

図 1-1-13. 各定点における *Akashiwo sanguinea*、*Chattonella* 属の出現動態.

ウ 有明海灣奥西部 (T13、P6) における栄養塩動態

(1) 試験等の方法

図 1-1-14 に示す観測定線上の観測点 T2、T13、P6、P1、B3 の各層 (観測点 2 は 0 m 層・B-1 m 層) で採取した海水について、海洋観測指針に準拠した空気分節方式を用いて、溶存無機態窒素 (硝酸態窒素、亜硝酸態窒素、アンモニア態窒素)、リン酸態リン、ケイ酸態ケイ素の濃度を以下の方法で測定した。

- ・硝酸態窒素：銅・カドミウム還元-ナフチルエチレンジアミン吸光光度法
- ・亜硝酸態窒素：ナフチルエチレンジアミン吸光光度法
- ・アンモニア態窒素：インドフェノール青吸光光度法
- ・リン酸態リン：モリブデン青吸光光度法
- ・ケイ酸態ケイ素：シリカモリブデン青吸光光度法

(2) 結果及び考察

1) 溶存無機態窒素

調査期間における溶存無機態窒素濃度 (以下、DIN と記す。) の推移を図 1-1-15 に示す。

観測点 T2、T13 では全層でほぼ同調していたが、観測点 P6、P1、B3 では 0、2 m 層と B-1 m 層が異なる挙動を示した。

7 月中は、観測点 T2、T13 の全層および観測点 P6、P1、B3 の 0、2 m 層で、増減しながら推移した後、7 月 23 日に高い値を示し (最大値 56.81 μ M)、その後減少していた。観測点 P6、P1、B3 の B-1 m 層では、漸増傾向を示した。

8 月前半は、観測点 T2、T13 の全層および観測点 P6、P1、B3 の 0、2 m 層では低い値で推移したが、観測点 P6、P1、B3 の B-1 m 層では他の層と比べて高めで推移した。

8 月後半はいずれの観測点、層においても増加し、29 日に高い値を示した (最大値 51.47 μ M)。

9 月 9 日には観測点 T2、T13 の全層および観測点 P6、P1、B3 の 0、2 m 層では減少していたが、観測点 P6、P1、B3 の B-1 m 層では横ばいで推移した。

2) リン酸態リン

調査期間におけるリン酸態リン濃度 (以下、PO₄-P と記す。) の推移を図 1-1-16 に示す。7 月から 8 月前半まで増減を繰り返しながら推移した。観測点 T2 の 0m 層で 7 月 30 日 (3.70 μ M)、観測点 P6、P1 の 0m 層で 7 月 23 日 (最大値 3.38 μ M)、観測点 P6、B3 の 2m 層で 8 月 7 日 (最大値 2.86 μ M) に高い値を示した。

8 月後半以降、観測点 T2、T13 の全層および観測点 P6、P1、B3 の 0、2 m 層で 8 月 21 日、29 日に高い値を示し (最大値 3.06 μ M)、9 月 9 日に減少した。観測点 P6、P1、B3 の B-1m 層では 8 月後半以降増減しながら横ばいで推移した。

3) ケイ酸態ケイ素

調査期間におけるケイ酸態ケイ素濃度 (以下、SiO₂-Si と記す。) の推移を図 1-1-17 に示す。

7 月から 8 月前半まで増減を繰り返しながら推移し、観測点 T2 の 0m 層で 7 月 30 日

(147.17 μ M)、観測点 P6 の 0、2m 層で 7 月 23 日（最大値 130.45 μ M）に高い値を示した。

8 月後半以降、観測点 T2 の全層及び P6、P1、B3 の B-1m 層では漸増傾向を示し、観測点 T13 の全層及び P6、P1、B3 の 0、2m 層では 8 月 29 日（最大値 130.34 μ M）に高い値を示した後、9 月 9 日に減少した。

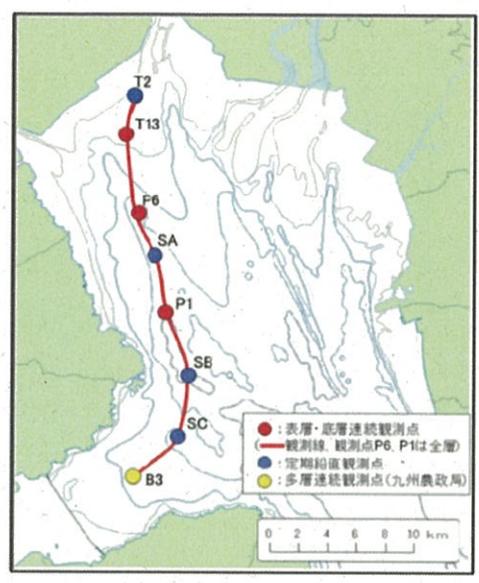


図 1-1-14. 有明海奥部西側海域における観測点.

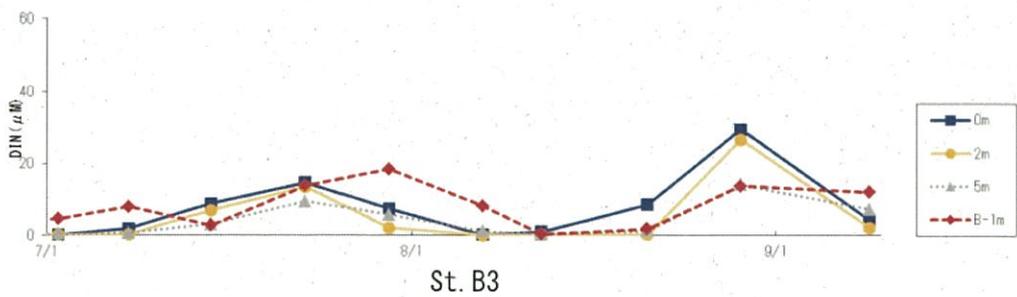
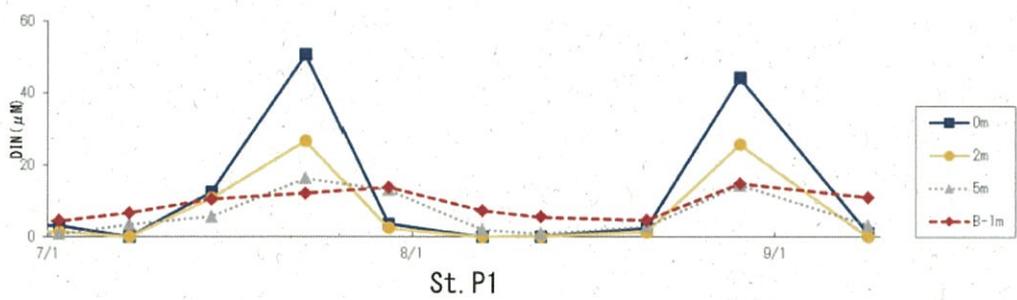
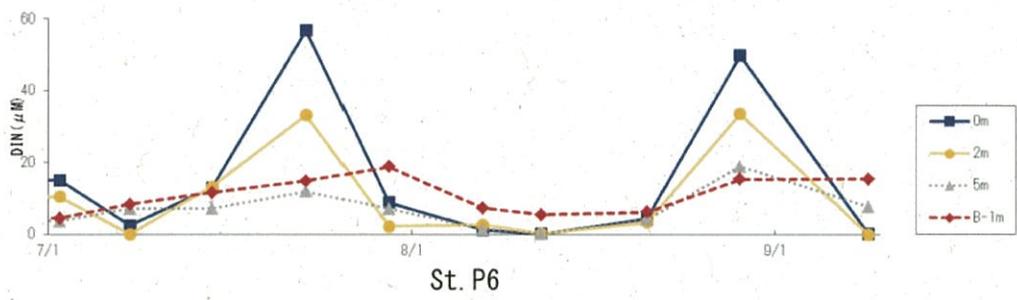
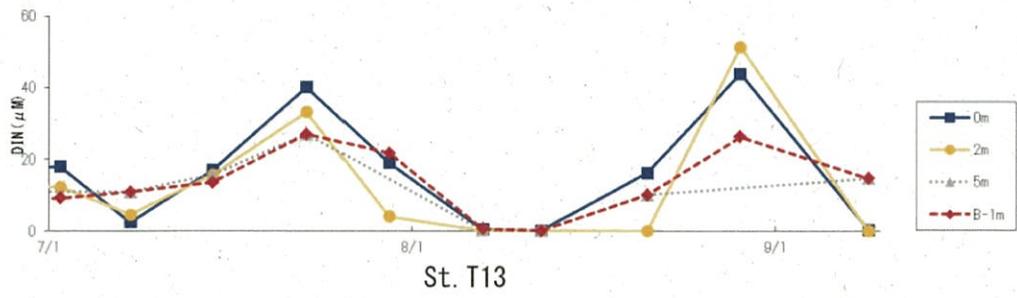
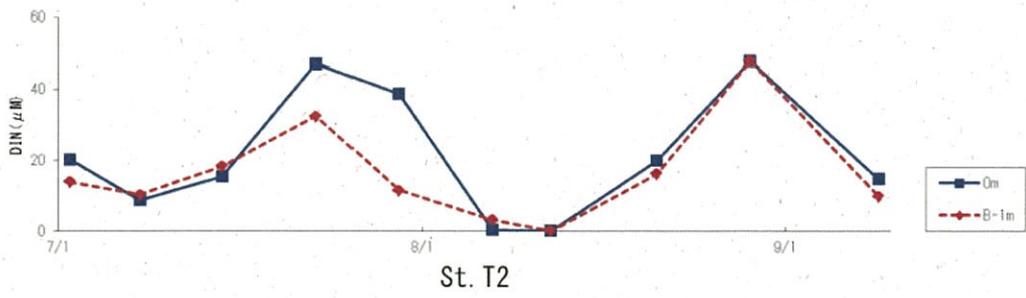


図 1-1-15. 有明海奥部西側海域における溶存態無機窒素の経時変化.

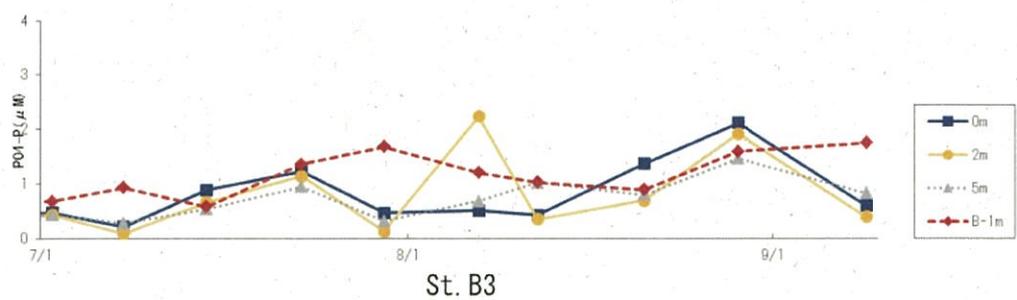
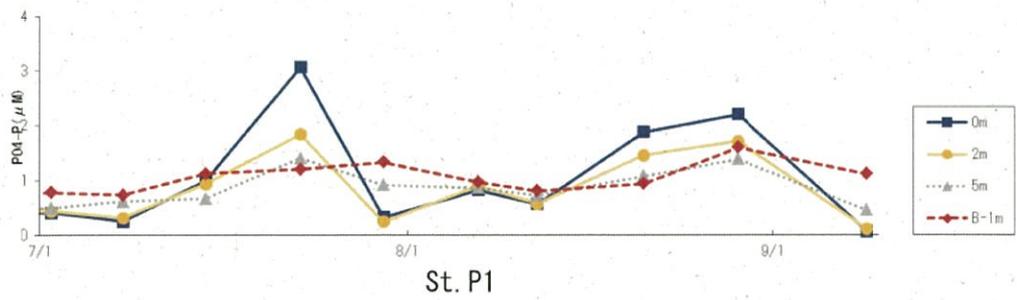
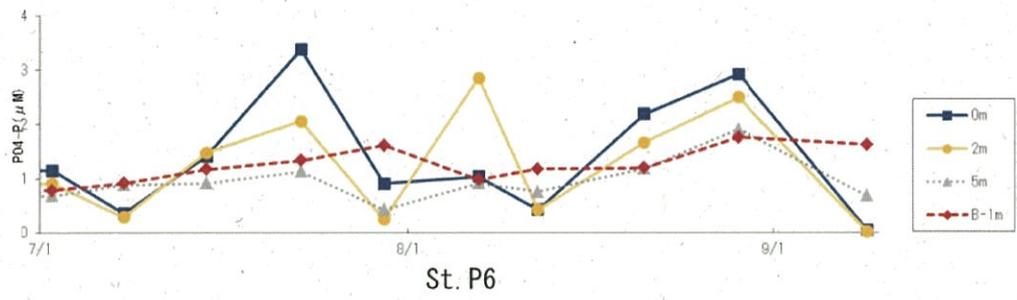
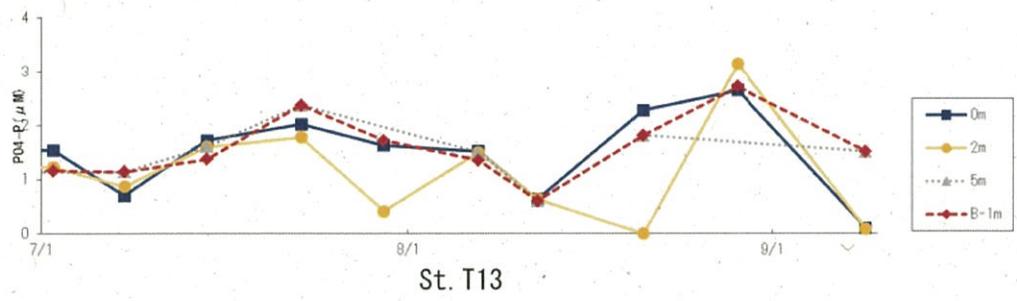
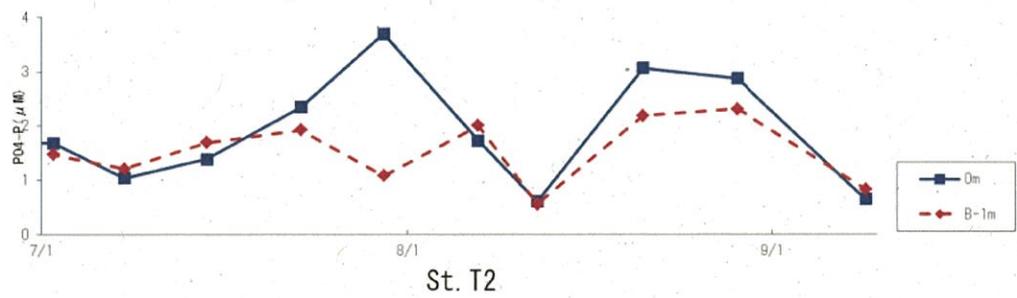
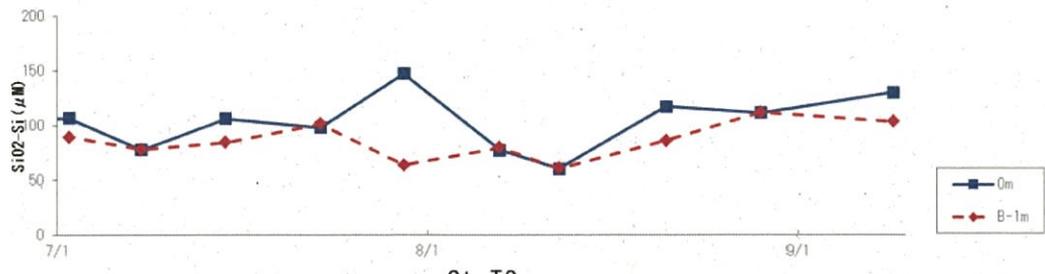
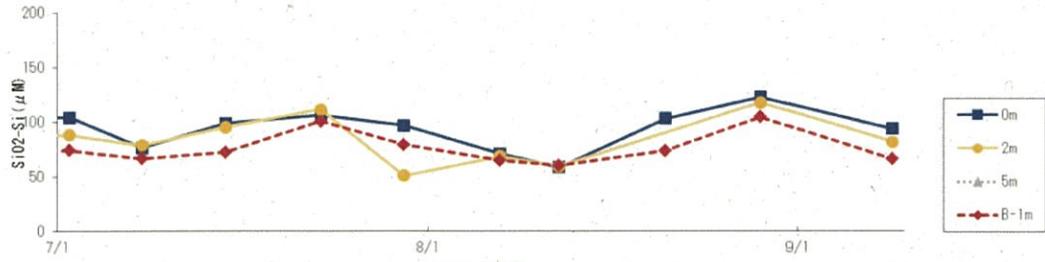


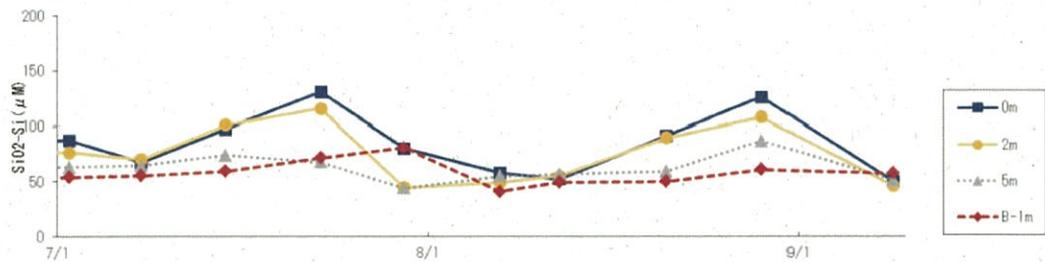
図 1-1-16. 有明海奥部西側海域におけるリン酸態リンの経時変化。



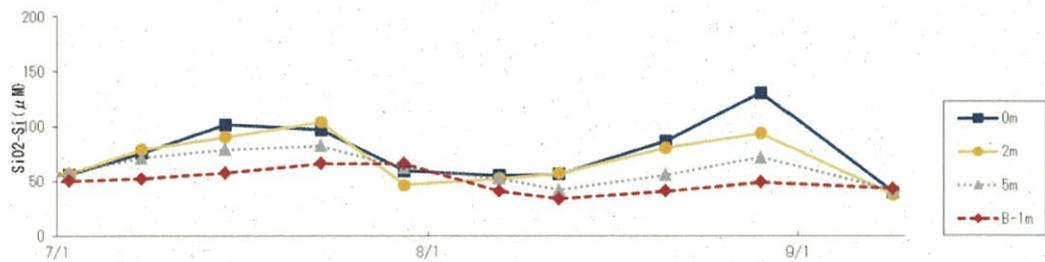
St. T2



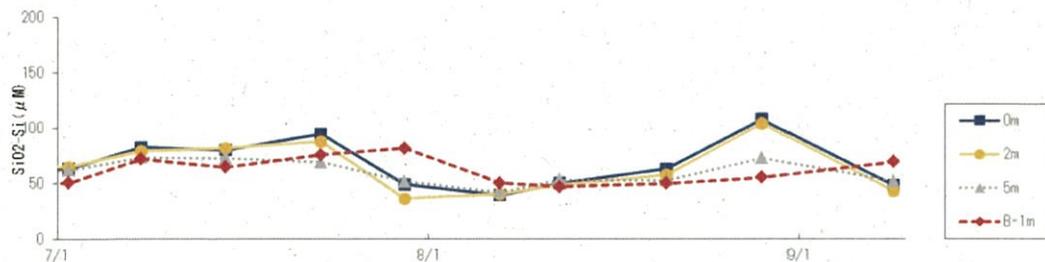
St. T13



St. P6



St. P1



St. B3

図 1-1-17. 有明海奥部西側海域におけるケイ酸態ケイ素の経時変化.

エ 赤潮発生と貧酸素水塊の形成との関係

海域の多大な酸素消費は、底層における貧酸素水塊の形成に重要な役割を果たす (Jessen, et al. 2017, Fennel and Testa 2019)。海域の酸素消費は、化学的酸素消費及び生物学的酸素消費に分けられ、化学的酸素消費は還元物質等の酸化が含まれ、生物学的酸素消費は有機物分解、植物プランクトンの呼吸及び硝化等が含まれる (Wang 1980、徳永ら 2016)。しかしながら、植物プランクトンの呼吸についてはほとんど注意が払われていないのが現状である。現地観測結果と室内培養実験により、渦鞭毛藻の呼吸による酸素消費速度を推定し、既往研究との比較から、渦鞭毛藻の日周鉛直移動と夜間の底層での呼吸は、懸濁物及び堆積物による酸素消費とともに貧酸素化に寄与する可能性を示す。

(1) 実験概要及び現地観測概要

A. sanguinea の呼吸による酸素消費速度を算出するために室内培養実験を行った。実験に用いた *A. sanguinea* を含む天然海水は、2019年8月21日10:11に有明海奥部P6(北緯33.0625度、東経130.2217度)の1.5 m層から約30L採取された(図1-1-1)。採取後ただちに実験室へ持ち帰り、海水の一部を用いて、*A. sanguinea* の同定および計数を光学顕微鏡(Nikon E400)下で3回、その他の種については1回行った。計数された植物プランクトンの細胞密度から種ごとの炭素含量への変換は、既往の文献の報告値(Mullin et al. 1966、Nakamura 1998、Munir et al. 2015、Mitra and Zaman 2015、Véronique et al. 2007)を元に換算した。残りの海水は、孔径20 µmのプランクトンネットを用いて、重力下で細胞を刺激しないように濃縮した。濃縮後も *A. sanguinea* は遊泳しており、形態変化もみられなかった。この濃縮海水と孔径0.1 µmでろ過した海水(27.1°C、塩分33)を100 mL容DO瓶に収容し、暗条件下で水温24.6°C~26.4°Cで約18時間室内培養した(n=5)。実験開始時と終了時のDO濃度はDO計(ARO-PR、JFE Advantech Co., Ltd.)で計測された。実験開始時と終了時のDO濃度の差及びリファレンス(ろ過海水のみ)のDO濃度低下、培養時間から *A. sanguinea* の呼吸による酸素消費速度を算出した。さらに、終了時のそれぞれのDO瓶中の *A. sanguinea* 細胞密度を算出した(n=5)。*A. sanguinea* の呼吸による酸素消費速度を *A. sanguinea* 細胞密度で除することにより1細胞密度当たりの呼吸速度を算出した。

前述の採水と同時にCTD(AAQ-RINKO、JFE Advantech Co., Ltd.)による水温、塩分、クロロフィル蛍光の鉛直分布を計測した。濃縮サンプルと孔径0.1 µmでろ過した海水を黒色バケツに入れ、細胞密度とCTDによるクロロフィル蛍光を計測した。黒色バケツを用いた理由は、バケツによる反射光を極力抑制して値を安定化させるためである。ろ過海水を加えることにより、クロロフィル蛍光値を0~46.84までの8段階に変化させた。*A. sanguinea* の細胞の固定には、海水10 mLに対しルゴール液0.5 mLを添加した。*A. sanguinea* の細胞密度の計測は各密度において3回ずつ行われた。クロロフィル蛍光の計測は0.1秒毎に行われ、20秒以上取得したデータを平均化した。得られた *A. sanguinea* の細胞密度と室内実験で得られたクロロフィル蛍光との関係式を用いて自動昇降式観測システムで得られたクロロフィル蛍光を *A. sanguinea* の細胞密度に変換した。なお、自動昇降式自動観測システムで得られたクロロフィル蛍光と室内実験で用いたCTDのクロロフィル蛍光値は、厳密には異なる両者を比較し補正を行った。以上のクロロフィル蛍光と *A. sanguinea* 細胞密度との関係式作成のための実験は赤潮発生期間中に1回しか実施できなかったが、この関係式

を用いることは妥当である。

(2) 結果および考察

Akashiwo sanguinea の単位細胞当たりの酸素消費速度について算出を試みた結果について述べる。まず表 1-1-2 に採取された生海水中の植物プランクトンの検鏡結果を示す。珪藻類の細胞密度は少なく（珪藻の優占種は *Skeletonema* spp. 319 cells/mL）、渦鞭毛藻 *A. sanguinea* の細胞密度は 458 cells/mL であった。細胞サイズから換算したバイオマスで評価すると、全体の 93.6% が *A. sanguinea* で占められていた。室内実験で算出された *A. sanguinea* が含まれる海水 1 L 中の酸素消費速度は、0.036~0.040 mg/L/hour（平均 0.038 mg/L/hour）であった。さらに、実験時の DO 瓶内の *A. sanguinea* 細胞密度は、66~99 cells/mL（平均 83.7 cells/mL）であった。これらのことから、*A. sanguinea* 1 細胞当たりの平均的な酸素消費速度は 0.45×10^{-6} mg/cell/hour と算出された。宗景ら（1994）は、プランクトン細胞密度（*Chattonella* 属、*Prorocentrum* 属、*Fibrocapsa japonica* が優占）と DO 消費速度との関係を示しており、1,000 cells/mL の場合の DO 消費速度を約 120 mg/m³/hour と報告しており、1 細胞当たりの DO 消費速度は 0.12×10^{-6} mg/cell/hour 程度と見積もられる。本研究で得られた値（ 0.45×10^{-6} mg/cell/hour）は上記の値よりはわずかに大きい、プランクトン種が異なるため、その差は注目に値する。

過去の多くの研究では、採水・検鏡したデータを用いて渦鞭毛藻の日周鉛直移動を明らかにしているため（Katano et al. 2011）、解析できるデータ数は時空間的に不足していた。本研究では、クロロフィル蛍光値と *A. sanguinea* 細胞密度との関係を定量化することにより、連続観測ブイのクロロフィル蛍光値を *A. sanguinea* 細胞密度へ変換し、夜間の底層の *A. sanguinea* 細胞密度の時空間変動を明らかにする。図 1-1-18 にクロロフィル蛍光と *A. sanguinea* 細胞密度との関係を示す。なお、Trial-1 は表 1-1-2 の海水とは異なり、8 月 19 日に長崎県小長井港（北緯 32.92889 度、東経 130.19408 度）で採取された赤潮海水を用いて同様に計測が行われたものである。また、Trial-1 においても *A. sanguinea* が優占していた（バイオマスで評価すると 93.8%）。クロロフィル蛍光値と *A. sanguinea* 細胞密度は明確な線形な関係があり（傾きは、25.119 cells/L/蛍光値）、この関係を元に自動昇降式観測システムで得られたクロロフィル蛍光を便宜的に *A. sanguinea* の細胞密度へ変換できる。細胞密度のみならず、バイオマスで比較しても *A. sanguinea* が卓越しており（表 1-1-2）、クロロフィル蛍光値と *A. sanguinea* 細胞密度の線形関係は、室内培養した単一種の渦鞭毛藻細胞密度とクロロフィル蛍光値との関係を示した先行研究（紫加田ら 2010）と矛盾していない。また、山口・本城（1989）も、*Gymnodinium mikimotoi* (= *Karenia mikimotoi*) を室内培養し、クロロフィル蛍光と細胞密度との関係を報告している。しかしながら、紫加田ら（2010）とは回帰直線の係数は大きく異なっており（例えば、*Chattonella antiqua* では 122 cells/L/蛍光値）、山口・本城（1989）の結果とも異なっていた。種間で細胞サイズが大きく異なるために一概に比較はできないが、本研究では、多くの種類の植物プランクトンを含む海水サンプルを用いているため、回帰直線の傾きと切片が先行研究とは異なったものと思われる。少なくとも、図 1-1-18 から得られる回帰直線は、調査海域から採水された海水を用いて得たクロロフィル蛍光値と渦鞭毛藻細胞密度との関係であるため、本研究における渦鞭毛藻の細胞密度の鉛直分布の推定には支障がないと思われる。

これらの結果に基づき、日周鉛直移動によって夜間底層へと移動した渦鞭毛藻 *A. sanguinea* の呼吸活動による酸素消費が海域の貧酸素化に寄与しうるかを評価する。図 1-1-19 に 2019 年 8 月 6 日～14 日までの P6 における水質の鉛直分布を示す。8 月 13 日までは弱い密度成層が形成され、8 月 7 日～10 日に明瞭な日周鉛直移動が見られた。8 月 7 日 0:00～10 日 0:00 の密度躍層（水面下約 6m）以深のクロロフィル蛍光から *A. sanguinea* 細胞密度を推定すると、底層における細胞密度は、27.6～1238.4 cells/mL（平均 188.4 cells/mL）と見積もられた。図 1-1-20 に 2019 年 8 月 7 日～10 日の密度躍層以深（海面下 6m 以深）における *A. sanguinea* 細胞密度の鉛直平均値と海底直上 0.2m における DO 飽和度の時系列変化を示す。この期間の底層 DO 飽和度は鉛直方向にほぼ一様と判断し（図-5）、海底直上 0.2m の値で代表した。*A. sanguinea* 細胞密度は夜間に底層に分布しているものの、両者には明確な相関関係は見られなかった。密度界面を通じた DO 供給を含む底層の見かけの DO 低下速度を直線回帰式で算出した。DO 濃度の算出には水温及び塩分を用いた。*A. sanguinea* が日周鉛直移動によって底層（海面下 6 m 以深）に分布する間の見かけの DO 低下速度は、0.07 mg/L/hour（8 月 7 日 18:00～8 日 6:00）、0.02 mg/L/hour（8 月 8 日 18:30～9 日 6:30）、0.03 mg/L/hour（8 月 9 日 20:30～10 日 8:00）であり、平均値は 0.04 mg/L/hour であった。一方、表層に分布している間の底層の見かけの DO 低下速度は、0.09 mg/L/hour（8 月 7 日 8:30～18:00）、0.003 mg/L/hour（8 月 8 日 6:30～18:00）、-0.001 mg/L/hour（8 月 9 日 7:00～20:00）、-0.005 mg/L/hour（8 月 10 日 8:30～18:00）であり、平均値は 0.02 mg/L/hour であった。ここで、見かけの DO 低下速度の負値は DO 濃度の増加を表す。平均値で評価すると、*A. sanguinea* が表層に分布しているよりも底層に分布していた方が見かけの DO 低下速度は 2 倍程度大きかった。

図 1-1-20 における底層（海面下 6 m 以深）に分布する間の *A. sanguinea* 細胞密度の鉛直平均値は、174.88 cells/mL（8 月 7 日 18:00～8 日 6:00）、160.44 cells/mL（8 月 8 日 18:30～9 日 6:30）、113.95 cells/mL（8 月 9 日 20:30～10 日 8:00）であり、平均値は 149.76 cells/mL であった。前述の *A. sanguinea* 1 細胞当たりの平均的な酸素消費速度 0.45×10^{-6} mg/cell/hour を用いると、*A. sanguinea* が日周鉛直移動によって底層（海面下 6 m 以深）に分布する間の *A. sanguinea* の呼吸による酸素消費速度は、0.05～0.08 mg/L/hour（平均値 0.07 mg/L/hour）と推定された。一方、表層に分布している間の底層の *A. sanguinea* 細胞密度の鉛直平均値は、73.56 cells/mL（8 月 7 日 8:30～18:00）、57.55 cells/mL（8 月 8 日 6:30～18:00）、45.65 cells/mL（8 月 9 日 7:00～20:00）、36.23 cells/mL（8 月 10 日 8:30～18:00）であり、平均値は 53.25 cells/mL であった。*A. sanguinea* の呼吸による酸素消費速度は、0.02～0.03 mg/L/hour（平均 0.02 mg/L/hour）と推定された。以上のように、現場観測および室内実験結果を用いた試算による結果は、*A. sanguinea* の日周鉛直移動に同調して底層の酸素消費速度にも周期性があることを示している。仮に、赤潮発生に起因する酸素消費への作用機序が枯死などに伴う有機物分解過程によるものであれば、上記に示したような周期性は確認されないと考えられる。すなわち、本報告に示した底層の酸素消費速度の周期性は、渦鞭毛藻類の日周鉛直移動とその呼吸が現場海域の貧酸素化に寄与することを示す現象の一つであろう。ただし、*A. sanguinea* が日周鉛直移動によって底層（海面下 6 m 以深）に分布する間における室内実験結果を基にした本種の呼吸による酸素消費速度の試算は 0.05～0.08 mg/L/hour（平均 0.07 mg/L/hour）であり、現場観測の実測結果（平均値 0.04 mg/L/hour）よりも大きな値であっ

た。現場観測結果から算出した酸素消費速度は、DO の水平移流の影響は小さいものの、表層からの酸素供給も含んでいるため、過小評価している可能性がある。また、徳永ら (2005) は有明海竹崎沖の有機懸濁物質の分解に伴う酸素消費速度を $1.35 \text{ g/m}^3/\text{day}$ ($= 0.06 \text{ mg/L/hour}$)、児玉 (2009) は P6 における酸素消費速度を $0.27 \pm 0.14 \text{ g/m}^3/\text{day}$ ($= 0.01 \pm 0.006 \text{ mg/L/hour}$)、徳永ら (2016) は P6 定点よりも 3.3 km 北西方向の干潟縁辺部 (定点 T14) における化学的酸素消費速度を $0.004 \sim 0.033 \text{ mg/L/hour}$ (平均 0.015 mg/L/hour) と報告している。本研究の室内実験結果を基に算出した日周鉛直移動によって底層 (海面下 6 m 以深) に分布する間の *A. sanguinea* による酸素消費速度 (平均 0.07 mg/L/hour) は、過去の酸素消費速度に関する報告例と比較してかなり大きな値である。渦鞭毛藻の日周鉛直移動という特性から推定すると、光条件の乏しい時空間 (夜間かつ底層) に渦鞭毛藻が高密度に集積することで呼吸による酸素消費の影響が顕著に表れていると考えられる。

本研究の結果は、これまで言われてきた「赤潮を形成した植物プランクトンの枯死・底層への沈降と有機物の分解による酸素消費が貧酸素水塊の形成に重要である」という単純な関係性だけではないことを示している。

参考文献

- G. L. Jessen, A. Lichtschlag, A. Ramette, S. Pantoja, P. E. Rossel, C. J. Schubert, U. Struck, A. Boetius: Hypoxia causes preservation of labile organic matter and changes-seafloor microbial community composition (Black Sea), *Science Advances*, Vol. 3, No. 2, e1601897, 2017.
- Fennel, K. and Testa, J. M.: Biogeochemical controls on coastal hypoxia, *Annual Review of Marine Science*, Vol. 11, pp. 105–130, 2019.
- Wang W.: Fractionation of sediment oxygen demand, *Water Research*, Vol. 14, pp.603-612, 1980.
- 徳永 貴久, 速水 祐一, 木元 克則, 有明海奥部の 2 定点における底層水の生物学的酸素消費と化学的酸素消費, 土木学会論文集 B2(海岸工学), 2016, 72 巻, 1 号, pp. 12–21.
- Mullin, M. M. Sloan, P. R. Eppley, R. W.: Relationship between carbon content, cell volume, and area in phyto-plankton, *Limnology and Oceanography*, Vol. 11, pp. 307–311, 1966.
- Yasuo Nakamura: Growth and grazing of a large hetero-trophic dinoflagellate, *Noctiluca scintillans*, in laboratory cultures, *Journal of Plankton Research*, Vol. 20, pp. 1711–1720, 1998.
- Munir S, Burhan Z, Naz T, Siddiqui PJA, Morton SL: Morphometric forms, biovolume and cellular carbon content of dinoflagellates from polluted waters on the Karachi coast, Pakistan, *Indian Journal of Geo-Marine Sciences*. Vol. 44. pp. 19-25, 2015.
- Mitra, A. and S. Zaman.: Blue carbon reservoir of the blue planet, 299 pp. New Delhi: Springer India, 2015.
- Véronique Cornet-Barthaux, Leanne Armand, Bernard Quéguiner: Biovolume and biomass estimates of key dia-toms in the Southern Ocean, *Aquatic Microbial Ecology*, Vol. 48, pp. 295–308, 2007.
- 宗景志浩, 中川倫寿, 福田稔: 鞭毛藻プランクトンの鉛直移動と亜表層部の貧酸素化機構について, 海岸工学論文集, 第 41 巻, pp.1116-1120, 1994.
- Katano T., M. Yoshida, S. Yamaguchi, T. Hamada, K. Yoshino, Y. Hayami: Diel vertical migration and cell division of bloom-forming dinoflagellate *Akashiwo sanguinea* in the Ariake Sea, Japan,

Plankton and Benthos Research, Vol. 6, No. 2, pp. 92–100, 2011.

紫加田知幸, 櫻田清成, 城本祐助, 生地 暢, 吉田 誠, 大和田紘一. 八代海における植物プランクトンの増殖に与える水温, 塩分および光強度の影響. 日本水産学会誌, 76 巻, 1 号, pp. 34-45, 2010.

山口峰生, 本城凡夫: 有害赤潮鞭毛藻 *Gymnodinium nagasakiense* の増殖におよぼす水温, 塩分および光強度の影響, 日本水産学会誌, 55 巻, 11 号, pp. 2029–2036, 1989.

徳永貴久・松永信博・阿部淳・児玉真史・安田秀一: 有明海西部海域における高濁度層の観測と懸濁物質による酸素消費の実験, 土木学会論文集, No.782/II-70, pp.117-129, 2005.

児玉真史, 徳永貴久, 木元克則: 夏季の有明海奥部における基礎生産速度と有機懸濁物質の分解特性, 土木学会論文集 B2 (海岸工学), Vol. B2-65, No. 1, pp. 1006–1010, 2009.

表 1-1-2. 酸素消費速度試験に用いた天然海水中の植物プランクトン組成とバイオマス。
Chaetoceros sp.及び *Thalassiosira* sp.の species-specific biomass は、複数種の1細胞密度
 当たりの炭素量の平均値を用いて算出した。また、*Pleurosigma* sp. は *Pleurosigma normanii*
 で、*Chattonella* spp.は *Chattonella antiqua* で、*Skeletonema* spp.は *Skeletonema costatum* で
 species-specific biomass を算出した。括弧内の数値は、バイオマスの割合を表す。

Species	Cell density (cells/mL)	Species-specific biomass ($\mu\text{g C/L}$)
<i>Akashiwo sanguinea</i>	458	458 (93.6)
<i>Ceratium furca</i>	3	5.3 (1.1)
<i>Chaetoceros</i> sp.	15	1.5 (0.3)
<i>Chattonella</i> spp.	18	0.02 (0.0)
<i>Gonyaulax polygramma</i>	6	4.8 (1.0)
<i>Gyrodinium</i> spp.	12	6.9 (1.4)
<i>Pleurosigma</i> sp.	1	0.1 (0.0)
<i>Protoperdinium</i> spp.	5	1.7 (0.3)
<i>Skeletonema</i> spp.	319	10.5 (2.2)
<i>Thalassiosira</i> sp.	3	0.3 (0.1)

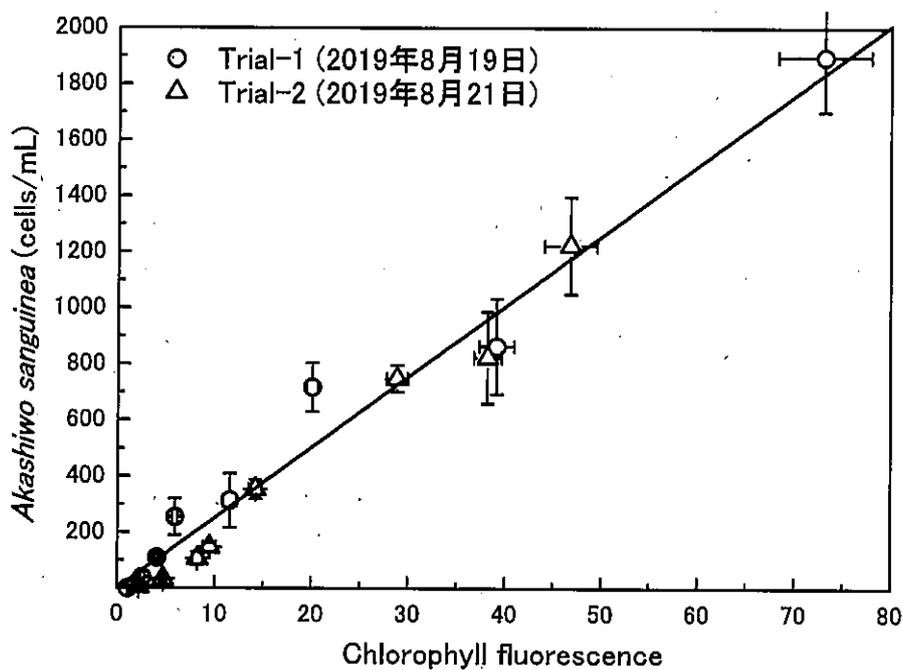


図 1-1-18. クロロフィル蛍光値と *A. sanguinea* 細胞密度との関係。

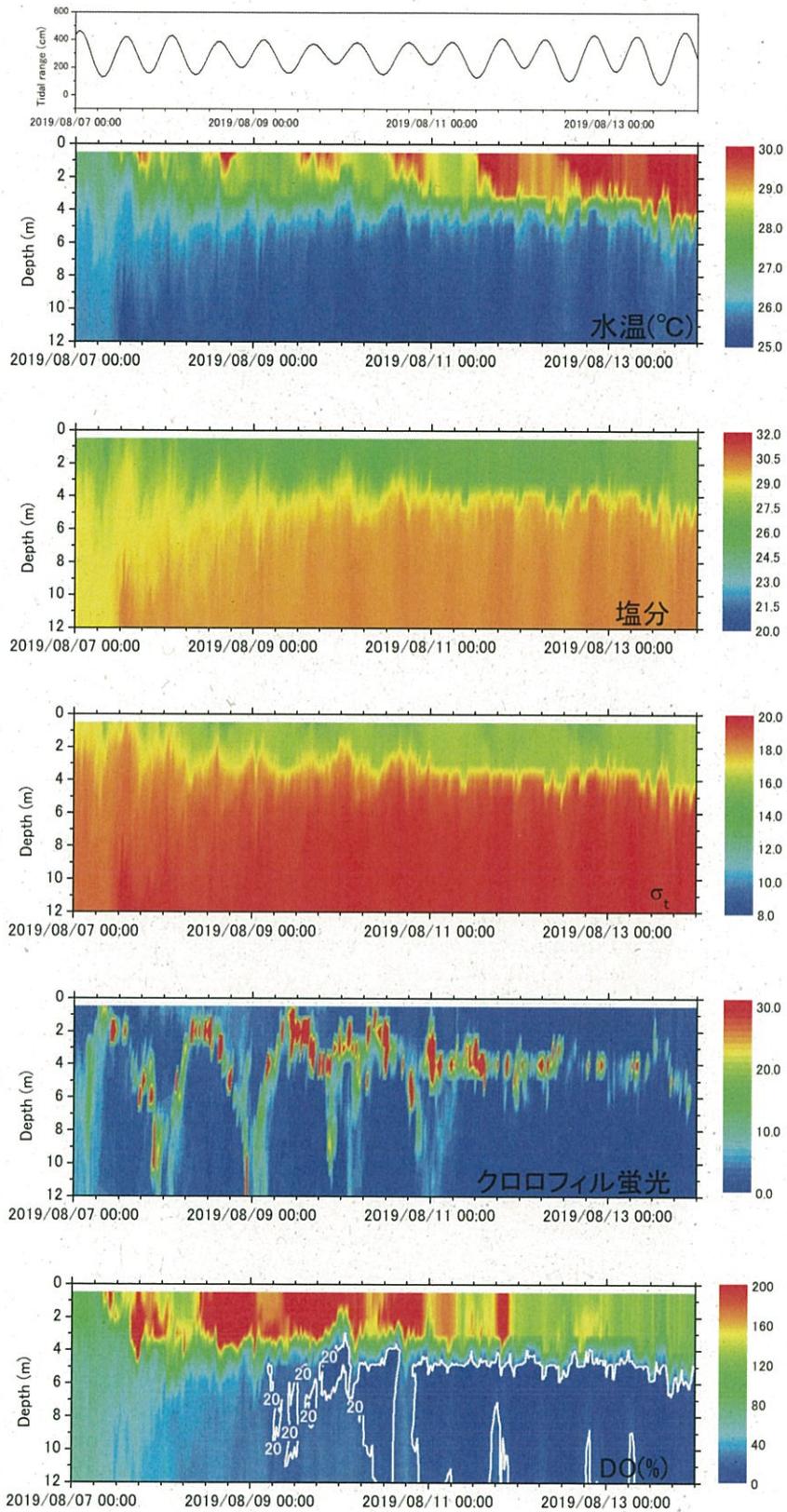


図 1-1-19. 2019 年 8 月 6 日～8 月 14 日までの P6 における水質の鉛直分布。
白線は DO 飽和度 20%の等値線を表す。