造解明を目指す総合研究 Project “*SHONAM*” (*Sagami Bay-Hydroecology of Neritic Ambient*)』の一環として行われたものであり、私の分野以外でも多くの学生が参加し、支えあいながら共同研究として行ってきました。

2007 年 Project “*SHONAM*”のメンバーとしては、当時学部 4 年生の阿部 毅氏、石原将介氏、佐藤雅之氏に御助力いただきました。

2008 年 Project “*SHONAM*”のメンバーとしては、当時大学院博士前期課程 2 年

の中田拓司先輩、当時学部 4 年生の岩崎沙織氏、神谷奈那氏、高野美穂氏、山崎陽平氏に御助力いただきました。

2009 年 Project “**SHONAM**”のメンバーとしては、当時大学院博士前期 2 年の八巻 康氏、和田圭輔氏、当時学部 4 年生の梅澤鉄也氏、齋藤将太氏、土性美里氏、中村祐介氏、山崎 智氏に御助力いただきました。

2010 年 Project “**SHONAM**”のメンバーとしては、当時大学院博士後期課程 3 年の奥津 剛先輩、当時学部 4 年生の池田龍之介氏、岡本しおり氏、金子涼太郎氏、黒江 慧氏、申谷祥司氏、西澤明洋氏、吉田冴希氏に御助力いただきました。

当時学部 4 年生の 2011 年 Project “**SHONAM**”のメンバーとしては、小峯佑紀奈氏、竹内 努氏、水沼勇太氏、宮杉崇司氏、矢沢貴宏氏に御助力いただきました。

当時学部 4 年生の 2012 年 Project “**SHONAM**”のメンバーとしては、荒井友博氏、片野雄大氏、古名屋 唯氏、徳久雄一郎氏に御助力いただきました。

当時学部 4 年生の 2013 年 Project “**SHONAM**”のメンバーとしては、相原雄太氏、小俣聡裕氏、加藤 慧氏、金森由真氏、金山昇平氏、木村 駿氏、佐藤 光氏、保谷一輝氏に御助力いただきました。

Project “**SHONAM**”のメンバーでなかったにもかかわらず、2008 年には学部 4 年生の磯野康介氏、金井羅門氏、そして、2009 年には学部 4 年生の安藤 俊氏、石川巧麻氏に現場の定期観測ならびに実験にご協力いただきました。

ここに、上記の方々に対し、心から御礼申し上げます。

最後に、私が 2010 年に退職した後、研究を続けることを快諾し、6 年半以上の長い研究の機会を与えていただき、見守ってくれた両親である福山龍二、福山美恵子に心より感謝いたします。合わせて、2013 年 10 月 10 日に天寿を全うし、この世を去られた愛犬福山モモ。無垢な容姿と行動で私の精神・肉体疲労を癒してくれました。心よりのご冥福をお祈りすると共に、心より感謝いたします。

引用文献

- 相川廣明 (1935): ぶり漁期に於ける相模湾のプランクトン. 定置漁業会, **35**, 228–229.
- Almandoz, G. O., M. P. Hernand, G. A. Ferreyra, I. R. Schloss and M. E. Ferrario (2011): Seasonal phytoplankton dynamics in extreme southern South America (Beagle Channel, Argentina). *J. Sea Res.*, **66**, 47–57.
- Ara, K., and J. Hiromi (2007): Temporal variability in primary and copepod production in Sagami Bay, Japan. *J. Plankton Res.*, **29**, 185–196.
- Ara, K., and J. Hiromi (2008): Temporal variability and characterization of physicochemical properties in the neritic area of Sagami Bay, Japan. *J. Oceanogr.*, **64**, 195–210.
- Ara, K., and J. Hiromi (2009): Seasonal variability in plankton food web structure and trophodynamics in the neritic area of Sagami Bay, Japan. *J. Oceanogr.*, **65**, 757–779.
- 荒 功一・廣海十朗 (2009): 相模湾の栄養塩類と一次生産、およびプランクトンと微生物群集の動態. 月刊海洋, **460**, 74–85.
- Ara, K., K. Yamaki, K. Wada, S. Fukuyama, T. Okutsu, S. Nagasaka, A. Shiimoto and J. Hiromi (2011a): Temporal variability in physicochemical properties, phytoplankton standing crop and primary production for 7 years (2002–2008) in the neritic area of Sagami Bay, Japan. *J. Oceanogr.*, **67**, 87–111.
- Ara, K., S. Fukuyama, M. Tashiro and J. Hiromi (2011b): Seasonal and year-on-year variability in chlorophyll *a* and microphytoplankton assemblages for 9 years (2001–2009) in the neritic area of Sagami Bay, Japan. *Plankton Benthos Res.*, **6**, 158–174.

- Ara, K., S. Nakamura, R. Takahashi, A. Shiimoto and J. Hiromi (2013): Seasonal variability of the red tide-forming heterotrophic dinoflagellate *Noctiluca scintillans* in the neritic area of Sagami Bay, Japan: its role in the nutrient-environment and aquatic ecosystem. *Plankton Benthos Res.*, **8**, 9–30.
- Azam, F., T. Fenchel, J. G. Field, J. S. Gray, L. A. Mayer-Reil and F. Thingstad (1983): The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **10**, 257–263.
- Azumaya, T., Y. Isoda and S. Noriki (2001): Modeling of the spring bloom in Funaka Bay, Japan. *Cont. Shelf Res.*, **21**, 473–494.
- Baek, S. H., S. Shimode and T. Kikuchi (2005): Reproductive ecology of dominant dinoflagellate, *Ceratium furca*, in the coastal area of Sagami Bay. *Coast. Mar. Sci.*, **30**, 757–779.
- Baek, S. H., S. Shimode and T. Kikuchi (2006): Reproductive ecology of dominant dinoflagellate, *Ceratium furca*, in the coastal area of Sagami Bay. *Coast. Mar. Sci.*, **30**, 757–779.
- Baek, S. H., S. Shimode and T. Kikuchi (2007): Reproductive ecology of the dominant dinoflagellates, *Ceratium fusus*, in coastal area of Sagami Bay, Japan. *J. Oceanogr.*, **65**, 757–779.
- Baek, S. H., S. Shimode, S. M. Han and T. Kikuchi (2008): Population development of the dinoflagellates *Ceratium furca* and *Ceratium fusus* during spring and summer in Sagami Bay, Japan. *Ocean Sci. J.*, **63**, 49–59.
- Baek, S. H., S. Shimode, H.-C. Kim, M.-S. Han and T. Kikuchi (2009): Strong bottom-up effects on phytoplankton community caused by a rainfall during spring and summer in Sagami Bay, Japan. *J. Mar. Sys.*, **75**, 253–264.

- Banse, K. (1977): Determining the carbon to chlorophyll ratio of natural phytoplankton. *Mar. Biol.*, **41**, 199–212.
- Béthoux, J. P., P. Morin and D. P. Ruiz-Pino (2002): Temporal trends in nutrient ratios: chemical evidence of Mediterranean ecosystem changes driven by human activity. *Deep-Sea Res. II*, **49**, 2007–2016.
- Carefoot, T. (1979): “Chapter 5, The economy of shore”. Pacific Seashore. *University of Washington*, Seattle, 106–152 pp.
- Castenholz, R. W. (1964): The effect of daylength and light intensity on the growth of littoral marine diatoms in culture. *Phycol. Plant.*, **17**, 951–963.
- Cerino, F., F. B. Aubry, J. Coppola, R. L. Ferla, G. Maimone, G. Socal and C. Totti (2012): Spatial and temporal variability of pico-, nano- and microphytoplankton in the offshore waters of the southern Adriatic Sea (Mediterranean Sea). *Cont. Shelf Res.*, **44**, 94–105.
- Chang, J. F.-K. Shiah, G.-H. Gong and K. P. Chaing (2003): Cross-shelf variation in carbon-to-chlorophyll *a* ratios in the East China Sea, summer 1998. *Deep-Sea Res. II*, **50**, 1237–1247.
- Chen, Y.-L., H.-Y. Chen, S. Jan and S.-H. Tuo (2009): Phytoplankton productivity enhancement and assemblage change in the upstream Kuroshio after typhoons. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **385**, 111–126.
- 蔣 國平(2008): “第 2 章 植物プランクトンの生態 2-3 珪藻類の群集構造と変動 2-3-2 海洋における珪藻群集の遷移とその機構—背景群集の役割—”. 海洋プランクトン生態学 (谷口 旭監修), 成山堂書店, 東京, 51–59.
- Cloern, J. E., T. S. Schraga, C. B. Lopez and N. Knowles (2005): Climate anomalies generate an exceptional dinoflagellate bloom in San Francisco. *Geophys. Res. Lett.*

32, L14608, doi: 10.1029/2005GL023321.

- Corcoran, A. and R. F. Shipe (2011): Inshore–offshore and vertical patterns of phytoplankton biomass and community composition in Santa Monica Bay, CA (USA). *Est. Coast. Shelf Sci.*, **94**, 24–35.
- Costello, M. J., M. Coll, R. Danovaro, P. Halpin, H. Ojaveer and P. Miloslavich (2010): A census of marine biodiversity knowledge, resources, and future challenges. *PLoS ONE*, **5**, e12110. doi:10.1371/journal.pone.0012110.
- Delesalle, B., M. Pichon, M. Frankignoulle and P. J. Gattuso (1993): Effects of a cyclone on coral reef phytoplankton biomass, primary production and composition (Moorea Island, French Polynesia). *J. Plankton. Res.*, **15**, 1413–1423.
- Du, X., W. Peterson, A. McCulloch and G. Liu (2011): An unusual bloom of the dinoflagellate *Akashiwo sanguinea* off the central Oregon, USA, coast in autumn 2009. *Harmful Algae*, **10**, 784–793.
- Durbin, E. G., R. W. Krawiec and T. J. Smayda (1975): Seasonal studies on the relative importance of different size fractions of phytoplankton in Narragansett Bay (USA). *Mar. Biol.*, **32**, 271–287.
- Egge, J. K. and D. L. Aksnes (1992): Silicate as regulating nutrient in phytoplankton competition. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **83**, 281–289.
- Eppley R. W. (1972): Temperature and phytoplankton growth in the sea. *Fish. Bull.*, **70**, 1063–1085.
- Fanuko, N., and M. Valčić (2009): Phytoplankton composition and biomass of the northern Adriatic lagoon of Stella Maris, Croatia. *Acta. Bot. Croat.*, **68**, 29–44.
- Field, C. B., M. J. Behrenfeld, J. T. Randersen and P. Falkowski (1998): Primary production of the biosphere: Integrating terrestrial and oceanic components. *Science*,

281, 237–240.

Fu, Mingzhu, Z. Wang, Y. Li, R. Li, P. Sun, X. Wei, X. Lin and J. Guo (2009): Phytoplankton biomass size structure and its regulation in the Southern Yellow Sea (China): Seasonal variability. *Cont. Shelf. Res.*, **29**, 2178–2194.

Fujiki, T., T. Toda, T. Kikuchi, H. Aono and S. Taguchi (2004): Phosphorus limitation of primary productivity during the spring-summer blooms in Sagami Bay, Japan. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **283**, 29–38.

Fujikura, K., D. Lindsay, H. Kitazato, S. Nishida and Y. Shirayama (2010): Marine biodiversity in Japanese waters. *PLoS ONE*, **5**, e11836.doi:10.1371/journal.pone.0011836.

福山哲司 (2010): 相模湾沿岸域における植物プランクトン群集の季節変遷. 日本大学大学院生物資源科学研究科修士論文, 藤沢, 77 pp.

福山哲司, 加藤 慧, 荒 功一, 廣海十朗(2014): 大型珪藻 *Coscinodiscus curvatus*, *C. nitidus*, *C. radiatus*, *C. wailesii* および *C. granii* の細胞容積の簡易推定法. 日本プランクトン学会報, **61**, 1–7.

風呂田利夫 (1980): 温帯内湾域における植物プランクトン現存量の季節変動. 日本プランクトン学会報, **27**, 63–73.

古島靖夫・平野敏行・杉本隆成 (1994): 相模湾沿岸域の水質に影響を及ぼす河川系水の負荷について. 水産海洋研究, **58**, 243–252.

古島靖夫(2004): “第1部 内湾における流動構造と物質輸送 V 相模湾奥部の水質環境に与える湾岸水の影響”. 海流と生物資源 (杉本隆成編著), 成山堂書店, 東京, 62–73.

Furuya, K., M. Takahashi and T. Nemoto (1986): Summer phytoplankton community structure and growth in a regional upwelling area off Hachijo Island, Japan. *J. Exp.*

Mar. Biol. Ecol., **96**, 43–55.

Furuya, K. (1990): Subsurface chlorophyll maximum in the tropical and subtropical western Pacific Ocean: vertical profiles of phytoplankton biomass and its relationship with chlorophyll *a* and particulate organic carbon. *Mar. Biol.*, **107**, 529–539.

古谷 研 (1996): 海洋の一次生産. 月刊海洋号外, **10**, 146–155.

Gall, M. and J. Zeldis (2011): Phytoplankton biomass and primary production responses to physico-chemical forcing factors across the northeastern New Zealand continental shelf. *Cont. Shelf. Res.*, **31**, 1799–1810.

Garrison, D. L., M. M. Gowing, M. P. Hughes, L. Campbell, D. A. Caron, M. R. Dennett, A. Shalapyonok, R. J. Olson, M. R. Landry, S. L. Brown, H.-B. Liu, F. Azam, G. F. Steward, H. W. Ducklow and D. C. Smith (2000): Microbial food web structure in the Arabian Sea: a US JGOFS study. *Deep-Sea Res. II*, **47**, 1387–1422.

Gentien, P., P. Donaghay, H. Yamazaki, R. Raine, B. Reguera and B. Obsorn (2005): Harmful algal blooms in stratified environments. *Oceanogr.*, **18**, 172–183.

Gutiérrez-Rodríguez, A., M. Latasa, R. Scharek, R. Massana, G. Vila and J. M. Gasol (2011): Growth and grazing rate dynamics of major phytoplankton groups in an oligotrophic coastal site. *Est. Coast. Shelf Sci.*, **95**, 77–87.

Glynn, P. W., L. R. Almodovar and J. G. Gonzalez (1964): Effects of hurricane Edith on marine life in a La Parguera, Puerton Rico. *Caribb. J. Sci.*, **4**, 335–345.

Hansen, H. P. and F. Koroleff (1999): Determination of nutrients. In: *Methods of Sea Water Analysis*, 3rd Edition (eds Grasshoff K., K. Kremling and M. Ehrhardt). *Wiley-VCH*, 159–228.

Hashihama, F., N. Horimoto, J. Kanda, K. Furuya, T. Ishimaru and T. Saino (2008):

- Temporal variation in phytoplankton composition related to water mass properties in the central part of Sagami Bay. *J. Oceanogr.*, **64**, 23–37.
- Hashimoto, S., N. Horimoto, Y. Yamaguchi, T. Ishimaru and T. Saino (2005): Relationship between net and gross primary production in the Sagami Bay, Japan. *Limnol. Oceanogr.*, **50**, 1830–1835.
- Hasle, G. R. and E. E. Syvertsen (1997): “Chapter 2 Marine Diatoms”. Identifying Marine Phytoplankton (C. R. Tomas), Academic Press, California, 5–385.
- Hillebrand, H., C.-D. Dürselen, D. Kirschtel, U. Pollinger and T. Zohary (1999): Biovolume calculation for pelagic and Benthic microalgae. *J. Phycol.*, **35**, 403–424.
- Holm-Hansen, O., C. J. Lorenzen, R. W. Holmes and J. D. H. Strickland (1965): Fluorometric determination of Chlorophyll. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, **30**, 3–15.
- 堀 豊・宮原一隆・長井 敏・辻野耕実・中嶋昌紀・山本圭吾・吉田陽一・荒木伸生・酒井康彦 (1998): 大阪湾及び播磨灘における主要植物プランクトンと DIN:DIP 比との相互関係. 日本水産学会誌, **64**, 243–248.
- Huete-Ortega, M., A. Calvo-Díaz, R. Graña, B. Mouriño-Carballido and E. Marañón (2011): Effect of environmental forcing on the biomass, production and growth rate of size-fractionated phytoplankton in the central Atlantic Ocean. *J. Mar. Sys.*, **88**, 203–213.
- 市川忠史・広田祐一 (2004): 土佐湾における基礎生産の季節変動. 海の研究., **13**, 259–269.
- Iriarte, J. L., H. E. González, K. K. Liu, C. Rivas and C. Valenzuela (2007): Spatial and temporal variability of chlorophyll and primary productivity in surface waters southern Chile (41.5–43°S). *Est. Coast. Shelf Sci.*, **74**, 471–480.

- 石井光廣・長谷川健一・松山幸彦 (2008): 東京湾のノリ生産に影響を及ぼす環境要因: 栄養塩の長期変動および最近の珪藻赤潮発生. *水産海洋研究*, **72**, 22–29.
- 一色竜也 (2013): 神奈川県沿岸における遊漁案内業船によるマダイ釣獲量の年変動. *日本水産学会誌*, **79**, 337–344.
- 岩田静夫 (1985): “第 10 章 相模湾 II. 物理”. *日本全国沿岸海洋誌*(日本海洋学会沿岸海洋研究部会「沿岸海洋誌」編集委員会編), pp. 401–409. 東海大学出版会, 東京.
- Jester, R., K. Lefebvre, G. Langois, V. Vigilant, K. Baugh and M. W. Silver (2009): A shift in the dominant toxin-producing algal species in central California alters phycotoxins in food webs. *Harmful Algae*, **8**, 291–298.
- Jürgens, K., J. M. Gasol and D. Vaqué (2000): Bacteria-flagellate coupling in microcosm experiments in the Central Atlantic Ocean. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **245**, 127–147.
- Justić, D., N. N. Rabalais, R. E. Turner and Q. Dortch (1995): Changes in nutrient structure of river-dominated coastal waters: Stoichiometric nutrient balance and its consequences. *Est. Coast. Shelf Sci.*, **40**, 339–356.
- 鹿又一良・小鳥守之 (2000) 北海道忍路湾における春季ブルーム期のネット植物プランクトン群集の経年変化. *日本プランクトン学会報*, **47**, 93–100.
- Kamatani, A., N. Ogura, N. Nakamoto, M. Funakoshi and S. Iwata (1981): Distribution of Nutrients in Sagami Bay during 1971-1973. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **47**, 1493–1498.
- 鎌谷明善・奥 修・辻 久恵・前田 勝・山田佳昭 (2000): 相模湾における栄養塩類の分布と消長. *日本水産学会誌*, **66**, 70–79.
- 鎌谷明善・武田重信 (2007): 生物ケイ酸の溶解度と溶解速度について. *海の研究*, **16**, 471–512.

- 鎌谷明善・上野康弘 (1980): 植物プランクトンの分解に伴う磷と珪素の再生. 日本水産学会誌, **46**, 537–542.
- Kamiyama, T. H. Yamauchi, T. Iwai and K. Hamasaki (2009): Seasonal variations in abundance and biomass of picoplankton in a oyster-farming area of northern Japan. *Plankton Benthos Res.* **4**, 62–71.
- 神奈川県定置漁業研究会 (2009): かながわていち, **82**, 16–19.
- 環境省 (2011): 海洋生物多様性保全戦略, http://www.env.go.jp/nature/biodic/kaiyohozen/pdf/pdf_honbun.pdf.
- 片野雄大 (2013): 相模湾江の島沖における物理・化学特性の季節・短期変遷. 日本大学生物資源科学部海洋生物資源科学科卒業論文, 藤沢, 62 pp.
- 菊地省吾 (1973): “5. 浅海増養殖における富栄養化の問題 5-2 魚介類養殖場における問題点”. 水産学シリーズ 水圏の富栄養化と水産増養殖 (日本水産学会編), 恒星社厚生閣, 東京, 83–87.
- Kim, S., M. G. Park, C. Moon, K. Shin and M. Chang (2007): Seasonal variations in phytoplankton growth and microzooplankton grazing in a temperate coastal embayment, Korea. *Est. Coast. Shelf Sci.*, **71**, 159–169.
- Kirchman, D. L., R. G. Keil, M. Simon and N. A. Welschmeyer (1993): Biomass and production of heterotrophic bacterioplankton in the oceanic subarctic Pacific. *Deep-Sea Res. I*, **40**, 967–988.
- 岸野元彰・高橋正征 (1996): 光利用と光合成. 月刊海洋号外, **10**, 40–49.
- 気象庁 (2013) : 過去の台風資料, <http://www.data.jma.go.jp/fcd/yoho/typhoon/index.html>
- 清本容子・山田一來・中田英昭・石坂丞二・田中勝久・岡村和麿・熊谷 香・梅田智樹・木野世紀 (2008): 有明海における透明度の長期的上昇傾向及び赤潮発生との

- 関連. 海の研究, **17**, 337–356.
- 清岡朋子 (2004): 相模湾江の島沖における植物プランクトン群集構造の季節変遷.
日本大学生物資源科学部海洋生物資源科学科卒業論文, 藤沢, 31 pp.
- 木幡 孜 (2003): 相模湾・海の不思議—食と自然と漁業の話. 夢工房, 秦野, 331 pp.
- Kok, S. P., T. Kikuchi, T. Toda and N. Kurosawa (2012): Diversity and community dynamics of protistan microplankton in Sagami Bay revealed by 18S rRNA gene clone analysis, *Plankton Benthos Res.*, **7**, 75–86.
- 小泉喜嗣・山下亜純 (2001): 夏季宇和海における珪藻類の増殖と休眠期細胞. 日本プランクトン学会報, **48**, 111–112.
- Kormas, K. A., V. Garametsi and A. Nicolaidou (2002): Size-fractionated phytoplankton chlorophyll in an Eastern Mediterranean coastal system (Maliakos Gulf, Greece). *Helgol. Mar Res.*, **56**, 125–133.
- Kovala, P. E. and J. D. Larrance (1966): Computation of phytoplankton cell numbers, cell volume, cell surface and plasma volume per liter, from microscopical counts. *Department of Oceanography, University of Washington, Special Report No. 38*, Seattle, 91 pp.
- Lie, A. A. Y., C. K. Wong, J. Y. C. Lam, J. H. Liu and Y. K. Yung (2011): Changes in the nutrient ratios and phytoplankton community after declines in nutrient concentrations in a semi-enclosed bay in Hong Kong. *Mar. Environ. Res.*, **71**, 178–188.
- Lorenzen, C. J. (1967) Carbon/chlorophyll relationship in an upwelling area. *Limnol. Oceanogr.*, **13**, 202–204.
- Maita, Y. and T. Odate (1988): Seasonal changes in size-fractionated Primary Production and nutrient concentrations in the temperate neritic water of Funaka Bay, Japan. *J. Oceanogr. Soc. Japan.*, **44**, 268–279.

- 眞鍋武彦・反田 實・堀 豊・長井 敏・中村行延 (1994): 播磨灘の漁場環境と植物プランクトンの変動—20年間のモニタリングの成果—. 沿岸海洋研究ノート, **31**, 169–181.
- 丸茂隆三 (1951): 相模湾におけるプランクトンの性状(1947年9月～1948年7月). 中央気象台海洋報告, **2**, 25–32.
- 丸茂隆三 (1974): “1章 植物プランクトン”. 海洋学講座 10 海洋プランクトン (丸茂隆三編), pp. 5–23. 東京大学出版会, 東京.
- 松岡敷充・手崎桂介・岩滝光儀・水島康一郎 (2004): 2003年秋季の有明海に出現した植物プランクトンの種組成. 長崎大学水産学部研究報告, **85**, 13–19.
- 松山優治・石丸 隆 (2001): 相模湾の海水特性と栄養塩・プランクトン. 水産海洋研究, **65**, 106–107.
- Menden-Deuer, S. and E. J. Lessard (2000): Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protest plankton. *Limnol. Oceanogr.*, **45**, 569–579.
- Millie, D. F., H. J. Carrick, P. H. Doering and K. A. Steidinger (2004): Intra-annual variability of water quality and phytoplankton in the North Fork of the St. Lucie River Estuary, Florida (USA): a quantitative assessment. *Est. Coast. Shelf Sci.*, **61**, 137–149.
- Miyaguchi, H., T. Fujiki, T. Kikuchi, V. S. Kuwahara and T. Toda (2006): Relationship between the bloom of *Noctiluca scintillans* and environmental factors in the coastal waters of Sagami Bay, Japan. *Limnol. Oceanogr.*, **28**, 313–324.
- 宮井 博・松崎加奈恵・小川数也・杉原拓郎 (1988): 植物プランクトンの形態に基づく種類別生物量の簡易推定法. 日本プランクトン学会誌, **35**, 121–126.
- Montagnes, D. J. S. and J. A. Berges (1994): Estimating carbon, nitrogen, protein and

- chlorophyll *a* from volume in marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **39**, 1044–1060.
- Morgan, J. A., H. L. Quinby and H. W. Ducklow (2006): Bacterial abundance and production in the western Brack Sea. *Deep-Sea Res. II*, **53**, 1945–1960.
- Mozetić, P., J. Francé, T. Kogovšek, I. Talaber and A. Malej (2012): Plankton trends and community changes in a coastal sea (northern Adriatic): Bottom-up vs. top-down control in relation to environmental drivers. *Est. Coast. Shelf Sci.*, **115**, 138–148.
- 長井 敏・今井一郎 (1999): 大型珪藻 *Coscinodiscus wailesii* の休眠細胞の形成, 生存および復活に及ぼす培養諸条件の影響. 日本プランクトン学会報, **46**, 143–151.
- Nakamura, Y. and A. Hirata (2006): Plankton community structure and trophic interactions in a shallow and eutrophic estuarine system, Ariake Sound, Japan. *Aquat. Microb. Ecol.*, **44**, 45–57.
- Nakamura, Y., K. Futami, S. Sasaki, and J. Hiromi (1994): Population dynamics of bacteria and heterotrophic nanoflagellates following the summer diatom bloom in the Seto Inland Sea. *Bull. Plankton Soc.*, **41**, 1–8.
- Nakane, T., K. Nakaka, H. Bouman and T. Platt (2008): Environmental control of short-term variation in the plankton community of inner Tokyo Bay, Japan. *Cont. Shelf Res.*, **78**, 796–810.
- Nakano, S., Y. Tomaru, T. Katano, A. Kaneda, W. Makino, Y. Nishibe, M. Hirose, M. Hirose, M. Onji, S. Kitamura and H. Takeoka (2004): The dynamics of microbial and herbivorous food webs in a coastal sea with special reference to intermittent nutrient supply from bottom intrusion. *Aquat. Ecol.*, **38**, 485–493.
- 中田尚広 (1985): “第 10 章 相模湾 IV. 生物”. 日本全国沿岸海洋誌(日本海洋学会

- 沿岸海洋研究部会「沿岸海洋誌」編集委員会編), pp. 417–427. 東海大学出版会, 東京.
- 日本海洋学会 (1985): 海洋環境調査法[改訂版] (日本海洋学会編). 恒星社厚生閣, 東京, 666 pp.
- 日本海洋学会 (1994): 海洋環境を考える—海洋環境問題の変遷と課題—(日本海洋学会編). 恒星社厚生閣, 69–93.
- 西川哲也 (2002): ノリの色落ち原因藻 *Eucampia zodiacus* の増殖に及ぼす水温、塩分および光強度の影響. 日本水産学会誌, **68**, 356–361.
- 西川哲也・堀 豊 (2004): ノリの色落ち原因藻 *Eucampia zodiacus* の増殖に及ぼす窒素、リンおよび珪素の影響. 日本水産学会誌, **70**, 31–38.
- 西川哲也 (2007): 珪藻赤潮の発生とノリ養殖への色落ち被害. 海洋と生物, **172**, 405–410.
- Nishikawa, T., Y. Hori, K. Tanida and I. Imai (2007): Population dynamics of the harmful diatom *Eucampia zodiacus* Ehrenberg causing bleachings of *Porphyra* thalli in aquaculture in Harima-Nada, Seto Inland Sea. *Harmful Algae*, **6**, 767–773.
- 小達恒夫 (1996): 海洋植物プランクトンとは—生態海洋学から—. 月刊海洋号外, **10**, 18–24.
- 奥津 剛 (2008): 相模湾沿岸域におけるプランクトン食物網と栄養動態の季節変遷. 日本大学大学院生物資源科学研究科修士論文, 藤沢, 80 pp.
- 奥津 剛・荒 功一・廣海十朗 (2012): 相模湾沿岸域のプランクトン生態系における微生物食物連鎖の構造: クロロフィル $a < 20 \mu\text{m}$, バクテリア, 従属栄養性ナノ鞭毛虫およびマイクロ動物プランクトンの季節変遷. 日本プランクトン学会報, **59**, 1–19.
- Omura, T., M. Iwataki, V. M. Borja, H. Takayama and Y. Fukuyo (2012): Marine

- Phytoplankton of the Western Pacific. 恒星社厚生閣, 東京, 160 pp.
- 小埜恒夫 (2012): “6. 炭素もめぐる”. 海はめぐる 人と生命を支える海の科学 (日本海洋学会編), 地人書館, 東京, 95–110.
- 小野 哲・一見和彦・多田邦尚(2006): ノリ養殖に被害を及ぼす大型珪藻 *Coscinodiscus wailesii* の現存量と沈降速度. 日本海水学会誌, **60**, 253–259.
- 大原 治・岩滝光儀・田中昭彦・石坂丞二・山砥稔文 (2008): 長崎県形上湾の植物プランクトン種組成と赤潮形成種の増殖環境 (2004–2006) . 日本プランクトン学会報, **55**, 93–106.
- 大野剛司 (2005): 相模湾江の島沖における植物プランクトン群集構造の季節変遷. 日本大学生物資源科学部海洋生物資源科学科卒業論文, 藤沢, 30 pp.
- Parsons, T. R., M. Takahashi and B. Hargrave (1984a): *Biological Oceanographic Processes*. 3rd edition, Pergamon Press, Oxford, 329 pp.
- Parsons, T. R., Y. Maita and C. M. Lalli (1984b): *A Manual of Chemical and Biological Methods for seawater Analysis*. Pergamon Press, Oxford, 173 pp.
- Paul, J. T., N. Ramaiah and S. Sardesai (2008): Nutrient regimes and their effect on distribution of phytoplankton in the Bay of Bengal. *Mar. Environ. Res.*, **66**, 337–344.
- Public Algae base: Listing the World’s algae (2013): <http://www.algaebase.org/>
- Redfield, A. C., B. H. Ketchum and F. A. Richards (1963): The influence of organisms on the composition of sea water. pp. 26–77. *In The Sea*, 2 (Hill, M. N., ed), John Wiley, New York.
- Roselli, L., E. Stanca, F. Paparella, A. Mastrolia and A. Basset (2013): Determination of *Coscinodiscus* cf. *granii* biovolume by confocal microscopy: comparison of calculation models. *J. Plankton Res.*, **35**, 135–145.
- Ryther, J. H. and D. W. Menzel (1965): On the production, composition, and distribution

- of organic matter in the western Arabian Sea. *Deep-Sea Res.*, **12**, 199–209.
- Ryther, J. H. (1969): Photosynthesis and fish production. *Science*, **166**, 72–76.
- 齋藤宏明 (2008): “第 5 章 微小プランクトン生態系における物質循環 5-2 植物プランクトンによる栄養塩取り込み特性”. 海洋プランクトン生態学 (谷口 旭監修), 成山堂書店, 東京, 280–298.
- 斉藤和久 (1992): 相模湾沿岸域・河口域の水質変化. 水産海洋研究, **56**, 328–334.
- 坂澤実希 (2006): 相模湾江の島沖における植物プランクトン群集の季節変遷. 日本大学生物資源科学部海洋生物資源科学科卒業論文, 藤沢, 32 pp.
- 佐々木 洋 (2008): “第 5 章 微小プランクトン生態系における物質循環 5-1 生物ポンプを制御するプランクトン群集”. 海洋プランクトン生態学 (谷口 旭監修), 成山堂書店, 東京, 264–280.
- Satoh, M., K. Hamasaki, T. Toda and S. Taguchi (2000): Summer phytoplankton bloom in Manazuru Harbor Sagami Bay, central Japan. *Plankton Biol. Ecol.*, **47**, 73–79.
- Schaefer, C. T. and J. Lewin (1984): Persistent blooms of surf diatoms along the Pacific coast, USA. *Mar. Biol.* **83**, 205–217.
- 關 文威 (1996): 生物海洋学入門. 講談社, 東京, 220 pp.
- 嶋田 宏 (2000): 噴火湾における植物プランクトン組成の季節変化. 沿岸海洋研究, **38**, 15–22.
- 下出信次・白 承鎬・大曾根智暁・菊池知彦 (2009): 相模湾北西部における栄養塩類およびプランクトン群集の中長期的な動態. 月刊海洋, **460**, 86–97.
- Shinada, A., T. Ikeda, S. Ban and A. Tsuda (2001): Seasonal dynamics of plankton food chain in the Oyashio region, western subarctic Pacific. *J. Plankton. Res.*, **23**, 1237–1247.
- Shinada, A., S. Ban, Y. Yamada and T. Ikeda (2005): Seasonal variations of plankton food

- web structure in the coastal water off Usujiri Southeastern Hokkaido, Japan. *J. Oceanogr.*, **61**, 645–654.
- Shinada, A., S. Ban and T. Ikeda (2008): Seasonal changes in the planktonic food web off Cape Esan, southwestern Hokkaido, Japan. *Plankton Benthos Res.*, **3**, 18–26.
- 代田昭彦 (1996): 赤潮の対策研究と技術開発試験の経緯と展望. 月刊海洋, **24**, 3–16.
- Spatharis, S., G. Tsirtris, D. B. Danielidis, T. D. Chi and D. Mouillot (2007): Effects of pulsed nutrient inputs on phytoplankton assemblage structure and blooms in an enclosed coastal area. *Est. Coast. Shelf Sci.*, **73**, 807–815.
- Steele, J. H. and I. E. Baird (1962): Further relations between primary production, chlorophyll and particulate carbon. *Limnol. Oceanogr.*, **7**, 42–47.
- Steidinger, K. A. and K. Tangen (1997): “Chapter 3 Dinoflagellates”. Identifying Marine Phytoplankton (C. R. Tomas), Academic Press, California, 387–584.
- Strathmann, R. R. (1967): Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume. *Limnol. Oceanogr.*, **12**, 411–418.
- Strickland, J. D. H. and T. R. Parsons (1972): *A Practical Handbook of Seawater Analysis*, 2nd ed. Bull. Fish. Bd. Canada, No. 167, Ottawa, 310 pp.
- 杉森康宏 (2000): 海色リモートセンシング-海洋の基礎生産-. 海洋と生物, **128**, 220–223.
- Sugimoto, R., A. Kasai, T. Miyajima and K. Fujita (2010): Modeling phytoplankton production in Ise Bay, Japan: Use of nitrogen isotopes to identify dissolved inorganic nitrogen sources. *Est. Coast. Shelf Sci.*, **86**, 450–466.
- 水産庁 (編) (2009): 平成 21 年版 水産白書. 財団法人 農林統計協会, 東京, 130 pp.

- Sukhanova, I. N., M. V. Flint, L. A. Pautova, D. A. Stockwell, J. M. Grebmejer and V. M. Sergeeva (2009): Phytoplankton of the western Arctic in the spring and summer of 2002: Structure and seasonal changes. *Deep-Sea Res. II*, **56**, 1223–1236.
- 鈴木祥弘 (1995): 沿岸性種; 温度に対する適応. 月刊海洋, **27**, 582–590.
- 鈴木祥弘・高橋正征 (1996): 植物プランクトンの環境適応. 月刊海洋号外, **10**, 156–161.
- Sze, P. (1993): “Chapter 7, Phytoplankton”. *A Biology of the Algae*, 2nd edition. , Wm. C. Brown Publishers, Oxford, 165–191 pp.
- Tada, K., M. Morishita, K. Hamada, S. Montani and M. Yamada (2001): Standing stock and production rate of phytoplankton and a red tide outbreak in a heavily eutrophic embayment, Dokai Bay, Japan. *Mar. Pol. Bull.*, **42**, 1177–1186.
- 多田邦尚・一見和彦・横田隼人トニ・山田真知子・門谷 茂 (2004): 洞海湾で鞭毛藻類が大増殖しない理由. 海の研究, **13**, 271–279.
- 高橋正征・古谷 研・石丸 隆 (1996): “7. 2. 4 漁業管理, 現実問題への生物海洋学の応用”. 生物海洋学 5 (石丸 隆監訳), 東海大学出版会, 東京, 32–40.
- 高橋正征・田口 哲 (1996): 総論 : 海洋植物プランクトンの分類・生理・生態の研究の現状と展望. 月刊海洋号外, **10**, 6–12.
- 高柳和史 (2009): 地球温暖化の漁業および海洋生物への影響. 地球環境, **14**, 223–230.
- 竹内 努 (2012): 相模湾江の島沖における物理・化学特性の季節・短期変遷. 日本大学生物資源科学部海洋生物資源科学科卒業論文, 藤沢, 60 pp.
- Tanaka, T. and A. Taniguchi (1996): Short-term variation in abundance of bacteria and heterotrophic nanoflagellates in summer observed in Onagawa Bay, Japan. *Bull. Plankton Soc.*, **43**, 21–29.

- Tanaka, T., N. Fujita and A. Taniguchi (1997): Predatory-prey eddy in heterotrophic nanoflagellate-bacteria relationships in a coastal marine environment: a new scheme for predator-prey associations. *Aquat. Microb. Ecol.*, **13**, 249–256.
- Tanaka, T. and A. Taniguchi (1999): Predatory-prey eddy in heterotrophic nanoflagellate-bacteria relationships in a bay on the northeastern Pacific coast of Japan. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **179**, 123–134.
- 田代光輝 (2004): 相模湾江の島沖における植物プランクトン群集の季節変動およびその要因. 日本大学大学院生物資源科学研究科修士論文, 藤沢, 69 pp.
- Taylor, A. H. R. J. Geider and F. G. H. Gilbert (1997): Seasonal and latitudinal dependencies of phytoplankton carbon-to-chlorophyll *a* ratios: Results of a modeling study. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **152**, 51–66.
- Tréguer, P., D. M. Nelson, A. J. van Bennekom, D. J. DeMaster, A. Leynaert and B. Quéguiner (1995): The silica balance in the world ocean: a reestimate. *Science*, **268**, 375–379.
- 手崎桂介・岩滝光儀・松岡敷充・水島康一郎 (2005): 有明海に出現した植物プランクトンの種組成と季節変化(2003-2004). 長崎大学水産学部研究報告, **85**, 1–10.
- Tsuchiya, K., T. Yoshiki, R. Nakajima, H. Miyaguchi, V. S. Kuwahara, S. Taguchi, T. Kikuchi and T. Toda (2013): Typhoon-driven variations in primary production and phytoplankton assemblages in Sagami Bay, Japan: A case study of typhoon *Mawar* (T0511), *Plankton Benthos Res.*, **8**, 74–87.
- Uye, S., N. Tamaki and H. Tamaki (1996): Geographical and seasonal variation in abundance, biomass and estimated production rates of microzooplankton in the Inland Sea of Japan. *J. Oceanogr.*, **52**, 689–703.
- Uye, S., N. Nagano and T. Shimizu (1998): Biomass, production and trophic roles of

- micro- and net-zooplankton in Dokai Inlet, a heavily eutrophic inlet, in summer. *Plankton Biol. Ecol.*, **45**, 171–182.
- Uye, S., N. Iwamoto, T. Ueda, H. Tamaki and K. Nakahira (1999): Geographical variations in the trophic structure of the plankton community along a eutrophic–mesotrophic–oligotrophic transect. *Fish. Oceanogr.*, **52**, 689–703.
- Uye, S., N. Nagano and T. Shimizu (2000): Abundance, biomass, production and trophic roles of micro- and net-zooplankton in Ise Bay, central Japan. *J. Oceanogr.*, **56**, 389–398.
- van Beusekom, E.E., M. Loebl and P. Martens (2009): Distant riverrine nutrient supply and local temperature drive the long-term phytoplankton development in a temperate coastal basin. *J. Sea. Res.*, **61**, 26–33.
- 和田圭輔 (2010): 相模湾沿岸域における一次生産と沈降フラックスの季節変遷. 日本大学大学院生物資源科学研究科修士論文, 藤沢, 97 pp.
- Waiste, A., P. K. Bienfang and P. J. Harrison (1992): Spring bloom sedimentation in a sub arctic ecosystem. I. Nutrient sensitivity. *Mar. Biol.*, 114:119-129.
- Weihua, Z., L. Tao, C. Chuanghua, H. Liangmin, W. Hankui, X. Jirong, D. Junde and Z. Si (2009): Spatial and temporal dynamics of phytoplankton and bacterioplankton biomass Sanya Bay, northern South China Sea. *J. Environ. Sci.*, **21**, 595–603.
- Wienke, S. M. and J. E. Cloern (1987): The phytoplankton component of seston in San Francisco Bay. *Neth. J. Sea Res.*, **21**, 25–33.
- 山田真知子・梶原葉子 (2004): 著しく富栄養化の進行した洞海湾の植物プランクトン特性. *海の研究*, **13**, 281–293.
- 山田佳昭・岩田静夫 (1992): 相模湾の最近の海洋環境の変化傾向. *水産海洋研究*, **56**, 323–327.

- 山田佳昭・松下 訓 (2006): 河川水質測定データから相模湾への窒素、リン、CODの流入負荷. 神奈川水産技術センター研究報告, **1**, 43–49.
- Yamaguchi, A., Y. Watanabe, H. Ishida, T. Harimoto, K. Furusawa, S. Suzuki, J. Ishizaka, T. Ikeda and M. M. Takahashi (2002): Structure and size distribution of plankton communities down to the greater depth in the western North Pacific Ocean. *Deep-Sea Res. II*, **49**, 5513–5529.
- 八巻 康 (2010): 相模湾沿岸沖における物理・化学特性の季節・短期変遷. 日本大学大学院生物資源科学研究科修士論文, 藤沢, 96 pp.
- 山本民次 (1998): “第1編 沿岸環境圏の科学 第3章沿岸生態系を構成する生物の分布と動態 第3節 植物プランクトン 【4】植物プランクトンの光合成と増殖—光、温度、栄養塩類に対する依存性”. 沿岸の環境圏 *Marine Coastal Environment* (学校法人トキワ松学園理事長 東京大学名誉教授 平野敏行監修), pp. 162–174. 株式会社フジテクノシステム, 東京.
- 山路 勇 (1979): 日本海洋プランクトン図鑑. 保育社, 大阪, 538 pp.
- 柳 哲雄 (2001): 海の科学—海洋学入門[第2版]. 恒星社厚生閣, 東京, 137 pp.
- 吉田冴希 (2011): 相模湾江の島沖における物理・化学特性の季節・短期変遷. 日本大学生物資源科学部海洋生物資源科学科卒業論文, 藤沢, 55 pp.
- 吉田健一・石丸 隆 (2008): 東京湾における植物プランクトン群集の変遷. 日本プランクトン学会報, **55**, 45–47.
- 吉田陽一 (1983): “III. 3 生物指標法”. 漁業環境アセスメント 水産シリーズ 48 (吉田多摩夫編), 恒星社厚生閣, 東京, 25–28.
- 吉田陽一・三嶋義人・佐藤正春 (1998): 東京湾奥域における主要植物プランクトンと DIP : DIN 比等との相互関係. 日本水産学会誌, **64**, 259–263.
- 吉松定昭(1996): 播磨灘におけるシャットネラの増殖動態. 月刊海洋, **24**, 25–32.

- 吉松定昭 (2008): 播磨灘南部定点における植物プランクトン出現状況. 日本プランクトン学会報, **55**, 41–44.
- 結城勝久 (2008): 三重県的矢湾における渦鞭毛藻 *Alexandrium catenella* と *A. tamarense* の出現量の経年変化. 日本プランクトン学会報, **55**, 33–40.
- Yunev, O. A., J. Carstensen, S. Moncheva, A. Khaliulin, G. Ærtebjerg and S. Nixon (2007): Nutrient and phytoplankton trends on the western Black Sea shelf in response to cultural eutrophication and climate changes. *Est. Coast. Shelf Sci.*, **74**, 63–76.
- Zeeman, I. S. (1985): The effects of tropical storm Dennis on coastal phytoplankton, *Est. Coast. Shelf Sci.*, **20**, 403–418.
- Zeitzschel, B. (1970): The quantity, composition and distribution of suspended particulate matter in the Gulf of California. *Mar. Biol.*, **7**, 305–318.