

博士論文

東京湾の砂浜・干潟域における底生珪藻相と  
その分布規定要因

植松幸希

目次	i
序論	1
第 1 章 東京湾の砂浜・干潟における底生珪藻相	
1-1. 緒言	5
1-2. 2010 年春季の底生珪藻相	
1-2-1. 目的	6
1-2-2. 方法	6
1-2-2. 結果	8
1-2-3. 考察	10
底質環境と底生珪藻群集	10
東京湾の底生珪藻群集の特徴	11
1-3. 東京湾内 3 干潟の底生珪藻相の季節変化	
1-3-1. 目的	14
1-3-2. 方法	15
1-3-3. 結果	15
1-3-4. 考察	16
図表	19
第 2 章 東京湾の底生珪藻相に影響する要因	
2-1. 緒言	29
2-2. 東京湾の 3 干潟の底生珪藻相と環境	
2-2-1. 目的	31
2-2-2. 方法	31
2-2-3. 結果	33
2-2-4. 考察	35
粒度組成	35
栄養塩と塩分	37
2-3. 底質の粒度組成が底生珪藻相に与える影響	
2-3-1. 目的	40
2-3-2. 方法	40
2-3-3. 結果	42
2-3-4. 考察	45

泥分率	45
季節	47
図表	50
第3章 東京湾の3干潟における光合成量	
3-1. 緒言	65
3-2. 単一種培養株による光合成と光強度の関係	
3-2-1. 目的	66
3-2-2. 方法	66
3-2-3. 結果	68
3-2-4. 考察	69
3-3. 東京湾の3干潟における光合成	
3-3-1. 目的	71
3-3-2. 方法	71
3-3-3. 結果	72
3-3-4. 考察	73
現存量	73
干潟の光合成速度に影響を与える要因	75
図表	78
第4章 総合考察	84
謝辞	89
引用文献	90
Plate	110

## 序論

底生微細藻類にはシアノバクテリア、珪藻、渦鞭毛藻、ユーグレナ藻などが知られているが、沿岸の干潟・浅海域で最も普通に優占する分類群は珪藻であり (MacIntyre et al., 1996; Underwood and Barnett, 2006)、底生珪藻 (benthic diatoms) と呼ばれる。近年、干潟・浅海域の底生系の一次生産に関する研究の蓄積により、干潟域においては生物量では底生微細藻類の方が浮遊系の一次生産者に比較してはるかに多く、生産量でも浮遊系を上回る場合が多いことが明らかになった (MacIntyre et al., 1996; Underwood and Kromkamp, 1999; Cahoon, 1999; 原口ら, 2008; 山口, 2011)。さらに、1990年代以降の安定同位体比分析による動物の食物源の推定により、干潟の濾過食者の多くは陸起源の有機物や海の植物プランクトン起源の有機物ではなく、主に干潟に生息する底生珪藻を餌として利用していることが明らかになった (MacIntyre et al., 1996; Underwood and Kromkamp, 1999)。我が国でも同様の結果が数多く得られており (e.g. Kurata et al., 2001; 伊藤ら, 2009; Watanabe et al., 2009)、場所によってはベントスの餌のほとんどが底生珪藻起源である事例も報告されている (小池ら, 1989)。

また底生珪藻は底質と水柱の界面に生息するため、堆積物中の間隙水だけでなく水中の栄養塩も利用する (Sundbäck, 1986; Reay et al., 1995; Rysgaard et al., 1995; Tobias et al., 2003) と同時に、細胞外高分子化合物 (extracellular polymeric substances、以下 EPS) を分泌して底質を物理的に安定化させるため (Paterson, 1989; Miller et al., 1996; Lundkvist et al., 2007)、底生珪藻は堆積物と水柱の間の物質フローを制御していると考えられている (Propp et al., 1980; Sundbäck and Granéli, 1998)。つまり、底生珪藻は水中や底質中の栄養塩を消費して一次生産を行い、ベントスに摂餌されることで干潟の物質循環を駆動させており、干潟生態系の物質循環における底生珪藻の存在が重要視されている。

底生微細藻類の生産量はさまざまな要因によって決まることが報告されている。主要因として光強度 (Colijn and van Buurt, 1975; Admiraal, 1977; Admiraal and Peletier, 1980) や温度 (Colijn and van Buurt, 1975; Admiraal, 1977; Rasmussen et al., 1983) のほかに、底質の粒度組成がしばしば考慮されてきた (山口,



2011)。Underwood and Kromkamp (1999) は間隙水中の栄養塩濃度や波浪・潮汐の違いによって砂質域より泥質域で底生微細藻類の生物量は高いとしたが、Miles and Sundbäck (2000) や Cahoon and Safi (2002) は干潟の底質によって底生微細藻類の生産量に差はないとした。また Billerbeck et al. (2007) は現場での実験と既報の論文から、冠水時には泥質域より砂質域の干潟で生産量が多いとしており、底質が底生微細藻類の生産量にどのように影響するかについては見解が分かれている。

底生珪藻の記載は 18 世紀末にはすでに行われたが、近代的な分類学的記載の研究は、19 世紀末から 20 世紀前半にかけて北ヨーロッパにおいて始まった (Round, 1971)。北ヨーロッパ中心の底生珪藻の分類についてまとめたものとしては Hustedt (1927-1966) や Hendey (1964) などがあり、その後はその他の地域でも記載が行われている (地域については第 1 章に詳述)。底生珪藻の記載が進むと同時に、塩分や酸素濃度、栄養塩濃度といった現場の環境要因を測定し、1 要因ごとに出現種との関係が検討されるとともに (Hustedt, 1930; Werff, 1960)、光や波浪については実験的手法によりその影響が確かめられた

(McIntire and Wulff, 1969)。これらの結果、底生珪藻の多くは汎世界種で、環境耐性も広いと考えられるが (Admiraal, 1984)、種ごとに最適な生態学的ニッチが異なり、環境の異なる干潟には、異なる底生珪藻群集が生息することが明らかになった (Underwood et al., 1998; Underwood and Provot, 2000)。1990 年代後半になると多変量解析を用いて群集ごとに解析できるようになり、光や塩分といった要因だけでなく粒度組成や富栄養化の影響についても調べられた

(Underwood et al., 1998; Agatz et al., 1999; Facca et al., 2002; Facca and Sfriso, 2007; Du et al., 2009)。我が国においては底生珪藻の分布に関する全国的な研究は Kosugi (1987) 以降なされておらず、各地の調査も西日本を中心とした 10 例に満たない (長谷川・濁川, 1993; 濁川・長谷川, 1999; 濁川・長谷川, 2000; Hirose et al., 2004; Ohtsuka, 2005; Park et al., 2012)。その一方で Ohtsuka (2005) は諫早湾で優占した種を新種として報告しており、国内の他の地域にも同様に未記載種がいる可能性がある。

底生珪藻は EPS を分泌して基質に付着し生息するが、Round (1971)は、底生珪藻を付着（あるいは生息する）基質と付着形態に基づいて生活型（life form）に分け、様々な生態系（潮上帯、潮間帯、潮下帯、エスチュアリー、浮氷、塩性湿地など）における底生珪藻の生態を生活型ごとにとりまとめた。潮間帯・潮下帯では生息する基質との関係で底生珪藻の生活型を *epilithon*（石、岩などのハードボトム上に付着）、*epipelon*（泥質上に分布）、*epipsammon*（砂粒上に付着）、*endopelon*（泥質中に分布）、*endolithon*（石、岩などの中に分布）、*epiphyton*（大型海藻に付着）、*epizoon*（動物に付着）に分類した。そのうち、干潟の底質に生息する主なものは、堆積物中を滑走して移動する *epipelon* と、基質に付着して移動しない *epipsammon* の 2 タイプとされている（e.g. Moss and Round, 1967; Admiraal, 1984; Sabbe, 1993）。*epipelon* は潮汐リズムや光量の変化などに反応して堆積物中を鉛直移動し（Admiraal, 1984; Consalvey et al., 2004; Mitbavkar and Anil, 2006; Serôdio et al., 2006）、泥干潟で優占する傾向があるのに対し、*epipsammon* は基質に固着して移動能力を持たないか、または速度がかなり遅く、一般的に砂干潟で優占する（Sabbe, 1993; Oh and Koh, 1995）。ただし、この区別は常にはっきりしているわけではなく（McIntire and Moore, 1997; Hamels et al., 1998）、基質に固着するが移動能力を持つなど両者の中間的な性質を持つ種も存在する。またこのほかに底質表面に生息するものの水柱にも頻繁に出現する *tychoplankton* もおり、底生微細藻類に含めることもある

（Admiraal, 1984; Cahoon and Laws, 1993; Trites et al., 2005）。*tychoplankton* のほとんどは移動能力を持たず、また付着力も弱い（Admiraal, 1984）。

*epipelon* はレンズペーパー法（Eaton and Moss, 1966）で比較的容易に定量可能であるため、生態的な研究が比較的進んでおり、分布を決める要因として塩分や栄養塩が考えられること（Underwood et al., 1998）、現存量は季節的に変化すること（Sabbe, 1993; Underwood, 1994; Forster et al., 2006）などが判明している。これに対し、*epipsammon* の生態を扱った研究は少ない（Amspoker, 1977; Sabbe, 1993; Méléder et al., 2007; Ribeiro et al., 2013）。また、近年の干潟の底生珪藻群集の研究は、生息する種の同定が複雑で困難であること（Sullivan and Currin,

2002) や、珪藻被殻と砂の分離が難しいこと (Darley, 1982) から、植物色素などを用いて群集としてまとめて捉え、種レベルでの解析を避けたものや (e.g. Brotas and Plante-Cuny, 2003)、分離の容易な epipelon のみを解析に用いたもの (e.g. Thornton et al. 2002) など、大半の研究が種レベルでの群集を扱っていないものとなっている (Ribeiro et al., 2013)。しかし、epipelon と epipsammon では環境耐性が異なると推察されており (Moss, 1977; Rivkin and Putt, 1987)、干潟の底生珪藻群集の構造理解のためには、両者を扱うことが必要であると言える。

東京湾は戦後に沿岸域の埋め立てが進み、明治後期に約 13,600 ha あった干潟は 1973 年には約 1,000 ha となった (環境庁水質保全局, 1990)。また沿岸域の埋め立てと同時に、大量の栄養塩や有機物の流入によって東京湾の水質は 1960 年代から急激に悪化した。有機汚濁はその後ゆるやかな回復傾向にあるが、窒素とリンは高濃度の状態が続き、東京湾の水質は現在でも高度に富栄養な状態である (安藤ら, 2005; 野村ら, 2011; 野村, 2012)。このように富栄養化の進んだ東京湾において干潟の水質浄化機能は重要であると考えられるが、その機能を駆動させている底生珪藻群集についてはほとんど明らかになっていない。

本研究は、生活型の視点を用いることで底生微細藻類群集についての生態学的な理解を深めることを目的とし、第 1 章で東京湾の底生珪藻相を調査し、時間的、空間的分布の把握を試みた。第 2 章では、東京湾の底生珪藻相に影響している環境要因とそのメカニズムについて明らかにした。第 3 章では底生微細藻類による干潟の生産量を測定するとともに、生産量に影響している要因を検討するため、培養した底生珪藻と現場の光合成特性を明らかにした。

## 第1章 東京湾の砂浜・干潟域における底生珪藻相

### 1-1. 緒言

珪藻の記載はドイツやイギリスなどを中心に始まったため、底生珪藻についてもヨーロッパでの調査が多く、オランダワデン海 (e.g. Scholz and Liebezeit, 2012)、イギリス南部 (e.g. Underwood and Barnett, 2006)、フランスブルターニュ半島 (e.g. Riaux, 1983; Méléder et al., 2001)、ポルトガルタグスエスチュアリー (e.g. Brotas et al., 1998; Jesus et al., 2009)、イタリアベニスラグーン

(Facca et al., 2002; Facca and Sfriso, 2007) などから報告がある。一方、その他の地域からの報告もあり、USA 太平洋・大西洋岸 (e.g. Hustedt, 1955; Riznyk, 1973)、ニュージーランド Manukau Harbor エスチュアリー (e.g. Wilkinson, 1981)、ブラジル沿岸 (e.g. Garcia-Baptista and Baptista, 1992)、南極大陸 (Al-Handal and Wulff, 2008)、韓国南部 (e.g. Oh and Koh, 1995; Du et al., 2009) など各地で調査が行われている。我が国においては全国的な調査を行った Kosugi

(1987) の他、新潟県佐渡島加茂湖 (長谷川・濁川, 1993)、福島県松川浦 (濁川・長谷川, 1999)、福井県三方五湖 (濁川・長谷川, 2000)、大阪湾 (Hirose et al., 2004)、有明海諫早湾 (Ohtsuka, 2005)、有明海七浦 (Park et al., 2012) からの報告がある。Park et al. (2012) は北東アジアでは普遍的に出現するがヨーロッパなどの大西洋側ではほとんど出現しない種を報告しており、太平洋側でも底生珪藻の情報の充実化が望まれている。

序論でも述べたように底生珪藻群集については epipelon のみを取り上げて epipsammon を考慮しない研究も多かったため (e.g. Thornton et al., 2002; Haubois et al., 2005)、群集の多様度についての報告は多くない (Ribeiro et al., 2013)。底生珪藻群集は富栄養化にともなって多様度が低下するため (Hillerbrand and Sommer, 2000)、富栄養化が進行した東京湾の底生珪藻群集は多様度が低い可能性がある。

本章では、東京湾全域の砂浜・干潟域の底生珪藻相を調査し、他地域と比較することで東京湾の底生珪藻相の特徴を明らかにした。また、底生珪藻群集は季節によって種組成が変化することがあるため (Underwood, 1994; Witkowski et

al., 2004; Scholz and Liebezeit, 2012)、湾内3カ所の干潟について底生珪藻相の時間変化を調べ、東京湾の底生珪藻相の時間的、空間的分布の把握を試みた。

## 1-2. 2010年春季の底生珪藻相

### 1-2-1. 目的

東京湾の底生珪藻相については Kosugi (1987) の全国調査において小櫃川を調査したのみでその後の報告はない。本研究では東京湾内の代表的な砂浜と干潟15カ所を調査し、東京湾の底生珪藻相とその特徴を明らかにした。

### 1-2-2. 方法

#### サンプリングと分析

調査は2010年5月14日から19日の干潮時に行った。調査地は東京湾の浦賀水道より北に位置する砂浜と干潟で、神奈川県野島公園（以下、野島とする）、平潟湾（平潟）、横浜市海の公園（海の公園）、東京都多摩川河口（多摩川）、城南島海浜公園（城南島）、大井ふ頭中央海浜公園（大井）、お台場海浜公園（お台場）、葛西海浜公園西なぎさ（葛西）、浦安三番瀬（三番瀬）、江戸川河口（江戸川）、千葉県ふなばし三番瀬海浜公園（ふなばし）、幕張の浜（幕張）、千葉ポートパーク（千葉ポート）、養老川河口（養老川）、富津海岸潮干狩り場（富津）の計15カ所とした（Fig. 1-1）。このうち、野島、平潟、多摩川、三番瀬、江戸川、養老川、富津の7カ所は天然の干潟である。海の公園、城南島、大井、お台場、葛西、ふなばし、幕張、千葉ポートの8カ所は1978年から1996年にかけて造成された人工砂浜または人工干潟であり、それぞれ造成から15年以上経過している。これらの調査地の潮間帯中部において干出している底土表層の5 mm までを5 mL シリンジを用いて採取し、すぐに5%中性ホルマリンを添加し珪藻用の試料とした。粒度分析用の試料は各調査地において底土表層の5 cm までを採取した。

珪藻用の試料は実験室に持ち帰り、クリーニングを行った。試料に過酸化水素水を加えて一晩放置した後、蒸留水を加えて3500 rpm で20分間遠心分離を

行い、上澄みを捨てる操作を5~6回繰り返した。その後1 mL中に10,000~30,000被殻になるよう洗浄後の試料の濃度を調整した。試料をよく攪拌し、100  $\mu$ Lを取ってPleurax (Wako) でプレパラートを作製した。1試料につき約200被殻の珪藻を同定した。同定はHustedt (1985)、Hendey (1964)、Krammer and Lange-Bertalot (1986)、Round et al. (1990)、Witkowski et al. (2000)に従った。またプレパラート上の珪藻を全て計数し、各試料の希釈倍率から細胞密度を算出した。なお、調査時に生きていた細胞のみを同定・計数する目的で、破損している被殻はカウントしなかった。各試料において同定した総被殻数のうち、ある種が占める割合をその種の相対優占度、出現した調査地数を全調査地数で割ったものを出現頻度として算出した。また、各試料において珪藻被殻数からShannon-Wienerの多様度指数( $H'$ ,  $\log_e$ )を算出した。

それぞれの種の生活型はSabbe (1993)、Vilbaste et al. (2000)、Mélédér et al. (2007)に従ったほか、固定していないサンプルの観察によって判断した。サンプルは光学顕微鏡下で観察を行い、滑走の有無に加え、ピペットの水流で基質からはがれるものをepipelon、はがれないものをepipsammonとした。

粒度分析は乾式ふるい法で行った。試料に水道水を加えてよく攪拌し、静置後に上澄みを捨てて脱塩した。そののち過酸化水素水を加えて有機物を分解し、60°Cのオーブンで乾燥させた。乾燥した試料を2、1、0.5、0.25、0.125、0.063 mmの目合いのふるいでふるい、中央粒径値と泥分率を求めた。

## 文献調査

東京湾の底生珪藻相の特徴を調べるため、国内の他の底生珪藻相との比較を行った。比較には出現した種のうち種名が判明した74タクサを用いた。比較に使用した文献は日本国内の汽水域または海水域の底生珪藻相を記載した以下の7報とした。

Kosugi (1987) : 東京湾に注ぐ小櫃川を含む全国各地の淡水域、汽水域、海水域。

長谷川・濁川 (1993) : 新潟県佐渡島加茂湖、汽水。潮下帯。

濁川・長谷川（1999）：福島県松川浦、汽水。潮間帯～潮下帯。

濁川・長谷川（2000）：福井県三方五湖、淡水～汽水。潮下帯。

Hirose et al.（2004）：淀川河口部を含む大阪湾、海水。潮下帯。

Ohtsuka（2005）：有明海諫早湾、海水。潮間帯。

Park et al.（2012）：有明海七浦、汽水～海水。潮間帯。

このうち、Kosugi（1987）は本調査地と同じ東京湾（小櫃川）を調査地のひとつとしていたため、小櫃川と小櫃川を含む全国の2つに分けて比較を行った。また、出現種の世界的分布範囲を McIntire and Moore（1977）と Witkowski et al.（2000）を参考に調べた。

### 1-2-3. 結果

#### 底生珪藻相

調査の結果、出現した珪藻は84種で、うち82種が羽状珪藻だった（Table 1-1）。出現種の写真を Plate I～VIII に示した。城南島では藻類は出現しなかった（ $< 50 \text{ cells cm}^{-2}$ ）ため、Table 1-1 に含めなかった。また、全出現種の約半数の35種は1地点のみでの出現だった。各調査地で相対優占度が10%以上の種を優占種とした。優占種は29種で、そのうち *Navicula* 属が10種、*Amphora* 属が6種、*Fallacia* 属が4種と多かった。優占種のうち、*Amphora rechardiana*、*Amphora marina*、*Fallacia schoemaniana*、*Navicula seminulum*、*Parlibellus* sp. 2 の5種は1地点でのみ優占し、他の調査地では出現しなかったのに対し、*Fallacia tenera*、*Navicula gregaria*、*Navicula perminuta* の3種は3地点以上で優占した。この3種のうち特に *N. gregaria* は出現した種の中で最も出現頻度が高く（80.0%）、城南島、幕張、養老川を除くすべての地点で出現しており、平潟、多摩川、大井、お台場、葛西、富津の6地点で優占していた。次に出現頻度が高かった *Amphora longa*（73.3%）は葛西と三番瀬の2地点で、*F. tenera*（73.3%）は海の公園、幕張、千葉ポート、養老川の4地点で優占していた。出現頻度が50%以上と高かった種のほとんどはいずれかの地点で優占していたが、出現頻度が60.0%の *Amphora acutiuscula* のみはどの地点でも優占していなかつ

た。

## 粒度組成

各調査地の粒度と細胞密度、多様度指数を Table 1-2 に示した。多様度指数が 0.9 と最も低かったふなばしでは、*Navicula flagellifera* の相対優占度が 80% と高く、他の優占種は見られず、総細胞密度は  $914 \times 10^4 \text{ cells cm}^{-2}$  で全調査地中で 2 番目に高かった。多様度指数が 1.0 とふなばしに次いで低かった幕張では、*Navicula salinicola* が 74% と多く、他の優占種は *Fallacia arenaria* の 11% で、総細胞密度は  $8.8 \times 10^4 \text{ cells cm}^{-2}$  と城南島 ( $50 \text{ cells cm}^{-2}$  以下) に次いで低かった。多様度指数が 2.9 と最も高かった富津では、*Amphora holsatica*、*Cocconeis* sp. 1、*Navicula arearina* var. *rostellata*、*N. gregaria* の 4 種が 11~16% で優占し、多くの種が出現していた。総細胞密度は  $20.9 \times 10^4 \text{ cells cm}^{-2}$  と多くなかった。次に多様度指数の高かった野島では *Amphora copulata*、*Cocconeis* sp. 1、*F. schoemania*、*N. seminulum* の 4 種が優占しており、総細胞密度は  $133.6 \times 10^4 \text{ cells cm}^{-2}$  だった。総細胞密度が城南島と幕張に次いで  $10.4 \times 10^4 \text{ cells cm}^{-2}$  と低かった三番瀬では、*A. longa*、*Navicula digitoradiata*、*Opephora mutabilis* の 3 種が優占していた。多様度指数は泥分率、中央粒径値、総細胞密度と相関は見られなかった。

粒度組成と総細胞密度の関係を Fig. 1-2 に示した。中央粒径値は城南島で  $1917 \mu\text{m}$ 、お台場で  $844 \mu\text{m}$  と大きかったが、その他の地点では  $176 \sim 384 \mu\text{m}$  とあまり変わらなかった。総細胞密度は、中央粒径値の大きかった城南島 ( $50 \text{ cells cm}^{-2}$  以下) とお台場 ( $12.6 \times 10^4 \text{ cells cm}^{-2}$ ) で低かったほか、幕張 ( $8.8 \times 10^4 \text{ cells cm}^{-2}$ ) や三番瀬 ( $10.4 \times 10^4 \text{ cells cm}^{-2}$ ) でも低かった。泥分率は場所によって 0.1 ~ 4.2% と大きな違いではなかったが、泥分率が高い平潟やふなばし、大井の総細胞密度はそれぞれ  $1387 \times 10^4$ 、 $914 \times 10^4$ 、 $263 \times 10^4 \text{ cells cm}^{-2}$  で、高くなる傾向が見られた。



#### 1-2-4. 考察

##### 底質環境と底生珪藻相

底生珪藻は中央粒径値の大きい城南島では観察されなかった。波当たりが極度に強かった城南島では、底生珪藻は付着が難しく、生息数が極端に少なかったと考えられた。城南島に次いで細胞密度の低かった幕張は砂浜であり、泥分率は 0.3% と低く、多様度も 1.0 と低かった。この地点で優占していた *Navicula salinicola* と *Fallacia arenaria* はどちらも epipsammon で、このほかに出現していた *Amphora copulata* も合わせて細胞密度の 90% 以上が epipsammon だった。epipsammon が優占していた調査地は他に千葉ポートで、*A. copulata* や *Fallacia tenera*、*Navicula perminuta* が優占していたが、その他の調査地では主に epipelon が優占していた。しかし、出現頻度の高かった 11 種のうち、*Achnanthes hauchiana*、*Amphora acutiuscula*、*A. copulata*、*Catenula adhaerens*、*F. tenera*、*N. perminuta*、*Seminavis* sp. の 7 種が epipsammon であり、相対優占度としては高いものの多くの地点で epipsammon が出現していた。一般的に泥質干潟では epipelon が、砂質干潟では epipsammon が優占する傾向にあるが（山口, 2011）、両者の中間的な種も存在し、簡単に単純化はできず（Ribeiro et al., 2013）、また砂質域に epipelon である *Hantzschia* が多く生息することもある（Underwood, 2002）。本研究の調査地は砂質域であるが、epipsammon は多く出現するものの優占した種は epipelon が多く、砂質域でも epipelon が中心となることがあることが明らかになった。

多様性指数と底質について直接検討した例は少ないが（Paterson and Hagerthey, 2001; Forster et al., 2006）、Ribeiro et al. (2013) は泥質干潟で多様度指数は低く、砂質干潟で高かったことを報告しており、Facca et al. (2002) でも泥分率と多様度指数に負の相関が見られている。Forster et al. (2006) では直接比較を行っていないが、粒度組成によって多様度指数が異なる傾向は見られない。本研究でも多様度指数と泥分率、中央粒径地に相関は見られなかった。その理由として、環境傾斜の幅が異なったことが考えられる。Ribeiro et al. (2013) では泥分率が砂質干潟で約 10% 以下、泥質干潟で約 90% と粒度組成の大きく異なる干潟を調

査地とし、多様度指数は砂質干潟で平均 3.2、泥質干潟で平均 1.9 だった。Facca et al. (2002) においても泥分率が 32~92%の地点を調査地としており、粒度組成が異なっていた。本研究の調査地は泥分率が 0.3~6.0 %、中央粒径地が城南島とお台場を除き 158~384  $\mu\text{m}$  と大きく異ならず、全て砂質干潟にあたり、Forster et al. (2006) においても調査地間で底質の粒度に大きな差は見られなかった。つまり、粒度組成が砂質・泥質のように大きく異なる地点では多様度指数は粒度組成と相関が見られるが、本研究では粒度組成の変化が小さかったため多様度指数と粒度組成に相関が見られなかったと考えられた。ただし、細胞密度は泥分率の高い地点で高い傾向が見られ (Fig. 1-2)、粒度組成が大きく変わらない砂質域でも泥分率が底生珪藻群集に影響している可能性が示唆された。本調査の多様度指数は野島や富津でそれぞれ 2.7 と 2.9 と比較的高い値が見られたものの、最小でふなばしの 0.9、平均 2.0 だった。この値は Ribeiro et al.

(2013) で言えば多様度指数の低い泥質干潟に近く、また泥分率 80%以上の泥質域の Facca et al. (2002)、Facca and Sfriso (2007) と同程度だった。砂質干潟の底生珪藻相を調査した Sundbäck and Snoeijjs (1991) では 2.6~3.3、Amspoker (1977) や Sundbäck (1984) で 3.2~4.6 であり、本調査地は他の砂質域に比べ多様度指数が低かったと言える。多様度指数は季節によって変化するため

(Facca et al., 2002; Facca and Sfriso, 2007)、東京湾の底生珪藻相も季節によってさらに多様になる可能性があり、多様度が常に低いとは一概には言えないが、本研究において多様度指数が低かった理由として、富栄養化の影響が考えられる。Hillerbrand and Sommer (2000) は富栄養化に伴って均衡性が低下することで多様度指数が低下することを報告しており、本研究においても多様度指数が低かったふなばしや幕張では第 1 優占種の相対優占度が 70%以上と均衡性が低く、多様度指数が低かった。東京湾は富栄養化が進行しているため、砂質域でも多様度指数が低かった可能性がある。

### 東京湾の底生珪藻相の特徴

日本国内の他の文献との比較を Table 1-3 に示した。本調査において出現した

84 種のうち同定できたタクサは 74 タクサだった。日本国内の底生珪藻の調査文献 7 報のうち本調査と共通の種が最も多く見られたのは、日本全国を調査した Kosugi (1987) と、福岡県松川浦の干潟と潮下帯を調査した濁川・長谷川 (1999) であり、それぞれ 13 種だった。Kosugi (1987) は全国の調査の中で東京湾に注ぐ小櫃川の河口域も調査地としており、小櫃川のみでの本調査と共通の出現種は 12 種で、全国を対象とした場合とほとんど変わらなかった。この 12 種のうち 7 種が McIntire and Moore (1977) において汎世界種とされており、残り 5 種についても *Petroneis marina* と *Trachysphenia australis* var. *australis* を除いて Witkowski et al. (2000) において分布域は広いとされている。*P. marina* もイギリス (Jones et al., 2005)、フランス (Méléder et al., 2007)、スペイン (Varela, 1982) のほか、北米 (Patrick and Reimer, 1966)、ブラジル (Eskinazi-Leça et al., 2010) と分布域は広く、*T. australis* var. *australis* もイギリス (Hendey, 1974)、ブラジル (Eskinazi-Leça et al., 2010)、オーストラリア (Day et al., 1995)、ニュージーランド (Harper et al., 2012) と広く分布していることから、12 種全てが分布域の広い種だった。濁川・長谷川 (1999) と共通の 13 種も同様にほぼ全てが分布域の広い種であり、日本やアジア地域、または太平洋側に多い種といったものは見られなかった。

共通の出現種が最も少なかったのは三方五湖の潮下帯で、*Cocconeis scutellum* と *Nitzschia lanceolata* の 2 種のみだった (濁川・長谷川, 2000)。三方五湖は汽水湖であるが、その調査地点の多くが淡水～中鹹度水であり、塩分環境が本研究の調査地と異なっていたために共通の出現種が少なかったと考えられた。有明海七浦の泥干潟を調査した Park et al. (2012) でも本研究と共通の種は *Actinopterychus senarius*、*Amphora rechardiana*、*Nitzschia pellucida* の 3 種と少なかった。本調査で出現した種の中で、既報 7 報のうち最も多くの文献で共通して見られたのは *C. scutellum* で、*Actinopterychus senarius*、*N. seminulum*、*Nitzschia frustulum* var. *subsalina* も多くの文献で見られた。

Park et al. (2012) は有明海七浦の底生珪藻相と中国、韓国、日本の 11 カ所との比較で最大 34 種、最低でも 5 種が共通種だったことを報告しているが、本研

究では国内の報告との共通種は最大13種、最低2種と少なく、東京湾の底生珪藻相は他地域と異なっていた。その理由として（1）東京湾には報告例の少ない種や固有種が多い、（2）調査環境が異なる、（3）東京湾の物理化学的環境が他地域と異なる、などの可能性が考えられる。

McIntire and Moore (1977) は複数の文献で報告されている種を汎世界種とし、例として118種を挙げているが、そのうち本調査で出現したのは19種だった。また、Witkowski et al. (2000) では分布範囲が広く、多く出現する汎世界種 (cosmopolitan) と分布範囲の広い種 (widespread) に分けてあるが、それらを合わせると本調査で出現した84種のうち半数以上(44種)がどちらかに含まれた (Table 1-3)。それ以外の種でも例えば *Berkeleya rutilans* はヨーロッパのほか (e.g. Whitton et al., 2003; Caraus, 2012)、北米 (Littler and Hanisal, 2008; Adey et al., 2013)、ニュージーランド (Harper et al., 2012) など世界各地から報告されており、McIntire and Moore (1977) と Witkowski et al. (2000) で挙げられた以外にも本調査の出現種の中に汎世界種はいると考えられた。本調査で出現頻度が50%を超えた11種のうち、*Amphora longa* と *Navicula wasmundii*、*Seminavis* sp.を除いた8種は汎世界種であり、東京湾の底生珪藻相が他地域と異なっていたのは、報告例の少ない種や固有種が多かったためではなかった。

日本国内の報告のうち、Kosugi (1987) と濁川・長谷川 (1999) の一部と Ohtsuka (2005)、Park et al. (2012) は干潟を対象としているが、長谷川・濁川 (1993)、濁川・長谷川 (1999, 2000)、Hirose et al. (2004) は潮下帯である。本調査で出現頻度が高く優占種だった *Navicula digitoradiata* は汎世界種であるが (McIntire and Moore, 1977; Witkowski et al., 2000)、沿岸域でも特に干潟に多く生息するため (Witkowski et al., 2000)、潮下帯の調査では出現しなかったと考えられる。このように、調査環境が異なったため本研究の底生珪藻相が他地域のそれと異なった可能性がある。

付着珪藻は水質に敏感で淡水域では水質判定に用いられており (Lange-Bertalot, 1979; Sládeček, 1986)、海水域でも富栄養化の程度や水柱のリン濃度によって底生珪藻相が異なることが明らかになっている (Underwood et al., 1998;

Agatz et al., 1999)。本調査で最も出現および優占した *Navicula gregaria* や、江戸川で優占種となった *Navicula cincta* は有機汚濁耐性を持ち富栄養水域に出現する種であるが (Witkowski et al., 2000; Lange-Bertalot, 2001; 渡辺, 2005)、汽水域や海域における国内既報では *N. gregaria* が佐渡島加茂湖 (長谷川・濁川, 1993) と有明海諫早湾 (Ohtsuka, 2005) に出現したのみであった。序論でも述べたように東京湾の水質環境は高度に富栄養な状態であるため (野村ら, 2011)、有機汚濁耐性を持つ *N. gregaria* と *N. cincta* が多く出現したと考えられる。これら2種に代表されるように、東京湾の水質環境が国内既報の水質環境と異なったため底生珪藻相が異なったことが考えられた。

*Amphora longa* は1892年にフランス沿岸で記載されたのち (Peragallo, 1892)、北米ノースカロライナ州 (Hustedt, 1955) とオレゴン州 (Riznyk, 1973) で報告があるのみで、出現が非常にまれな種である (Hustedt, 1955)。しかし、本調査では東京湾の多くの調査地で出現し、優占していた。*Amphora longa* は大型で被殻も壊れにくいため、見過ごされて報告が少なかった可能性は考えにくい。これまでの報告から、本種の分布範囲は広いものの、他の地域では増殖に環境が適していないために個体数が少なく、まれにしか出現しなかったのであろう。しかし、東京湾の環境は *A. longa* のニッチに適合していたため、優占的に出現したと考えられる。このことから、底生珪藻は潜在的に広く分布し、環境によって群集が大きく変化することが示唆された。

### 1-3. 東京湾内3干潟の底生珪藻相の季節変化

#### 1-3-1. 目的

1-2では東京湾全域の底生珪藻相の把握を試みたが、底生珪藻相は季節によって変化することがあるため (Underwood, 1994; Witkowski et al., 2004; Scholz and Liebezeit, 2012)、1-2の調査地のうち3カ所の干潟について底生珪藻相の時間変化について調査を行った。

### 1-3-2. 方法

2007年10月から2008年6月にかけて第1回目の調査を海の公園と江戸川の2カ所で、2010年5月から2011年5月にかけて第2回目の調査を海の公園と江戸川、葛西の3カ所で行った（Fig. 1-3）。調査はおよそ2ヶ月に1度、大潮干潮時に行った。

海の公園は1980年に造成された人工砂浜であるが、波当たりが強く、また現在ではアサリが大量に生息するために潮干狩りが年間を通して行われ、底質が強く攪乱されている干潟である。潮間帯の上部にはアオサが大量に積もり底質を採取できないため、調査地点として潮間帯の中部と下部の2点を設定した

（Fig. 1-3A）。江戸川は1950年に造成された長さ3.4 kmの放水路であり、旧江戸川とは可動堰で仕切られているため入江状になっている。そのため物理的攪乱が小さく、放水路内の岸边にはアシ原が、放水路の河口部には干潟が形成されている。放水は数年に1度の増水時にのみ行われるが、調査期間内に放水は行われなかった。調査は放水路の河口部の干潟で行い、潮間帯上部、中部、下部の3点とした（Fig. 1-3B）。葛西は1989年に造成された人工干潟で、荒川と旧江戸川の河口域に位置している。両河川河口付近には下水処理場があるために干潟内の塩分濃度と栄養塩濃度の季節変動は大きく、マクロベントス量は非常に少ない（植松, 2008）。葛西においても潮間帯上部、中部、下部の3点を調査地点とした（Fig. 1-3C）。各干潟内の調査地点は20～50 m程度離れているが、予備調査により底質やベントス相に大きな違いがないことを確認した。

これらの調査地点において底土表層の5 mmまでを5 mL シリンジを用いて採取し、2時間以内に暗条件下で実験室に持ち帰って5 %中性ホルマリンを添加した。その後、前記と同様の方法でプレパラートを作製し、同定、計数した。

### 1-3-3. 結果

第1回目と第2回目の調査で出現した珪藻は全部で95種だった。相対優占度が5%以上の種を優占種とし、Table 1-4に示した。また出現種の写真をPlate I～IXに示した。優占種は27種で、そのうち *Amphora copulata*、*Amphora longa*、

*Catenula adhaerens*、*Cocconeis* sp. 1、*Fallacia tenera*、*Fallacia forcipata*、*Navicula gragaria* の7種が全ての地点で出現していた。この中でも *C. adhaerens* は3地点全てで冬季に相対優占度が10%を超えていた。*Cocconeis* sp. 1 と *F. tenera* は3地点全てで出現したが、主に海の公園で多く出現していた。3地点全てで出現する種がいる一方で、*Diploneis smithii* var. *smithii* と *Tryblionella apiculata* は第1回目調査の江戸川で、*Lyrella* sp. は同海の公園で、*Hantzschia distincpunctata* は第1回目1月の海の公園でのみ出現していた。

優占種の経時変化を Fig. 1-4 に示した。海の公園の第1回目の調査では主に *A. longa* や *F. forcipata*、*F. tenera* が通年優占しており、底生珪藻相は安定していた。第2回目の調査では *Cocconeis* sp. 1、*C. adhaerens*、*F. tenera* が主に優占しており、2011年5月にかけて *F. forcipata* が増加しつつあるものの、珪藻相は安定していて変化は緩やかだった。また、第1回目の調査と第2回目の調査には約2年の間があるが、海の公園では第1回目調査で優占することが多かった *A. longa* が第2回目調査でほとんど出現しなかったものの、*F. forcipata* や *F. tenera*、*C. adhaerens*、*Cocconeis* sp. 1 など両調査で共通して優占する種が多かった。江戸川では第1回目調査で通年優占する種はいなかったが、*Navicula cincta* や *T. apiculata* が優占することが多かった。第2回目調査では *F. forcipata* が主に優占しており、珪藻相は安定していた。また、*A. copulata* や *N. cincta* など両調査で共通して優占する種もあり、海の公園と江戸川の珪藻相は安定していた傾向が見られた。葛西での調査は2010年から2011年にかけてのみであるが、*A. copulata* や *N. cincta* が優占することが多かったものの、*Achnanthes hauckiana* や *Gyrosigma fasciola*、*Navicula wasmundii* など一度優占してもすぐに出現しなくなる種が多く、珪藻相は大きく変化していた。

#### 1-3-4. 考察

海の公園と江戸川で行った2回の調査の間は約2年あるため、底生珪藻相は同じではなかったが、海の公園では *Fallacia forcipata* や *Fallacia tenera*、*Catenula adhaerens*、*Cocconeis* sp. 1、江戸川では *Navicula cincta* など2回の調査

で共通する優占種が存在した (Table 1-4)。また、両調査地とも底生珪藻相は比較的安定する傾向があり、特に海の公園ではどちらの調査でも底生珪藻相の変化は穏やかだった。これら2つの調査地には直接流れ込む河川がなく、水質や底質など物理化学的環境が急激に変化することがなかったためと考えられる。これに対し、葛西は優占種が頻繁に入れ替わっていた。葛西は2つの河川に挟まれた場所に位置し、潮汐によって淡水が干潟に流れ込み、塩分や栄養塩濃度が激しく変化するため (植松, 2008)、それに伴って底生珪藻相も変化したと考えられた。

河村 (1994) は海中に垂下したスライドグラスまたは塩化ビニル板に付着した海産付着珪藻を岩手県吉浜湾、宮城県泊浜地先、神奈川県油壺湾の3地点で比較し、主要種の半数以上が共通しており、1地点のみで出現した種はなかったと報告している。本調査では優占した28種のうち *Amphora copulata*、*Amphora longa*、*C. adhaerens*、*Cocconeis* sp. 1、*F. tenera*、*F. forcipata*、*Navicula gragaria* の7種が3地点で共通して出現したが、*Diploneis smithii* var. *smithii* と *Tryblionella apiculata*、*Lyrella* sp.、*Hantzschia distincpunctata* の4種は1地点のみの出現だった (Table 1-4)。付着珪藻は数百 km 離れた地点で共通種が多く出現するのに対し、底生珪藻は数 km 離れた地点でも異なる種が出現していた。しかし、*D. smithii* var. *smithii* や *H. distincpunctata* は世界各地から報告例も多く、世界的に分布範囲の広い種であるため (Witkowski et al., 2000)、これらの種は出現しなかった地点でも全くいないのではなく、ごくわずかな数ながら生息していると考えられる。干潟は場所によって物理化学的環境が異なり、また変化しやすいため (Underwood, 2005)、多様な種が出現するのに対し、安定した基質に付着し、最初に移入した epipelon に相当する A 型から光強度や捕食圧の影響を受けて他の付着形態へと遷移していくという共通の変動機構を持つ付着珪藻 (河村, 1994) の場合と異なったと考えられた。

3 地点で共通して出現した7種のうち、*A. copulata*、*C. adhaerens*、*Cocconeis* sp. 1、*F. tenera* の4種は epipsammon だったが、1地点でのみ出現した4種はいずれも epipelon だった。また、*Amphora rechardiana* や *Berkeleya rutilans*、



*Gyrosigma fasciola*、*Hantzschia marina* といった緩やかに増えるのではなく急激に優占した種のほとんどは epipelon だった。epipelon と epipsammon は光強度や無酸素状態に対する耐性が異なることが報告されており (Moss, 1977; Rivkin and Putt, 1987) 、生態的に異なることで出現パターンが異なった可能性が考えられた。

Table 1-1 Relative abundance (%) of benthic diatoms identified from the sediment samples at the 14 sampling sites in Tokyo Bay. Species with relative abundance more than 10% and occurrence more than 50% are shaded. Photos of species are shown in the Plates (I-VIII).

Taxa	Nojima	Hirakata	MarinePark	TamaRiver	Oi	Odaiba	Kasai	Sanbanze	Edogawa	Funabashi	Makuhari	ChibaPort	YoroRiver	Futtsu	Occurrence (%)	Plate
<i>Achnanthes</i> cf. <i>delicata</i>	0.8	0.9			12.1		0.3							1.3	33.3	I
<i>Achnanthes hauckiana</i>	2.2	0.6	1.6	0.9			0.3	0.4	1.7	0.5			12.0	2.3	66.7	I
<i>Achnanthes inflata</i> var. <i>elata</i>								0.9							6.7	I
<i>Actinocyclus</i> cf. <i>normanii</i>								1.3			0.3				6.7	I
<i>Actinopteryx senarius</i>															6.7	I
<i>Amphiphora</i> sp.														1.5	6.7	III
<i>Amphora acutiuscula</i>	3.2		0.5	2.7		9.9		4.3		0.2	0.5	1.9	0.3		60.0	II
<i>Amphora</i> cf. <i>pseudoholsatica</i>									0.9					5.7	13.3	III
<i>Amphora coffeaeformis</i>							2.3								6.7	III
<i>Amphora copulata</i>			1.1	9.0	0.8	2.5	1.6	5.1	2.0		8.3	13.4		4.9	66.7	II
<i>Amphora graeffiana</i>	18.8		0.8				0.3			3.6			0.2	2.3	40.0	III
<i>Amphora holsatica</i>								7.2				4.3		11.0	20.0	III
<i>Amphora laevisstima</i>						7.0		1.3			0.5			0.4	26.7	II
<i>Amphora longa</i>	1.6		0.3			9.2	12.4	19.6	2.0	0.1	2.5	8.2	0.2	0.4	73.3	III
<i>Amphora marina</i>		18.8													6.7	II
<i>Amphora recharidiana</i>									36.5						6.7	III
<i>Amphora</i> sp. 1	4.0														6.7	II
<i>Anorthoneis vortex</i>	1.6		1.4											0.6	20.0	II
<i>Berkeleya rutilans</i>	1.1		0.3												13.3	IV
<i>Biremis ambigua</i>									0.3				0.2	0.8	13.3	IV
<i>Caloneis brevis</i>							0.3		2.9						20.0	IV
<i>Campylsira cymbelliformis</i>	1.3														6.7	I
<i>Catenura adhaerens</i>	6.5		1.4		10.1	1.8		3.4	2.0	0.1		0.2	19.7	3.2	66.7	II
<i>Cocconeopsis orthoneoides</i>						1.8									6.7	II
<i>Cocconeis scetellum</i>	2.2	0.9			1.2			1.7				1.1		1.3	40.0	II
<i>Cocconeis</i> sp. 1	12.9		3.8											12.5	20.0	II
<i>Dimeregramma</i> cf. <i>minor</i> var. <i>nana</i>	1.1														6.7	I
<i>Diploneis</i> cf. <i>notabilis</i>			0.3				0.3	0.4	0.3					1.1	26.7	IV
<i>Diploneis</i> cf. <i>pupula</i>	0.3														13.3	IV
<i>Donkinia recta</i>										0.6					6.7	VIII
<i>Entomoneis paludosa</i>							4.2				0.2				13.3	VI
<i>Entomoneis</i> sp.							0.3								6.7	VI
<i>Fallacia arenaria</i>							5.6						15.0		13.3	IV
<i>Fallacia forcipata</i>		0.3						16.2							13.3	IV
<i>Fallacia schoemaniana</i>	10.5														6.7	IV
<i>Fallacia tenera</i>		1.2	17.9		2.0	2.0	2.0	1.3	0.3	0.1	10.5	21.2	18.2	1.5	73.3	IV

Table 1-1 (continued)

Taxa	Nojima	Hirakata	MarinePark	TamaRiver	Oi	Odaiba	Kasai	Sanbanze	Edogawa	Funabashi	Makuhari	ChibaPort	YoroRiver	Futtsu	Occurrence (%)	Plate
<i>Flagilaria cf. bronkei</i>	1.6					0.4									6.7	I
<i>Flagilaria</i> sp.					0.8							0.4			13.3	VIII
<i>Gyrosigma balticum</i>															20.0	VIII
<i>Hantzschia marina</i>	0.3										0.5	1.9			33.3	VIII
<i>Hantzschia virgata</i>							0.3			1.6	0.8		0.5	0.2	13.3	IV
<i>Navicula agnita</i>		51.9				23.6								15.9	6.7	V
<i>Navicula arenaria</i> var. <i>rostellata</i>															6.7	V
<i>Navicula cf. cari</i>						1.1									6.7	V
<i>Navicula cf. vekhovii</i>								2.1							6.7	V
<i>Navicula cincta</i>							1.0		10.7						13.3	V
<i>Navicula digitoradiata</i>		0.6		18.0		0.7		11.9	0.6	1.0		4.3	0.3	5.9	60.0	V
<i>Navicula eidrigiana</i>				1.8	6.9		1.0								20.0	V
<i>Navicula flagellifera</i>			1.6				15.0			80.4					20.0	IV
<i>Navicula gregaria</i>	0.3	10.1	4.1	23.4	11.7	20.8	20.6	8.1	3.2	0.1		0.4		11.2	80.0	V
<i>Navicula inflexa</i>												0.9			6.7	V
<i>Navicula obtusangula</i>											1.3				6.7	V
<i>Navicula perminuta</i>		5.8		24.3			17.6	3.4	9.3	0.5	0.5	29.9			53.3	V
<i>Navicula playventris</i>		1.4				1.1	1.3								20.0	IV
<i>Navicula salinicola</i>	7.3				2.0						74.4			1.7	26.7	IV
<i>Navicula seminulum</i>	10.8														6.7	V
<i>Navicula wasmundii</i>	1.1		32.9	4.5			0.3			2.7			4.8	2.5	46.7	V
<i>Navicula</i> sp. 1								8.9				4.1			13.3	V
<i>Navicula</i> sp. 2									0.3					0.4	13.3	V
<i>Navicula?</i> sp. 3							0.3							0.2	13.3	VI
<i>Nitzschia cf. distinctepunctata</i>							5.9							1.3	13.3	VII
<i>Nitzschia cf. fluminensis</i>							1.3								6.7	VII
<i>Nitzschia cf. lanceolata</i>		1.2					4.6							0.4	20.0	VII
<i>Nitzschia cf. pellucida</i>							0.3							0.4	13.3	VII
<i>Nitzschia frustulum</i> var. <i>subscalina</i>						10.2		0.9						0.2	20.0	VII
<i>Nitzschia laevis</i>	0.8		1.1										0.9		13.3	VII
<i>Nitzschia littorea</i>															6.7	VII
<i>Nitzschia persuadens</i>						0.7									6.7	VII
<i>Nitzschia supralittorea</i>	1.1														6.7	VII
<i>Opephora minuta</i>	0.8														6.7	I
<i>Opephora mutabilis</i>	1.1		1.1		49.6			17.0	0.3					0.6	40.0	I
<i>Parlibellus cruciculoides</i>										2.3					6.7	VI

Table 1-1 (continued)

Taxa	Nojima	Hirakata	MarinePark	TamaRiver	Oi	Odaiba	Kasai	Sanbanze	Edogawa	Funabashi	Makuhari	ChibaPort	YoroRiver	Futtsu	Occurrence (%)	Plate
<i>Parlibellus</i> sp. 1												5.4		3.0	13.3	VI
<i>Parlibellus</i> sp. 2													25.2		6.7	VI
<i>Petronéis granulata</i>														0.2	6.7	VI
<i>Petronéis marina</i>									0.3						6.7	VI
<i>Plagiogramma</i> cf. <i>pulchellum</i>	2.7														6.7	I
<i>Planothidium</i> cf. <i>quadripunctatum</i>										0.5					6.7	I
<i>Planothidium delicatulum</i>			2.7												6.7	I
<i>Planothidium deperditum</i>			2.7										1.1		13.3	I
<i>Pleurosigma aestuarii</i>		0.3						1.3	0.3	0.4		0.6			33.3	VIII
<i>Seminavis</i> sp. 1	4.3	6.1	24.5		2.8	9.2	0.3	1.3		0.8		1.3		3.2	66.7	II
<i>Stauroneis dubitabilis</i>				15.3		0.4			8.1	4.5				1.9	33.3	VI
<i>Trachysphenia australis</i> var. <i>australis</i>													1.7		6.7	I

Table 1-2 Total abundance and diversity index of benthic diatom community and sediment grain characteristics (surface 5 mm) at the 15 sampling sites in Tokyo Bay.

	Nojima	Hirakata	MarinePark	TamaRiver	Jonanijima	Oi	Odaiba	Kasai	Sanbanze	Edogawa	Funabashi	Makuhari	ChibaPort	YoroRiver	Futtsu
Total abundance ( $\times 10^4$ cells $\text{cm}^{-2}$ )	133.6	1387.1	116.7	-	-	-	263.4	12.6	40.6	10.4	35.6	914.8	8.8	27.6	265.2
Diversity index ( $H'$ )	2.7	1.6	2.0	1.8	-	-	1.7	2.2	2.4	2.5	2.1	0.9	1.0	2.1	1.9
Silt content (%)	0.3	4.0	0.4	-	0.1	0.1	4.2	0.9	0.7	0.6	1.6	1.8	0.3	1.5	0.4
Median grain size ( $\mu\text{m}$ )	292	290	287	-	1917.0	342	844	291	384	178	176	346	218	370	197

Table 1-3 List of 74 diatom taxa identified in Tokyo Bay and their co-occurrence among 8 other benthic habitats in Japan, based on 7 literature about floristic reports of benthic diatoms. Species did not be identified to species levels were assumed to be the species '+' indicates the occurrence of corresponding taxa in a given area. Occurrences of 'cosmopolitan non-planktonic diatoms' in McIntire and Moore (1977) are also indicated. The informations about the worldwide distribution of the corresponding taxa given in Witkowski et al. (2000) are indicated as; 'cosm', cosmopolitan; 'wide', widespread distribution.

	This study 2010	Kosugi 1987	Koshugi 1987	Hasegawa 1993	Nigorikawa 1999	Nigorikawa 2000	Hirose 2004	Ohtsuka 2005	Park 2012	McIntire 1977	Witkowski 2000
	Tokyo Bay	Obitsu Riv.	Japan	Kamo Lake	Matsukawaura	Mikatagoko	Osaka Bay	Isahaya Bay	Nanaura		
<i>Achnanthes cf. delicata</i>	+										
<i>Achnanthes hauckiana</i>	+	+	+		+		+			+	cosm
<i>Achnanthes inflata</i> var. <i>elata</i>	+										
<i>Actinocyclus cf. normanii</i>	+										wide
<i>Actinopteryx senarius</i>	+				+		+	+	+	+	cosm
<i>Amphora acutiuscula</i>	+										cosm
<i>Amphora cf. pseudoholsatica</i>	+										wide
<i>Amphora coffeaeformis</i>	+									+	cosm
<i>Amphora copulata</i>	+						+				cosm
<i>Amphora graeffeana</i>	+										wide
<i>Amphora holsatica</i>	+	+	+		+						wide
<i>Amphora laevissima</i>	+										wide
<i>Amphora longa</i>	+										
<i>Amphora marina</i>	+										cosm
<i>Amphora rechariana</i>	+							+	+		
<i>Anorthoneis vortex</i>	+										
<i>Berkeleya rutilans</i>	+				+						
<i>Biremis ambigua</i>	+										cosm
<i>Caloneis brevis</i>	+	+	+		+					+	cosm
<i>Campylosira cymbelliformis</i>	+	+	+							+	cosm
<i>Catenura adhaerens</i>	+							+			cosm
<i>Cocconeopsis orthoneoides</i>	+										cosm
<i>Cocconeis scutellum</i>	+		+	+	+	+	+			+	cosm
<i>Dimeregramma cf. minor</i> var. <i>nana</i>	+	+	+	+	+					+	cosm
<i>Diploneis cf. notabilis</i>	+										wide
<i>Diploneis cf. papula</i>	+						+				wide
<i>Donkinia recta</i>	+										
<i>Entomoneis paludosa</i>	+										cosm
<i>Fallacia arenaria</i>	+										
<i>Fallacia forcipata</i>	+				+		+			+	cosm
<i>Fallacia schoenianiana</i>	+										
<i>Fallacia tenera</i>	+										cosm
<i>Flagilaria cf. bronkei</i>	+										
<i>Gyrosigma balticum</i>	+				+					+	cosm
<i>Hantzschia marina</i>	+									+	cosm
<i>Hantzschia virgata</i>	+	+	+							+	cosm
<i>Navicula agnita</i>	+										wide
<i>Navicula arenaria</i> var. <i>rostellata</i>	+				+					+	cosm
<i>Navicula cf. cari</i>	+										
<i>Navicula cf. vekhovii</i>	+										
<i>Navicula cincta</i>	+									+	cosm
<i>Navicula digitiradiata</i>	+									+	cosm
<i>Navicula eidgeana</i>	+										
<i>Navicula flagellifera</i>	+										cosm
<i>Navicula gregaria</i>	+			+				+		+	cosm
<i>Navicula inflexa</i>	+										
<i>Navicula obtusangula</i>	+										
<i>Navicula perminuta</i>	+										cosm
<i>Navicula platyventris</i>	+										wide
<i>Navicula salinicola</i>	+									+	cosm
<i>Navicula seminulum</i>	+	+	+	+	+			+		+	cosm
<i>Navicula wasmundii</i>	+										
<i>Nitzschia cf. distinctepunctata</i>	+										
<i>Nitzschia cf. fluminensis</i>	+										
<i>Nitzschia cf. lanceolata</i>	+			+		+					wide
<i>Nitzschia cf. pellucida</i>	+								+		cosm
<i>Nitzschia frustulum</i> var. <i>subsalina</i>	+	+	+	+			+	+		+	cosm
<i>Nitzschia laevis</i>	+										cosm
<i>Nitzschia littorea</i>	+										
<i>Nitzschia persuadens</i>	+										
<i>Nitzschia supralittorea</i>	+										
<i>Opephora minuta</i>	+										
<i>Opephora mutabilis</i>	+										cosm
<i>Parlibellus cruciculoides</i>	+										
<i>Petroneis granulata</i>	+				+			+			
<i>Petroneis marina</i>	+	+	+		+						
<i>Plagiogramma cf. pulchellum</i>	+	+	+								wide
<i>Planothidium cf. quadripunctatum</i>	+										
<i>Planothidium delicatulum</i>	+	+	+								wide
<i>Planothidium deperditum</i>	+										wide
<i>Pleurosigma aestuarii</i>	+									+	
<i>Stauroneis dubitabilis</i>	+							+			
<i>Trachysphenia australis</i> var. <i>australis</i>	+	+	+								

Table 1-4 Relative abundance (%) of benthic diatoms identified from the sediment samples at the 3 sampling sites in Tokyo Bay. Species with relative abundance more than 5% at least one site are shown. Species with relative abundance more than 15% are shaded. Photos of species are shown on the Plates (I-IX).

Taxa	life form	Plate	Marine Park												Edogawa												Kasai											
			2007-2008						2010-2011						2007-2008						2010-2011						2007-2008						2010-2011					
			Nov.	Jan.	Mar.	May	Jun.	May	Jul.	Aug.	Oct.	Feb.	May.	Oct.	Dec.	Jan.	Mar.	May	Jun.	May	Jul.	Sep.	Nov.	Jan.	May	Jun.	Aug.	Oct.	Nov.	Feb.	Apr.							
<i>Achnanthes hauckiana</i>	epipsammon	I						0.8		2.0	5.1	4.4							0.6	0.5		0.7	2.2	6.3			0.2		16.6	2.5								
<i>Amphora acutiuscula</i>	epipsammon	II								0.8	1.0	5.8								0.3	3.8		1.9	1.8	16.3					3.9	4.8							
<i>Amphora copulata</i>	epipsammon	II	0.4	5.1	7.0	4.5	4.1	0.5		1.0	7.3	0.6							1.4	4.9	0.4	10.8	5.3	1.8		24.1	14.5	44.5	20.2	3.8	2.1							
<i>Amphora laevis</i>	epipsammon	II								0.5	0.4	0.2	1.2	2.5	18.6				0.5	3.6		2.3	2.1	1.6			0.2		1.1	32.2								
<i>Amphora longa</i>	epipelon	III	2.8	18.8	8.7	5.5	11.6	0.1			0.3	1.2							1.4	1.8		0.6	1.2			6.1	0.2		0.1	6.8	10.0							
<i>Amphora rehardiana</i>	epipelon	III										8.3																										
<i>Amphora strigosa</i>	epipelon	III	26.6	2.8						1.9									21.7		0.4		2.9															
<i>Berkeleya rutilans</i>	epipelon	IV						0.1				0.2									16.7	0.9																
<i>Caloneis brevis</i>	epipelon	IV																																				
<i>Catenula adhaerens</i>	epipsammon	II	2.8	4.9	2.3	5.1	2.2	16.0	14.9	9.2	37.5	48.3	18.4						2.1	0.3	2.8	0.6																
<i>Clydrotheca closterium</i>	tychoplankton	IX																	19.0	8.4																		
<i>Cocconeis</i> sp. 1	epipsammon	II	6.0	1.5	1.0	7.0	12.4	4.3	37.0	12.3	20.4	18.3	7.0																									
<i>Cocconeis</i> cf. <i>stauroneiformis</i>	epipsammon	II										0.2	0.4																									
<i>Diploneis smithii</i>	epipsammon	IV																																				
<i>Lyrella</i> sp.	epipsammon	IV	6.0	13.0	5.4																																	
<i>Fallacia tenera</i>	epipsammon	IV	19.6	3.5	8.2	17.1	24.6	11.7	32.7	61.7	18.1	1.9	10.4																									
<i>Fallacia forcipata</i>	epipelon	IV	19.7	2.1	26.4	24.2	13.5		1.6	0.2	2.5	5.8	25.3						0.9	0.4	0.8	1.4	0.9	1.7	8.2	55.5	26.8	43.9	58.6	47.1								
<i>Gyrodigma fasciola</i>	epipelon	VIII										0.1							2.7	2.7	16.5																	
<i>Hantzschia marina</i>	epipelon	VIII																																				
<i>Navicula perminuta</i>	epipsammon	V										1.4							13.4	11.2		4.2	1.0	0.3														
<i>Navicula salinicola</i>	epipelon	IV						0.8																														
<i>Navicula cincta</i>	epipelon	V									1.4	2.1	0.3	2.9					19.3	26.1		3.2	0.4	4.2														
<i>Navicula gregaria</i>	epipelon	V	0.4		4.5	7.0	4.1	2.0		0.2									39.7	36.2		9.4	16.8															
<i>Navicula wasmundii</i>	epipelon	V						16.4											0.6	1.2	2.9	20.0	7.3	0.2	2.2	1.4												
<i>Tryblionella apiculata</i>	epipelon	VI																	8.5	12.7	18.3	5.9																
<i>Petronella marina</i>	epipelon	VI																																				
<i>Seminavis</i> sp.	epipelon	II																																				
others			15.7	36.7	36.4	29.5	27.5	18.4	13.9	13.7	13.3	9.1	12.3	23.2	26.5	34.7	30.5	21.4	29.5	18.4	16.7	26.0	18.9	9.2	5.0	27.1	17.2	24.4	33.8	15.0	22.0							

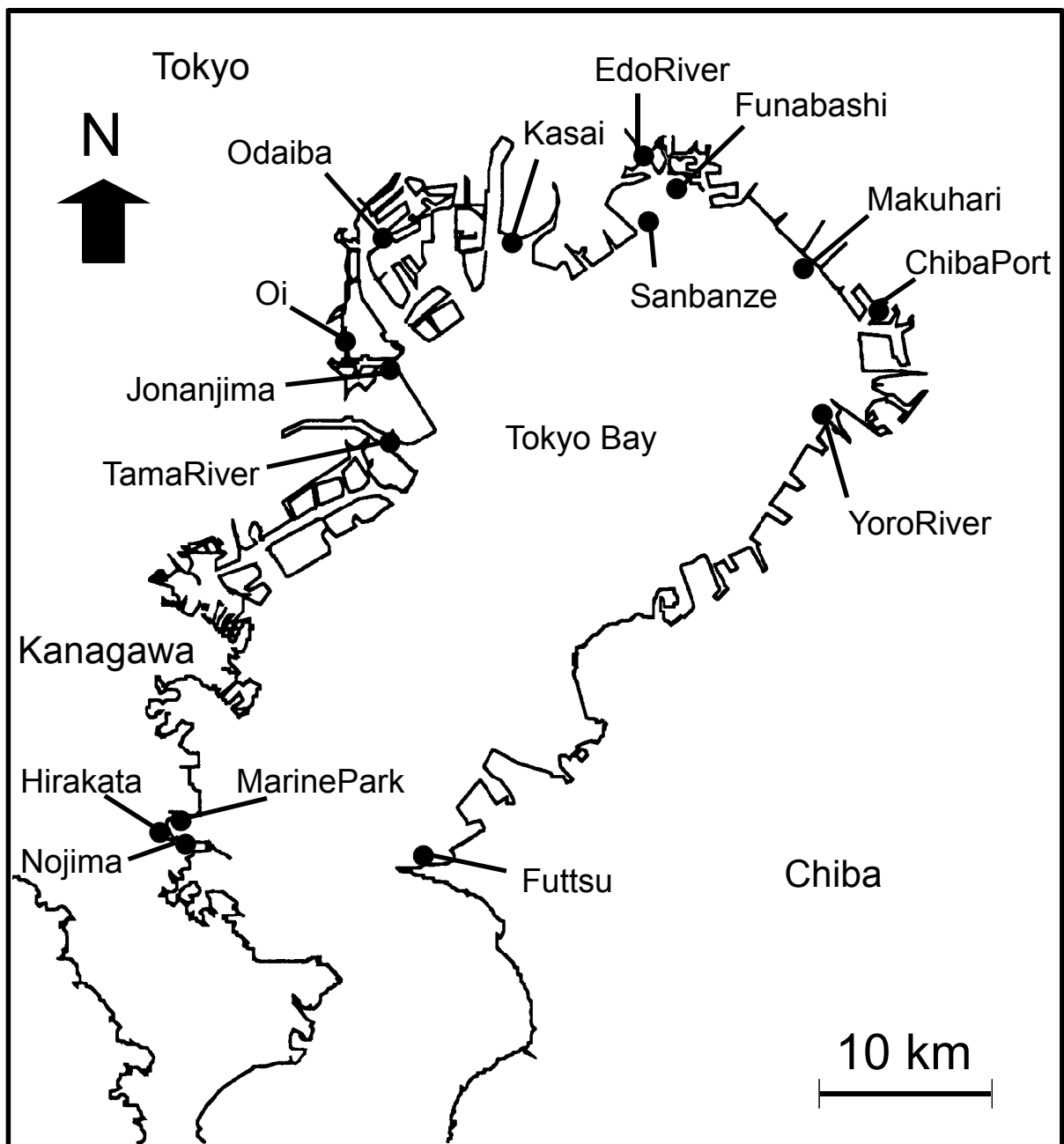


Fig. 1-1 Location of the 15 sampling sites in Tokyo Bay. Abbreviations: ChibaPort, Chiba port park; Futtsu, Futtsu seaside park; Funabashi, Funabashi sanbanze seaside park; Hirakata, Hirakata Bay; Jonanjima, Jonanjima seaside park; Kasai, Kasai marine park; Oi, Oi central port park; Makuhari, Makuhari seaside park; MarinePark, Marine park of Yokohama; Nojima, Nojima marine park; Odaiba, Odaiba marine park.



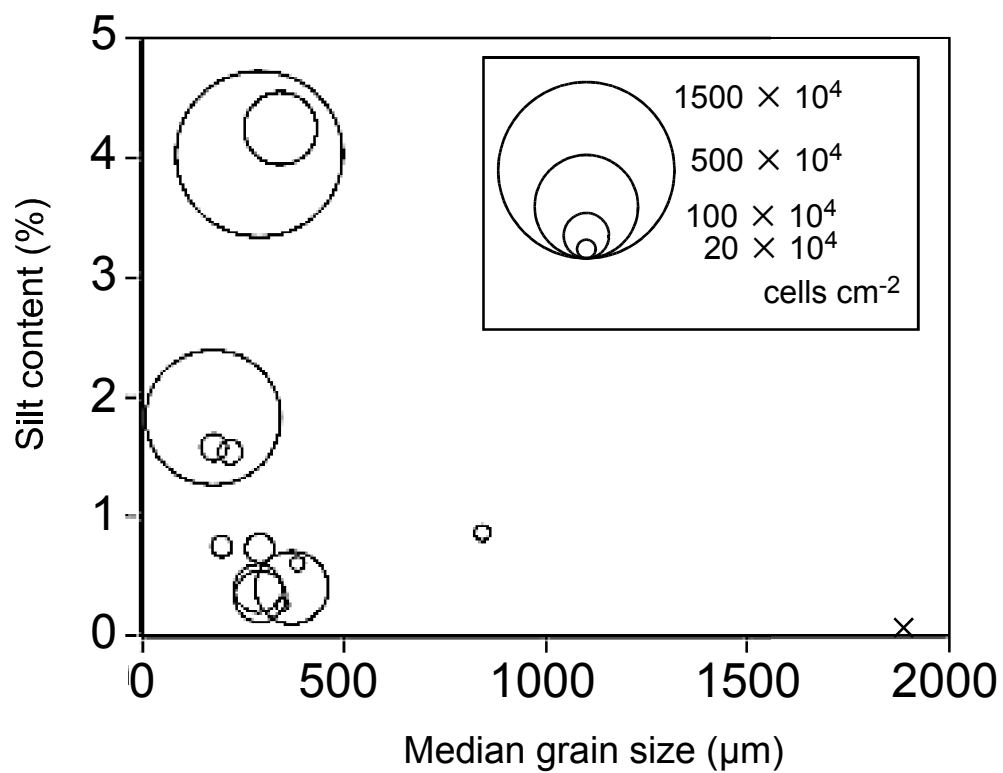


Fig. 1-2 The relationship between the sediment grain composition and diatom cell number. 'x' indicates the site where diatom cells were not observed (Jonanjima).

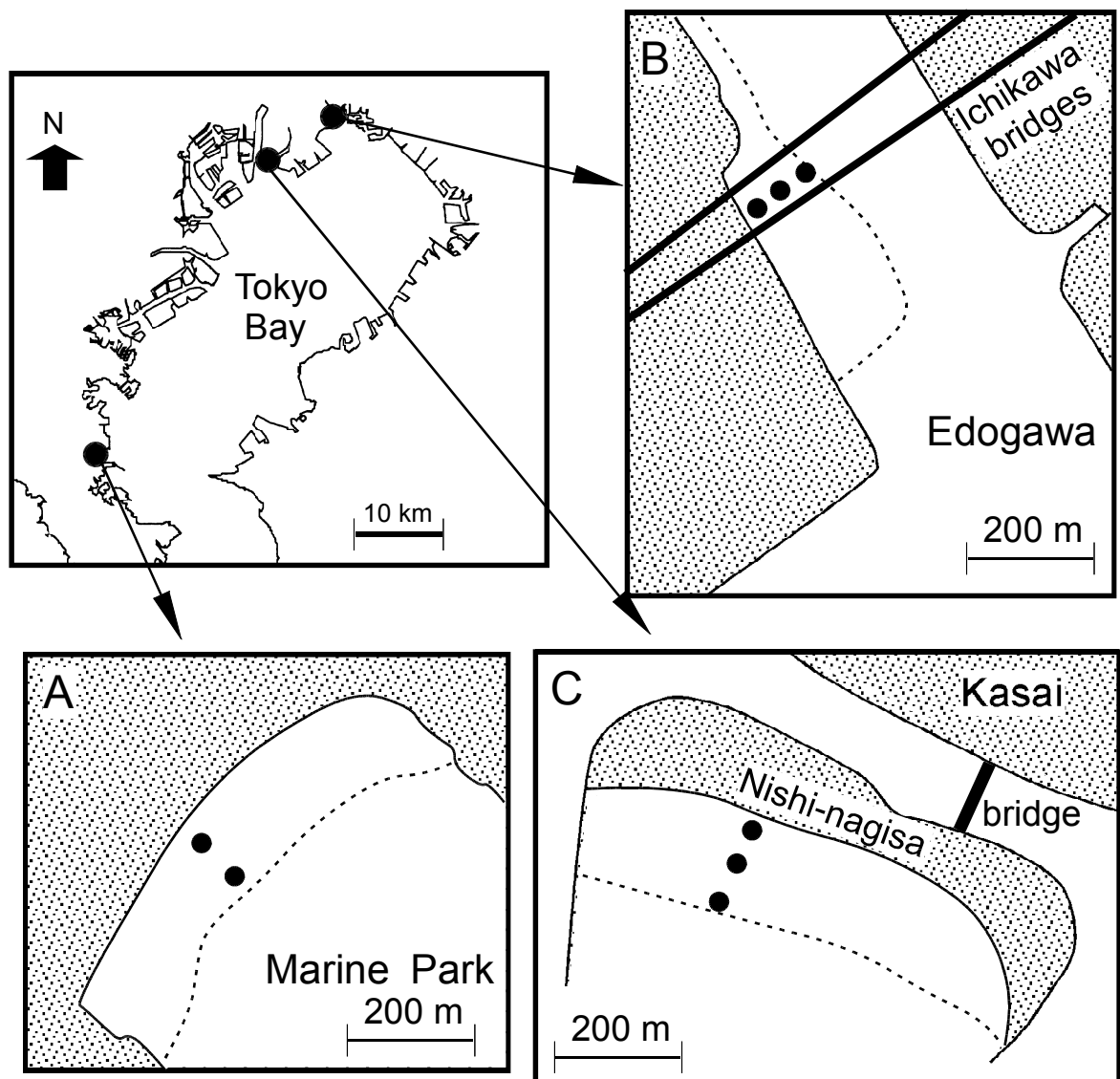
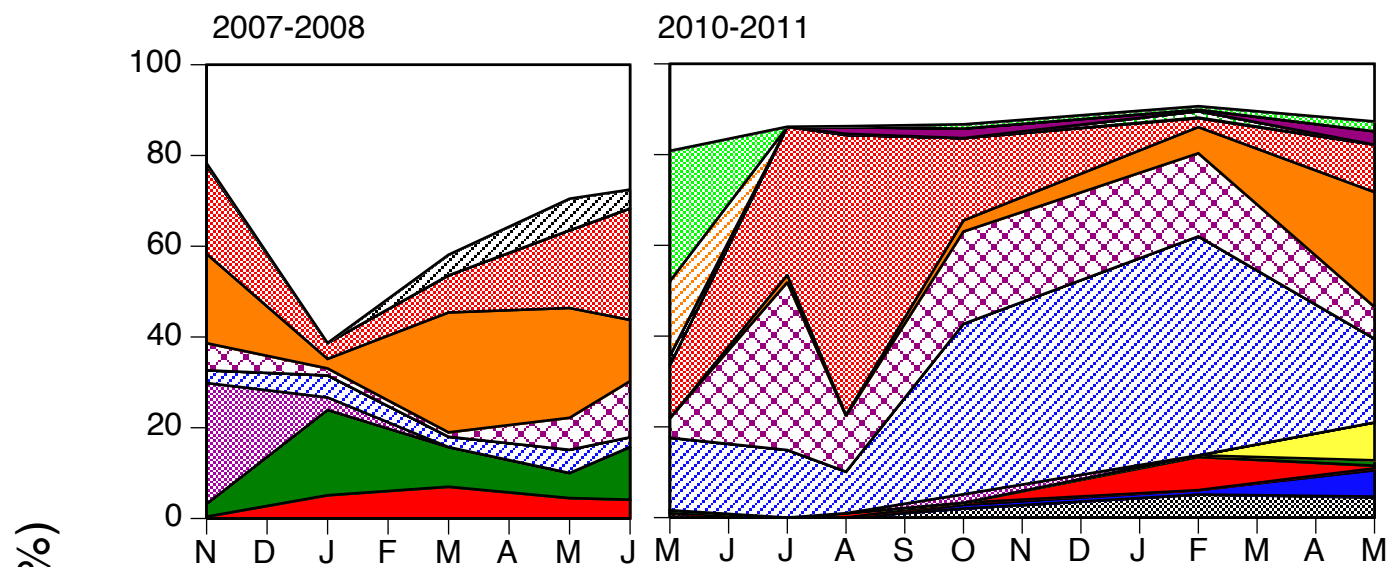
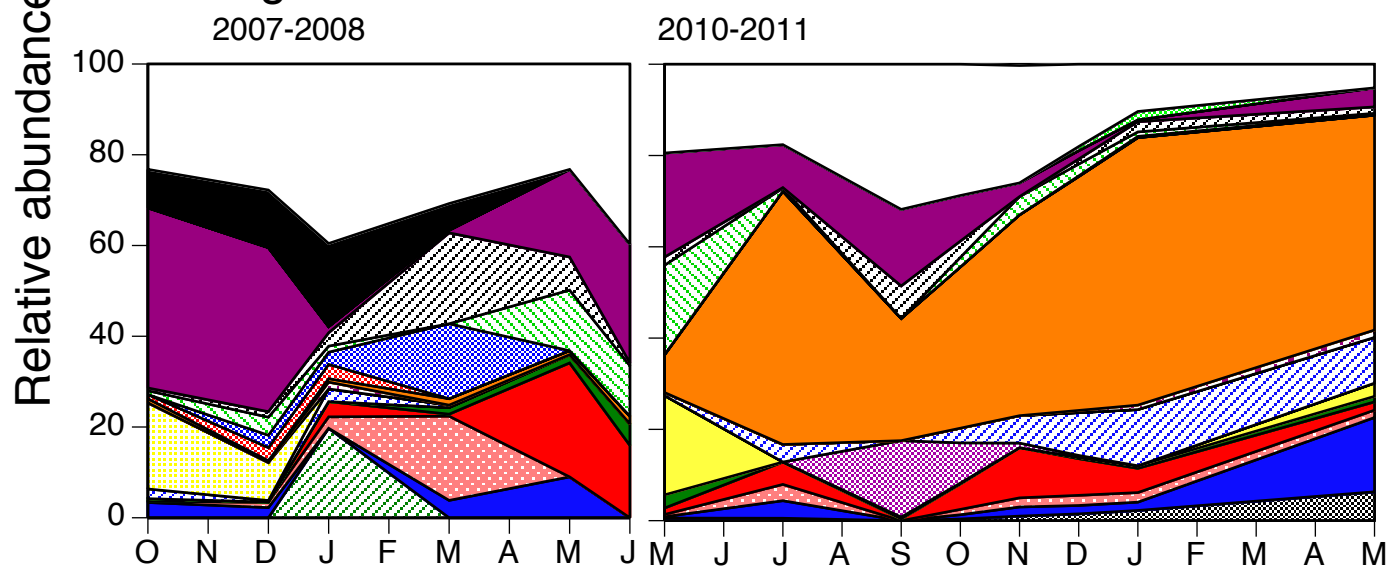


Fig. 1-3 Location of the three sampling sites on intertidal flats in Tokyo Bay. Dashed lines indicate ebb tide levels on the flats. Symbols indicate sampling points.

# MarinePark



# Edogawa



# Kasai

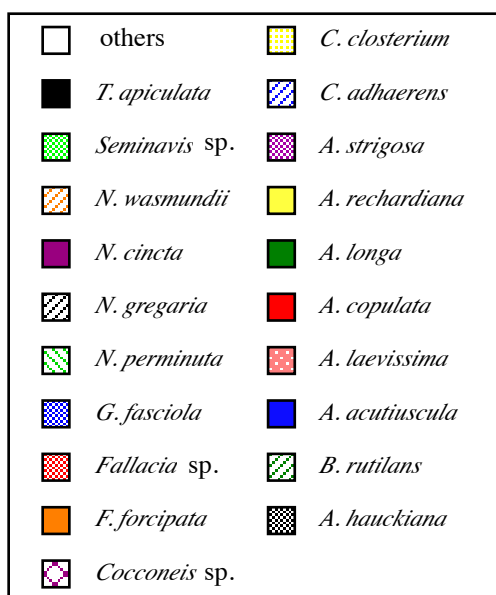
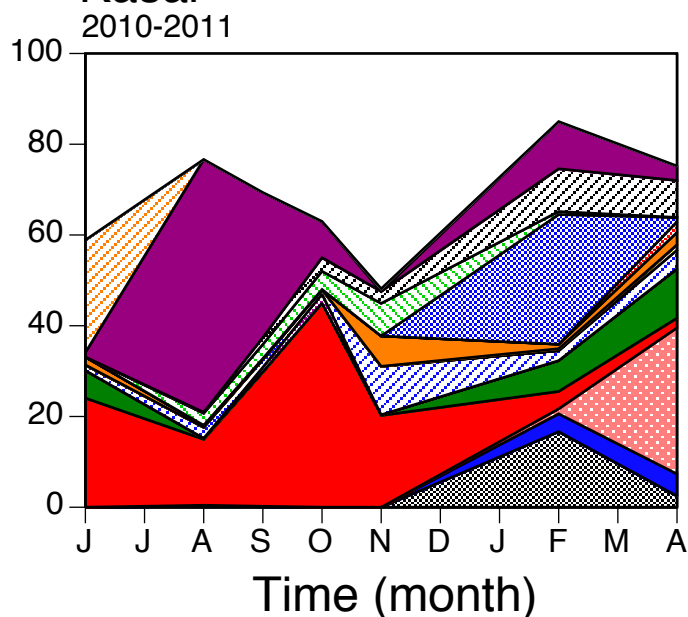


Fig. 1-4 Seasonal variations in the relative abundance of benthic diatoms at the three sampling sites on Tokyo Bay intertidal flats in 2007-2008 and 2010-2011. Twenty dominant species with relative abundance more than 15% at least once are shown.

## 第2章 東京湾の底生珪藻相に影響する要因

### 2-1. 緒言

底生珪藻相と生息環境に関する研究では、記載が進むと同時にまず塩分と出現種の関係が検討された (Kolbe, 1927; Hustest, 1939)。その後の実験により多くの底生珪藻は塩分に対して広い耐性を持つことが明らかになったが (Williams, 1964)、現在では汽水性の中でも貧鹹性汽水によく出現する種や、中鹹性汽水に出現する種などが存在し、小さな塩分の傾斜も底生珪藻の種組成に影響していることが報告されている (Underwood et al., 1998)。潮下帯の epilithon (石、岩などのハードボトム上に付着) では光や波浪が種組成に影響することがメソコスム実験系により確かめられるとともに (McIntire and Wulff, 1969)、実験パネルの天然海域への浸漬実験によっても光強度の影響が確かめられた (Hudon and Bourget, 1983)。潮下帯においては水深によって光強度が異なるため、光強度が出現する底生微細藻類を決める主要な制限要因になるが (山口, 2011)、水深が浅く干出を繰り返す干潟においては、干出時に強い光を受けることができるため (Serôdio and Catarino, 2000; Guarini et al., 2002; Migné et al., 2004)、光強度が底生珪藻群集を決める要因にはならないと考えられる。温度についてはいくつかの種で 40°C に数時間耐えるなど耐性は広いものの (Saks et al., 1974)、増殖に適した温度は種によってそれぞれ異なり (Admiraal, 1984)、季節によって珪藻相が異なる要因の一つであると目されている (Colijn and Dijkema, 1981; Admiraal, 1984)。栄養塩については、リンや窒素は過剰に存在し、制限要因となっていないこと (Estrada et al., 1974; Sullivan and Daiber, 1975; Van Raalte et al., 1976; Admiraal, 1978; Darley et al., 1981) のほか、富栄養化に伴い種組成が変化し (Agatz et al., 1999) 多様度が低下することや (Hillerbrand and Sommer, 2000)、富栄養化の進んだ場所ではリン濃度が種組成に影響している可能性があること (Underwood et al., 1998) などが報告されており、知見は少ないものの栄養塩濃度は底生珪藻の種組成に影響していると考えられる。

1990 年後半以降になると主成分分析 (Principal Component Analysis: PCA)、正準対応分析 (Canonical Correspondence Analysis: CCA) といった、種組成と環境要

因の相関を分析する手法が底生珪藻群集について採用されるようになった

(Underwood et al., 1998; Facca et al., 2002; Thornton et al., 2002; Underwood and Barnett, 2006; Facca and Sfriso, 2007; Du et al., 2009, ただし Underwood et al. (1998)、Thornton et al. (2002)、Underwood and Barnett (2006) は epipelon についてのみ)。これらの報告では、底生珪藻の種組成の変動を説明する要因として、砂分や泥分といった底質の粒度に関する要因が抽出されることが多いが、結果的に調査地の環境特性を分類することには成功しているものの、種組成について何らかの類型化はできていない。また手法が採用されてから歴史が浅いため、説明要因が十分な種類について調べられていない場合もある (e.g. Underwood and Barnett, 2006)。

底生珪藻の生態については、Round (1971) によって生活型 (life form) の類型化がなされた。このうち、砂浜・干潟の堆積物に生息する epipelon と epipsammon については、epipelon は主に泥質域に、epipsammon は砂質域に出現する傾向にあることが観察されている (Round, 1971; Paterson, 1986; Miller, 1989; Sundbäck and Snoeijjs, 1991; Sabbe and Vyverman, 1991; Jönsson et al., 1994; Oh and Koh, 1995; Wulff et al., 1997; Forster et al., 2006; Méléder et al., 2007; Ribeiro et al., 2013)。また、生活型によって光や無酸素状態に対する耐性が異なり、生態的特性に差異があることが示唆されている (Moss, 1977; Rivkin and Putt, 1987)。しかし、固着するが移動能力を持つなど両生活型の間接的な性質を持つ種も存在し、全ての種を明確に区別できるわけではない (McIntire and Moore, 1997; Hamels et al., 1998)。また、Round (1971) では鉋物粒子に固着するものを epipsammon と定義したが、de Jonge (1985) がオランダのエムスエスチュアリーで行った研究では、80%の珪藻細胞が鉋物粒子そのものではなく、鉋物粒子にまわりついて泥分に付着していることが明らかにされ、エムスエスチュアリーでは epipelon と epipsammon という類型化は底生珪藻群集を分析する上では役に立たないことが指摘されている (de Jonge, 1985)。レンズペーパー法 (Eaton and Moss, 1966) で比較的容易に採集できる epipelon と異なり、epipsammon は珪藻被殻と砂粒子の分離が難しいことから (Darley, 1982)、1990年代以降は生活型を用いて群集を解析することはあまり行われず、epipelon のみを扱うものが多くなった (Underwood and Smith, 1998;

Underwood et al., 1998; Thornton et al., 2002; Haubois et al., 2005; Forster et al., 2006; Facca and Sfriso, 2007)。一方、付着珪藻においては生活型をさらに詳細に類型化した付着形態 (growth form) を用い、付着珪藻群集の遷移のプロセスを説明することに成功している (Kawamura and Hirano, 1992; 河村, 1995)。底生珪藻においても群集構造と環境の関係を生活型の観点を用いて再検討することにより、底生珪藻群集の理解が進む可能性がある。

本章では、富栄養化の進んだ東京湾の湾奥に位置する葛西と江戸川、湾口の海の公園で調査を行い、底生珪藻相に影響している要因を調べた (2-2. 東京湾の3干潟の底生珪藻相と環境)。またその要因の中でも特に生活型に影響を及ぼしていると考えられた粒度組成について検討するため、水柱と間隙水中の化学的環境が同一と考えられる江戸川放水路周辺の3地点で調査を行った (2-3. 底質の粒度組成が底生珪藻相に与える影響)。

## 2-2. 東京湾の3干潟の底生珪藻相と環境

### 2-2-1. 目的

東京湾の干潟において底生珪藻相に影響している要因を明らかにするため、環境が異なると考えられる3干潟で調査を行った。

### 2-2-2. 方法

#### サンプリング

底生珪藻相については第1章 1-3のうち、海の公園、江戸川、葛西の2010年7月 (夏)、10月 (秋)、2011年2月 (冬)、5月 (春)の結果を使用した。

環境要因として、水深20 cm程度の地点 (Fig. 2-1) にて海水を500 mL採取し、水質分析用サンプルとした。各サンプルはガラスフィルター (Whatman GF/C) で濾過し、その濾水を分析まで-20°Cで保存した。栄養塩としてアンモニア態窒素、亜硝酸態窒素、硝酸態窒素、リン酸態リン、ケイ酸態ケイ素濃度をParsons et al.

(1984)に従って分析した。濾過後のガラスフィルター (Whatman GF/C) は-80°Cで冷凍後、凍結乾燥して懸濁態有機窒素量と懸濁態炭素量をC/Nコーダー (ヤナ

コ, MT-700) を用いて測定した。現場水のクロロフィル *a* 濃度はガラスフィルターを N,N-ジメチルホルムアミドで抽出した後、蛍光分光光度計 (島津, FR-1500) で測定した (日本海洋学会, 1986)。水温は棒状温度計で、塩分は屈折率計を用いてそれぞれ現場で測定した。また珪藻用サンプルの採取時に、各調査地点において直径 27 mm のコアを用いて底土表層の 5 mm までを 2 回採取し、底質有機物分析用のサンプルとした。底土サンプルは凍結乾燥処理後、C/N コーダーで有機態窒素量を測定した。底質に含まれる溶存態有機物が底生珪藻の増殖に関わる可能性があるため (Admiraal and Peletier, 1979)、粒状態有機物の多い底質には溶存態有機物量も多く含まれると仮定し、粒状態窒素含量を種組成の影響評価に用いた。粒度分析用の試料は底土表層の 1 cm までを 2010 年 7 月に採取した。粒度分析は乾式ふるい法で行い、泥分率と中央粒径値を求めた。

## 解析方法

クラスター解析を用いて底生珪藻相による地点・季節のグループ化を行い、また環境と底生珪藻の対応関係を調べるため制約付き序列化を行った。底生珪藻のデータは、サンプルによるばらつきを考慮して相対優占度が少なくとも 2 つのサンプルで 10% を超えた種を主な出現種 (Table 2-1) として分析の対象とした。クラスター解析は PRIMER 6 (PRIMER-E Ltd.) を用いて、主な出現種の細胞密度をルート変換し、Bray-Curtis 類似度による群平均法を使用した。クラスター解析の結果については SIMPROF 検定を用いて有意差 ( $p < 0.05$ ) を調べた。序列化には CANOCO for Windows 4.5 (Microcomputer Power) を用い、解析は、主な出現種 16 種、32 サンプル (8 地点×季節)、環境要因 14 項目 (Table 2-2) について行った。制約付き序列化を行う場合、群集傾度によって正準対応分析 (Canonical Correspondence Analysis: CCA) または冗長性分析 (Redundancy Analysis: RDA) を用いるが、目安として群集傾度が 3.0~4.0 以下で RDA、3.0~4.0 以上で CCA となる。はじめに除歪対応分析 (Detrended Correspondence Analysis: DCA) を行ったところ、群集傾度が 2.69 だったため、RDA が適切であると判断した。環境要因はモ

ンテカルロ法により相関が  $p < 0.01$  のものを使用した。対応のある分散分析には Statcel（オーエムエス社）を用い、多重比較を Scheffé 法により行った。

### 2-2-3. 結果

#### 調査地の環境特性

調査地点の環境を Table 2-2 に示した。これらの項目のうち、塩分、亜硝酸態窒素濃度、硝酸態窒素濃度、泥分率、中央粒径値において調査地点間で有意な差が見られた。塩分は海の公園（28.0-34.0）より葛西（9.6-33.0）で低かった（ $p < 0.05$ ）。葛西の塩分は夏と秋（9.6-26.0）に低く、冬と春（17.0-33.0）に高い傾向が見られ、最小値が 9.6、最大値が 33.0 と季節変動が大きかった（Fig. 2-2）。硝酸態窒素濃度と亜硝酸態窒素濃度は葛西（ $\text{NO}_3^-$ : 67.3-698.6  $\mu\text{g N/L}$ ,  $\text{NO}_2^-$ : 20.2-74.0  $\mu\text{g N/L}$ ）で高かった（ $p < 0.05$ ）。海の公園と江戸川では塩分と硝酸態窒素濃度に相関は見られなかったが、葛西では塩分の低い夏と秋に硝酸態窒素濃度が高くなる傾向が見られた（Fig. 2-2）。アンモニア態窒素とリン酸態リン濃度は海の公園で低い傾向が見られたが、有意な差はなかった。ケイ酸態ケイ素、クロロフィル *a*、フエオ色素、懸濁態有機窒素、懸濁態炭素濃度も調査地間で大きな差は認められなかった。底質については泥分率は江戸川（0.66-11.9%）で高く（ $p < 0.01$ ）、海の公園で 0-0.65%、葛西で 0.34-1.91%だった。中央粒径値は海の公園（297-330  $\mu\text{m}$ ）で大きく（ $p < 0.01$ ）、江戸川で 101-186  $\mu\text{m}$ 、葛西で 172-234  $\mu\text{m}$  だった。底土中の粒状態窒素は有意な季節変動が見られた（ $p < 0.05$ ）。また地点間では、海の公園（98.9-218.4 mg/g）で低い傾向が見られたが、有意差はなく（ $p > 0.05$ ）、江戸川（165.1-385.8 mg/g）と葛西（155.8-397.0 mg/g）は同程度だった。

#### 種組成

調査の結果、出現した珪藻は全部で 81 種だった。このうち出現頻度が 10%を超えた 38 種を Table 2-1 に示した。出現頻度が最も高かったのは *Catenula adhaerens* で、ほぼすべての季節と地点で出現した。*Amphora copulata*、*Fallacia forcipata*、*Navicula cincta* の 3 種も出現頻度が 80%を超え、多くのサンプルで出現した。出現



頻度が10%を超えた種のほとんどが *epipelon* と *epipsammon* で、海水性だった。主に淡水に生息する種は貧鹹性の *Amphora copulata* のみだった。いずれかの地点で相対優占度が10%を超えた種を優占種とし、相対優占度の季節変化を Fig. 2-3 に示した。優占種と優占した生活型は干潟によって異なり、海の公園では *Catenula adhaerens*、*Cocconeis* sp.1、*Fallacia tenera* の3種が季節を通じて優占していたが、春には *Fallacia forcipata* も多く出現した。優占種の3種は *epipsammon* であり、またどの季節も *epipelon* より *epipsammon* が優占していた。江戸川では *epipelon* の *Fallacia forcipata* が季節を通じて優占しており、*epipsammon* より *epipelon* が優占していた。これら2つの干潟は種組成や優占する生活型が安定していたのに対し、葛西では調査ごとに優占種と優占する生活型が異なった。夏は *Navicula cincta*、秋は *Amphora copulata*、冬は *Gyrosigma fasciola*、春は *Amphora laevis* が優占し、夏と冬には *epipelon* が、秋には *epipsammon* が多く、春は両生活型が同程度だった。

各干潟における底生珪藻の種組成の傾向を明らかにするため、クラスター解析を行い、結果について SIMPROF 検定を行った ( $p < 0.05$ )。その結果、海の公園と江戸川は季節によらず、それぞれ1つのクラスターにまとまった (Fig. 2-4, グループ I と IIa)。これに対し、葛西は春と冬 (グループ IIb)、夏と秋 (グループ III) と2つのクラスターに分かれた。江戸川と葛西の春と冬は有意に異なったが類似度は比較的高かった。

種組成に影響する環境要因を調べるため、RDA を行った。その結果、第1軸は泥分率と負の相関が見られ、説明率は19.3%だった (Fig. 2-5)。第2軸は硝酸態窒素濃度およびクロロフィル *a* 濃度と正の、塩分と負の相関が見られ、説明率は15.7%だった。生活型ごとにプロットを見ると、*epipelon* の大部分が泥分率と正の相関が見られたのに対し、*epipsammon* は泥分率と相関は見られず、第2軸と負の相関が見られた (Fig. 2-5a)。サンプルはクラスター解析の結果のグループ I、IIa と IIb、III がそれぞれまとまってプロットされた (Fig. 2-5b)。グループ I の海の公園は泥分率と負の、グループ IIa の江戸川は正の相関が見られた。グループ IIb と III に分かれた葛西は第2軸に沿ってプロットされた。

#### 2-2-4. 考察

RDAの結果、底生珪藻の種組成と相関のある環境として第1軸に泥分率、第2軸に塩分と硝酸態窒素が抽出されたため、これらの要因について検討を行った。

#### 粒度組成

底質の粒度組成が底生珪藻の種組成に影響していることは数多く報告されている (Oh and Koh, 1995; Wulff et al., 1997; Barranguet et al., 1998; Cahoon, 1999; Facca et al., 2002; Du et al., 2009)。砂質域では *epipsammon* が主に出現し (Miller, 1989; Sundbäck and Snoeijs, 1991)、泥質域では *epipelon* が優占すること (Paterson, 1986; Jönsson et al., 1994) が報告されているが、これらは底質の異なる地点で比較を行ったものではなく、また生活型によって底生珪藻群集を分けて解析を行っていない。底質が異なる地点で比較を行った研究では、多変量解析によって底質の粒度組成が底生珪藻群集の種組成に影響しており、主要な種がどのような粒度組成に出現するのかが明らかになっているが、具体的に底生珪藻群集がどのように変化するのかは報告されていない (Oh and Koh, 1995; Facca et al., 2002; Du et al., 2009)。底質の粒度組成と生活型について精査した研究はほとんどないが、Sabbe and Vyverman (1991) はオランダの Westerschelde エスチュアリーにおいて塩分と泥分率が異なる地点で調査を行い、泥分率が高い地点で *epipelon* が多く出現する傾向にあることを報告している。本研究でも泥分率が高い江戸川では *epipelon* が、泥分率が低い海の公園では *epipsammon* が優占しており (Fig. 2-3)、Sabbe and Vyverman (1991) と同様の結果であったが、Sabbe and Vyverman (1991) では調査地の泥分率が 5~70% と傾斜が大きく砂質域と泥質域での比較だったのに対し、本研究では泥分率は平均 0.3~8.8% であり、砂質域のなかでも底生珪藻群集の生活型の比率が泥分率の違いに対応して変わることが明らかになった。しかし、RDAの結果、*epipelon* は泥分率と正の相関が見られたが、*epipsammon* は泥分率と相関が見られず (Fig. 2-5a)、生活型によって泥分率との相関の有無が異なっていた。先行研究により砂質域では *epipsammon* が、泥質域では *epipelon* が優占する傾向にあることが示唆されていたが (e.g. Miller, 1989; Sundbäck and Snoeijs, 1991; Paterson,

1986; Jönsson et al., 1994)、本研究の結果、両生活型ともに泥分率に影響されているのではなく、epipelon のみが泥分率によって出現量が異なり、結果として泥分率が高い地点で epipelon が、泥分率の低い地点で epipsammon が優占することが明らかになった。

底質の粒度組成が底生珪藻群集に影響する要因として、粒度によって底土中の有機物含量や栄養塩濃度が異なることが種組成に影響を及ぼすこと (de Jonge, 1985)、波浪による攪乱が種組成に影響することの擬似相関であること

(Luttenton and Rada, 1986; Hoagland and Peterson, 1990) などが推察されている。本研究では海の公園と江戸川で底土中の有機物含量の指標である粒状態窒素量には有意な差はなく、また季節変動があったにも関わらず優占種の出現頻度に大きな季節変動がなかったことから、これら2地点では有機物含量は種組成には影響していなかったといえる。葛西における種組成には季節変動が見られたが、粒状態窒素量は江戸川とほぼ同じ範囲で変動しており、底土中の有機物は種組成に影響していなかったと考えられた。以上から、本研究において底土中の有機物含量は種組成に影響していないと考えられた。

epipsammon と epipelon で泥分率に対する出現頻度が異なった理由として、生活型によって基質への付着力が異なること (Underwood and Barnett, 2006) が考えられる。epipelon は付着力が弱く水流によって基質から剥がれやすいため、波浪や潮流による攪乱が強く泥分率の低い地点では基質から剥がれて再懸濁・流出してしまふ (Sabbe, 1993; Hamels et al., 1998; Vilbaste et al., 2000)。一方で、攪乱が弱く泥分率の高い江戸川では基質から剥がれることが少ないため多く出現した (Fig. 2-3, 2-5) と考えられる。泥分率と相関の見られた epipelon と異なり、epipsammon は付着力が強く基質から剥がれにくいいため、epipsammon の出現場所は攪乱の強さに影響されず、泥分率と相関がなかったと考えられる。攪乱が弱い場所では epipsammon も epipelon も増殖できるが、攪乱が弱い江戸川では増殖速度が速い epipelon が優占したと推察された。

付着珪藻では光や摂餌圧、攪乱といった環境要因によって遷移が進行し、そのプロセスとして珪藻相が決まることが明らかになっているのに対し (河村, 1995)、

干潟における底生珪藻の遷移機構は明らかになっていない。しかし、底生珪藻の生息する底質では砂質で深さおよそ2~3 mm まで光が届き (e.g. MacIntyre et al., 1996)、底質中の粒子も付着基質として利用できるため、砂質域では付着面をめぐる競争は多くの場合で起きないと考えられる。底生珪藻の多くは環境変動の激しい干潟に生息するために環境耐性も広いと考えられているが (Admiraal, 1984)、種ごとに最適な生態的ニッチを持っており (Underwood et al., 1998; Underwood and Provot, 2000)、環境の日々変動する干潟においてその時に最適なニッチを有する種が優占することで底生珪藻相が決まるのではないかと推察された。

以上より、粒度組成によって優占する珪藻の生活型が異なるメカニズムは波浪や潮流による攪乱の強さによるものであると考えられた。ただし、葛西では夏と冬に epipelon が、秋と春には epipsammon が優占し、季節によって優占する種や生活型が異なった。葛西では泥分率が江戸川より低いものの、中央粒径値は類似しており (Table 2-2)、攪乱は強くない。そのため、葛西は epipelon が優占する潜在性はあったが、攪乱以外の要因で優占種と優占する生活型が変化したと考えられる。

### 栄養塩と塩分

RDA の結果、葛西では種組成の変動と相関のある要因として硝酸態窒素と塩分が抽出され、サンプルはグループ IIb と III に分かれてプロットされた (Fig. 2-5b)。グループ IIb は塩分が高く硝酸態窒素濃度の低い冬と春であり、優占していた *Amphora laevis* は海水性 (Hendey, 1974)、*Gyrodinium aureolum* は汽水性 (AlgaeBase) だった。一方グループ III は塩分が低く硝酸態窒素濃度の高い夏と秋であり、優占種は淡水域に広く分布する *Amphora copulata* (渡辺, 2005) と汽水性で有機汚濁耐性のある *Navicula cincta* (Witkowski et al., 2000) だった。葛西は荒川と江戸川の河口域にあり、雨量の多い季節には河川水の流入により干潟上の塩分が 10 未満まで低下し (木村ら, 2000)、満ち潮時にも低塩分の状態が続くため (植松, 2008)、海に面する干潟でも貧鹹性の種が優占できたと考えられる。塩分の高い季節に海水性と汽水性の種が、低い季節に貧鹹性の種が優占していたこと

から、葛西では塩分が種組成に影響していたといえる。また両河川とも下水処理場からの処理水が放流されており、両河川の河口付近ではときに硝酸態窒素濃度が  $2000 \mu\text{gN/L}$  という高濃度の窒素が測定され、COD も環境基準値を大幅に超えるほど高い（植松, 2008）。葛西では塩分が低いときに硝酸態窒素濃度が高い傾向が見られたことから（Fig. 2-2）、硝酸態窒素は淡水とともに河川から流入してきたと考えられ、高濃度の硝酸態窒素や有機物を多量に含んだ河川水にさらされたことで有機汚濁耐性のある *Navicula cincta* が優占したと考えられた。塩分が底生珪藻の種組成に影響することは他の干潟でも報告されており（Underwood et al., 1998）、葛西では同様に塩分や硝酸態窒素を含む有機物が種組成に大きく影響していた。

epipsammon には塩分と正の相関が、硝酸態窒素と負の相関が見られた（Fig. 2-5a）。海の公園は東京湾の湾口に位置しているため塩分が高く、また湾奥に比べ栄養塩濃度が低いのに対し、江戸川と葛西は湾奥に位置し、塩分は低く栄養塩濃度が高い。海の公園で *Catenula adhaerens* や *Cocconeis* sp. 1、*Fallacia tenera* といった epipsammon が多く出現したため、これらの種と塩分、硝酸態窒素濃度との相関が見られたが、海の公園で出現しなかった epipsammon の *Amphora copulata* や *Amphora laevissima*、*Navicula perminuta* については塩分や硝酸態窒素濃度と相関が見られなかった。そのため epipsammon にこれらの要因が直接影響しているのではないと考えられた。

その他の栄養塩は RDA で要因として抽出されなかった。海の公園と江戸川においては、栄養塩濃度には季節変動があったが優占種は大きく変化しなかったことから、この2地点において溶存態無機窒素とリン酸態リンは種組成に影響していなかったと考えられた。ケイ酸態ケイ素には調査地間で差がなかったことから、海の公園と江戸川では栄養塩は底生珪藻の種組成に影響していなかったと考えられた。

付着珪藻群集の種組成と栄養塩類の関係は河川や湖沼では研究が進んでいるが（渡辺, 2005）、干潟域においては多くない。Agatz et al. (1999) はドイツ北部のジルト島の干潟域において硝酸態窒素濃度が約  $80 \sim 280 \mu\text{g N/L}$  の傾斜で底生珪藻相の変化がみられたことから、富栄養化の進行によって種組成が変化するとした

が、Underwood et al. (1998) は富栄養化した河川・河口域において溶存態無機窒素は種組成に影響しておらず、リン濃度が影響している可能性を指摘している。本研究の結果、葛西の硝酸態窒素濃度は平均  $465 \mu\text{g N/L}$ 、最高で  $699 \mu\text{g N/L}$  であり、富栄養化がすでに進行した東京湾でも、湾奥部の極度に栄養塩濃度が高い場所では高濃度の硝酸態窒素や有機物によって底生珪藻の種組成が変化することが明らかになった。

RDA において近くにプロットされたグループ IIa と IIb (Fig. 2-5b) は、クラスター解析において類似度が比較的高かった (Fig. 2-4)。グループ IIa の江戸川は *Fallacia forcipata* が季節を通じて約 50% を占めており、IIb の葛西の冬と春では *F. forcipata* はほとんど出現していないが、*Amphora acutiuscula*, *Achnanthes hauckiana*, *Catenula adhaerens* といった江戸川によく出現する種が出現したために類似度が比較的高かったと考えられた。グループ IIa を形成する江戸川は攪乱が小さく塩分の高い場所であり、IIb の葛西の冬と春は江戸川的环境と同様に攪乱が小さく塩分は高かった。つまり東京湾湾奥では攪乱の度合いや塩分の似た環境では、同一干潟でなくても同じ種が出現することが多いといえる。

以上をまとめると、東京湾の底生珪藻群集は泥分率の高い地点で epipelon が、低い地点で epipsammon が優占していたが、epipsammon は泥分率にかかわらず生息しており、泥分率により epipelon の出現量が変わるために優占する生活型が決まっていた。また、泥分率によって epipelon の出現量が変わる要因は波浪や潮流による攪乱の強さであると考えられた。また、東京湾は富栄養化の進んだ海域であるため、海の公園や江戸川といった河川の影響のない干潟では栄養塩の季節変動は底生珪藻相に影響していなかったが、葛西のような河川水の影響の強い干潟では塩分とともに硝酸態窒素や有機汚濁の程度が底生珪藻の種組成に大きな影響を与えていた。

## 2-3. 底質の粒度組成が底生珪藻相に与える影響

### 2-3-1. 目的

底質の粒度組成が底生珪藻の種組成に影響していることは数多く報告されており（Oh and Koh, 1995; Wulff et al., 1997; Barranguet et al., 1998; Cahoon, 1999; Facca et al., 2002; Du et al., 2009）、泥質域で epipelon が主に出現する傾向にあるとされるが、多くの研究では粒度組成の異なる地点で比較を行っているわけではなく砂質域または泥質域のみの観察によるものである（e.g. Miller, 1989; Sundbäck and Snoeijs, 1991; Paterson, 1986; Jönsson et al., 1994）。比較を行っている Sabbe and Vyverman（1991）では粒度組成が異なるとともに塩分傾斜のあるエスチュアリーでの調査地であり、また水柱や間隙水中の栄養塩濃度などの環境要因を測定していないため、粒度組成が直接的に影響しているのか、あるいは間隙水中の栄養塩など他の要因の擬似相関になっているのか明らかになっていなかった。本研究では粒度組成が底生珪藻群集に与える影響を調べるため、水柱と間隙水中の栄養塩濃度や塩分など化学的環境の違いがないと予想される地点で調査を行った。

### 2-3-2. 方法

#### 調査地

調査は東京湾湾奥に位置する江戸川放水路とその周辺で行った（Fig. 2-6）。江戸川放水路から三番瀬にかけてはかつては広大な干潟が発達していたが、そのほとんどが埋め立てられて干潟の面積は少なくなり、またかつて土砂が供給されていた旧江戸川とは埋立により遮られているため、現在の干潟は三番瀬のみで干出面積も少ない。三番瀬の北に位置する江戸川放水路は 1957 年に浚渫された、堰から河口部まで長さが 3.4 km の放水路である。放水は増水時にのみ行われるため、平常時は流れのない入り江状となっている。可動堰付近から放水路の河口まで両岸に干潟が発達しており、干潟の潮間帯上部にはアシ原が発達している。河川流入がないため、放水路内の塩分は放水時以外は放水路外とほぼ変わらない。調査期間中（2005～2006 年）に放水は行われなかった。

調査地は、江戸川放水路内部の可動堰付近（Site A）、放水路河口部（Site B）、

放水路の外に位置する三番瀬（Site C）とした。放水路内部の潮間帯上部にはアシ原が発達しているため、Site A ではアシのない潮間帯中部と下部を、Site B では潮間帯上、中、下部を調査地点とした。Site C では潮間帯上部から中部にかけては大量の貝殻が蓄積して底土表面が露出していないため、潮間帯下部のみサンプリングを行った。

### 底生珪藻の種組成と現存量

調査は2005年4月（春）、8月（夏）、10月（秋）、2006年2月（冬）の大潮干潮時に行った。各調査地点において底土表層の5 mm までを5 mL シリンジを用いて採取し、2時間以内に暗条件で実験室に持ち帰って5%中性ホルマリンを添加した。プレパラートの作製、珪藻の種同定・計数は第1章と同様に行った。

珪藻サンプルの採取時に、各調査地点において直径27 mm のコアを用いて底土表層の5 mm までを2回採取した。採取した底質は-80°Cで冷凍した後、凍結乾燥してN,N-ジメチルホルムアミドで抽出し、蛍光分光光度計（島津, FR-1500）で現存量の指標としてクロロフィル *a* 濃度を測定した（日本海洋学会編, 1986）。

### 水質および底質環境

各調査地の水深20 cm 程度の地点において海水を500 mL 採取し、水質分析用サンプルとした。サンプルは実験室に持ち帰り、ガラスフィルター（Whatman GF/C）で濾過し、その濾水を分析まで-20°Cで保存した。栄養塩としてアンモニア態窒素、亜硝酸態窒素、硝酸態窒素、リン酸態リン、ケイ酸態ケイ素濃度をParsons et al. (1984)に従って測定した。また、水温、塩分、pH はSTDOメーター（YSI/Nanotech）を用いて現場で測定した。

珪藻サンプルの採取時に、各調査地点において直径27 mm のコアを用いて底土表層の5 mm までを3回採取し、底質分析用サンプルとした。底質分析用サンプルの一部に実験室で3% NaCl 溶液を加え、1時間震とうしたのち、3500 rpm で15分間遠心分離を行い、上澄み液を間隙水として分析まで-20°Cで保存した。間隙水は水質分析用サンプルと同様に栄養塩を測定した。残りの底質分析用サンプルは-



80°Cで冷凍後、凍結乾燥して C/N コーダー (Yanaco, MT-700) で粒状態窒素含量を測定した。

粒度分析用の試料は各調査地点において底土表層の 5 cm までを 2005 年 4 月に採取した。粒度分析は乾式ふるい法で同様に行った。

## 解析

多様度指数には Shannon-Wiener 指数 ( $H'$ ,  $\log_e$ ) を使用した。種組成と環境要因の相関を調べるために Canoco for Windows 4.5 (Microcomputer Power) を用いて制約付き序列化を行った。底生珪藻のデータは、少なくとも 1 つのサンプルで相対優占度が 3%以上の種を主な出現種 (Table 2-3) とし、細胞数を  $\log$  変換したデータを用いた。解析は、主な出現種 28 種 (Table 2-3)、22 サンプル (3 地点×季節、ただし珪藻の密度が低かった Site B 下部と Site C の冬を除いた)、環境要因 16 項目 (Table 2-4) について行った。制約付き序列化を行う場合、群集傾度によって正準対応分析 (Canonical Correspondence Analysis: CCA) または冗長性分析

(Redundancy Analysis: RDA) を用いるかが異なり、目安として群集傾度が 3.0～4.0 以下で RDA、3.0～4.0 以上で CCA となる。はじめに除歪対応分析 (Detrended Correspondence Analysis: DCA) を行ったところ、群集傾度が 2.34 だったため、RDA が適切であると判断した。環境要因はモンテカルロ法により相関が  $p < 0.05$  のものを使用した。対応のある分散分析には Statcel (オーエムエス社) を用い、多重比較を Scheffé 法により行った。

### 2-3-3. 結果

#### 調査地の環境

塩分は夏に低い傾向が見られ、Site A では最小値が 21 だったが、調査地と季節の間で有意な差はなかった (Table 2-4, Fig. 2-7, 2-8)。水温と pH は調査地間で有意な差はなく、pH は冬と春に高く、夏と秋に低い傾向が見られた。現場水と間隙水のすべての栄養塩で調査地間で有意な差はなかった。現場水と間隙水のアンモニア態窒素濃度は季節間でも有意な差はなかった。現場水と間隙水のリン酸態リ

ン濃度は夏に有意に高かった ( $p < 0.05$ )。硝酸態窒素濃度は現場水では春と秋に高かったが、間隙水では冬に高かった ( $p < 0.05$ )。亜硝酸態窒素濃度は現場水では有意な差はなかったが、間隙水では春と夏より秋に高かった ( $p < 0.05$ )。ケイ酸態ケイ素濃度は現場水では有意な差はなかったが、間隙水では夏に有意に高かった ( $p < 0.05$ )。底土中の粒状態窒素濃度は調査地間、季節間ともに有意な差はなかった。これらの環境とは異なり、泥分率のみ調査地間で差が見られ、Site A (14.2%) で高く、Site C (0.4%) で低かった。

### 現存量

底生微細藻類の現存量の指標である底質のクロロフィル *a* 濃度の季節変化を Fig. 2-9 に示した。すべての地点において、現存量は冬から春にかけて増加し、春をピークに秋にかけて減少した。秋には現存量がすべての地点で最も低くなり、すべての地点で  $10 \text{ mg m}^{-2}$  以下だった。季節を通じての平均 ( $\pm$ 標準偏差) は Site A, B, C の順に  $29.8 \pm 31.2$ ,  $12.9 \pm 11.6$ ,  $9.3 \pm 6.2 \text{ mg m}^{-2}$  で、Site A で高かった。Site A では春に特に高く、ブルージングが起きていた。Site C では他の地点で現存量が増加した春でも現存量はあまり高くなり、どの季節でも  $20 \text{ mg m}^{-2}$  を超えることはなかった。Site B では、夏と秋には Site C とほとんど変わらなかったが、冬と春には Site C より高くなった。

### 種組成

全てのサンプルで 103 種が出現し、そのほとんどが羽状珪藻だった。少なくとも 1 つのサンプルで相対優占度が 3% を超えたものを主な出現種として Table 2-3 に示した。主な出現種は 28 種で、以後の解析にはこれらの種を用いた。28 種のうち、epipelon が 14 種、epipsammon が 11 種、生活型の不明な種が 3 種だった。出現頻度が最も高かった epipelon は *Diploneis* cf. *vacillans* と *Nitzschia* sp. 4 でそれぞれ 50% だったが、epipsammon では *Amphora acutiuscula* が 95.5% と最も高く、50% 以上の種はほかに *Achnanthes hauckiana*、*Amphora holsatica*、*Fallacia tenera*、*Navicula* cf. *perminuta*、*Navicula* sp. 6 の計 6 種で、epipsammon の 11 種のうち約半数が出現

頻度が50%以上だった。Site Aでは、冬と春には epipelon の *Navicula gregaria* や *Navicula* sp. 3 が優占し、細胞数の約70%が epipelon だったのに対し、夏と秋には epipsammon の *Amphora acutiuscula* が主に優占し、細胞数の約65%が epipsammon だった。Site Bでも冬と春には epipelon の *N. gregaria* や *Amphora longa* が優占し、夏と秋には epipsammon の *C. adhaerens* や *F. tenera* が優占した。これら2地点では、epipelon の優占した冬と春にも epipsammon の *A. acutiuscula* や *A. holsatica*、*Amphora* sp. 4 がそれぞれ10%程度出現していた。一方 Site Cでは、冬は細胞密度が低く ( $< 103 \text{ cells cm}^{-2}$ ) 計測出来なかったが、その他の季節では *Amphora* cf. *coffeaformis* や *F. tenera*、*Navicula* cf. *perminuta* といった epipsammon が常に優占し、epipelon はほとんど出現しなかった。

種組成に影響する環境要因を調べるため、RDAを行った。その結果、第1軸は泥分率と正の相関が、第2軸は現場水中のリン酸態リン濃度と正の相関が、pHと負の相関が見られ、説明率は第2軸までで33%だった (Fig. 2-10)。Site Aは泥分率と正の相関が、Site BとCは負の相関が見られた (Fig. 2-10a)。また、生活型についてみると、底生微細藻類の現存量が減少傾向だった夏と秋は第2軸と正の相関が、現存量が増加傾向だった冬と春は負の相関が見られた。生活型ごとにプロットを見ると、epipelon の大部分は泥分率と正の相関が見られ、負の相関を持つ種はほとんどいなかった (Fig. 2-10b)。また、epipelon は第2軸と負の相関を持つものが多かった。epipelon の多くが泥分率や第2軸と相関が見られたのに対し、epipsammon は第1軸、第2軸のどちらとも相関が見られなかった。

### 現存量と細胞数

現存量の指標であるクロロフィル *a* 濃度を  $10 \text{ mg m}^{-2}$  以下、 $10\sim 20 \text{ mg m}^{-2}$ 、 $20 \text{ mg m}^{-2}$  以上の3段階に分け、それぞれで生活型ごとの細胞数を Fig. 2-11 に示した。クロロフィル *a* 濃度の増加にともなって epipelon の細胞密度は平均  $9.18 \times 10^4$ 、 $31.9 \times 10^4$ 、 $111.3 \times 10^4 \text{ cells cm}^{-2}$  と増加したが、epipsammon は  $53.7 \times 10^4$ 、 $40.9 \times 10^4$ 、 $56.6 \times 10^4 \text{ cells cm}^{-2}$  と変わらなかった。また、多様度指数 *H'* も平均  $2.78 \pm 0.71$ 、 $3.08 \pm 0.26$ 、 $3.11 \pm 0.46$  と大きな違いは認められなかった。

#### 2-3-4. 考察

地点間で有意な差が見られたのは泥分率のみで、栄養塩濃度や塩分には季節変動が見られたものの、地点間では有意な差は見られなかった。そのため、化学的環境の違いを排除して、泥分率と底生珪藻群集の季節変動について解析することができる。

#### 泥分率

粒度組成が底生珪藻の種組成に影響するメカニズムとして、粒度によって底土中の有機物含量や間隙水の栄養塩濃度などの化学的環境の違いが種組成に影響をおよぼすことや (de Jonge, 1985)、波浪や潮流などの物理的環境が種組成に影響することの擬似相関であること (Luttenton and Rada, 1986; Hoagland and Peterson, 1990) が指摘されている。また付着基質の表面積の違いによって同じ種でも増殖率が異なることが明らかになっており (鈴木・山本, 2005)、粒径の違い自体が種組成に影響している可能性がある。本研究の調査地では、水柱や間隙水の栄養塩濃度、底土中の有機物含量、pH、塩分には有意な差はなく (Table 2-4)、化学的環境は同一だったが、出現した種やその生活型は調査地によって異なったため (Table 2-3)、底生珪藻相には化学的環境以外の要因が影響していたといえる。

物理的環境として、泥分率が異なる地点では波浪や潮流による攪乱の度合いが異なるほか、泥分率が高いと底質中の間隙率が低くなり、光の届く深さが浅くなるなどの違いが挙げられる (Cahoon and Safi, 2002)。底生珪藻は基質に付着して増殖するため、鈴木・山本 (2005) が行ったような単一種の高密度培養下では付着面積が制限要因となり、天然でも同様にブルーミングなど底生珪藻が高密度に生息している時には付着面をめぐる競争が種組成に影響している可能性がある。しかし通常、天然の底生珪藻群集においては epipelton は自らの最適な空間に移動することで複数種が同時に増殖できることが報告されている (Underwood, 2005; Underwood et al., 2005; Cartaxana et al., 2011)。本研究においても、固定していないサンプルの観察時に珪藻によって完全に覆われた粒子は見られず、また培養時に見られるような珪藻同士で付着した塊も見られなかったことから、底生珪藻群集

では付着面をめぐる競争は制限要因となっておらず、他の要因が種組成に影響していたと考えられる。

底質中の光の届く深さは粒度組成によって異なり、底質表面に届いた光量の1%透過深度は泥質域でおよそ0.2~0.3 mm、砂質域でおよそ2~3 mmと泥質域で減衰が大きい (MacIntyre et al., 1996)。本研究では3調査地とも砂質干潟であるが、泥分率は0.4~14.2%と調査地間で差が見られた。泥分率の高かった Site A では現存量が多く、ブルーミングも見られたが、泥分率が低い Site C は Site A に比べ底質中にまで光が届くにもかかわらず現存量が多くなることはなかった。また *epipsammon* は泥分率と相関が見られず全ての調査地で出現したのに対し、*epipelon* は泥分率と正の相関が見られた。すなわち *epipelon* は泥分率の高い Site A や Site B で多く見られ、泥分率の低い Site C ではほとんど出現しなかった (Table 2-4, Fig. 2-10b)。 *epipsammon* の細胞密度に泥分率と相関が見られなかったことや、強光に適応していると考えられる (第3章) *epipelon* が底質中の光が弱いと推察される Site A で多く見られ、底質中の光が強いと考えられる Site C でほとんど出現しなかったことから、本研究においてどちらの生活型が優占するかには底質中の光の強さは大きく影響していなかったと考えられた。底質中の光が弱いとされる泥質域で *epipelon* が優占する傾向にあることは他の海域でも報告されており (e.g. Miller, 1989; Sundbäck and Snoeijs, 1991; Paterson, 1986; Jönsson et al., 1994)、どちらの生活型が優占するかには底質中の光の強さは大きく影響していないと考えられる。ただし、*epipelon* と *epipsammon* の区別ははっきりとしたものではなく (McIntire and Moore, 1997; Hamels et al., 1998)、種によって最適な光強度も異なり、砂質域で *epipelon* が多く見られることもあるため (Underwood, 2002; Kingston, 1999)、底質中の光強度が種組成に影響する場合もあると考えられる。

泥分率の高い Site A では *epipelon* が多かったのに対し、泥分率の低い Site C では主に *epipsammon* のみが出現した (Table 2-3)。また、*epipelon* の細胞密度には泥分率と正の相関が見られたが、*epipsammon* では泥分率と相関が見られなかった (Fig. 2-10b)。底質の粒状物のサイズは攪乱の強さで決まるので (Patersons and Hagerthey, 2001; 原口, 2008)、泥分率の高い Site A では攪乱の度合いは弱く、Site

Cでは強いと考えられる。*epipelon*は付着力が弱いために波浪や潮汐による水流で基質から剥がれやすく流出すると推察されており (Hamels et al., 1988; Sabbe, 1993; Vilbaste et al., 2000)、本研究においても攪乱の度合いの大きい Site C では出現できず、泥分率と正の相関が見られたと考えられた。一方、付着力が強く基質から剥がれにくい *epipsammon* は攪乱の度合いにかかわらず出現できるため、泥分率と相関が見られなかったと考えられた。以上より、本研究において粒度組成が底生珪藻相に影響する理由は、化学的環境ではなく、物理的要因の中でも攪乱の度合いが大きかったと推察された。

いくつかの研究では多変量解析を用いて底質の粒度組成が底生珪藻相に影響していることを明らかにしているが (Oh and Koh, 1995; Facca et al., 2002; Du et al., 2009)、具体的にどのような影響を与えているのかは明らかになっていなかった。また間隙水中の栄養塩などが測定されていなかったり (Sabbe and Vyverman, 1991)、底質の粒度組成が底生珪藻群集に影響する要因についてはいくつかの推察があるのみだった。本研究では底生珪藻を生活型で分け、さらに化学的環境が同一な地点で調査を行うことによって、粒度組成が底生珪藻相に影響する原因が化学的環境ではなく、物理的要因、中でも攪乱の度合いが大きいことが明らかになった。生活型は全ての種で明確に分けられるものではないが、底生珪藻群集の大まかな傾向を明らかにする上で生活型を用いることは有効であるといえる。ただし、本研究は富栄養化の進んだ東京湾のものであり、水柱の栄養塩も豊富で植物プランクトンでも現存量の制限要因とはなっていない環境下である (山口・柴田, 1979; 石丸, 1991)。底生珪藻は水柱だけでなく間隙水中の栄養塩を利用することや (Sundbäck, 1986; Reay et al., 1995; Rysgaard et al., 1995; Tobias et al., 2003)、底生微細藻類が堆積物に吸着したリンを利用している可能性があることから (Suzumura et al., 2002)、水中の栄養塩濃度が低い場所では間隙水中の栄養塩濃度は底生珪藻相に影響している可能性もあると考えられる。

## 季節

底生微細藻類の現存量の季節変動には、光強度 (Colijn and van Buurt, 1975;

Admiraal, 1977; Admiraal and Peletier, 1980)、温度 (Colijn and van Buurt, 1975; Admiraal, 1977; Admiraal and Peletier, 1980)、栄養塩 (Admiraal, 1977) などの要因が複合的に影響していると考えられている。本研究の結果、現存量は春に最も高く、秋に最も低くなった。植物プランクトンの場合、東京湾では栄養塩は現存量の制限要因になっていない (山口・柴田, 1979; 石丸, 1991)。底生珪藻の栄養塩摂取の生理に関する知見は少なく、水柱のみの栄養塩を利用する植物プランクトンと異なり、水柱と間隙水中の両方の栄養塩を利用できる底生珪藻は、東京湾では春でも栄養塩は現存量の制限要因となっていない可能性がある。これに対し、干潟表面の光強度は、昼間の干出時間が長くなる春に高くなり、昼間の干出時間が短くなる秋には低くなるため、現存量へ影響していることが考えられた。また、温度も春から夏にかけて高くなり、秋から冬に低くなることから、現存量への影響が考えられた。

Underwood and Kromkamp (1999) は底生微細藻類の現存量は一般的に砂質干潟より泥質干潟で高いとし、その要因として間隙水中の栄養塩濃度の違いや、波浪や潮汐による底生微細藻類の減少を挙げている。それに対し Miles and Sundbäck (2000) と Cahoon and Safi (2002) は砂質域と泥質域で底生微細藻類の現存量に差はないとし、見解が分かれている。本研究の調査地は全て砂質干潟であるが、泥分率は調査地間で異なった。底生微細藻類の現存量とその季節変動は調査地間で異なり、底生微細藻類の現存量は Site A で大きな季節変動が見られ、春にはブルーミングが見られた (Fig. 2-9)。調査地間で間隙水中の栄養塩濃度に差はなかったため (Table 2-4)、調査地間で現存量が異なった要因は間隙水中の栄養塩濃度によるものではなかった。ブルーミングの起きた Site A の春は *epipelon* が優占していたが、現存量があまり高くならなかった Site C では調査期間中ほぼ *epipsammon* のみが出現した。Forster et al. (2006) は底生微細藻類の現存量の増加に伴い *epipelon* が優占することを報告しており、本研究でも現存量の増加に伴い *epipelon* の細胞数は増加したが、*epipsammon* は変化しなかったことから (Fig. 2-11)、底生微細藻類の現存量の増加は *epipelon* の増殖によるものと考えられた。*epipelon* は水温が上昇し、日中の干出により光条件の良くなった春に増殖し、Site

A でブルーミングしたが、波浪や潮流による攪乱の強い Site C では春でも epipelon は増殖できず、epipsammon のみしか生息できなかったため、現存量が高くならなかったと考えられた。他の海域でも一般的に epipelon は泥質域に多いと推察されており (e.g. Paterson, 1986; Jönsson et al., 1994)、epipelon が主に生息する泥質干潟では現存量が高くなっている可能性が考えられた。

現存量が変動すると優占する生活型が変化した、多様度指数は変動しなかった (Fig. 2-11)。また、春に現存量の増加した Site A でも同時に epipelon と epipsammon の両生活型の種が優占し、さらに多様な種が出現していた (Table 2-3)。底生珪藻群集の多様性に関する報告は少なく、また現存量と比較した報告はないため、現存量と多様度指数に相関がないことが一般的であるかはわからない。植物プランクトンではブルーミング時に多様度は低下するのに対し (Margalef, 1967)、epipelon は自らに適した環境に移動できるため、その場の環境に適した 1 種のみが増殖するのではなく、強い光強度の必要な種は底質表面へ、強光阻害の起こる種は他の珪藻の下や底質内部へ、というように自らの最適な空間に移動することで複数種が同時に増殖できることが報告されている (Underwood, 2005; Underwood et al., 2005; Cartaxana et al., 2011)。そのため、現存量が増加しても多様度は低下しなかったと考えられた。

以上より、底質の粒度組成が底生珪藻群集に影響していたが、その要因は底質の中央粒径地よりも泥分率、すなわち攪乱の度合いが大きかったと考えられた。攪乱の度合いが異なることで epipelon の出現量が変わり、泥分率の高い地点で epipelon が、低い地点で epipsammon が優占し、泥分率の高い地点では増殖に適した春には epipelon が増殖することで底生微細藻類の現存量が増加していた。



Table 2-1 Benthic diatoms observed at the three sampling sites. Species with a percentage occurrence among samples of more than 10% are shown. Species with relative abundance more than 10% at least twice (marked as ○) were considered the major species; only these were used for multiple analyses (cluster and redundancy analyses).

Taxa	life form	Abbreviation	Distribution	Occurrence (%)	Analysis
<i>Catenula adhaerens</i>	epipsammon	<i>Ca ad</i>	marine	93.8	○
<i>Amphora copulata</i>	epipsammon	<i>Am co</i>	freshwater	81.3	○
<i>Fallacia forcipata</i>	epipelon	<i>Fa fo</i>	marine	81.3	○
<i>Navicula cincta</i>	epipelon	<i>Nv ci</i>	freshwater/brackish	81.3	○
<i>Achnanthes hauckiana</i>	epipsammon	<i>Ac ha</i>	marine	68.8	○
<i>Amphora acutiuscula</i>	epipsammon	<i>Am ac</i>	marine	59.4	○
<i>Amphora laevisima</i>	epipsammon	<i>Am la</i>	marine	46.9	○
<i>Navicula gregaria</i>	epipelon	<i>Nv gr</i>	freshwater/brackish	46.9	○
<i>Amphora longa</i>	epipelon	<i>Am lo</i>		43.8	○
<i>Cocconeis</i> sp. 1	epipsammon	<i>Co sp</i>		43.8	○
<i>Achnanthes</i> cf. <i>hauckiana</i>	epipsammon			37.5	
<i>Navicula perminuta</i>	epipsammon	<i>Na pe</i>	brackish	37.5	○
<i>Amphora holsatica</i>	epipsammon		brackish	34.4	
<i>Gyrosigma fasciola</i>	epipelon	<i>Gy fa</i>	brackish/marine	34.4	○
<i>Achnanthidium</i> aff. <i>minutissimum</i>	epipsammon			31.3	
<i>Navicula marina</i>	epipelon		marine	31.3	
<i>Pleurosigma salinarum</i>	epipelon	<i>Pl sa</i>	freshwater/marine	31.3	○
<i>Diploneis splendida</i>	epipelon		brackish/marine	28.1	
<i>Fallacia tenera</i>	epipsammon	<i>Fa te</i>		28.1	○
<i>Nitzschia</i> sp. 1	epipelon	<i>Nt sp</i>		28.1	○
<i>Navicula</i> sp. 1	epipelon			25.0	
<i>Opephora</i> cf. <i>mutabilis</i>	epipsammon			25.0	
<i>Cocconeis</i> sp. 2	epipsammon			21.9	
<i>Hantzschia virgata</i>	epipelon		marine	21.9	
<i>Hippodonta</i> sp. 2	epipsammon			21.9	
<i>Navicula digito-radiata</i>	epipelon	<i>Nv di</i>	marine	21.9	○
<i>Amphora</i> sp. 1	epipsammon			18.8	
<i>Caloneis brevis</i>	unknown		marine	18.8	
<i>Cocconeis scutellum</i>	epipsammon		marine	18.8	
<i>Achnanthes</i> sp. 2	epipsammon			12.5	
<i>Amphiprora</i> sp.	unknown			12.5	
<i>Amphora</i> sp. 2	epipsammon			12.5	
<i>Amphora</i> sp. 3	epipsammon			12.5	
<i>Diploneis</i> cf. <i>papula</i>	epipelon			12.5	
<i>Navicula smithii</i>	epipelon		marine	12.5	
<i>Nitzschia</i> sp. 2	epipelon			12.5	
<i>Synedra</i> sp. 1	epipsammon			12.5	
<i>Synedra</i> sp. 2	epipsammon			12.5	

Table 2-2 Environmental variables at the three sampling sites (July, 2010 - May, 2011). Means and ranges (minimum - maximum values) are shown. Environmental factors significantly different between sites are marked with asterisks and the differences are summarized in footnotes.

	Marine Park	Edogawa	Kasai
Water			
Temperature (°C)	26.2 (15.0-35)	24.9 (11.5-37.0)	25.2 (12.0-35.0)
Salinity <sup>*1</sup>	31.0 (28.0-34.0)	28.2 (22.5-32)	22.5 (9.6-33.0)
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> -N (μg N/L)	80.1 (4.3-186.3)	199.6 (0-471.4)	190.3 (37.4-354.2)
NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> -N (μg N/L) <sup>*2</sup>	13.4 (0.2-39.5)	26.6 (11.3-50.3)	39.3 (20.2-74.0)
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> -N (μg N/L) <sup>*2</sup>	126.1 (14.6-311.1)	128.3 (32.7-253.6)	464.7 (67.3-698.6)
PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup> -P (μg P/L)	61.3 (33.5-123.8)	126.4 (4.1-244.8)	151.5 (86.2-214.7)
SiO <sub>2</sub> -Si (μg Si/L)	65.9 (24.3-103.1)	52.1 (2.9-84.0)	71.8 (26.5-95.2)
Chl a (μg/L)	6.3 (0-11.9)	6.9 (4.8-24.5)	9.7 (1.3-24.6)
Pheo (μg/L)	54.8 (4.7-104.6)	7.1 (9.3-110.3)	43.6 (0-134.7)
POC (mg/L)	7.0 (4.78-10.48)	7.2 (3.94-8.53)	6.1 (5.62-6.71)
PON (mg/L)	0.8 (0.50-1.29)	0.8 (0.16-1.15)	0.6 (0.43-0.81)
Sediment			
Mud content (%) <sup>*3</sup>	0.3 (0-0.65)	8.8 (0.66-11.9)	1.7 (0.34-1.91)
Median grain size (μm) <sup>*4</sup>	265.5 (297-330)	141.0 (101-186)	191.0 (172-234)
Organic nitrogen (μg/g)	152.9 (98.9-218.4)	263.6 (165.1-385.8)	237.2 (155.8-397.0)

\*1 Marine Park > Kasai (p < 0.05)

\*2 Kasai > Marine Park, Edogawa (p < 0.05)

\*3 Edogawa > Marine Park, Kasai (p < 0.05)

\*4 Marine Park > Edogawa (p < 0.05)

Table 2-3 Relative abundances (%) of benthic diatoms identified from the sediment samples at the three sampling sites in and around Edogawa. Species with relative abundance more than 10% at least one sample are shown. Species with cumulative relative abundance over 50% were shaded.

Diatom taxa	Abbreviation	Site A				Site B				Site C				Occurrence (%)
		winter	spring	summer	autumn	winter	spring	summer	autumn	winter	spring	summer	autumn	
Epipelon														
<i>Amphora longa</i>	<i>Am lo</i>			0.1		10.9	14.2			2.2				27.3
<i>Diploneis</i> cf. <i>vacillans</i>	<i>Di va</i>	0.8		0.4	1.5	0.6					1.0	0.4		50.0
<i>Gyrosigma fasciola</i>	<i>Gy fa</i>			0.1				3.4	1.0			0.2		22.7
<i>Hantzschia amphioxys</i>	<i>Ha am</i>			0.4				16.3	0.7					13.6
<i>Navicula</i> sp. aff. <i>agrestis</i>	<i>Na ag</i>			1.1		7.9			4.8				14.0	27.3
<i>Navicula gregaria</i>	<i>Na gr</i>	40.1	24.6	1.3	9.5		31.9	11.5						9.1
<i>Navicula mollis</i>	<i>Na mo</i>	2.8	0.3	1.6			3.1	0.3				3.0	0.4	40.9
<i>Navicula phyllepta</i>	<i>Na ph</i>	8.2	2.7				6.4							36.4
<i>Navicula ramosissima</i>	<i>Na ra</i>	0.7	0.7	20.8	0.8									27.3
<i>Navicula</i> aff. <i>striolata</i>	<i>Na st</i>			2.1					0.1					22.7
<i>Navicula</i> sp. 1	<i>Na sp1</i>								1.3					4.5
<i>Navicula</i> sp. 3	<i>Na sp3</i>		28.8	6.3							0.8		1.0	27.3
<i>Nitzschia</i> sp. 4	<i>Ni sp</i>	2.4	2.4	0.1	2.6	1.7	2.5					0.2		50.0
<i>Stauroneis amphioxys</i>	<i>St am</i>	13.0	6.5	0.1	0.2	0.3								31.8
Total		68.0	70.2	31.7	21.6	74.0	36.4	1.8	3.9	2.2	15.0	0.4		
Epipsammon														
<i>Achnanthes hauckiana</i>	<i>Ac ha</i>	4.7	4.2	5.3	12.3	0.6	2.9	3.4	4.4				1.0	81.8
<i>Achnanthes</i> sp. 3	<i>Ac sp</i>	0.5	3.8	0.3			0.5	2.1						36.4
<i>Amphora acutiuscula</i>	<i>Am ac</i>	15.1	10.1	40.1	38.7	10.0	6.0	16.8	6.6	2.8	12.0			95.5
<i>Amphora</i> cf. <i>coffaeiformis</i>	<i>Am cof</i>												40.8	4.5
<i>Amphora copulata</i>	<i>Am cop</i>									1.7				9.1
<i>Amphora holsatica</i>	<i>Am ho</i>	3.8	2.2	12.9	7.3	2.1	11.2	2.5	4.2				7.0	90.9
<i>Amphora</i> sp. 4	<i>Am sp4</i>					0.7	10.7	0.6	3.4	1.7				40.9
<i>Catenura adhaerens</i>	<i>Ca ad</i>	0.9				5.3		17.7	38.0					31.8
<i>Fallacia</i> sp.	<i>Fa sp</i>	1.1	2.1	4.6	5.9		3.8	4.4	16.8				38.0	81.8
<i>Navicula</i> cf. <i>perminuta</i>	<i>Na pe</i>	0.4	0.4		2.2	5.6	9.5	0.8	0.1				2.0	59.1
<i>Navicula</i> sp. 6	<i>Na sp6</i>	0.6			3.5		5.5	9.1	12.0				17.0	50.0
Total		27.2	22.8	63.3	69.9	24.2	50.1	58.5	85.4	92.8	77.0	98.9		
unknown														
<i>Amphora libyca</i>	<i>Am li</i>	1.3	0.4	0.9	3.4	1.1	2.2	2.9	2.6					77.3
<i>Amphora</i> sp. 2	<i>Am sp2</i>	0.5		3.4	1.9		1.8			0.6				36.4
<i>Navicula smithii</i>	<i>Na sm</i>	2.3	0.4				4.3	35.3	6.1	1.7	4.0	0.7		68.2
others		0.8	6.2	0.8	3.3	0.6	5.2	1.5	1.9	2.8	4.0			

Table 2-4 Environmental variables at the three sampling sites in and around Edogawa (April, 2005 - February, 2006). Means and ranges (minimum - maximum values) are shown.

		Site A	Site B	Site C
overlying water	salinity (psu)	26.2 (21.3-28.5)	27.2 (23-28.9)	27.0 (24-30.5)
	pH	7.8 (7.60-8.17)	8.1 (7.7-8.55)	8.2 (7.7-8.42)
	Temperature (°C)	18.2 (13.5-28.9)	18.6 (14.1-29.1)	18.1 (14.5-28.5)
	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> (μg N/L)	227.9 (153-299)	306.5 (216-368)	274.2 (148-470)
	PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup> (μg P/L)	110.7 (34.7-201)	107.9 (43.9-198)	94.2 (33.3-126)
	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> (μg N/L)	297.9 (101-474)	300.5 (107-487)	272.5 (108-491)
	NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> (μg N/L)	30.1 (24.4-30.7)	35.7 (26.1-42.7)	44.0 (28.3-59.9)
	SiO <sub>3</sub> <sup>-</sup> (μg Si/L)	97.8 (73.9-159)	96.0 (77.1-130)	67.4 (11.6-104)
pore water	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> (μg N/g DW)	2.9 (2.07-4.34)	1.6 (0.57-2.97)	1.6 (0.92-2.85)
	PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup> (μgP/g DW)	3.1 (0.45-5.79)	2.5 (0.57-6.57)	3.9 (0.41-9.91)
	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> (μg N/g DW)	9.3 (0.54-45.4)	5.7 (0.30-21.0)	9.2 (0.77-31)
	NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> (μg N/g DW)	0.2 (0.08-0.38)	0.1 (0.02-0.18)	0.1 (0.09-0.16)
	SiO <sub>3</sub> <sup>-</sup> (μg Si/g DW)	0.3 (0.05-0.82)	0.3 (0.04-0.86)	0.3 (0.09-0.77)
sediment	Silt-clay (%)	14.2	3.0	0.4
	TON (μg/g DW)	221.0 (211-788)	379.0 (105-325)	256.0 (226-337)

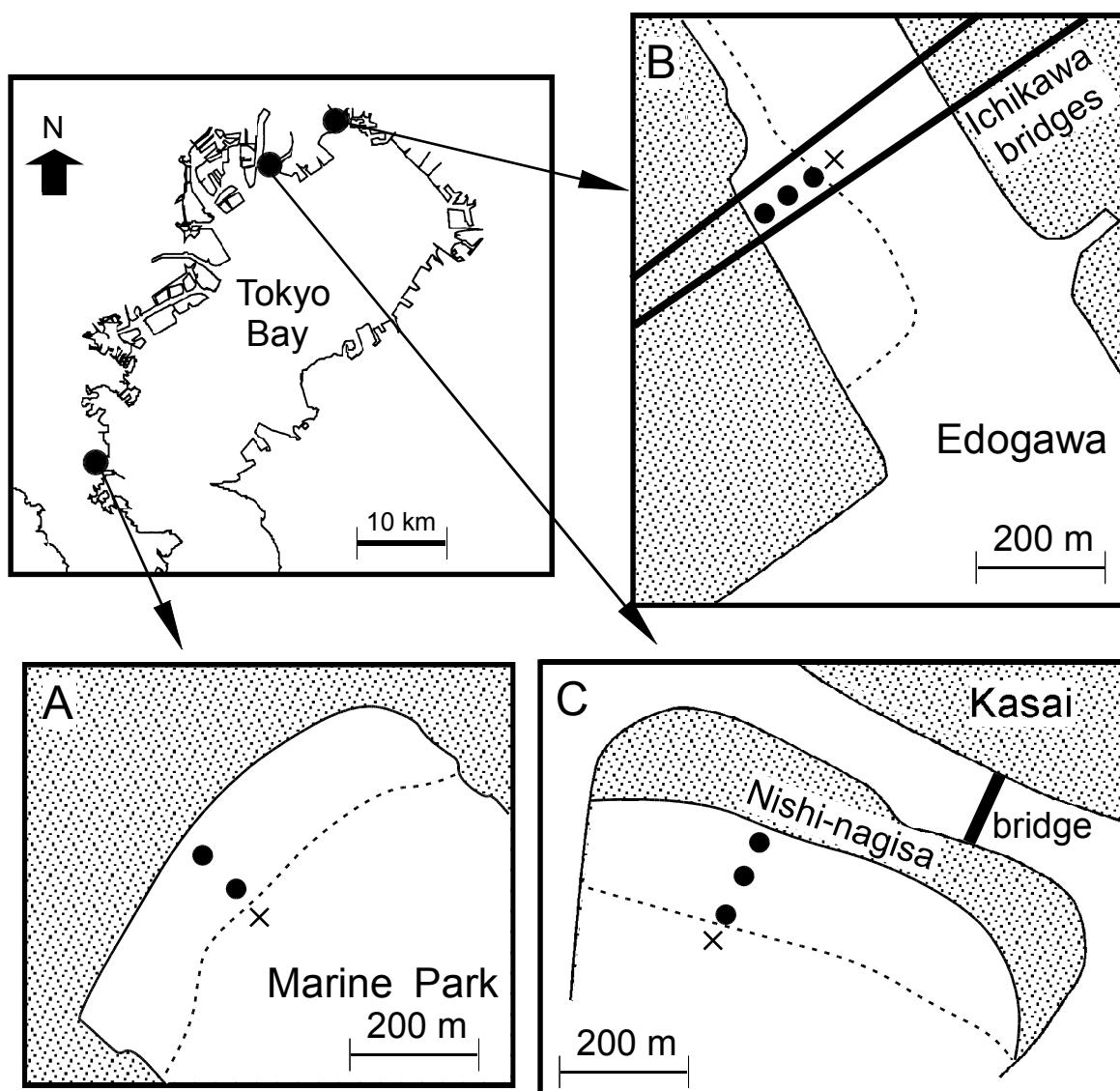


Fig. 2-1 Location of the three sampling sites on intertidal flats in Tokyo Bay. Dashed lines indicate ebb tide levels on the flats. Symbols indicate sampling points. ●: sediment, ×: water.

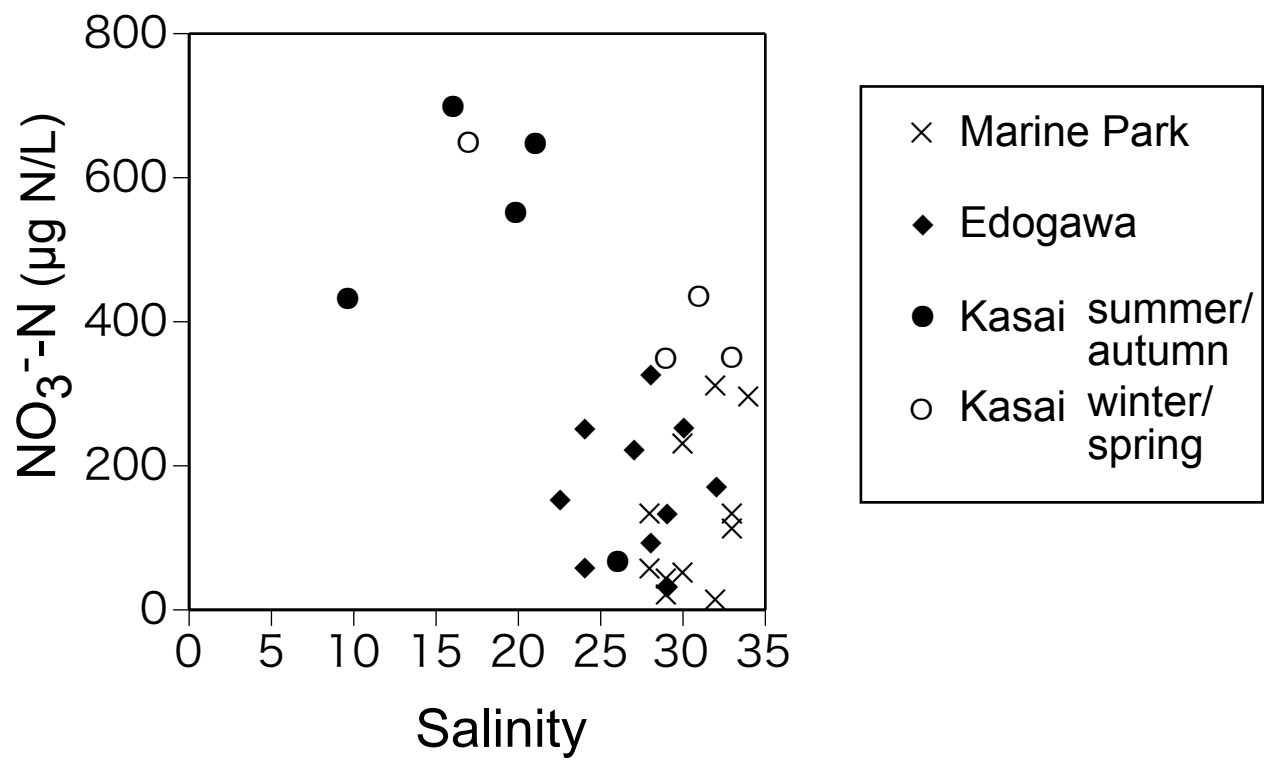


Fig. 2-2 The relationship between salinity and nitrate concentration at the three sampling sites on Tokyo Bay intertidal flats.

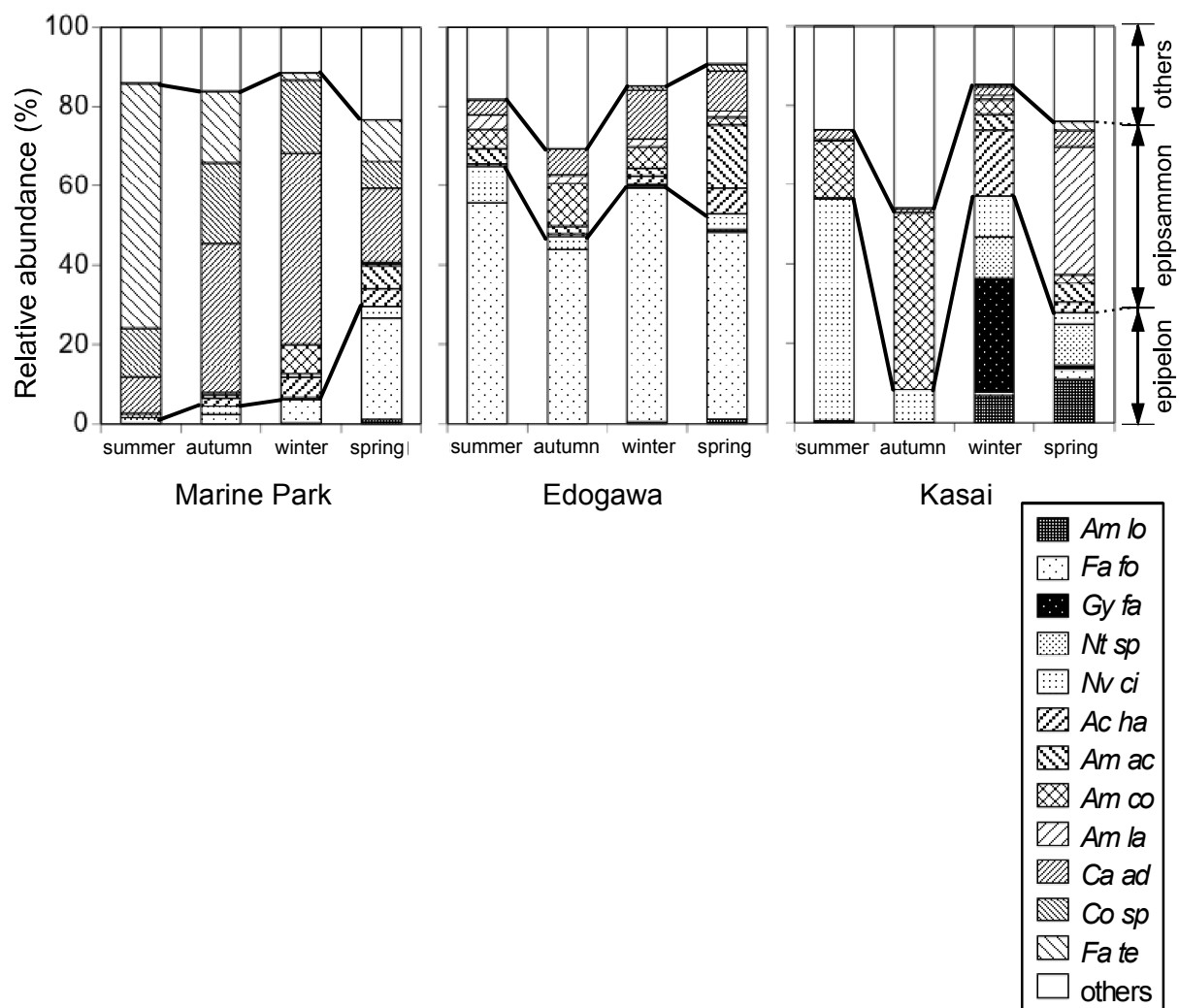


Fig. 2-3 Seasonal variations in the relative abundance of benthic diatoms at the three sampling sites on Tokyo Bay intertidal flats in 2010-2011. Lines between the columns indicate the ratio of life forms. Twelve dominant species are presented individually, with the remaining species summarized as 'others'. Abbreviations of the dominant species are indicated in Table 2-1.

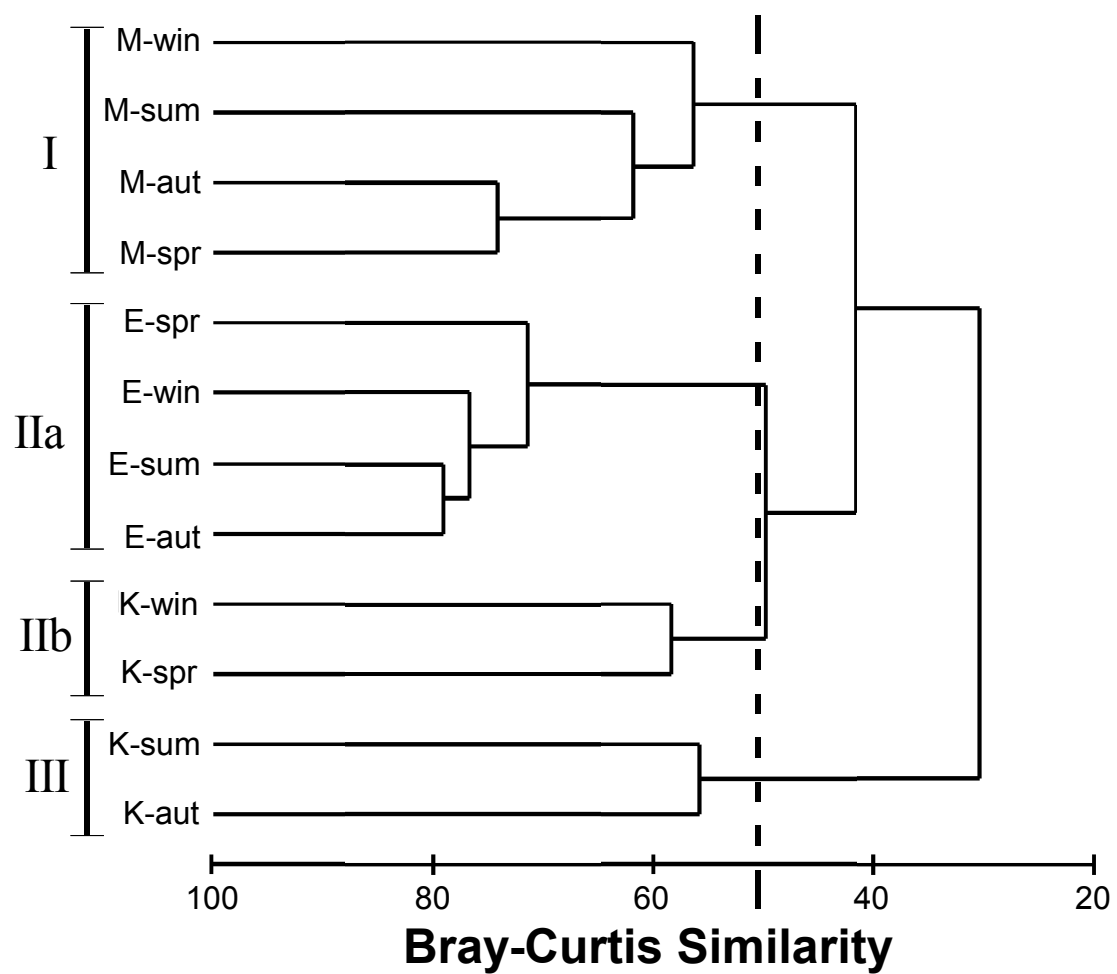


Fig. 2-4 Dendrogram representing the cluster analysis based on similarity of major species listed in Table 2-1. A dashed line indicates 50% similarity. Abbreviation of intertidal flats: M, Marine Park; E, Edogawa; K, Kasai. Abbreviation of season: spr, spring; sum, summer; aut, autumn; win, winter.



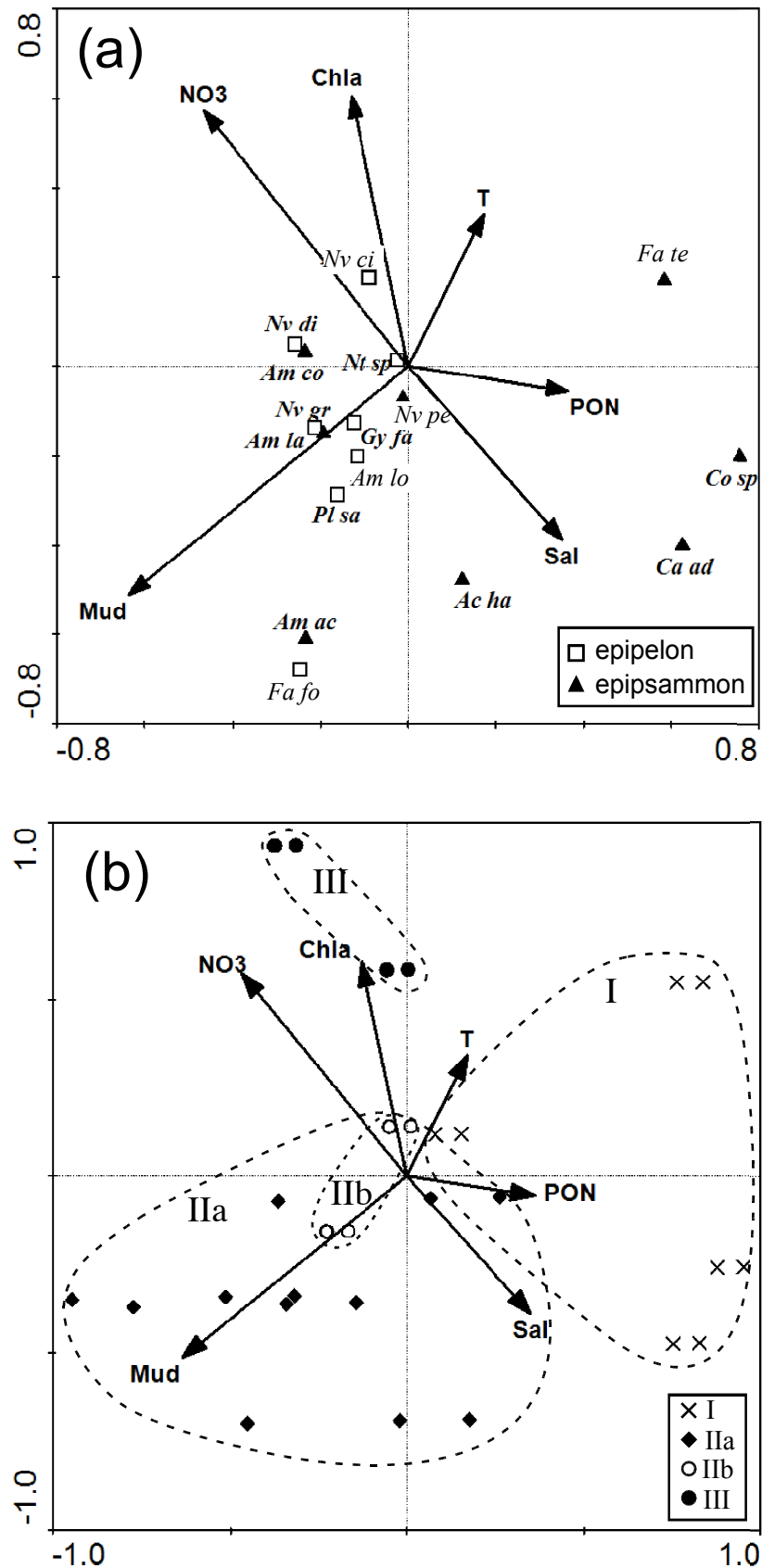


Fig. 2-5 Redundancy analysis (RDA) ordination diagrams: (a) species scores; (b) sample scores. Arrows indicate environmental variables: T, temperature; chl *a*, chl *a* concentration in the overlying water; NO<sub>3</sub>, nitrate concentration in the overlying water; Mud, mud content; Sal, salinity; POC, particulate organic carbon. (a) Species names are abbreviated as in Table 2-1, and presented in different symbols depending on life forms. (b) Samples are enclosed by dashed lines depending on the results of the cluster analysis.

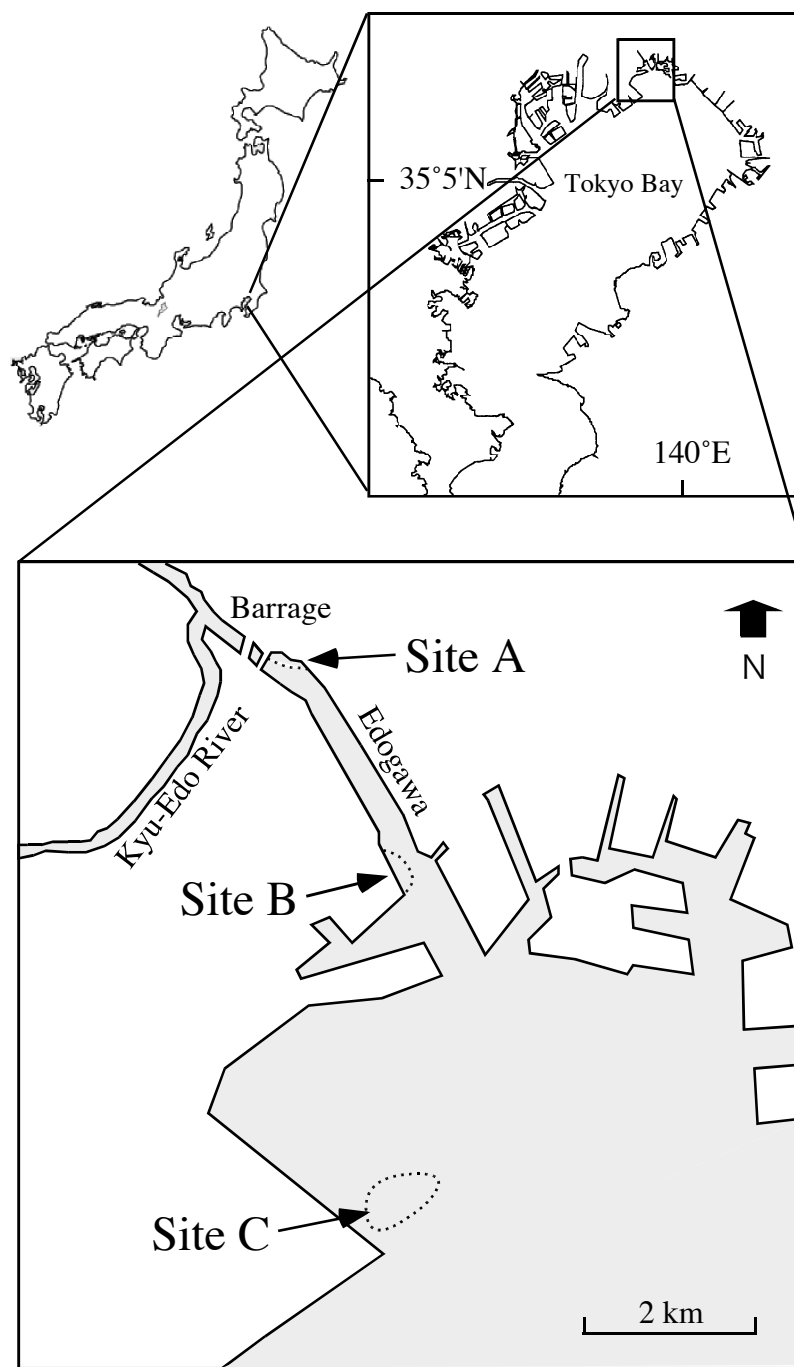


Fig. 2-6 Location of the three sampling sites on intertidal flats in and around Edogawa.

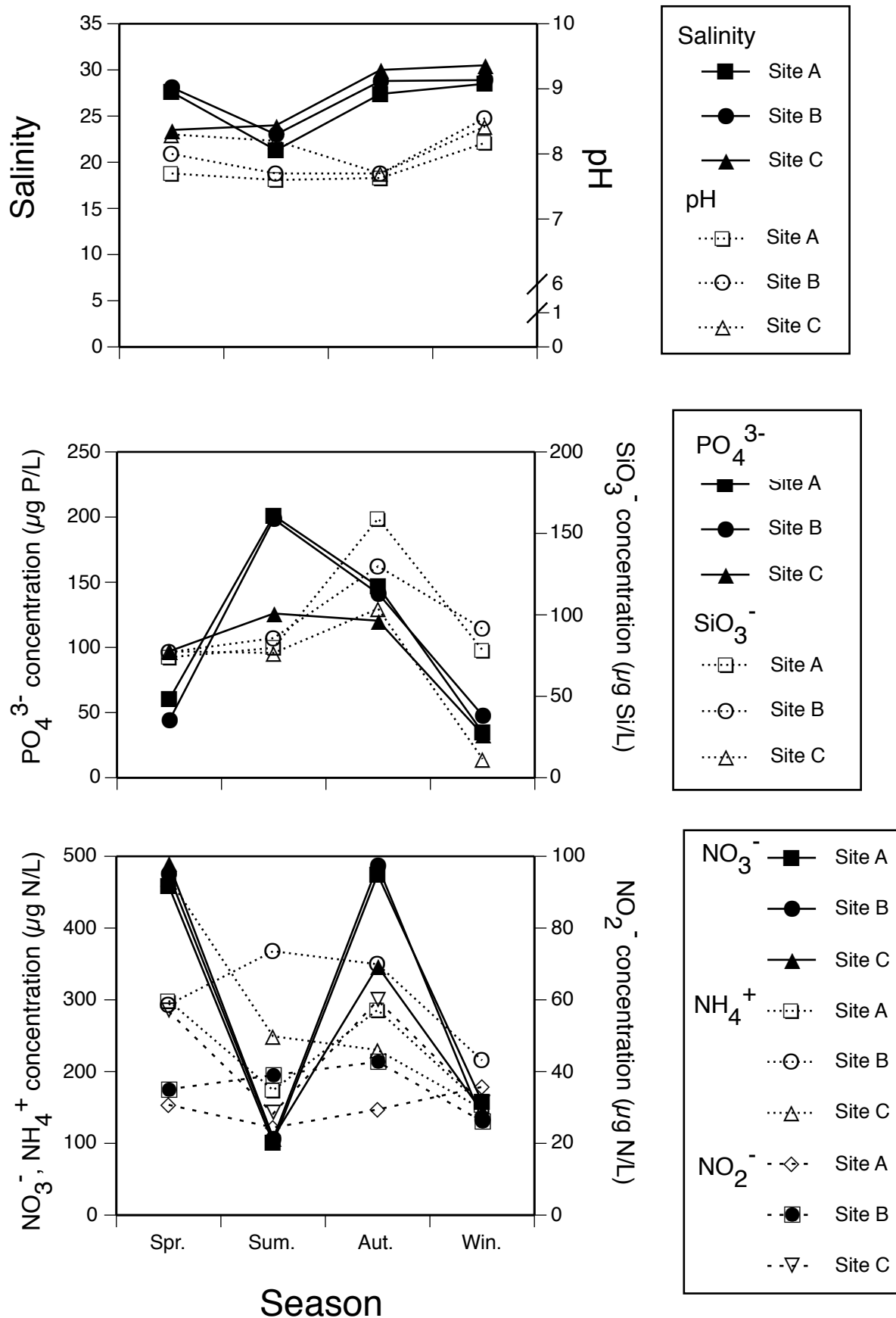


Fig. 2-7 Seasonal fluctuations in the environmental variables of overlying water at the three sampling sites in and around Edogawa in 2005-2006.

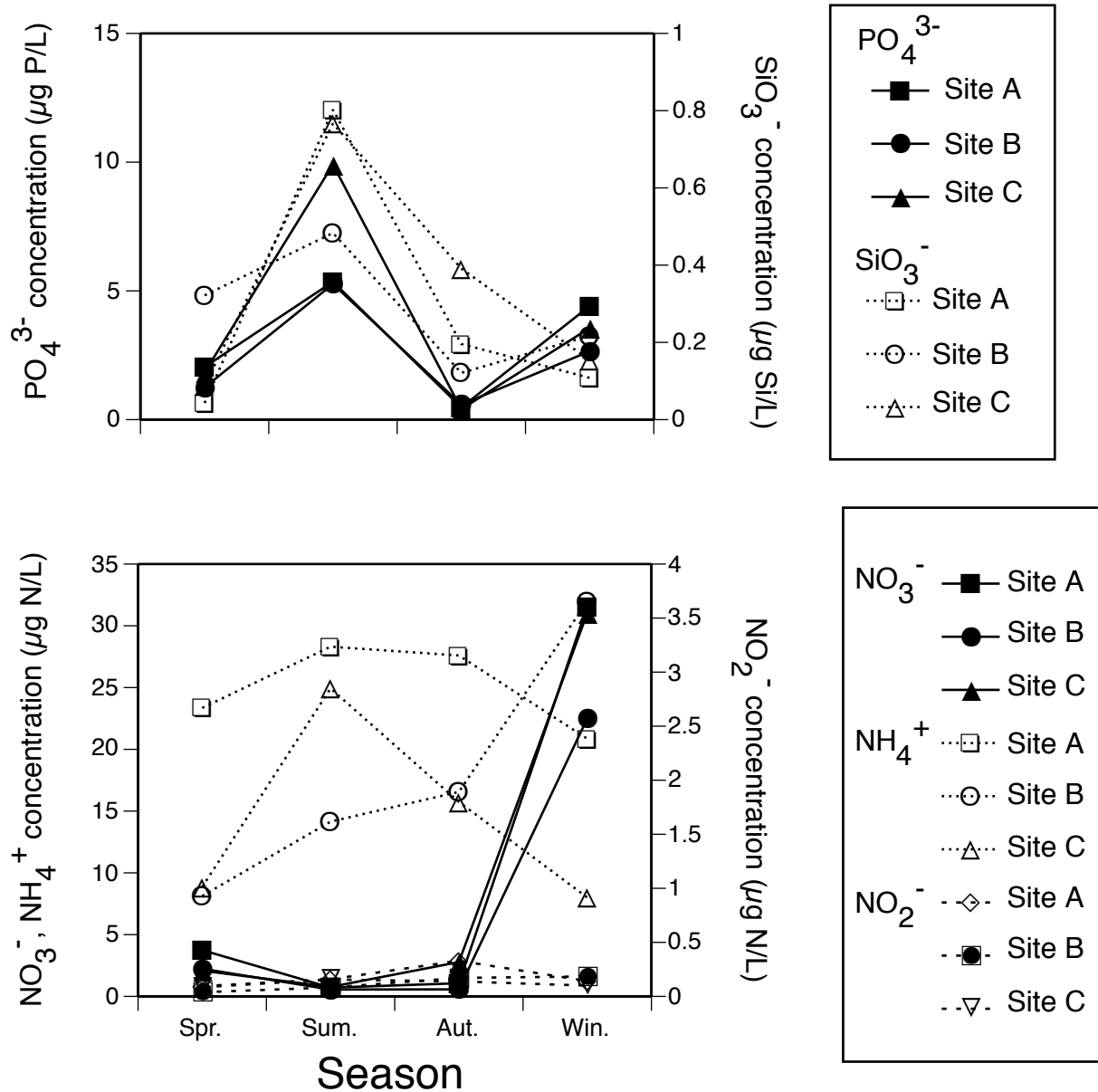


Fig. 2-8 Seasonal fluctuations in the environmental variables of pore water at the three sampling sites in and around Edogawa in 2005-2006.

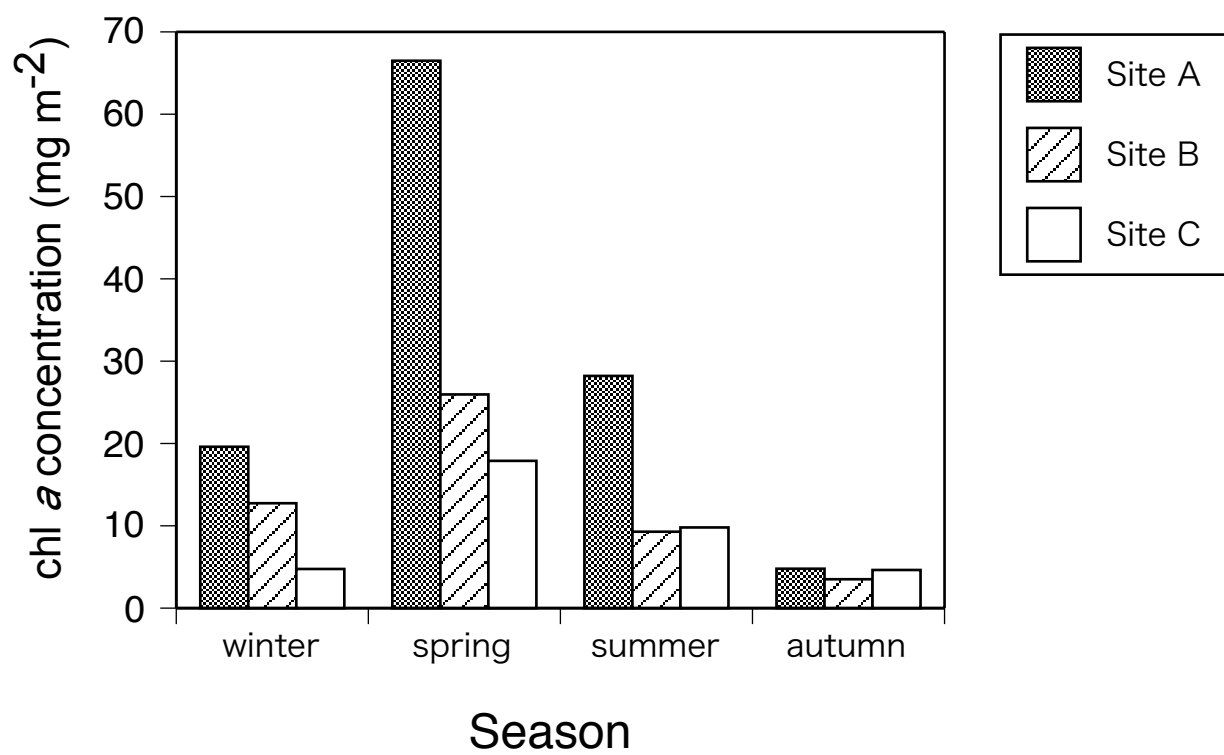


Fig. 2-9 Seasonal variations in the sediment chl *a* contents at the three sampling sites in and around Edogawa in 2005-2006.

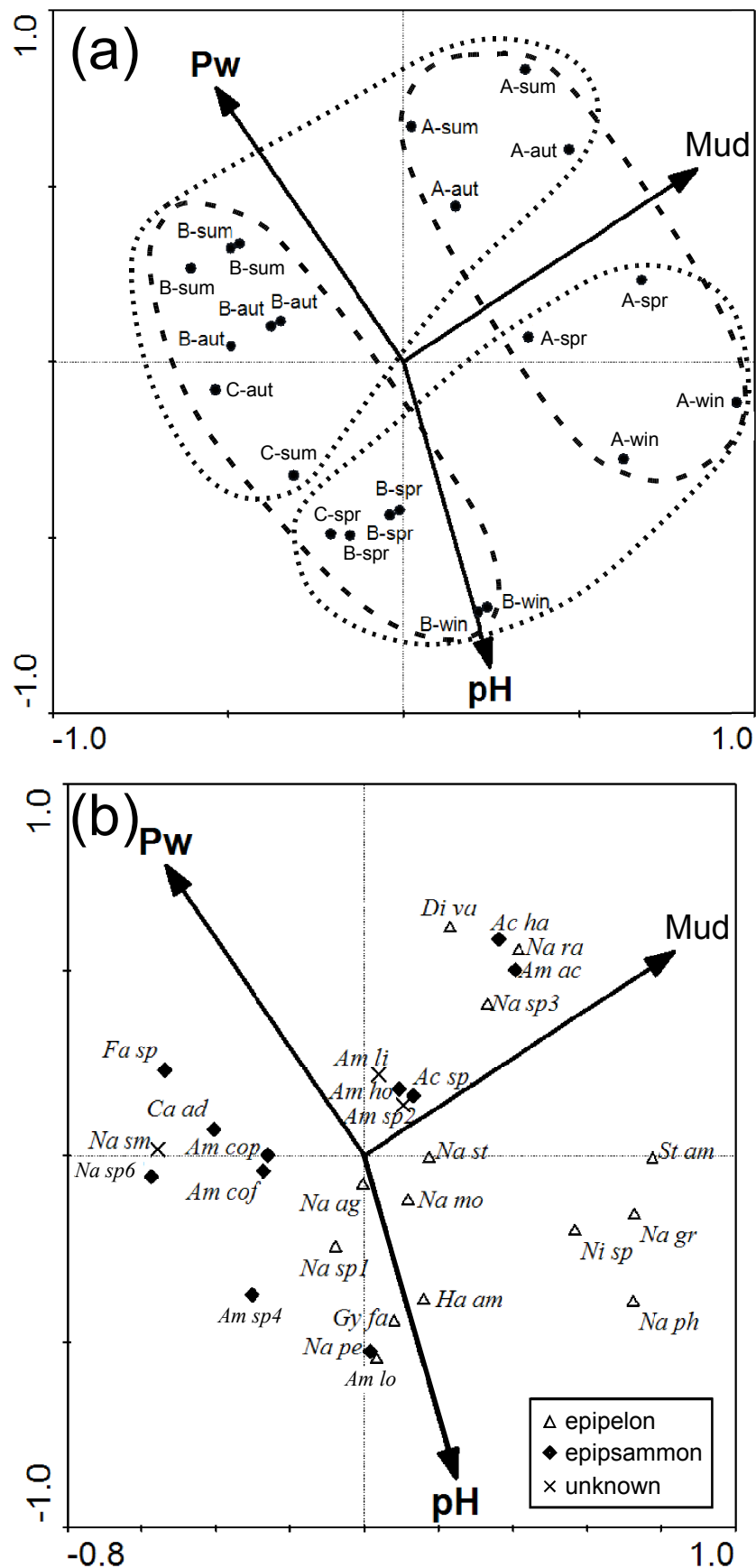


Fig. 2-10 Redundancy analysis (RDA) ordination diagrams: (a) sampling scores; (b) species scores. Arrows indicate environmental variables: Mud, mud content; Pw, phosphate concentration in overlying water; pH, pH in overlying water. (a) Samples are enclosed by dashed lines depending on season and sites. Fine dashed line: season (summer and autumn, winter and spring), harsh dashed line: sites (Site A, Sites B and C). (b) Species names are abbreviated as in Table 2-3, and presented in different symbols depending on life forms.

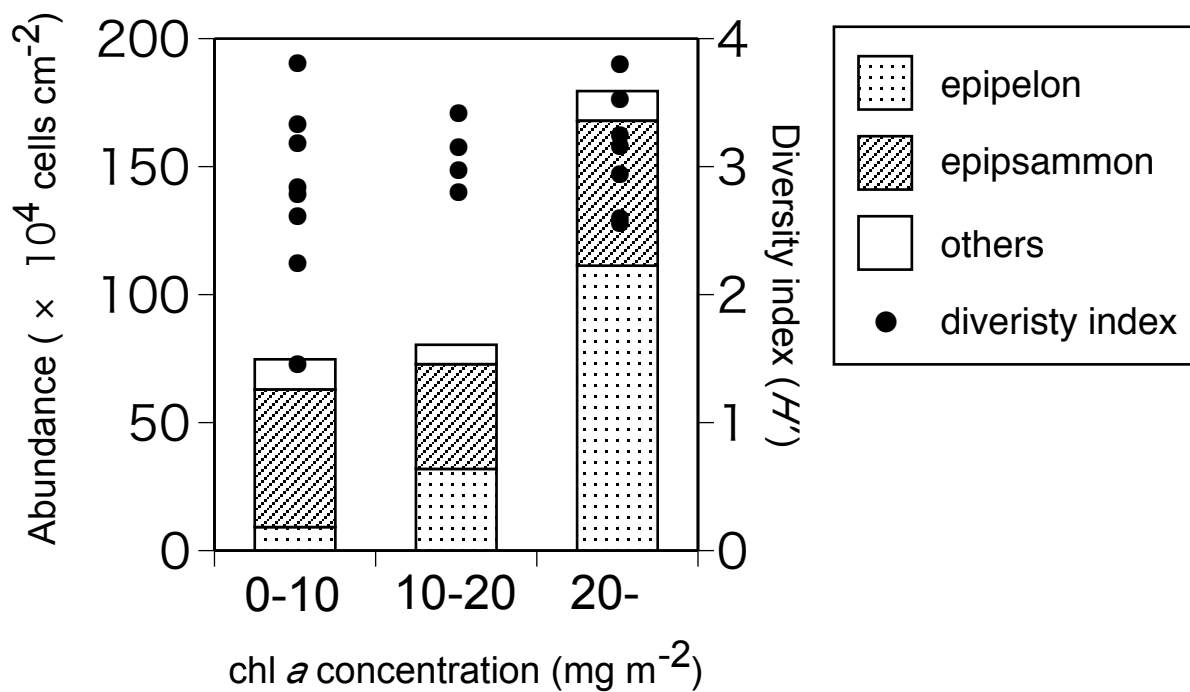


Fig. 2-11 The relationship between the sediment chl *a* contents and diatom abundances (cell number) and diversity index ( $H'$ ). Diatom abundances are presented in different patterns depending on life forms.

### 第3章 東京湾の3干潟における光合成量

#### 3-1. 緒言

潮間帯の底生微細藻類の一次生産を始めて測定したのは Pomeroy (1959) といわれる (Admiraal, 1984)。Pomeroy (1959) は塩性湿地の底質にベルジャーと呼ばれるガラス製の密閉容器を設置し、容器内の海水の溶存酸素濃度の変化から一次生産速度を測定した。以来、現場または実験室で底質を一定時間閉鎖条件に保ち、容器内の海水の酸素濃度の変化から一次生産速度を見積もる酸素フラックス法が現在でも底生微細藻類に広く用いられているが、そのほかにも密閉容器に底質表層を入れ、 $^{14}\text{C}$  を加えて海水に懸濁させて測定する懸濁法

(Grøntved, 1960) や、底質中の溶存酸素濃度の鉛直変化から一次生産速度を測定する微小酸素電極法 (Revsbech et al., 1981) などが用いられ、現在でも各地で底生微細藻類の一次生産速度が測定されている。それらの結果を基に、

MacIntyre et al. (1996) および Miller et al. (1996) は底生微細藻類の現存量、生産量と光との関係をまとめ、浅海域では底生微細藻類の現存量、生産量が水柱の浮遊系のそれらを多くの場合上回ることを明らかにした。Cahoon (1999) は極域、温帯域、熱帯域と地域ごとに底生微細藻類の現存量と生産量をまとめ、底生微細藻類が沿岸域に普遍的に分布していることを示した。Underwood and Kromkamp (1999) は底生微細藻類の現存量と生産量に影響する要因について従来の報告をまとめ、現存量は砂質域より泥質域で高く、その原因として間隙水中の栄養塩濃度や波浪や潮汐といった攪乱を挙げている。

底生微細藻類の現存量や生産量に影響する要因として、光強度 (Colijn and van Buurt, 1975; Admiraal, 1977; Admiraal and Peletier, 1980)、温度 (Colijn and van Buurt, 1975; Admiraal, 1977; Admiraal and Peletier, 1980)、波浪 (de Jonge et al., 1994)、潮汐 (de Jonge et al., 1994; Koh et al., 2006)、底質の粒度組成

(Cahoon et al., 1999)、栄養塩 (Admiraal, 1977)、塩分 (Admiraal, 1977)、捕食圧 (Sundbäck et al., 1996) などが考慮されてきた。また、現存量は生産量を規定する要因であることが明らかになっているため (e.g. Colijn and de Jonge, 1984; Cibic et al., 2008)、現存量から生産量を見積もる式が複数考案されているが



(Santos et al., 1997)、底生微細藻類の現存量と生産量は必ずしも連動しない(山口, 2011)。このうち、光強度や温度が底生微細藻類の現存量と生産量に大きく影響していることは広く認められているが(e.g. 一見ら, 2008)、底質の粒度組成が底生微細藻類の生物量や生産量に影響しているかは見解が分かれており、議論の対象となっている(e.g. 山口, 2011)。底質の粒度組成について議論されているにもかかわらず明確な結論が出ない理由として、底質や水質が干潟によって異なることのほか、植物プランクトンなどに比べ底生微細藻類の増殖生理に関する知見の不足が挙げられる。底生微細藻類を主に構成する底生珪藻の光合成特性や増殖生理についてのまとまった知見はなく、測定方法や培養方法も様々であるため、比較が難しい状態である。

本章では、東京湾内の3つの干潟で一次生産を測定するとともに、一次生産に影響している要因のうち、培養した底生珪藻の光合成について光強度との関係を明らかにした。

### 3-2. 単一種培養株による光合成と光強度の関係

#### 3-2-1. 目的

底生珪藻の光合成に関する知見は多くなく、種による比較を行ったものは少ない。本研究では単離・培養した底生珪藻を用いて複数種の光—光合成曲線の比較を行った。

#### 3-2-2. 方法

##### 底生珪藻の単離と培養

2007年5月から6月にかけて、葛西海浜公園西なぎさの潮間帯で底質表面5 mmを採取し、実験室に持ち帰った。底土をシャーレに分取し、現場の塩分にほぼ等しい塩分20に調整したK培地を加えて1日粗培養した後、増殖した底生珪藻を検鏡しながら先端を細くしたキャピラリーで1細胞ずつ単離した。これを塩分20のK培地で培養し、他の藻類やバクテリアが混入していた場合はさらに単離を行い、底生珪藻が単一種になるまでこの操作を繰り返した。底生

珪藻は、epipsammon は *Amphora acutiuscula* (Plate II) の1種を、epipelon は *Nitzschia aurariae* (Plate IX)、*Nitzschia* sp. 2 (Plate IX) の2種を、tychoplankton は *Cylindrotheca closterium* (Plate IX) の1種の計4種を培養した。なお、*A. acutiuscula* は東京湾を含め世界的に分布する汎世界種であり (1章; Witkowski et al., 2000)、*N. aurariae* もヨーロッパ (e.g. Whitton et al., 2003; Caraus, 2012)、北米 (Smith, 2010)、中国 (Han, 1999) と分布範囲が広く、Sundbäck and Snoeijls (1991) が観察した底生珪藻群集においては比較的多く出現していた。*Cylindrotheca closterium* はヨーロッパのほか、北米、南米、ニュージーランドやアジアにも分布し (AlgaeBase)、底生ではなくプランクトンとして出現することも多い。

培養には200 mLの三角フラスコを用い、付着基質としてガラスビーズ ( $\phi=0.1$  mm, 井内盛栄堂, BZ-01) をビーズ同士が重ならない程度に添加した。培養条件は水温 23°C、塩分 20 (K 培地)、光強度約  $200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (白色蛍光灯) とした。

### 光合成量の測定

上記により培養した底生珪藻を用いて、酸素-コア法 (山口, 2011) により光強度を変えて光合成量を測定した。実験は2007年9月に行った。使用した底質は葛西でコアを用いて採取して実験室に持ち帰り、少量の水道水を加えてよく攪拌し、静置後に上澄みを捨てて脱塩するとともに、マクロベントスを除去した。そののちに60°Cのオーブンで乾燥させた。この処理した底質を直径5 cmのコアに入れ、培養時と同様に塩分が20になるよう調整した外洋水を満たした (以下、コア)。培養フラスコの底にたまった底生珪藻をピペットで集めた後、1500 rpm で5分間遠心分離して上澄みを除き、スラリー状の珪藻懸濁液を作製した。この珪藻懸濁液をクロロフィル *a* 濃度が  $0.5 \sim 40.0 \text{ mg m}^{-2}$  と異なるようにコア ( $n=5$ , *Amphora acutiuscula* は  $n=1$ ) に入れ、エアレーションした海水のウォーターバス中で一晩馴致して翌日に実験を行った (Fig. 3-1)。馴致時はコアに蓋はしなかった。実験と馴致は23°Cで行った。酸素を飽和させた海水

(塩分 20) をコア上部に満たし、透明なラップで蓋をして 30 分間インキュベートした。インキュベート前後の溶存酸素濃度を酸素電極 (TOA DDK) でよく攪拌しながら測定した。インキュベーターはインキュベーター内 ( $0 \sim 450 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) と自然光下 ( $600 \sim 1350 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) で行い、照度計 (アズワン, LM-332) と光量子計 (アレック電子, MDS MKV/L) を用いて光強度を測定した。自然光下でのインキュベート時にはポリエチレン製の半透明の膜をかぶせて光量を調節し、また日照によるコア内の水温上昇を防ぐため、水温を一定に保ったウォーターバスにコアを設置した (Fig. 3-1)。コア-酸素法による測定であるため、光合成量は単位面積当たりの総生産で評価した (山口, 2011)。

実験終了時に直径 27 mm の小型コアを用いてコアの中の底質の表層 5 mm を採取した。採取した底質は  $-80^{\circ}\text{C}$  で冷凍した後、凍結乾燥して N,N-ジメチルホルムアミドで抽出し、蛍光分光光度計 (島津, FR-1500) で現存量の指標としてクロロフィル *a* 濃度を測定した (日本海洋学会編, 1986)。

### 3-2-3. 結果

培養した底生珪藻 4 種の光強度と総生産速度の関係を Fig. 3-2 に示した。epipelon である *Nitzschia aurariae* は光強度  $600 \sim 1200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  で光飽和に達し、 $1400 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  では強光阻害が見られた。同じ epipelon である *Nitzschia* sp. 2 と tychoplankton である *Cylindrotheca closterium* は  $1400 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  付近でも光飽和は見られなかった。一方で、epipsammon の *Amphora acutiuscula* は光強度  $400 \sim 800 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  で光飽和に達し、それ以上の光強度では強光阻害が見られた。epipelon と tychoplankton の 3 種の総生産速度は最大で *N. aurariae* が  $248.5 \text{ mgO}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$ 、*Nitzschia* sp. 2 が  $275.7 \text{ mgO}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$ 、*Cylindrotheca closterium* が  $150.3 \text{ mgO}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$  だったのに対し、epipsammon の *Amphora acutiuscula* は最大で  $16.2 \text{ mgO}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$  と epipelon と tychoplankton の 3 種に比べ低かった。

#### 3-2-4. 考察

底生珪藻の生産量については、光合成ではなく増殖率が測定されることが多い。付着珪藻では epipelon と同じ付着形態の A 型の種は、epipsammon と同じ付着形態の B 型に比べ増殖率が高く、また B 型の種は低い光強度の時に優占することが報告されている（河村, 1994）。底生珪藻について光合成や増殖率を生活型で比較した研究は見られないが、epipsammon は暗状態に長期間耐えることが報告されている（Moss, 1977）。本研究では増殖率ではなく溶存酸素量による生産速度を用いたが、epipelon と tychoplankton の 3 種の総生産速度は、epipsammon である *Amphora acutiuscula* の 9~17 倍と高く（Fig. 3-2）、生産速度が高いほど増殖率も高くなるものと考えられた。

epipelon うち、*N. aurariae* は  $600 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  で光飽和に達し、 $1350 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  で強光阻害が起こっていたが、同じ epipelon の *Nitzschia* sp. 2 と tychoplankton の *C. closterium* は  $1350 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  でも光飽和や強光阻害が見られなかった。

Paterson et al. (1997) は epipelon である *Navicula phyllepta* の単一培養株を用い、 $800 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  で光飽和に達し、 $1000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  で強光阻害が起こったことを報告している。植物プランクトンはおよそ  $160\sim 500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  で光飽和に達すること（高橋ら, 1996）と比較して、底生珪藻は種によって光合成特性は異なるものの、特に epipelon や tychoplankton は強い光強度に適応していることがうかがえる。本実験の光強度は最大で  $1350 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  であり、日本で最も光強度が強くなる真夏の直射日光（約  $2000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ）で光飽和や強光阻害が起こるかは不明である。現場コアを用いた実験の多くでは日中の最大光量でも光飽和にならないことが知られている。例えば Grant (1986) は Nova Scotia の砂質干潟でコア-酸素法により底生微細藻類の光合成と光強度の関係を調べ、約  $1300 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  で光飽和は起こっていないことを報告している。

一方、epipsammon の *Amphora acutiuscula* は  $400 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  で光飽和に達し、 $800 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  以上で強光阻害が見られ、また生産量も epipelon と tychoplankton の 3 種よりも低く、光合成-光強度の関係は epipelon や tychoplankton と大きく異なった。Moss (1977) は淡水の底生微細藻類（主に珪藻）を用いて、

epipsammon は暗状態や無酸素状態に長期間耐えられることを明らかにしている。その理由として epipsammon は移動能力が低く、底質中に埋もれてしまった場合、再び光や酸素の豊富な表層に戻ってくるのに長い時間がかかるためと推測している (Moss, 1977)。反対に epipelon は移動能力が高く、底質中に埋もれてもすぐに底質表面に移動できるため、暗状態や無酸素状態の耐性は低く (Moss, 1977)、高照度に適応していると考えられた。epipelon と epipsammon で光強度に対する反応性が異なる理由としては、このほかに底質内での鉛直的な移動能力の有無が考えられる。底質を海水に懸濁させて底生微細藻類の光合成を測定する懸濁法では、底質亜表層に生息している微細藻類も強い光にさらされるため、 $100\sim 800\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  で光飽和に達し、強光阻害が起こる場合が多いことが指摘されている (MacIntyre et al., 1996)。つまり、epipelon でも epipsammon と同様に低照度で光飽和や強光阻害が起こるが、epipelon は光強度が強すぎる場合、底質中に移動して強光阻害が起こることを避けることができるため

(Paterson et al., 1997)、本実験で *Nitzschia* sp. 2 や *C. closterium* では強光阻害が見られなかった可能性がある。それに対し、epipsammon である *A. acutiuscula* は移動能力が低く底質表層に付着したままだったため、強光阻害が起こった可能性が考えられた。これら2つの可能性は相反するものではなく、epipelon は高照度に適応しているが、さらに光が強いと底質中に潜って強光阻害を避け、epipsammon は底質中でも長期間耐えられて低照度にも適応しているが、自ら強光阻害を避けることはできないと考えられた。

底生珪藻の増殖率や生産量についての知見は多くなく、またそれぞれの報告は培養条件や測定方法が異なるため、比較することが難しい。本研究では培養した細胞を底土に付着させ、採取した現場環境に近い条件でインキュベートしたため、現場に近い測定結果が得られたと考えられる。ただし、培養した底生珪藻の種数が4種と多くないため、さらに多くの種で確認する必要がある。また、培養はK培地で、インキュベートは海水で行ったため、馴致期間は設けたものの環境の変化による影響があった可能性も考慮する必要がある。

### 3-3. 東京湾の3干潟における光合成

#### 3-3-1. 目的

東京湾内の3つの干潟で現存量と一次生産を測定するとともに、現存量と一次生産に影響している要因の検討を行った。

#### 3-3-2. 方法

##### サンプリング

サンプリングは第1章と同様の、横浜市海の公園（以下、海の公園）、江戸川放水路河口部（以下、江戸川）、葛西海浜公園西なぎさ（以下、葛西）の3カ所で、2010年8月（夏）、10月（秋）、2011年2月（冬）、4月（春）に行った。各調査地において、海の公園では潮間帯中部と下部を、江戸川と葛西では潮間帯の上・中・下部を調査地点とした。大潮干潮時に各調査地点において直径8 cm、長さ20 cmのコアで底質を約10 cm採取し、層を崩さないよう実験室まで持ち帰った（各 n=4）。また、直径27 mmのコアを用いてコアの中の底質の表層5 mmを採取し、クロロフィル *a* 測定用サンプルとした。水深20 cm程度の地点にて水温を棒状温度計測定した。水温とクロロフィル *a* の測定は2010年6月から2011年5月まで毎月行った。

##### 光合成量の測定

底質を採取したコアには蓋をせず実験室でエアレーションした海水のウォーターバス中で一晩静置した。このとき海水としては外洋水を用い、現場の塩分、水温になるよう調整し、実験時も同様にした（Table 3-1）。静置の間の18時から翌日6時までを全暗、それ以外は蛍光灯を用いて明条件とした。海の公園にはアサリが大量に生息するため、採取したコアにもアサリが含まれる。アサリによる呼吸の影響を排除するため、底質を攪乱しないよう極力注意しながらピンセットを用いてアサリを抜き取った。この操作は静置前に行った。測定はサンプリングの翌日に行った。酸素を飽和させた海水をコア上部に満たし、透明なラップで蓋をして30分間インキュベートした。インキュベート前後の溶存酸

素濃度を酸素電極（TOA DDK）でよく攪拌しながら測定した。インキュベートは全暗、弱光（インキュベータ内で蛍光灯照射、 $450 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ）、強光（正午前後の自然光で  $672\sim 1932 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 、Table 3-1）の3通り行った。自然光下での測定は晴れた日に行い、光強度はどの季節も  $1000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  以上だったが、葛西の秋のみ曇りのため  $672 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  だった。2011 年 4 月（春）には海の公園と江戸川のサンプルについて、自然光下でのインキュベート時にポリエチレン製の半透明の膜をかぶせて光量を調節し、光強度を 8 段階とした（各光強度で  $n=4$ ）。自然光でのインキュベート時には、日照によるコア内の水温上昇を防ぐため、水温を一定に保ったウォーターバスにコアを設置した（Fig. 3-1）。光合成量は単位面積当たりの総生産量で表したが、一部の結果については呼吸量（暗条件）と純生産（光がある条件）を示した。

実験終了時に直径 27 mm の小型コアを用いてコアの中の底質の表層 5 mm を採取した。採取した底質は  $-80^{\circ}\text{C}$  で冷凍した後、凍結乾燥して N,N-ジメチルホルムアミドで抽出し、蛍光分光光度計（島津, FR-1500）で現存量の指標としてクロロフィル *a* 濃度を測定した（日本海洋学会編, 1986）。

### 3-3-3. 結果

調査地の 3 干潟における水温と底質クロロフィル *a* 量の変化を Fig. 3-3 に示した。クロロフィル *a* 量はすべての地点で夏（8 月）に最も高く、秋（10 月）にかけて減少した。海の公園と葛西では秋に最も低くなり、最小値は  $5 \text{ mg m}^{-2}$  以下だったが、江戸川では  $15 \text{ mg m}^{-2}$  と比較的高かった。海の公園と葛西で秋に低くなったクロロフィル *a* 量は冬（2 月）に高くなり、春（4, 5 月）には冬（2 月）と同程度か高くなった。江戸川では他の 2 地点と異なり秋（10, 11 月）と冬（2 月）が同程度だったが、春（4 月）は高くなった。クロロフィル *a* 量の増減は、夏に高くなり冬に低くなる水温の変化とよく一致した。調査地間で比較すると、年間の平均値は江戸川（ $21.7 \pm 9.5 \text{ mg m}^{-2}$ ）、葛西（ $19.9 \pm 13.0 \text{ mg m}^{-2}$ ）、海の公園（ $13.3 \pm 8.6 \text{ mg m}^{-2}$ ）の順に高かった。

溶存酸素濃度の収支を Fig. 3-4 に示した。全暗では溶存酸素濃度は葛西の秋を除きすべて減少しており、特に海の公園の夏、秋、春と江戸川の春で大きく減少していた。葛西ではどの季節も減少量は少なかった。弱光下（インキュベータ内）の総生産量を調査地間で比較すると、海の公園では夏と秋、春はそれぞれ  $83.6$ 、 $68.4$ 、 $67.3 \text{ mgO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$  だったが、冬に  $-40.8 \text{ mgO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$  と低かったのに対し、葛西は平均  $98.8 \pm 18.8 \text{ mgO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$  と安定して高く、江戸川も平均  $74.3 \pm 30.0 \text{ mgO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$  と年間を通して比較的高かった。また、自然光下での純生産速度はすべての調査地で季節によるばらつきが大きかった。総生産速度の年間を通しての最大値は江戸川と葛西でそれぞれ  $162.0$ 、 $157.3 \text{ mgO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$  だったが、海の公園では  $36.25 \text{ mgO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$  だった。季節別に見ると、海の公園では夏と春に高く、冬は弱光下と自然光下ともに低かった。江戸川でも夏と春に高く、特に春は自然光下で高くなっていた。葛西は夏に高かったが、秋と冬も比較的高かった。

2011 年 4 月に海の公園と江戸川のサンプルで行った光強度を 8 段階に調整した場合の総生産量の変化を Fig. 3-5 に示した。海の公園での総生産量のピークは  $750 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 、江戸川では  $1400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  付近であった。光強度が  $700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  以下では総生産速度は海の公園と江戸川で大きな違いは見られなかったが、海の公園で光飽和となった  $750 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  では、海の公園と江戸川でそれぞれ  $138.9 \pm 47.1$ 、 $192.7 \pm 18.3 \text{ mgO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ 、江戸川で光飽和となった  $1400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ h}^{-1}$  でそれぞれ  $102.4 \pm 26.5$ 、 $239.6 \pm 28.1 \text{ mgO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$  で、江戸川の方が高かった。また、江戸川では  $1400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ h}^{-1}$  以上の光強度で強光阻害が起こっていた。

#### 3-3-4. 考察

##### 現存量

東京湾の3干潟の底生微細藻類の現存量は夏と春に高く、秋～冬にかけて低い傾向が見られた（Fig. 3-3）。現存量の変動は水温の変化と比較的よく一致していたが、水温は秋から冬にかけてさらに低下したのに対し、現存量は減少し



なかった。底生微細藻類の現存量に影響する主な要因として、光強度 (Colijn and van Buurt, 1975; Admiraal, 1977; Admiraal and Peletier, 1980)、温度 (Colijn and van Buurt, 1975; Admiraal, 1977; Admiraal and Peletier, 1980)、底質の粒度組成 (Cahoon et al., 1999) などが指摘されている。冬は日照時間が短く光強度も弱い、春や夏は日照時間が長く、光強度も強い。さらに潮間帯である干潟においては、冠水時でも底質表面まで光は届くが、昼に冠水してしまう秋や冬よりも昼間に干出する春から夏にかけての方が底質表面の光強度は強く、日照時間も長い。春と夏には水温に加え光条件が良いために現存量が多くなったと考えられた。また、東京湾では水柱の植物プランクトンの現存量は冬に少なくなる (山口, 2011)。日中に冠水する冬と秋では、植物プランクトンの少ない冬の方が秋より底質表面に届く光強度が強いため、冬には水温は低くても底生微細藻類の現存量は高くなったと考えられた。

現存量を調査地間で比較すると、江戸川が最も高かった。現存量に底質の粒度組成が影響しているかは見解が分かれているが、Underwood and Kromkamp (1999) は間隙水中の栄養塩濃度や、波浪や潮汐の影響により現存量は砂質域よりも泥質域で高いことが多いとしている。今回の結果は有意差はないものの、泥分率の高い江戸川 (2章 Table 2-2 参照、泥分率平均 8.8%) で他の2地点に比べて現存量が高く、Underwood and Kromkamp (1999) の結果と一致した。

干潟域における底生微細藻類の現存量についてはいくつかの総説 (MacIntyre et al., 1996; Miller et al., 1996; Cahoon, 1999; Underwood and Kromkamp, 1999; 原口, 2008; 山口, 2011) に詳しくまとめられている。山口 (2011) では43海域の平均は  $84 \pm 61 \text{ mg m}^{-2}$ 、原口 (2008) では温帯域の16海域で  $100 \text{ mg m}^{-2}$  前後であることが報告されている。日本国内の砂質干潟でも愛知県の一色干潟で  $83 \sim 149 \text{ mg m}^{-2}$  (Goto et al., 2000)、熊本県緑川河口域で  $19 \sim 113 \text{ mg m}^{-2}$  (Yamaguchi et al., 2004) であることが報告されている。本研究の調査地では最高値は葛西の8月の  $44.3 \text{ mg m}^{-2}$ 、全調査地の年間平均は  $17.8 \text{ mg m}^{-2}$  であり、他の海域に比べ低い値となっている。ただし、和歌山県の和歌浦では  $2 \sim 50 \text{ mg m}^{-2}$  (Goto et al., 1998) と本研究と近い値となっているので、本研究の結果は低い値であるもの

の、妥当な結果であると考えられる。現存量に影響する要因である、光強度や温度、波浪や潮汐、底質の粒度組成、栄養塩、捕食圧などのうち、栄養塩については、東京湾では植物プランクトン増殖の制限要因となっておらず（山口・柴田, 1979; 石丸, 1991）、豊富に存在することから、制限要因になっているとは考えにくい。捕食圧については、葛西では二枚貝類はほとんど生息せず、他のベントスもスピオやチロリといった肉食性の多毛類が中心で（植松, 2008）、底生微細藻類への捕食圧は低いと考えられるが、葛西の最高値でも現存量は他海域の干潟に比べて高くないため、少なくとも葛西で底生微細藻類の現存量が低いのは捕食圧の強さによるものではないと考えられた。

### 干潟の光合成速度に影響を与える要因

本研究において東京湾の3干潟で季節を変えて測定した光合成量は調査地や季節で大きく異なった。光合成量に影響する要因は、季節変化には光強度や温度が、調査地の違いには波浪や潮汐、底質の粒度組成、塩分、捕食圧が考えられる。これらの項目について検討を行った。

### 干潟の光合成速度に影響を与える要因- 季節

光合成量に影響すると考えられる光強度と水温は、季節によって大きく異なる。秋や冬は日中に冠水するため、底質表面の光強度は春や夏に比べ低く、また水温は夏に最も高く、冬に低い。本研究の結果、秋と冬には弱光より強光で光合成速度が低くなる強光阻害が多く見られた（Fig. 3-4）。その理由として、生息する底生微細藻類が秋や冬の弱い光強度に適応したこと、水温の変化によって生息する底生微細藻類の光合成特性が変化したこと、もしくは弱い光強度を好む種が優占したことが考えられる。海の公園では夏、秋、冬に種類の比率は異なるものの *epipsammon* が約 80% を占め、江戸川では年間を通じて *epipelon* の *Fallacia forcipata* が 50% を占め、種組成はほぼ変わらなかった（Table 1-4, Fig. 1-4）。これら2地点では種組成が安定していたにもかかわらず強光阻害の有無が季節によって異なった。Admiraal（1977）は底生珪藻の *Amphiprora* cf.

*paludosa* を用いて光強度と光合成速度の関係を調べ、 $73.5 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  で培養したものと  $128.7 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  で培養したものはそれぞれの培養条件の光強度付近で光飽和が見られたことを報告しており、底生珪藻は培養条件によって光合成-光強度の関係が変化する可能性がある。海の公園や江戸川でも同様に、同じ種でも光強度の季節変化に伴って光合成と光強度の関係が変化したことが考えられた。また、*Cocconeis scutellum* var. *parva* では  $10\sim 25^{\circ}\text{C}$ 、 $12\sim 135 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  の範囲において、低温時には光強度の変化は増殖率に影響しないが、高温時には光強度が低くなると増殖率が低くなることが確認されている（河村ら, 1998）。本研究でも水温の変化によって干潟の底生微細藻類群集の光合成-光強度の関係が変化した可能性も考えられた。

海の公園と江戸川では水温の高い夏や春に比べ、冬に生産速度が低くなる傾向が見られたが、葛西では強光阻害は見られたものの、弱光では生産速度は変化しなかった（Fig. 3-4）。葛西では種組成は季節によって変化しているため（Table 1-4, Fig. 1-4）、生息している種が水温の変化に適応したか、もしくは現場の水温に適した種が優占したかは不明である。

#### 干潟の光合成速度に影響を与える要因- 場所

生産速度が調査地間で異なる要因として、波浪や潮汐、底質の粒度組成、捕食圧といった環境の違いが挙げられる。実験は、採取したコアを屋外に静置して行ったため、波浪や潮汐は生産速度に直接的に影響していない。捕食圧については、海の公園にはアサリが生息するが、実験に用いたコアからはアサリをできるだけ抜き取り、実験は止水で行ったため、底生微細藻類が再懸濁して捕食された可能性はない。江戸川と葛西ではコアにはマクロベントスはほとんど含まれていなかったため、本実験の結果には捕食圧による影響は小さく無視しうる程度と考えられた。

底質の粒度組成や底質や波浪の間接的な影響として、種組成の違いがある。海の公園と江戸川では光合成-光強度の関係が異なっていたが（Fig. 3-5）、海の公園では *epipsammon* が、江戸川では *epipelon* が優占する傾向にあった

(Table 1-4, Fig. 1-4)。epipsammon の多い海の公園は光強度が  $750 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  で光飽和に達したが、この光強度は epipsammon の *A. acutiuscula* の光飽和  $400 \sim 800 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (Fig. 3-2) とほぼ一致した。一方、epipelon が優占した江戸川では  $1400 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  まで光飽和が見られなかったが (Fig. 3-5)、epipelon の *Nitzschia* sp. 2 でもほぼ同様の  $1350 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  まで光飽和しなかった (Fig. 3-2)。光強度を8段階に調節した時の総生産量は、江戸川では最大で  $239.6 \text{ mgO}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$  で (Fig. 3-5)、epipelon の *Nitzschia aurariae* の最大値 (Fig. 3-2) と近かった。同様に海の公園では最大で  $138.9 \text{ mgO}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$  で (Fig. 3-5)、epipsammon の *A. acutiuscula* より高く、*C. closterium* や *Nitzschia* sp. 2 の値と近かったが (Fig. 3-2)、実験時の海の公園では epipelon である *F. forcipata* が約 25% 出現していた (Fig. 2-3) ためかもしれない。光飽和や強光阻害の有無が異なった *N. aurariae* と *Nitzschia* sp. 2 のように、同じ生活型でも光合成-光強度の関係は種によって大きく異なるため、干潟の一次生産量の測定時には底生珪藻群集の種組成を考慮すると理解が進む可能性が示唆された。

Table 3-1 Salinity, temperature and light intensities at the three sampling sites in Tokyo Bay and those at incubations to measure the O<sub>2</sub> fluxes in the sediment cores sampled from the three sites. Light intensities are averages during incubation time (30 minutes). The incubation in the spring at Kasai was not carried out.

		Marine park		Edogawa		Kasai	
		Field	Incubation	Field	Incubation	Field	Incubation
Summer	Salinity	29	30	29	30	16	15
	Temperature (°C)	35	28	37	28	35	28
	Light intensity ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )		1932		1932		1932
Autmn	Salinity	28	30	30	30	20	20
	Temperature (°C)	24	25	15	20	25	25
	Light intensity ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )		1000		1100		672
Winter	Salinity	34	30	32	30	33	30
	Temperature (°C)	15	12	12	10	12	12
	Light intensity ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )		1680		1680		1680
Spring	Salinity	33	30	27	30	17	-
	Temperature (°C)	27	24	26	24	28	-
	Light intensity ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )		1932		1932		

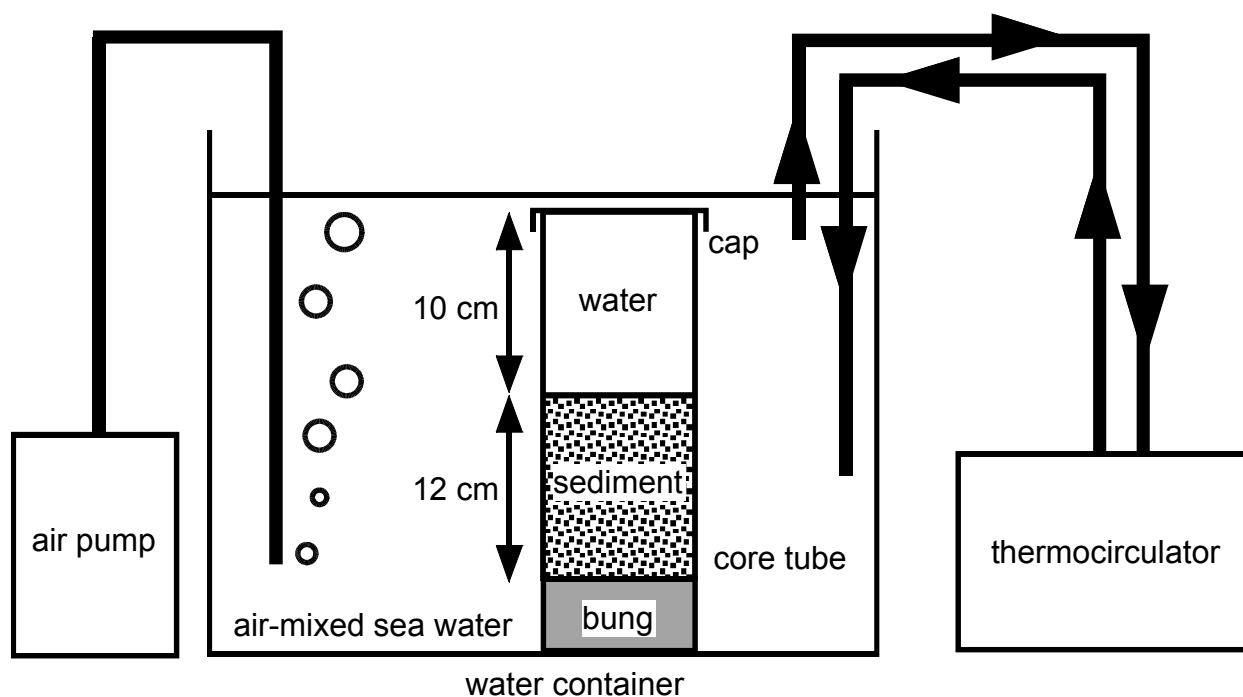


Fig. 3-1 Schematic diagram of the apparatus used to measure the benthic photosynthesis in intact sediment cores. Cores were immersed in the sea water mixed by air and maintained at the temperature *in situ* by a thermocirculator. Replicate sediment cores were incubated in the water container at the same time, while only one core is depicted in the figure.

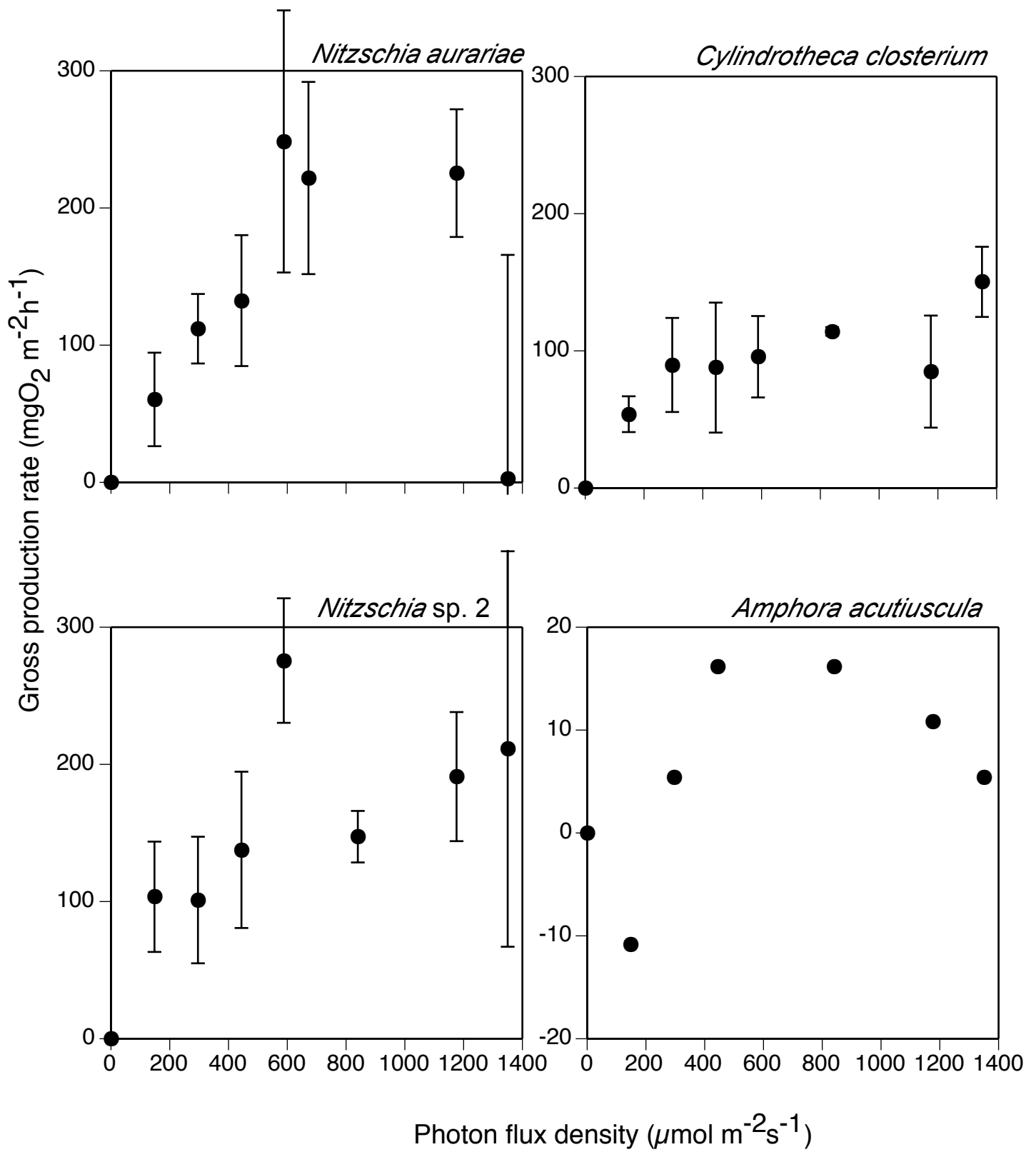


Fig. 3-2 Light-dependent gross O<sub>2</sub> production rate of cultured benthic diatoms. Error bars indicate the standard deviation. *Nitzschia aurariae* and *Nitzschia sp. 2* are epipelon, *Cyndrotheca closterium* is tychoplankton and *Amphora acutiuscula* is epipsammon.

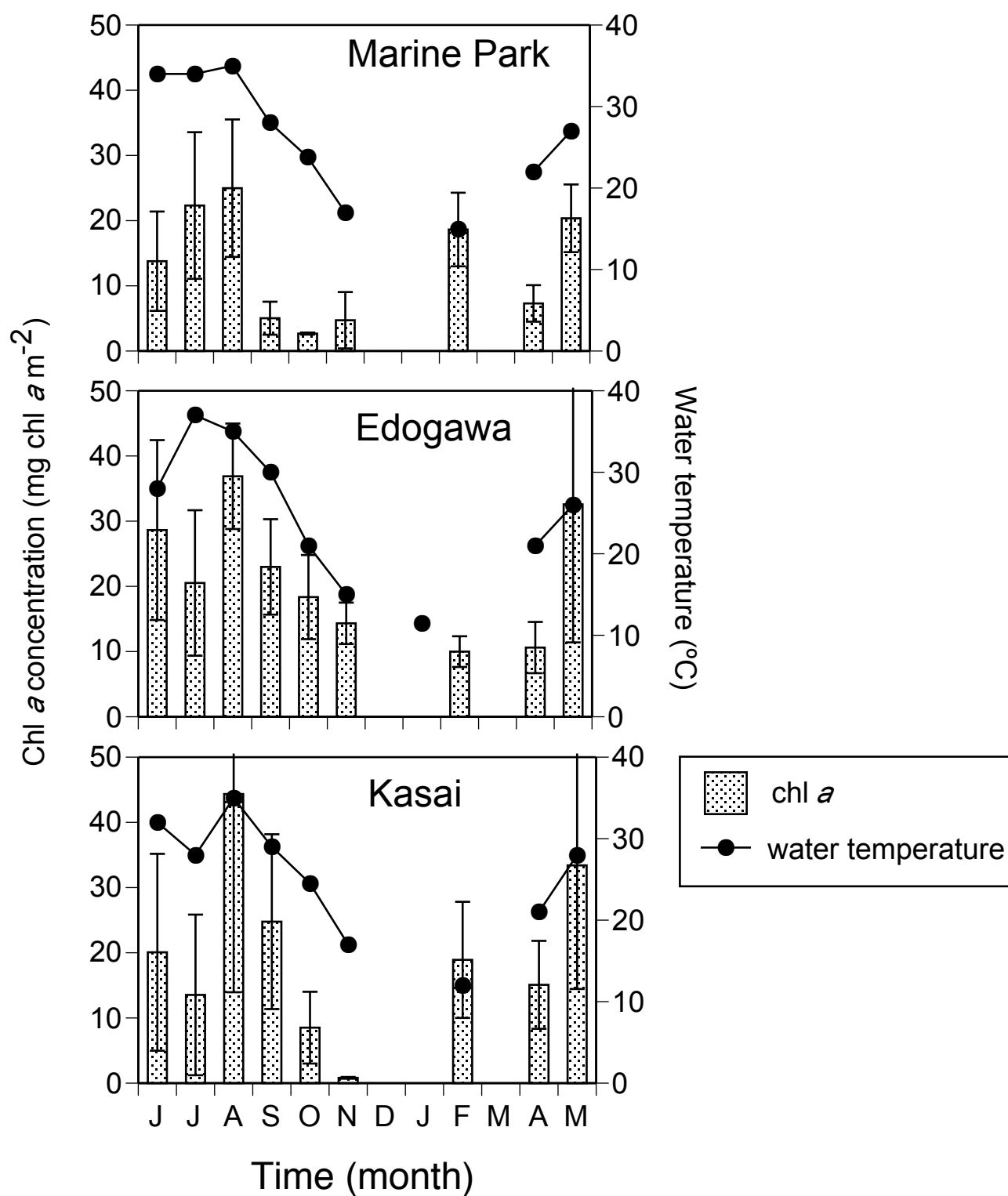


Fig. 3-3 Seasonal variations in water temperature and the sediment chl *a* contents at the three sampling sites in Tokyo Bay in 2010-2011. Error bars indicate the standard deviation.



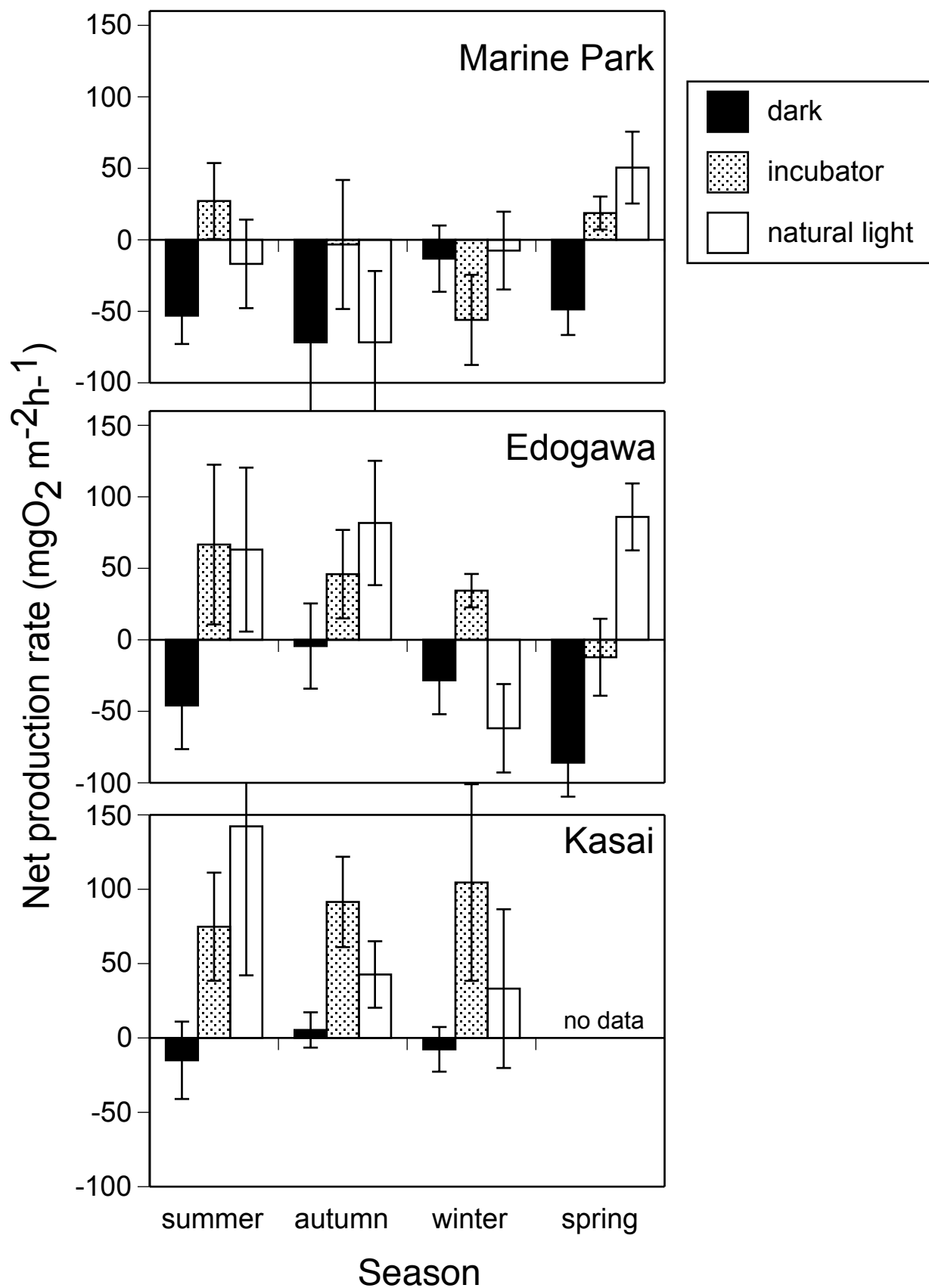


Fig. 3-4 Seasonal variations in the net  $\text{O}_2$  production rate at the three sampling sites in Tokyo Bay in 2010-2011. Error bars indicate the standard deviation. Irradiance in incubator was  $450 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ h}^{-1}$  and those under natural light are summarized in Table 3-1.

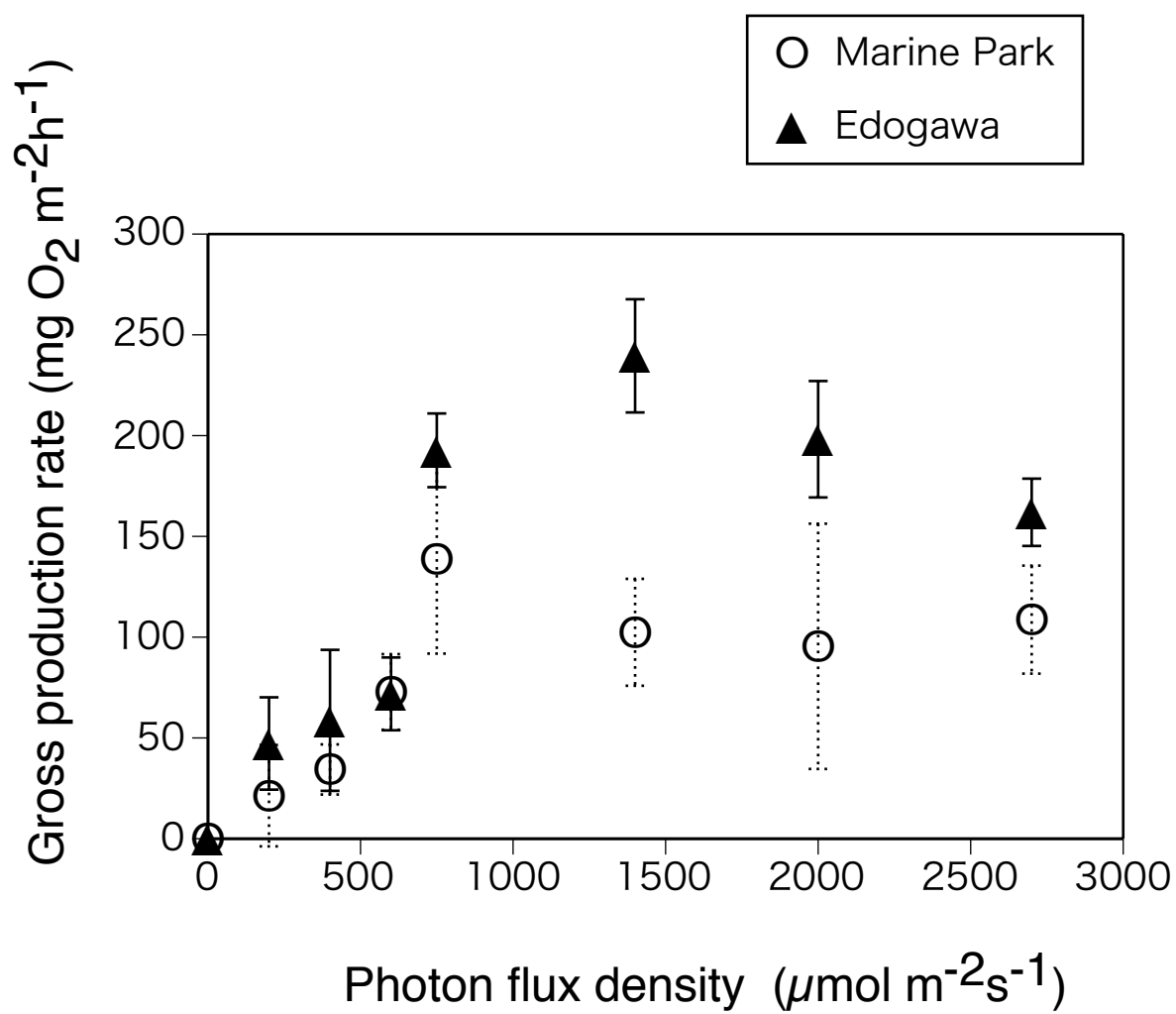


Fig. 3-5 Ligth-dependent photosynthetic rate of the sediment cores sampled from Marine Park and Edogawa.

## 第 4 章 総合考察

第 1 章では東京湾内 15 カ所の砂浜・干潟の底生珪藻を調査し、84 種を同定した (Table 1-1)。そのうち 29 種が優占種で、*Navicula gregaria* や *Navicula perminuta*、*Fallacia tenera* など調査地で共通して出現・優占した種も見られたものの、調査地によって優占種は異なるとともに、*Fallacia schoemaniana* や *Navicula seminulum* など 1 地点でのみ優占・出現した種も 5 種見られた。この調査は春のみだったが、1 年半の間調査した海の公園、江戸川、葛西でも干潟によって優占種は異なっており、季節変動を考慮しても底生珪藻相は干潟によって異なることが明らかになった。河村 (1994) は海中に垂下したスライドグラスまたは塩化ビニル板に付着した海産付着珪藻を岩手県吉浜湾、宮城県泊浜地先、神奈川県油壺湾の 3 地点で比較し、主要種の半数以上が共通しており、1 地点のみで出現した種はなかったと報告している。付着珪藻は数百 km 離れた地点で共通種が多く出現するのに対し、底生珪藻は数 km 離れた地点でも異なる種が出現していた。安定した基質に付着し、最初に移入する epipelon に相当する A 型の付着形態から光強度や捕食圧の影響を受けて他の付着形態へと遷移していくという共通の変動機構を持つ付着珪藻に対し (河村, 1994)、砂浜や干潟は時間的・空間的に物理化学的環境が異なるだけでなく、鉛直的にも底質表層の数 mm で光や温度条件が異なるために様々なニッチが存在するため、それぞれのニッチに適した多様な種が出現したと考えられた。

本研究では生活型に着目することで、干潟の底生珪藻の種組成を決める要因の一つが攪乱であることを明らかにすることができた (第 2 章)。干潟底質の粒度組成によって珪藻相が異なることは多く報告があるが (Oh and Koh, 1995; Wulff et al., 1997; Barranguet et al., 1998; Cahoon et al., 1999; Facca et al., 2002; Du et al., 2007)、その要因は明確ではなかった。優占する生活型についても、先行研究によって砂質に epipsammon が、泥質に epipelon が多いことが報告されているが (Round, 1971; Paterson, 1986; Miller, 1989; Sundbäck and Snoeijs, 1991; Sabbe and Vyverman, 1991; Jönssen et al., 1994; Oh and Koh, 1995; Wulff et al., 1997; Forster et al., 2006; Méléder et al., 2007; Ribeiro et al., 2013)、底質・攪乱の度合いと生活

型の関係は不明であった。本研究によって、実際には *epipsammon* の出現量は泥分率によって変化せず、*epipelon* の出現量が泥分率によって変化することで相対的に優占する生活型が変わり、その変化の要因は底質中の栄養塩濃度や有機物含量ではなく、物理的攪乱の度合いであることが明らかになった。本研究の結果は東京湾のものであるが、他海域でも底質と生活型の関係が報告されているように、優占する生活型が底質によって異なる要因が攪乱であることは他海域でも見られると考えられる。

本研究の結果、東京湾の干潟では塩分と攪乱の度合いが底生珪藻の種組成に影響し、また特に栄養塩濃度の高い葛西では硝酸態窒素や有機汚濁も影響していた。江戸川放水路の河口部を調査地とした調査を 2005～2006 年（2-3. 底質の粒度組成が底生珪藻相に与える影響）、2007～2008 年（1-3. 東京湾内 3 干潟の底生珪藻相の季節変化）、2010～2011 年（1-3. 東京湾内 3 干潟の底生珪藻相の季節変化）と 3 回行ったが、2005～2006 年では種組成は季節ごとに異なり、冬と春は *Amphora longa* や *Navicula gregaria*、夏と秋には *Amphora* sp. 1、*Navicula smithii*、*Catenula adhaerens* が優占し、種組成は異なっていたのに対し、2007～2008 年では *Navicula cincta* や *Tryblionella apiculata* などが、2010～2011 年では年間を通じて *Fallacia forcipata* が優占していた。同じ調査地で種組成が異なった理由としては、まず年変動が考えられるが、そのほかには調査ラインが異なっていたことが考えられる。2007～2008 年の調査ラインと 2010～2011 年の調査ラインは同じであるが、これに比べ 2005～2006 年の調査ラインは泥分率が低かった（Table 2-2, 2-4）ことで種組成が異なった可能性があった。それぞれの調査で潮間帯の上・中・下部で優占種に大きな違いはなかったが、細胞数は泥分率が高かった潮間帯上部で多く、泥分率が低かった潮間帯下部で少ない傾向が見られた。また季節によって種組成が変化した 2005～2006 年の調査では、冬には潮間帯下部には底生珪藻が出現していなかった（data not shown）。干潟内には滞、潮だまりやリップルマーク、さらにミクロな視点から見れば生物の巣穴の凹凸などの微地形があるため（菊池, 2000; 大阪市立自然史博物館編, 2008）、同一干潟内でも底質の粒度組成が異なると底生珪藻の種組成が異なる可能性があ

る。しかし、江戸川ではどの調査でも epipelton が優占しており、epipsammon が主に出現した海の公園や三番瀬とは種組成が大きく異なったように、生活型で見れば干潟内より干潟間の環境の違いが影響していたと言える。

底生珪藻の光合成と光強度の関係や増殖率に関する知見は少なく、また多くの場合、測定条件が  $200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  以下の弱い光強度である（例えば 河村, 1998; 山本, 2009; Yun et al., 2010）。浮遊珪藻の光飽和点は *Skeletonema costatum* において  $170 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (Jørgensen, 1977)、*Chaetoceros* sp. で  $340 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 、*Synedra* sp. で  $255 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  であるのに比べ（高橋ら, 1996）、本研究の *Cylindrotheca closterium* と *Nitzschia* sp. 2 では  $1400 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  でも光飽和に達しておらず、光飽和の見られた *Nitzschia aurariae* でも  $600 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  と浮遊珪藻に比べて高く、epipelton や tychoplankton は珪藻の中でも強光に適応したグループであると考えられた。また、本研究で用いた *Nitzschia aurariae* はヨーロッパや北米、アジアなど分布範囲は広く、また *Amphora acutiuscula* や *Cylindrotheca closterium* も他の海域でもよく観察される種であり、現場と同様の底質や光環境でこれらの種の光合成特性を明らかにした本研究の結果は、現場の一次生産を論じる上で重要になると考えられる。

干潟の底生微細藻類の現存量や生産量はヨーロッパを中心に数多く測定されている。生産量の測定方法は多様であるが、本研究で用いたコア- 酸素法は  $^{14}\text{C}$  法とともに広く用いられている (Cahoon, 2006)。干潟の生産量は砂質より泥質で多いという報告があるが (Sundbäck and Jönsson, 1988; Barranguet et al., 1998; Underwood and Kromkamp, 1999)、本研究では生産量の測定と同時に種組成を把握することにより、泥干潟で生産が高い理由として、泥干潟では光合成速度が高い epipelton が優占するためという新たな可能性を提示することができた。

本研究と同じ温帯域の砂質干潟の一次生産量はおよそ  $50 \sim 100 \text{ mgO}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$ 、最大で  $500 \sim 700 \text{ mgO}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$  程度 (Magalhães et al., 2002; Thornton et al., 2002)、日本国内の研究では、瀬戸内海の高松市春日川の河口干潟において単離・培養した底生珪藻の生産量を測定し、その値から算出する方法による  $50 \sim 313 \text{ mgO}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$  (平均値  $134 \pm 57 \text{ mgO}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$ : 門谷, 2000)、英虞湾において酸素法に

よる  $19\sim 502 \text{ mgO}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$  (国分・矢持, 2009) という値が報告されている。本研究で得られた値はこれらより低く、その理由としては底質の粒径が考えられる。上記日本国内の2地点は砂泥質の干潟で、本研究の調査地は砂質である。底質によって生産量が異なる原因として、間隙水中の栄養塩が異なることと、波浪や潮汐による攪乱の度合いの違いが挙げられる (Underwood and Kromkamp, 1999)。富栄養化の進んだ東京湾では水柱の栄養塩は植物プランクトンの生産の制限要因になっておらず (山口・柴田, 1979; 石丸, 1991)、水柱と底質中の両方の栄養塩を利用できる底生珪藻でも栄養塩が制限要因になることはないと考えられ、攪乱度合いの違いによって生息する底生珪藻の生活型が異なり、その結果、生産量が異なつたと考えられた。

底生珪藻の採集方法として、底質ごと採取する方法と、さらにそこから珪藻の走光性を利用して堆積物などから珪藻を分離するレンズペーパー法 (Eaton and Moss, 1966) の主に2つが存在する。前者は底生珪藻群集を構成する種を全て観察できる反面、サンプルに珪藻被殻以外のものが混ざるため、検鏡に労力を要する。これに対し後者は珪藻のみを集めることができるため、観察・実験が容易であるが、集まる珪藻は移動能力のある epipelon が中心となり、底生珪藻群集としては天然と異なる偏ったものとなる。近年の底生珪藻群集の解析はレンズペーパー法を用いて採集した epipelon のみを対象としたものが多いが (e.g. Thornton et al., 2002; Forster et al., 2006)、本調査 (第1章, 第2章) でも見られたように、砂質域では底生珪藻群集は epipsammon が中心となることがあるため、epipelon のみの種組成だけでは底生珪藻群集の解析に適さないことがある (Forster et al., 2006)。また、底生珪藻群集のうち epipelon のみを調べても、底生珪藻群集の多様性を明らかにすることはできない。Forster et al. (2006) はオランダの Westerschelde エスチュアリーにおいて、epipelon が中心の泥質干潟では epipelon 群集の多様性と底生微細藻類による一次生産量には相関があることを明らかにしており、干潟の一次生産を考える際には底生珪藻群集の多様性についても考慮に入れるべきであろう。Hillerbrand and Sommer (2000) は富栄養化の進行にともなって底生珪藻群集の多様性が低下することを明らかにして

いる。本研究においても富栄養化の進んだ東京湾では、底生珪藻群集の多様度指数は他の砂質干潟より低かった（第1章）。国内の他の干潟の底生珪藻群集の多様度指数は明らかになっていないため、多様性を比較することはできないが、東京湾の干潟の一次生産が国内の他の干潟より低い理由として、東京湾の底生珪藻群集の多様性が低いという可能性も考えられる。

*epipsammon* が中心で一次生産量の少なかった海の公園でも、安定同位体比分析により、生息するアサリが底生珪藻を摂餌していることが明らかになっている（Watanabe et al., 2009）。ブルーミングを起こし現存量を一時的に増加させる *epipelon* だけでなく、ほぼ全ての干潟で一定量生息する *epipsammon* は一次生産者として干潟域の物質循環において重要であると考えられる。本研究では光合成量の測定のみであったが、今後は底生微細藻類のベントスへの寄与など、物質循環での重要性を定量的に測定する必要がある。

*epipelon* は増殖が早く、適した環境では急激に増加してブルーミングを起こす反面、攪乱が強い環境では増加できないというオポチュニスティックな生態を持つのに対し、*epipsammon* は間隙水中のグルコースやアミノ酸を取り込むことで長期の暗状態や無酸素状態に耐えることができ（Moss, 1977; Rivkin and Putt, 1987）、ほぼ全ての干潟で一定量出現しており（第2章）、*epipelon* と *epipsammon* には光合成特性や出現パターンなど生態的差異が見られた。

*epipelon* と *epipsammon* の区別は常にはっきりしているわけではなく（MacIntire and Moore, 1997; Hamels et al., 1998）、*epipelon* と *epipsammon* で推察されている増殖特性の違いが全ての種に当てはまるわけではない。また両生活型の中間的な性質を持つ種や *tychoplankton* の存在など、干潟の底生珪藻を単純に *epipelon* と *epipsammon* の2つに分けて扱うことはできないが、生活型や、珪藻の細胞の大きさやボリュームによってカテゴライズして考えること（Agatz et al., 1999; Houbois et al., 2005; Morin et al., 2008）は、底生珪藻群集の全体把握に有用であり、今後これらを有効に利用して底生珪藻群集の研究が進むことが望まれる。

## 謝辞

学部生時代、修士課程、博士課程の途中までと長い間ご指導くださった海洋生物環境研究所の日野明德先生（東京大学大学院農学生命科学研究科元教授）、途中からの指導を快く引き受けてくださった同研究科生圏システム学専攻水域保全学研究室の岡本研准教授、調査や実験、研究内容についてなど多くのことをご指導くださった同青木茂助教に心より感謝申し上げます。

有益な助言をくださいました同佐野光彦教授、調査の同行や研究の相談など協力してくださった堀越彩香様、杉原奈央子様をはじめ同研究室の皆様に感謝いたします。

珪藻の種同定をしてくださった同大学大気海洋研究所海洋生物資源部門の河村知彦教授、珪藻について教えてくださった同専攻の加藤和弘准教授、顕微鏡の指導や珪藻の資料を提供してくださいましたマイクロワールドサービスの奥修氏、種同定をしてくださった東北区水産研究所の渡辺剛氏に感謝申し上げます。

最後に、長い学生生活を温かく支援してくださいました両親、私生活のサポートをしてくださいました植松周平氏ご両親、娘たち、そして調査や研究の協力を含め公私ともに支えてくださった植松周平様に厚く御礼申し上げます。



## 引用文献

- Admiraal, W. (1977). Influence of various concentrations of orthophosphate on the division rate of an estuarine benthic diatom, *Navicula arenaria*, in culture, *Marine biology*, 42, 1-8
- Admiraal, W. (1977). Influence of light and temperature on the growth rate of estuarine benthic diatoms in culture, *Marine biology*, 39, 1-9
- Admiraal, W. and Peletier, H. (1979). Influence of organic compounds and light limitation on the growth rate of estuarine benthic diatoms, *British Phycological Journal*, 14, 197-206
- Admiraal, W. and Peletier, H. (1980). Influence of seasonal variations of temperature and light on the growth rate of cultures and natural populations of intertidal diatoms, *Marine Ecology Progress Series*, 2, 35-43
- Admiraal, W. (1984). The ecology of estuarine sediment-inhabiting diatoms. In Chapman, D. J. and Round, F. E. [Eds.] *Progress in Phycological Research*. Biopress, Bristol, UK, 269-322
- Agatz, M., Asmus, R. and Deventer, B. (1999). Structural changes in the benthic diatom community along a eutrophication gradient on a tidal flat, *Helgoland Marine Research*, 53, 92-101
- AlgaeBase <http://www.algaebase.org/>
- Al-Handal, A. Y. and Wulff, A. (2008). Marine benthic diatoms from Potter Cove, King George Island, Antarctica, *Botanica Marina*, 51, 51-68
- Amspoker, M. C. (1977). The distribution of intertidal epipsammic diatoms on Scripps Beach, La Jolla, California, USA. *Botanica Marina*, 20, 227-32

- 安藤晴夫・柏木宣久・二宮勝幸・小倉久子・川井利雄 (2005). 1980年以降の東京湾の水質汚濁状況の変遷について－公共用水域水質測定データによる東京湾水質の長期変動解析－. 東京都環境科学研究所年報, 2005, 141-150
- Barranguet, C., Kromkamp, J. and Peene, J. (1998). Factors controlling variations in primary production and photosynthetic characteristics of intertidal microphytobenthos, *Marine Ecology Progress Series*, 173, 117-126
- Bartoli, M., Nizzoli, D. and Viaroli, P. (2003). Microphytobenthos activity and fluxes at the sediment-water interface: interactions and spatial variability, *Aquatic Ecology*, 37, 341-349
- Billerbeck, M., Røy, H., Bosselmann, K. and Huettel, M. (2007). Benthic photosynthesis in submerged Wadden Sea intertidal flats, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 71, 704-716
- Brotas, V. and Plante-Cuny, M. -R. (1998). Spatial and temporal patterns of microphytobenthic taxa of estuarine tidal flats in the Tagus Estuary (Portugal) using pigment analysis by HPLC, *Marine Ecology Progress Series*, 171, 43-57
- Brotas, V. and Plante-Cuny, M.-R. (2003). The use of HPLC pigment analysis to study microphytobenthos communities. *Acta Oecologia*, 24, 109-115
- Cadée, G. C. and Hegeman, J. (1974). Primary production of the benthic microflora living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea, *Netherlands Journal of Sea Research*, 8, 260-291
- Cahoon, L.B. and Laws, R.A. (1993). Benthic diatoms from the North Carolina continental shelf: inner and mid shelf, *Journal of Phycology*, 29, 257-263
- Cahoon, L. B. (1999). The role of benthic microalgae in neritic ecosystems, *Oceanography and Marine Biology*, 37, 47-86
- Cahoon, L. B. and Nearhoof, J. E. and Tilton, C. L. (1999). Sediment grain size effect on benthic microalgal biomass shallow aquatic ecosystems, *Estuaries*, 22, 735-741

- Cahoon, L. B. and Safi, K. A. (2002). Distribution and biomass of benthic microalgae in Manukau Harbour, New Zealand, *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 36, 257-266
- Cahoon, L. B. (2006). Upscaling primary production estimates: regional and global scale estimates of microphytobenthos production, In, *Functioning of Microphytobenthos in Estuaries*, Kromkamp, J. C., de Brouwer, J. F. C., Blanchard, G. F. Forster, R. M. and Créach, V. [Eds.], Royal Netherlands Academy of Arts and Science, Amsterdam, the Netherlands, pp. 99-108
- Caraus, I. (2012). *Algae of Romania. A distributional checklist of actual algae. Version 2.3 third revision.* . Bacau: Univ. Bacau
- Cartaxana, P., Ruivo, M., Hubas, C., Davidson, I., Serôdio, J. and Jesus, B. (2011). Physiological versus behavioral photoprotection in intertidal epipelagic and epibenthic diatom communities, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 405, 120-127
- Cibic, T., Blasutto, O., Falconi, C. and Umani, S. F. (2008). Microphytobenthic primary production as  $^{14}\text{C}$  uptake in sublittoral sediments of the Gulf of Trieste (northern Adriatic Sea): methodological aspects and data analysis, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 77, 113-122
- Colijn, F. and van Buurt, G. (1975). Influence of light and temperature on the photosynthetic rate of marine benthic diatoms, *Marine biology*, 31, 209-214
- Colijn, F. and de Jonge, V. (1984). Primary production of microphytobenthos in the Ems-Dollard Estuary, *Marine Ecology Progress Series*, 14, 185-196.
- Consalvey, M., Paterson D. M. and Underwood G. J. C. (2004). The ups and downs of life in a benthic biofilm: migration of benthic diatoms, *Diatom Research*, 19, 181–202
- Darley, W. M., Montague, C. L., Plumley, F. G., Sage, W. W. and Psalidas, A. T. (1981). Factors limiting edaphic algal biomass and productivity in a Georgia salt marsh, *Journal of Phycology*, 15, 1-5

- Darley, W. M. (1982). *Algal Biology: a physiological approach*, Blackwell Scientific, Oxford, London
- Day, S. A., Wickham, R. P., Entwisle, T. J. and Tyler, P. A. (1995). Bibliographic check-list of non-marine algae in Australia, *Flora of Australia Supplementary Series* 4, 1-276
- Du, G., Son, M., Yun, M., An, S. and Chung, I. K. (2009). Microphytobenthic biomass and species composition in intertidal flats of the Nakdong River estuary, Korea, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 82, 663-672
- Eaton, J. W. and Moss, B. (1966). The estimation of numbers and pigment content in epipelagic algal populations, *Limnology and Oceanography*, 11, 584-595
- Eskinazi-Leça, E., Gonçalves da Silva Cunha, M. da G., Santiago, M. F., Palmeira Borges, G. C., Cabral de Lima, J. M., Da Silva, M. H., De Paula Lima, J. and Menezes, M. (2010). Bacillariophyceae. In: *Catálogo de plantas e fungos do Brasil*. Vol. 1. (Forzza, R. C. [Eds]), pp. 262-309. Rio de Janeiro: Andrea Jakobsson Estúdio; Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro
- Estrada, M., Valiela, I. and Teal, J. M. (1974). Concentration and distribution of chlorophyll in fertilized plots of a Massachusetts salt marsh, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 14, 47-56
- Facca, C., Sfriso, A. and Socal, G. (2002). Temporal and spatial distribution of diatoms in the surface sediments of the Venice Lagoon, *Botanica Marina*, 45, 170-183
- Facca, C. and Sfriso, A. (2007). Epipelagic diatom spatial and temporal distribution and relationship with the main environmental parameters in coastal waters, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 75, 35-49
- Forster, R. M., Créach, V., Sabbe, K., Vyverman, W. and Stal, L. J. (2006). Biodiversity-ecosystem function relationship in microphytobenthic diatoms of the Westerschelde estuary, *Marine Ecology Progress Series*, 311, 191-201
- Garcia-Baptista, M. and Baptista, L. R. M. (1992). Algas psâmicas de Jardim Beira-Mae, Cspão da Canoa, Rio Grande do Sul, *Revista Brasileira de Biologia*, 52, 325-342

- Goto, N., Mitamura, O. and Terai, H. (2000). Seasonal variation in primary production of microphytobenthos at the Isshiki intertidal flat in Mikawa Bay, *Limnology*, 1, 133-138
- Goto, N., Mitamura, O., Terai, H. and Ishida, N. (1998). Physicochemical features and primary production of microphytobenthos and phytoplankton at Wakaura Tidal Flat in Japan, *Japanese Journal of Limnology*, 59, 391-408
- Grant, J., Bathmann, U. V. and Mills, E. L. (1986). The interaction between benthic diatom films and sediment transport, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 23, 225-223
- Grøntved, J. (1960). On the productivity of microbenthos and phytoplankton in some Danish fjords, *Medd Dan Fisk- Havunders*, 3, 55-92
- Guarini, J. M., Cloern, J. E., Edmunds, J. and Gros, P. (2002). Microphytobenthic potential productivity estimated in three tidal embayments of the San Francisco Bay: a comparative study, *Estuaries*, 25, 409-417
- Hamels, I., Sabbe, K., Muylaert, K., Barranguet, C., Lucas, C., Herman, P. and Vyverman, W. (1998). Organisation of microbenthic communities in intertidal estuarine flats, a case study from the Molenplaat (Westerschelde estuary, The Netherlands), *European Journal of Protistology*, 34, 308-20
- Han, G. L. C. L. (1999). Five newly recorded species in the genus *Nitzschia* from China, *Acta Phytotaxinomica Sinica*, 5, 009
- 原口浩一・山本民次 (2008). 底生微細藻のバイオマスと一次生産, 「海洋プランクトン生態学」, 谷口旭 監修, 成山堂書店, 東京, 298-321
- Harper, M. A., Cassie Cooper, V., Chang, F. H., Nelson, W. A. and Broady, P. A. (2012). Phylum Ochrophyta: brown and golden-brown algae, diatoms, silicoflagellates, and kin, In: *New Zealand inventory of biodiversity. Volume Three. Kingdoms Bacteria, Protozoa, Chromista, Plantae, Fungi.* (Gordon, D. P. [Eds]), pp. 114-163. Christchurch: Canterbury University Press
- 長谷川康雄・濁川明男 (1993). 新潟県佐渡島の加茂湖からえられた珪藻群集, *Diatom*, 8, 79-99

- Haubois, A. -G., Sylvestre, F., Guarini, J. -M., Richard, P. and Blanchard, G. F. (2005). Spatio-temporal structure of the epipelagic diatom assemblage from an intertidal mudflat in Marennes-Oléron Bay, France, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 64, 385-394
- Hendey, N. I. (1964). An Introductory Account of the Smaller Algae of British Coastal Waters. part V: Bacillariophyceae. Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, Fishery Investigations Series, HMSO, London
- Hendey, N. I. (1974). A revised check-list of the British marine diatoms, *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom*, 54, 277-300
- Hillebrand, H. and Sommer, U. (2000). Diversity of benthic microalgae in response to colonization time and eutrophication, *Aquatic Botany*, 67, 221-236
- Hirose, K., Gotoh, T., Sato, H. and Yoshikawa, S. (2004). Diatoms in surface sediments from northeastern part of Osaka Bay, southwestern Japan, *Diatom*, 20, 229-240
- Hoagland, K. and Peterson, C. G. (1990). Effects of light and wave disturbance on vertical zonation of attached microalgae in a large reservoir, *Journal of Phycology*, 26, 450-457
- Hudon, C. and Bourget, E. (1983). The effect of light on the vertical structure of epibenthic diatom communities, *Botanica Marina*, 26, 317-330
- Hudon, C. and Legendre, P. (1987). The ecological implications of growth forms in epibenthic diatoms, *Journal of Phycology*, 23, 434-441
- Hustedt, F. (1927–1966). Die Kieselalgen Deutschlands. Österreichs und der Schweiz Dr. L. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland. Österreich und der Schweiz. 3 vols. Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig, Germany, 2581 pp.
- Hustedt, F. (1930). Bacillariophyta (Diatomaceae). In Pascher, A. [Ed.] Die Süßwasser-Flora Mitteleuropas. Gustav Fischer Verlag, Jena, Germany, pp. 466.
- Hustedt, F. (1939). Die Diatomeenflora des Küstengebietes der Nordsee von Dollart bis zur Elbemündung, *Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins zu Bremen*, 31, 572-677

- Hustedt, F. (1955). Marine littoral diatoms of Beaufort, North Carolina. Bulletin Duke University Marine Station, 6, 1-67
- Hustedt, F. (1985). The pennate diatoms: a translation of Hustedt's "Die Kieselalgen, 2. Teil". Koeltz Scientific Books, Koenigstein, Germany
- 一見和彦・山下裕明・澤山稔・多田邦尚・門谷茂 (2008). 新川・春日川河口干潟域(瀬戸内海播磨灘)に生息する底生微細藻類の増殖ポテンシャル, 日本プランクトン学会報, 55, 1-8
- 石丸 隆 (1991). 植物プランクトンの役割, 月刊海洋, 23: 187-193
- 伊藤絹子・佐々木浩一・南卓志 (2009). 河口汽水域生態系における底生微細藻類の果たす役割, 沿岸海洋研究, 47, 51-60
- Jesus, B., Brotas, V., Ribeiro, L., Mendes, C. R., Cartaxana, P. and Paterson, D. M. (2009). Adaptations of microphytobenthos assemblages to sediment type and tidal position, Continental Shelf Research, 29, 1624-1634
- Jones, H.M., Simpson, G.E., Stickle, A.J. and Mann, D.G. 2005 (2005). Life history and systematics of *Petronella* (Bacillariophyta) with special reference to British waters. European Journal of Phycology, 40, 61-87
- de Jonge, V. N. (1985). The occurrence of 'epipsammic' diatom populations: a result of interaction between physical sorting of sediment and certain properties of diatom species, Estuarine, Coastal and Shelf Science, 21, 607-622
- de Jong, D. J., Nienhuis, P. H. and Kater, B. J. (1994). Microphytobenthos in the Oosterschelde estuary (The Netherlands), 1981-1990; consequences of a changed tidal regime, Hydrobiologia, 283, 183-195
- Jönsson, B., Sundbäck, K. and Nilsson, C. (1994). An upright life-form of an epipelagic motile diatom: on the behaviour of *Gyrodinium aureolum*, European Journal of Phycology, 29, 11-15

- 環境庁水質保全局編 (1990). かけがえのない東京湾を次世代に引き継ぐために, 大蔵省印刷局, 東京
- Kawamura, T. and Hirano, R. (1992). Seasonal Changes in benthic diatom communities colonizing glass slides in Aburatsubo Bay, Japan, *Diatom Research*, 7, 227-239
- 河村知彦 (1994). 海産付着珪藻の分類と生態, 付着生物研究, 10(2), 7-25
- 河村知彦 (1995). 付着珪藻群落の変動機構, 月刊海洋, 27(10), 591-596
- 河村知彦・岡村和磨・高見秀輝 (1998). アワビの好適餌料珪藻 *Cocconeis scutellum* var. *parva* の増殖特性, 水産増殖, 46, 509-516
- 菊池泰二 (2000). 干潟は、いま：総説. 海洋と生物, 129, 300-307
- 木村賢史・鈴木伸治・西村 修・稲森悠平・須藤隆一 (2000). 葛西人工海浜における生物生息環境の不安定化に係わる環境因子の検討, 土木学会論文集, 664, 55-63
- Kingston, M. B. (1999). Effect of light on vertical migration and photosynthesis of *Euglena proxima* (Euglenophyta), *Journal of phycology*, 35, 245-253
- Krammer, K. and Lange-Bertalot, H. (1986). Bacillariophyceae 1. Teil: Naviculaceae. In: Ettl, H., Gerloff, J., Heinig, H. and Mollenhauer, D. [Eds] Süßwasserflora von Mitteleuropa 2/1. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Koh, C. H., Khim, J. S., Araki, H., Yamanishi, H., Mogi, H. and Koga, K. (2006). Tidal resuspension of microphytobenthic chlorophyll *a* in a Nanaura mudflat, Saga, Ariake Sea, Japan: flood-ebb and spring-neap variations, *Marine Ecology Progress Series*, 312, 85-100
- 小池裕子・中島 徹・中井信之 (1989). 安定同位体と消化管珪藻分析による干潟食物網の解析について, 日本ベントス研究会誌, 37, 1-10
- 国分秀樹・矢持 進 (2009). 英虞湾内自然干潟および浚渫土を用いた人工干潟における酸素消費速度と総基礎生産速度の定量的観測, 水環境学会誌, 32, 259-266



- Kolbe, R. W. (1927). Zur Ökologie, Morphologie und Systematik der Brackwasser-Diatomeen, *Pflanzenforschung*, 7, 1-145
- Kosugi, M. (1987). Limiting factors on the distribution of benthic diatoms in coastal regions -salinity and substratum-, *Diatom*, 3, 21-31
- Kurata, K., Minami, H. and Kikuchi, E. (2001). Stable isotope analysis of food sources for salt marsh snails, *Marine Ecology Progress Series*, 223, 167-177
- Lange-Bertalot, H. (1979). Toleranzgrenzen und Populationsdynamik benthischer Diatomeen bei unterschiedlich starker Abwasserbelastung, *Arch Hydrobiol Algol Studies*, 23, 184-219
- Lange-Bertalot, H. (2001). *Navicula sensu stricto* - 10 genera separated from *Navicula sensu lato* - Frustulia. - Diatoms of Europe 2, 1-526. Gantner Verlag, Ruggell
- Lundkvist, M., Grue, M., Friend, P. L. and Flindt, M. R. (2007). The relative contributions of physical and microbiological factors to cohesive sediment stability, *Continental Shelf Research*, 27, 1143-1152
- Luttenton, M. R. and Rada, R. G. (1986). Effects of disturbance on epiphytic community architecture, *Journal of Phycology*, 22, 320-326
- MacIntyre, H. L., Geider, R. J. and Miller, D. C. (1996). Microphytobenthos: The ecological role of the "Secret garden" of unvegetated, shallow-water marine habitats. I. Distribution, abundance and primary production, *Estuaries*, 19, 186-201
- Magalhães, C. M., Bordalo, A. A. and Wiebe, W. J. (2002). Temporal and spatial patterns of intertidal sediment-water nutrient and oxygen fluxes in the Douro River estuary, Portugal, *Marine Ecology Progress Series*, 233, 55-71
- Margalef, R. (1967). Some concepts relative to the organization of plankton, *Oceanography and Marine Biology, an Annual Review*, 5, 257-289
- McIntire, C. D. and Wulff, B. L. (1969). A laboratory method for the study of marine benthic diatoms, *Limnology and Oceanography*, 14, 667-678

- McIntire, C. D. and Moore, W. W. (1977). Marine littoral diatoms: ecological considerations. In: Werner, D. [Ed.] *The Biology of Diatoms*. Blackwell, Oxford, UK, 333–71
- Méléder, V., Rince, Y., Barille, L., Gaudin, P. and Rosa, P. (2007). Spatiotemporal changes in microphytobenthos assemblages in a macrotidal flat (Bourgneuf bay, France), *Journal of Phycology*, 43, 1177-1190
- Middelburg, J. J., Barranguet, C., Boschker, H. T. S., Herman, P. M. J., Moens, T. and Heip, C. H. R. (2009). The fate of intertidal microphytobenthos carbon: an in situ <sup>13</sup>C-labeling study, *Limnology and Oceanography*, 45, 1224-1234
- Migné, A., Spilmont, N. and Davoult, D. (2004). In Situ measurements of benthic primary production during emersion: seasonal variations and annual production in the Bay of Somme (eastern English Channel, France), *Continental Shelf Research*, 24, 1437–1449
- Migné, A., Spilmont, N., Boucher, G., Denis, L., Hubas, C., Jamquin, M. -A., Rauch, M. and Davoult, D. (2009). Annual budget of benthic production in Mont Saint-Michel Bay considering cloudiness, microphytobenthos migration and variability of respiration rates with tidal conditions, *Continental Shelf Research*, 29, 2280-2285
- Miles, A., Splimont, N. and Davoult, D. (2000). In situ measurements of benthic primary production during emersion: seasonal variations and annual production in the Bay of Somme (eastern English Channel, France), *Continental Shelf Research*, 24, 1437-1449
- Miles, A. and Sundbäck, K. (2000). Diel variation in microphytobenthic productivity in areas of different tidal amplitude, *Marine Ecology Progress Series*, 205, 11–22
- Miller, D. C. (1989). Abrasion effects on microbes in sandy sediments, *Marine Ecology Progress Series*, 55, 73-82
- Miller, D. C., Geider, R. J. and MacIntyre, H. L. (1996). Microphytobenthos: The ecological role of the "Secret garden" of unvegetated, shallow-water marine habitats. II. Role in sediment stability and shallow-water food webs, *Estuaries*, 19, 202-212

- Mitbavkar, S. and Anil, A. C. (2006). Diatoms of the microphytobenthic community in a tropical intertidal sand flat influenced by monsoons: spatial and temporal variations, *Marine Biology*, 148, 693–709
- 門谷 茂 (2000). 瀬戸内海の現状と干潟域における物質循環, *海洋と生物*, 129, 323-331
- Montani, S., Magni, P. and Abe, N. (2003). Seasonal and interannual patterns of intertidal microphytobenthos in combination with laboratory and areal production estimates, *Marine Ecology Progress Series*, 249, 79-91
- Morin, S., Coste, M. and Delmas, F. (2008). A comparison of specific growth rates of periphytic diatoms of varying cell size under laboratory and field conditions, *Hydrobiologia*, 614, 285-297
- Moss, B. and Round, F. E. (1967). Observations on standing crops of epipellic and epipsammic algal communities in Shear Water, Wilts, *British Phycological Bulletin*, 3, 241-248
- Moss, B. (1977). Adaptations of epipellic and epipsammic freshwater algae, *Oecologia*, 28, 103-108
- 日本海洋学会編 (1986). 沿岸環境調査マニュアル 2 水質・微生物篇. 恒星社厚生閣, 東京
- 濁川明男・長谷川康雄 (1999). 福島県松川浦の底質表層軟泥中の珪藻遺骸群集と環境の変化, *Diatom*, 15, 85-101
- 濁川明男・長谷川康雄 (2000). 福井県三方五湖の珪藻群集と水環境, *Diatom*, 16, 45-62
- 野村英明・高田秀重・奥 修 (2011). 水循環と生活排水, 「東京湾 人と自然のかかわりの再生」, 東京湾海洋環境研究委員会 (編), 恒星社厚生閣, 19-35
- 野村英明 (2012). 沿岸・流域における人間活動にともなう東京湾生態系の遷移, *水環境学会誌*, 35, 138-143

- Oh, S.-H. and Koh, C.-H. (1995). Distribution of diatoms in the surficial sediments of the Mangyung-Dongjin tidal flat, west coast of Korea (Eastern Yellow Sea), Marine biology, 122, 487-496
- 大阪市立自然史博物館編 (2008). 干潟を考える 干潟を遊ぶ, 東海大学出版会
- 大塚泰介 珪藻図鑑, <http://www.lbm.go.jp/ohtsuka/atlas/>
- Ohtsuka, T. (2005). Epipellic diatoms blooming in Isahaya Tidal Flat in the Ariake Sea, Japan, before the drainage following the Isahaya-Bay Reclamation Project, Phycological Research, 53, 138-148
- Park, J., Khim, J. S., Ohtsuka, T., Araki, H., Witkowski, A. and Koh, C.-H. (2012). Diatom assemblages on Nanaura mudflat, Ariake Sea, Japan: with reference to the biogeography of marine benthic diatoms in Northeast Asia, Botanical Studies, 53, 105-124
- Parsons, T. R., Maita, Y. and Lalli, C. M. (1984). A manual of chemical and biological methods for seawater analysis. Pergamon Press, New York
- Paterson, D. M. (1986). The migratory behaviour of diatom assemblages in a laboratory tidal microecosystem examined by low temperature scanning electron microscopy, Diatom Research, 1, 227-239
- Paterson, D. M. (1989). Short-term changes in the erodibility of intertidal cohesive sediments related to the migratory behavior of epipellic diatoms, Limnology and Oceanography, 34, 223-234
- Paterson, D. M. and Hagerthey, S. E. (2001). Microphytobenthos in contrasting coastal ecosystems: biology and dynamics. In: Reise, K. [Ed.] Ecological Comparisons of Sedimentary Shores. Springer-Verlag, Berlin, Germany, pp. 105-25
- Paterson, D. M., Underwood, G. J. C., Miles, A. C., Szyszko, P. and Davidson, I. (1997). Investigation of primary productivity by microphytobenthos on intertidal mudflats by *in situ* and laboratory studies, Final report to N. E. R. C., GR3/8907, Natural Environment Research Council

- Paterson, D. M. and Hagerthey, S. E. (2001). Microphytobenthos in contrasting coastal ecosystems: biology and dynamics. In: Ecological comparisons of sedimentary shores, K. Reise [Eds.], Springer-Verlag. pp. 5-125
- Patrick, R. and Reimer, C.W. (1966). The diatoms of the United States exclusive of Alaska and Hawaii. Volume 1: Fragilariaceae, Eunotiaceae, Achnanthaceae, Naviculaceae. pp. 688. Philadelphia: Academy of Natural Sciences
- Peragallo, H. (1892). Monographie du genre *Rhizosolenia* et de quelques genres voisins. *Diatomiste* 2, p. 56, pl.3, f. 8
- Pomeroy, L. R. (1959). Algal productivity in salt marshes of Georgia, *Limnology and Oceanography*, 4, 386-397
- Propp, M. V., Tarasoff, V. G., Cherbadgi, I. I. and Lootzik, N. V. (1980). Benthic-pelagic oxygen and nutrient exchange in a coastal region of the Sea of Japan, In: Tenore, K. R., Coull, B. C. [Eds.], *Marine Benthic Dynamics*. University of South Carolina Press, Columbia, SC, 265–284
- Rasmussen, M.B., Henriksen, K. and Jensen, A. (1983). Possible causes of temporal fluctuation in primary production of the microphytobenthos in the Danish Wadden Sea, *Marine Biology*, 73, 109-114
- Reay, W. G., Gallagher, D. L. and Simmons, G. M. (1995). Sediment-water column oxygen and nutrient fluxes in nearshore environments of the lower Delmaeva Peninsula, *Marine Ecology Progress Series*, 118, 215-227
- Revsbech, N. P., Jørgensen, B. B. and Brix, O. (1981). Primary production of microalgae in sediments measured oxygen microprofile,  $\text{H}_4\text{CO}_3^-$  fixation, and oxygen exchange methods, *Limnology and Oceanography*, 26, 717-730
- Riaux, C. (1983). Structure d'un peuplement estuarien de diatomées épipéliquies du Nord Finistère, *Oceanologica Acta*, 6, 173-183
- Ribeiro, L., Brotas, V., Rincé, Y. and Jesus, B. (2013). Structure and diversity of intertidal benthic diatom assemblages in contrasting shores: A case study from the Tagus estuary, *Journal of Phycology*, 49, 258-270

- Rivkin, R. B. and Putt, M. (1987). Heterotrophy and photoheterotrophy by Antarctic microalgae: light-dependent incorporation of amino acid glucose, *Journal of Phycology*, 23, 442-452
- Riznyk, R. Z. (1973). Interstitial diatoms from two tidal flats in Yaquina Eatuary, Oregon, USA, *Botanica Marina*, 16, 113-138
- Round, F. E. (1971). Benthic marine diatoms, *Oceanography and Marine Biology : and an Annual Review*, 9, 83-139
- Round, F. E., Crawford, R. M. and Mann, D. G. (1990). *The Diatoms*. Cambridge University Press, New York
- Rysgaard, S., Christensen, P.B. and Nielsen, L.P. (1995). Seasonal variation in nitrification and denitrificaiton in estuarine sediment colonized by benthic microalgae and bioturbating infauna, *Marine Ecology Progress Series*, 126, 111–121
- Sabbe, K. and Vyverman, W. (1991). Distribution of benthic diatom assemblages in the Westerschelde (Zeeland, The Netherlands), *Belgian Journal of Botany*, 124, 91-101
- Sabbe, K. (1993). Short-term fluctuations in benthic diatom numbers on an intertidal sandflat in the Westerscheld estuary (Zeeland, The Netherland), *Hydrobiologia*, 269, 275-284
- Saks, N. M., Lee, J. J., Muller, W. A. and Tietjen, J. H. (1974). Growth of salt-marsh microcosms subjected to thermal stress, In: ‘Thermal Ecology’, Gibbons, J. W. and Sharits, R. R. [Eds.], U.S. Atomic Energy Comm. Sympos. Conf. 730505, Oak Ridge, 391-398
- Scholz, B. and Liebezeit, G. (2012). Screening for competition effects and allelochemicals in benthic marine diatoms and cyanobacteria isolated from an intertidal flat (southern North Sea), *Phycologia*, 51, 432-450
- Serôdio, J. and Catarino, F. (2000). Modelling the primary productivity of intertidal microphytobenthos: time scales of variability and effects of migratory rhythms, *Marine Ecology Progress Series*, 192, 13–30

- Serôdio, J. (2003). A Chlorophyll fluorescence index to estimate short-term rates of photosynthesis by intertidal microphytobenthos, *Journal of Phycology*, 39, 33-46
- Serôdio, J., Coelho, H., Vieira, S. and Cruz, S. (2006). Microphytobenthos vertical migratory photoresponse as characterized by light-response curves of surface biomass, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 68, 547-556
- Sládeček, V. (1986). Diatoms as indicators of organic pollution, *Acta Hydrochimica et Hydrobiologica*, 14, 555-566
- Smith, T. E. (2010). Revised list of algae from Arkansas, U.S.A. and new additions, *International Journal on Algae*, 12, 230-256
- Stal, L. (2003). Microphytobenthos, their extracellular polymeric substances, and the morphogenesis of intertidal sediments, *Geomicrobiology Journal*, 20, 463-478
- Sullivan, M. and Currin, C. (2002). Community structure and functional dynamics of benthic microalgae in salt marshes. In: Weinstein, M. P. and Kreeger, D. A. [Eds.] *Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, the Netherlands, pp. 81-106
- Sullivan, M. J. and Daiber, F. C. (1975). Light, nitrogen, and Phosphorus limitation of edaphic algae in a Delaware salt marsh, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 18, 79-88
- Sundbäck, K. (1984). Distribution of microbenthic chlorophyll *a* and diatom species related to sediment characteristics, *Ophelia*, 3, 229-246
- Sundbäck, K. (1986). What are the benthic microalgae doing on the bottom of Laholm Bay? *Ophelia*, 4, 273-286
- Sundbäck, K. and Granéli, W. (1988). Influence of microphytobenthos on the nutrient flux between sediment and water - A laboratory study, *Marine Ecology Progress Series*, 43, 63-69

- Sundbäck, K. and Jönsson, B. (1988). Microphytobenthic productivity and biomass in sublittoral sediments of stratified bay, southern Kattegat, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 122, 63-81
- Sundbäck, K. and Snoeijs, P. (1991). Effects of nutrient enrichment on microalgal community composition in a coastal shallow-water sediment system: An experimental study, *Botanica Marina*, 34, 341-358
- Sundbäck, K., Nilsson, P., Nilsson, C. and Jönsson, B. (1996). Balance between autotrophic and heterotrophic components and processes in microbenthic communities of sandy sediments: a field study, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 43, 689-706
- Sundbäck, K. and Miles, A. (2000). Nitrogen flux, denitrification and microalgal incorporation of nitrogen in microtidal sediments, NE Kattegat, *Aquatic Microbial Ecology*, 22, 291-300
- 鈴木雅巳・山本民次 (2005). 底生付着珪藻 *Nitzschia* sp. の増殖に対する付着基質サイズの影響, *Journal of Graduate School of Biosphere Science, Hiroshima University*, 44, 31-38
- 鈴木輝明 (2000). 三河湾の干潟域と水質浄化機能 海洋と生物, 129, 3315-322
- Suzumura, M., Miyajima, T., Hata, H., Umezawa, Y., Kayanne, H. and Koike, I. (2002). Cycling of phosphorus maintains the production of microphytobenthic communities in carbonate sediments of a coral reef, *Limnology and Oceanography*, 47, 771-781
- 高橋正征・古谷 研・石丸 隆 (1996). 生物海洋学 2: 粒状物質の一次生成, 東海大学出版会, 東京
- Tanaka, N. (1986). Adhesive strength of epiphytic diatoms on various seaweeds, *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 52, 817-821
- Thornton, D. C. O., Dong, L. F., Underwood, G. J. C. and Nedwell, D. B. (2002). Factors affecting microphytobenthic biomass, species composition and production in the Colne Estuary (UK), *Aquatic Microbial Ecology*, 27, 285-300



- Tobias, C. R., Cieri, M., Peterson, B. J., Deegan, L. A., Vallino, J. and Hughes, J. (2003). Processing watershed-derived nitrogen in a well-flushed New England estuary, *Limnology and Oceanography*, 5, 1766-1778
- Trites, M., Kaczmarek, I., Ehrman, J. M., Hicklin, P. W. and Ollerhead, J. (2005). Diatoms from two macro-tidal mudflats in Chignecto Bay, Upper Bay of Fundy, New Brunswick, Canada, *Hydrobiologia*, 544, 299-319
- Tyler, A., McGlathery, K. and Anderson, I. (2003). Benthic algae control sediment-water column fluxes of organic and inorganic nitrogen compounds in a temperate lagoon, *Limnology and Oceanography*, 48, 2125-2137
- 植松周平 (2008). 内湾における垂直護岸および干潟・砂浜の水質浄化機構に関する研究, 東京大学博士論文
- Underwood, G. J. C. (1994). Seasonal and spatial variation in epipellic diatom assemblages in the Severn estuary, *Diatom Research*, 9, 451-72
- Underwood, G., Phillips, J., and Saunders, K. (1998). Distribution of estuarine benthic diatom species along salinity and nutrient gradients, *European Journal of Phycology*, 33, 173-183
- Underwood, G. J. C. and Kromkamp, J. (1999). Primary production by phytoplankton and microphytobenthos in estuaries, *Advances in Ecological Research*, 29, 93-153
- Underwood, G. J. C. and Provot, L. (2000). Determining the environmental preferences of four estuarine epipellic diatom taxa: growth across a range of salinity, nitrate and ammonium conditions, *European Journal of Phycology*, 35, 173-82
- Underwood, G. J. C. (2002). Adaptations of tropical marine microphytobenthic assemblages along a gradient of light and nutrient availability in Suva Lagoon, Fiji, *European Journal of phycology*, 37, 449-462

- Underwood, G. J. C. (2005). Microalgal (microphytobenthic) biofilms in shallow coastal waters: How important are species? *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 56, 162-169
- Underwood, G. J. C., Perkins, R. G., Consalvey, M. C., Hanlon, A. R. M., Oxborough, K., Baker, N. R., and Paterson, D. M. (2005). Patterns in microphytobenthic primary productivity: Species-specific variation in migratory rhythms and photosynthetic efficiency in mixed-species biofilms, *Limnology and Oceanography*, 50, 755-767
- Underwood, G. J. C. and Barnett, M. (2006). What determines species composition in microphytobenthic biofilms? In: Kromkamp, J., de Brouwer, J. F. C., Blanchard, G. F., Forster, R. M. and Creach, V. [Eds.] *Functioning of microphytobenthos in estuaries*. Royal Netherlands Academy of Arts and Sciences, Amsterdam, the Netherlands, pp. 121-138
- Varela, M. (1982). Catálogo florístico de las diatomeas bentónicas de las costas de Galicia, *Collectanea Botanica*, 13, 987-996
- Van Raalte, C. D., Valiela, I. and Teal, J. M. (1976). The effect of fertilization on the species composition of salt marsh diatoms, *Water Research*, 10, 1-4
- Vilbaste, S., Sundbäck, K., Nilsson, C. and Truu, J. (2000). Distribution of benthic diatoms in the littoral zone of the Gulf of Riga, the Baltic Sea, *European Journal of Phycology*, 35, 373-385
- 渡辺仁治 (2005). 淡水系総生態図鑑: 群集解析に基づく汚濁指数DAI<sub>po</sub>, pH耐性能. 内田老鶴圃, 東京
- Watanabe, S., Katayama, S., Kodama, M., Cho, N., Nakata, K. and Fukuda, M. (2009). Small-scale variation in feeding environments for the Manila clam *Ruditapes philippinarum* in a tidal flat in Tokyo Bay, *Fisheries Science*, 75, 937-945
- Werff, A. van der (1960). Die Diatomeen des Dollart-Ems-gebietes, *Verhandelingen van het Koninklijk Nederlands geologisch mijnbouwkundig genootschap, Geologische serie*, D 19

- Whitton, B.A., John, D.M., Kelly, M.G. and Haworth, E.Y. (2003). A coded list of freshwater algae of the British Isles. Second Edition. . . World-wide Web electronic publication
- Wilkinson, V. (1981). Production ecology of microphytobenthic populations in the Manukau Harbour, Unpublished Master's thesis, University of Auckland, New Zealand
- Williams, R. B. (1964). Division rates of salt marsh diatoms in relation to salinity and cell size, *Ecology*, 45, 877-880
- Witkowski, A., Lange-Bertalot, H., and Metzeltin, D. (2000). Annotated Diatom Micrographs. Edited by Horst Lange Bertalot. Volume 07: Diversity - Taxonomy - Identification: DIATOM FLORA OF MARINE COASTS, Volume 1. Iconographia Diatomologica, Koeltz Scientific Books, Koenigstein, Germany
- Witkowski, A., Pilzen, M., Kort, R., Rhiel, E., Wawrzyniak- Wydrowska, B., Lange-Bertalot, H., Bak, M. and Daniszewska, G. (2004). Investigations on the seasonal succession of Wadden sea inhabiting diatoms at Dangast (North sea, German bight) over a one year period, *Vie et Milieu*, 54, 181–189
- Wulff, A., Sundbäck, K., Nilsson, C., Carlson, L. and Jonsson, B. (1997). Effect of sediment load on the microbenthic community of a shallow-water sandy sediment, *Estuaries*, 20, 547-558
- 山口征矢 (2011). 赤潮・基礎生産, 「東京湾 人と自然のかかわりの再生」, 東京湾海洋環境研究委員会 (編), 恒星社厚生閣, 東京, 107-110
- 山口征矢・柴田佳明 (1979). 東京湾における基礎生産の現況, 沿岸海洋研究ノート, 16, 106-111
- 山口一岩 (2011). 温帯沿岸域における底生微細藻類の生物量と生産量, 日本ベントス学会誌, 66, 1-21
- Yamaguchi, H., Tsutsumi, H., Tsukuda, M., Nagata, S., Kimura, C., Yoshioka, M., Shibamura, S. and Montani, S. (2004). Utilization of photosynthetically produced

organic particles by dense patches of suspension feeding bivalves on the sand flat of Midori River estuary, Kyushu, Japan, Benthos Research, 59, 67-77

山本民次 (2009). 沿岸海域生態系における底生微細藻の役割, 沿岸海洋研究, 47, 3-10

Yun, M. S., Lee, S. H. and Chung, I. K. (2010). Photosynthetic activity of benthic diatoms in response to different temperatures, Journal of Applied Phycology, 22, 559-562

# Plate I

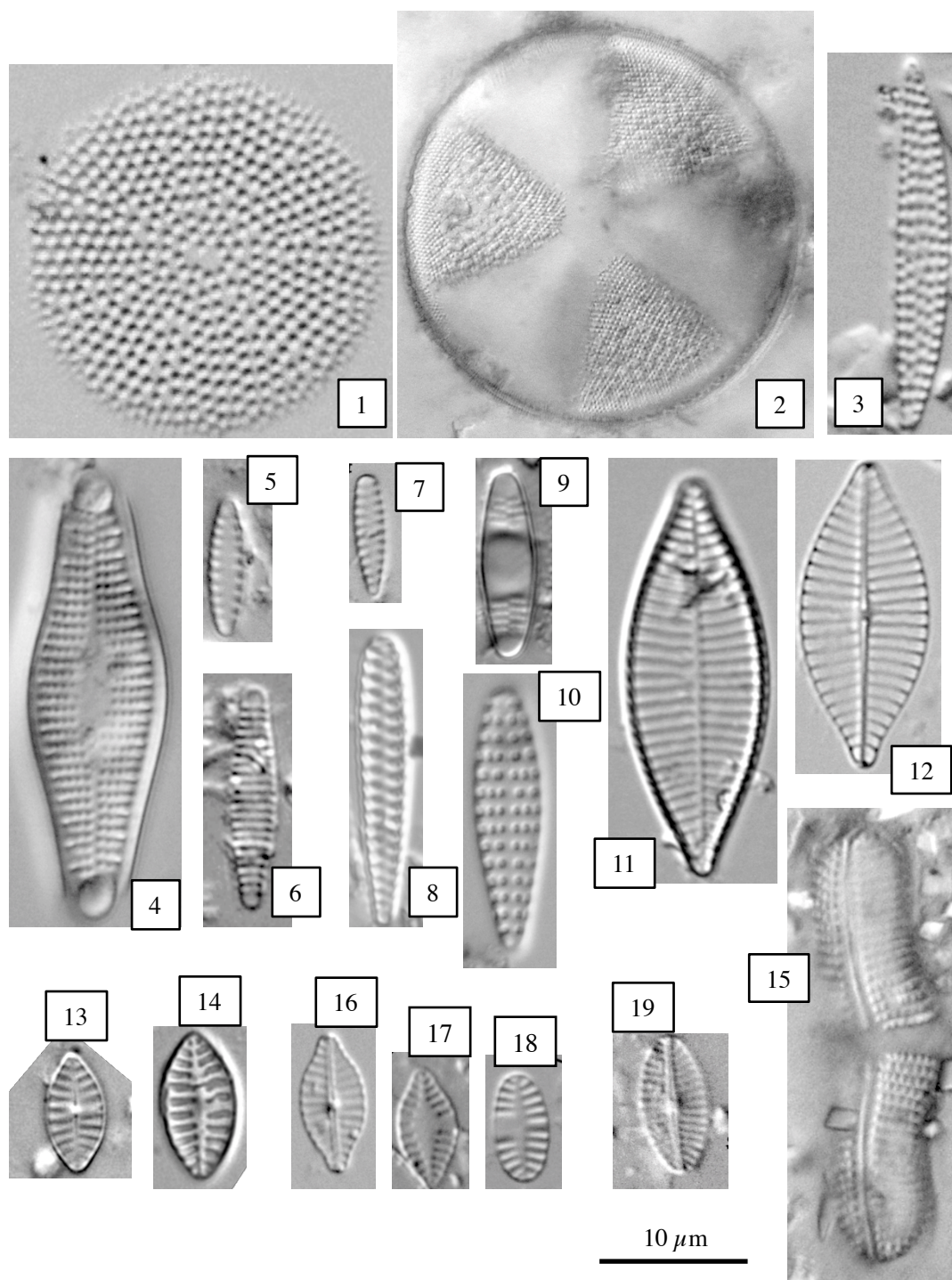


Fig. 1 *Actinocyclus* cf. *normanii*; Fig. 2 *Actinoptychus* *senarius*; Fig. 3 *Campylosira* *cymbelliformis*; Fig. 4 *Dimeregramma* cf. *minor* var. *nana*; Fig. 5 *Flagilaria* cf. *bronkei*; Fig. 6 *Flagilaria* sp.; Fig. 7 *Opephora* *minuta*; Fig. 8 *Opephora* *mutabilis*; Fig. 9 *Plagiogramma* cf. *pulchellum*; Fig. 10 *Trachysphenia* *australis* var. *australis*; Fig. 11, 12 *Achnanthes* cf. *delicata*; Fig. 13, 14 *Achnanthes* *hauchiana*; Fig. 15 *Achnanthes* *inflata* var. *elata*; Fig. 16, 17 *Planothidium* *delicatulum*; Fig. 18 *Planothidium* *deperditum*; Fig. 19 *Planothidium* cf. *quadripunctatum*

## Plate II

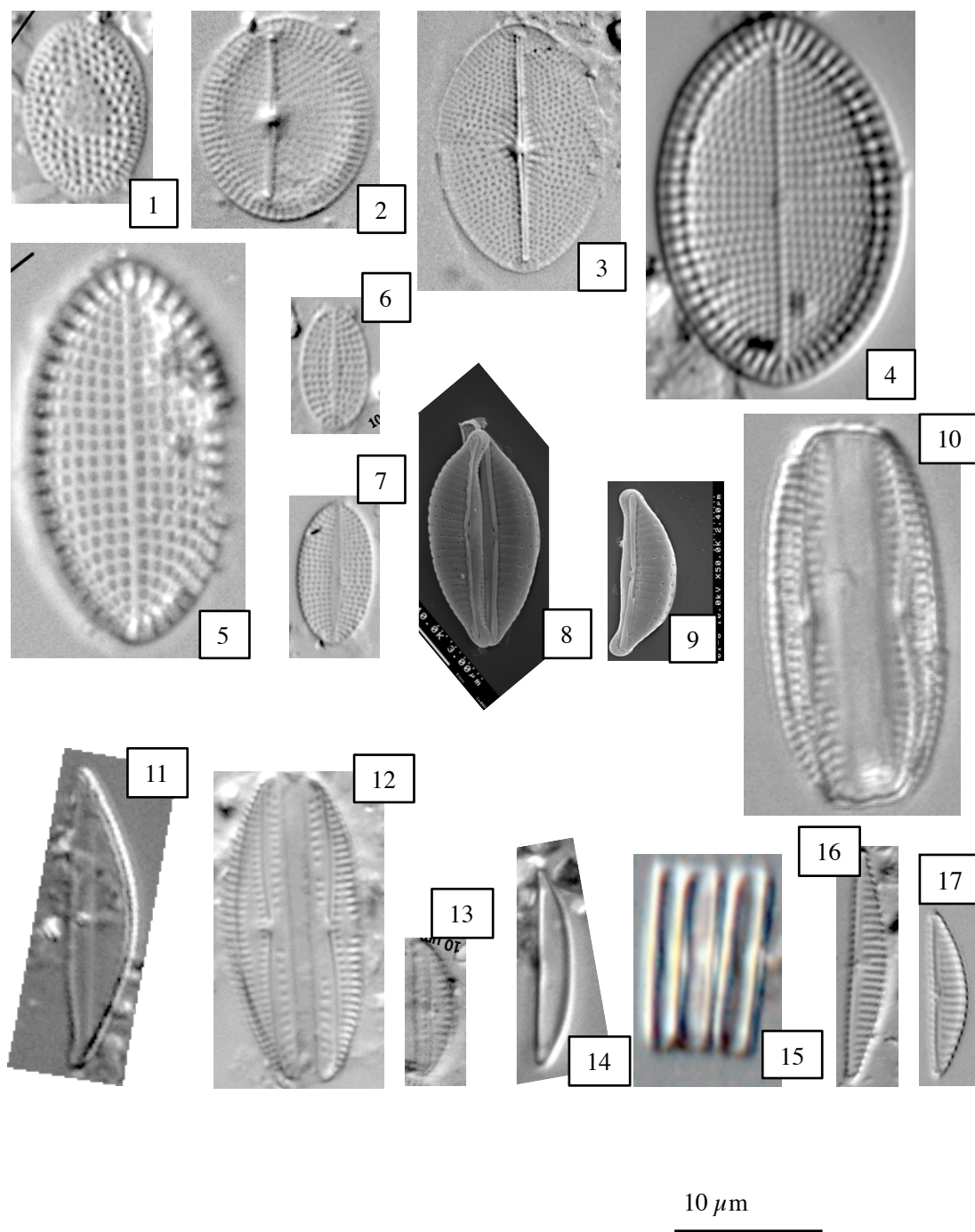


Fig. 1, 2 *Anorthoneis vortex*; Fig. 3 *Cocconeiopsis orthoneoides*; Fig. 4 *Cocconeis sctellum*; Fig. 5 *Cocconeis* cf. *stauroneiformis*; Fig. 6, 7 *Cocconeis* sp. 1; Fig. 8, 9 *Amphora acutiuscula*; Fig. 10 *Amphora copulata*; Fig. 11 *Amphora laevissima*; Fig. 12 *Amphora marina*; Fig. 13 *Amphora* sp. 1; Fig. 14, 15 *Catenula adhaerens*; Fig. 16, 17 *Seminavis* sp.1



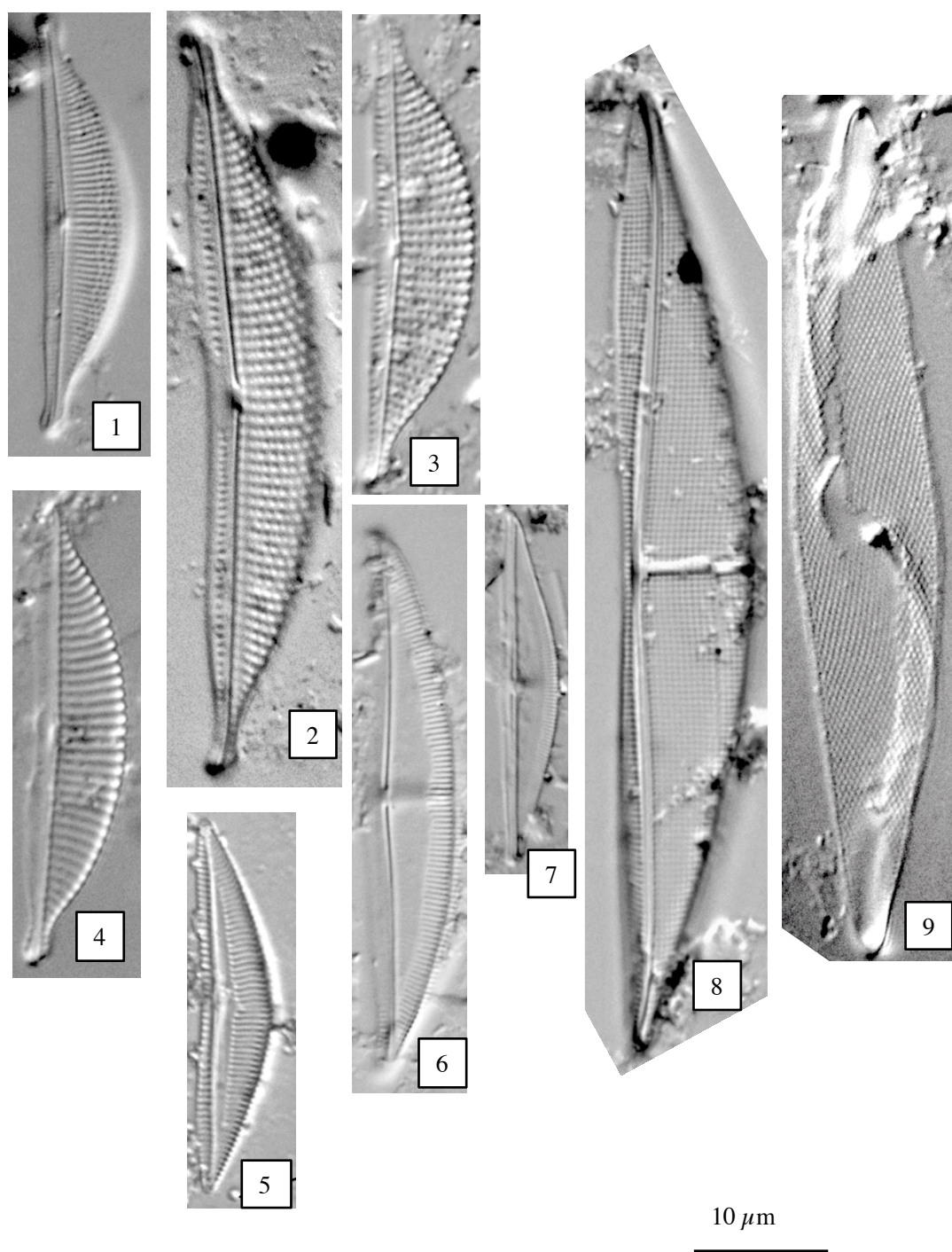


Fig. 1 *Amphora coffeaeformis*; Fig. 2 *Amphora holsatica*; Fig. 3 *Amphora rechardiana*; Fig. 4 *Amphora* cf. *pseudoholsatica*; Fig. 5 *Amphora strigosa*; Fig. 6 *Amphora graeffeana*; Fig. 7 *Amphora* cf. *graeffeana*; Fig. 8 *Amphora longa*; Fig. 9 *Amphiphora* sp.

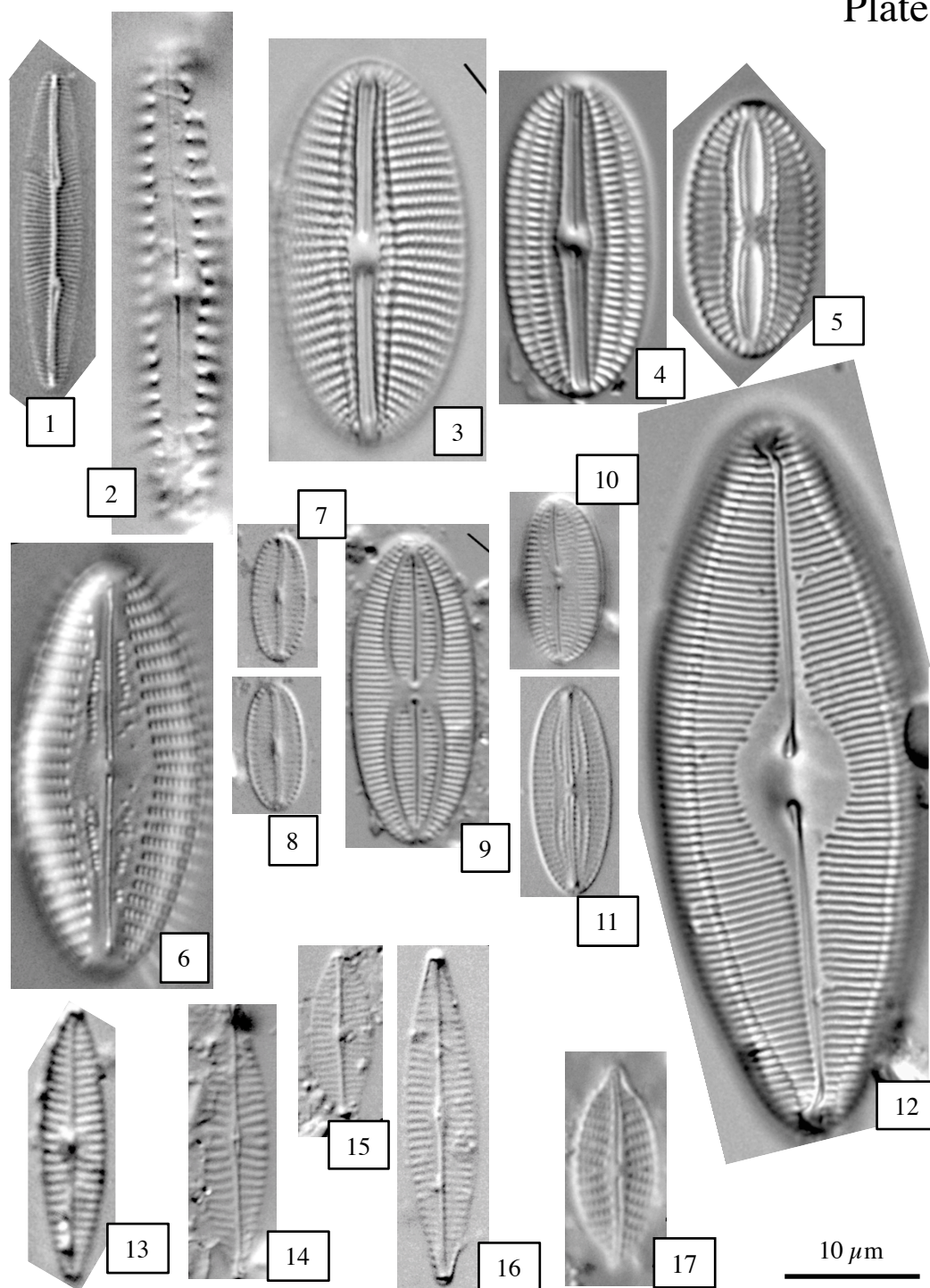


Fig. 1 *Berkeleya rutilans* ; Fig. 2 *Biremis ambigua*; Fig. 3 *Diploneis smithii* var. *smithii*; Fig. 4 *Diploneis* cf. *notabilis*; Fig. 5 *Diploneis* cf. *papula*; Fig. 6 *Lyrella* sp.; Fig. 7, 8 *Fallacia arenaria*; Fig. 9 *Fallacia forcipata*; Fig. 10 *Fallacia schoemaniana*; Fig. 11 *Fallacia tenera*; Fig. 12 *Caloneis brevis*; Fig. 13 *Navicula agnita*; Fig. 14 *Navicula salinicola*; Fig. 15, 16 *Navicula flagellifera*; Fig. 17 *Navicula platyventris*



# Plate V

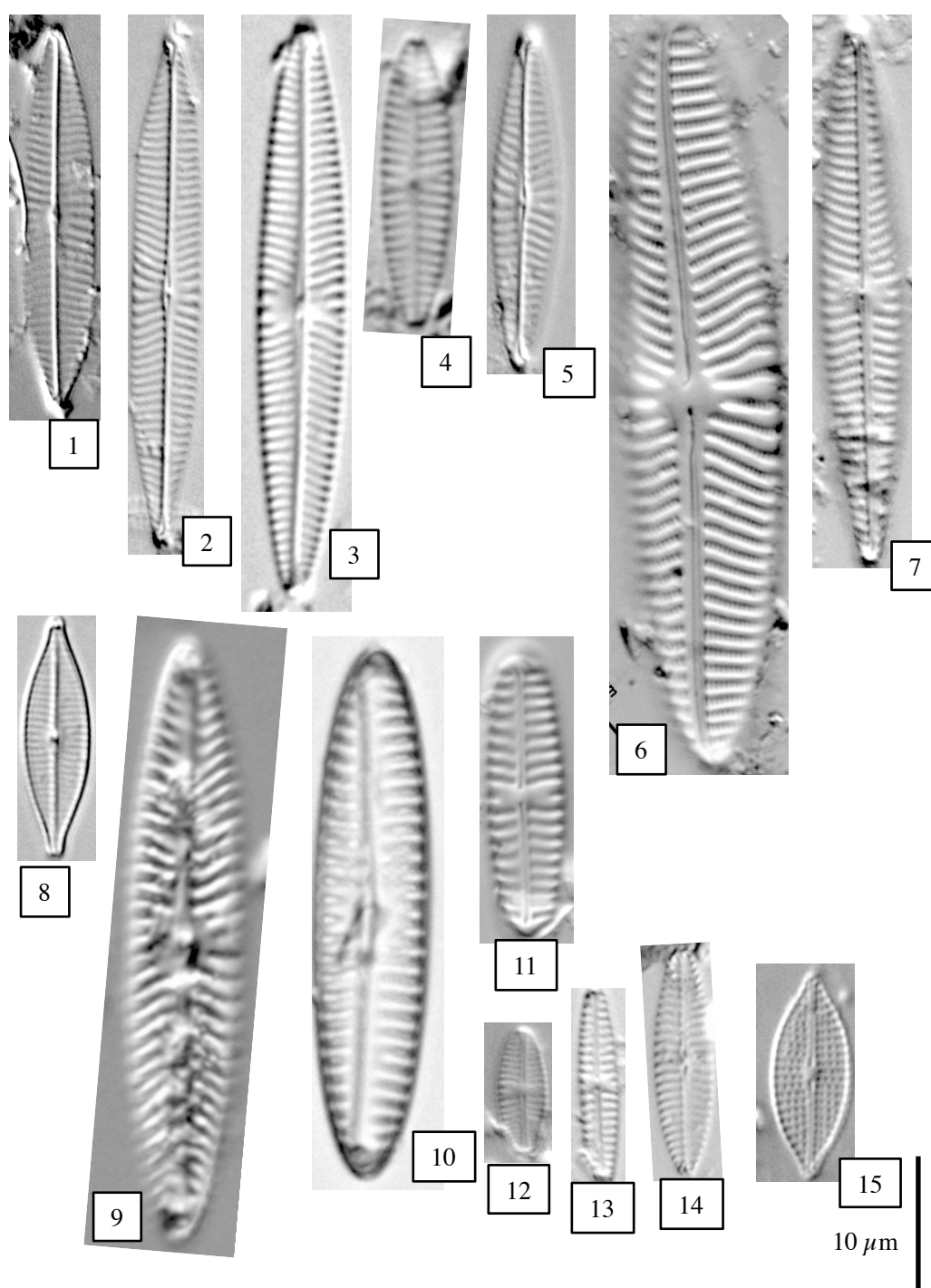


Fig. 1, 2 *Navicula arenaria* var. *rostellata*; Fig. 3 *Navicula* cf. *cari*; Fig. 4 *Navicula* cf. *vekhovii*; Fig. 5 *Navicula cincta*; Fig. 6 *Navicula digitoradiata*; Fig. 7 *Navicula eidrigiana*; Fig. 8 *Navicula gregaria*; Fig. 9 *Navicula inflexa*; Fig. 10 *Navicula obtusangula*; Fig. 11 *Navicula perminuta*; Fig. 12 *Navicula seminulum*; Fig. 13 *Navicula wasmundii*; Fig. 14 *Navicula* sp. 1; Fig. 15 *Navicula* sp. 2

# Plate VI

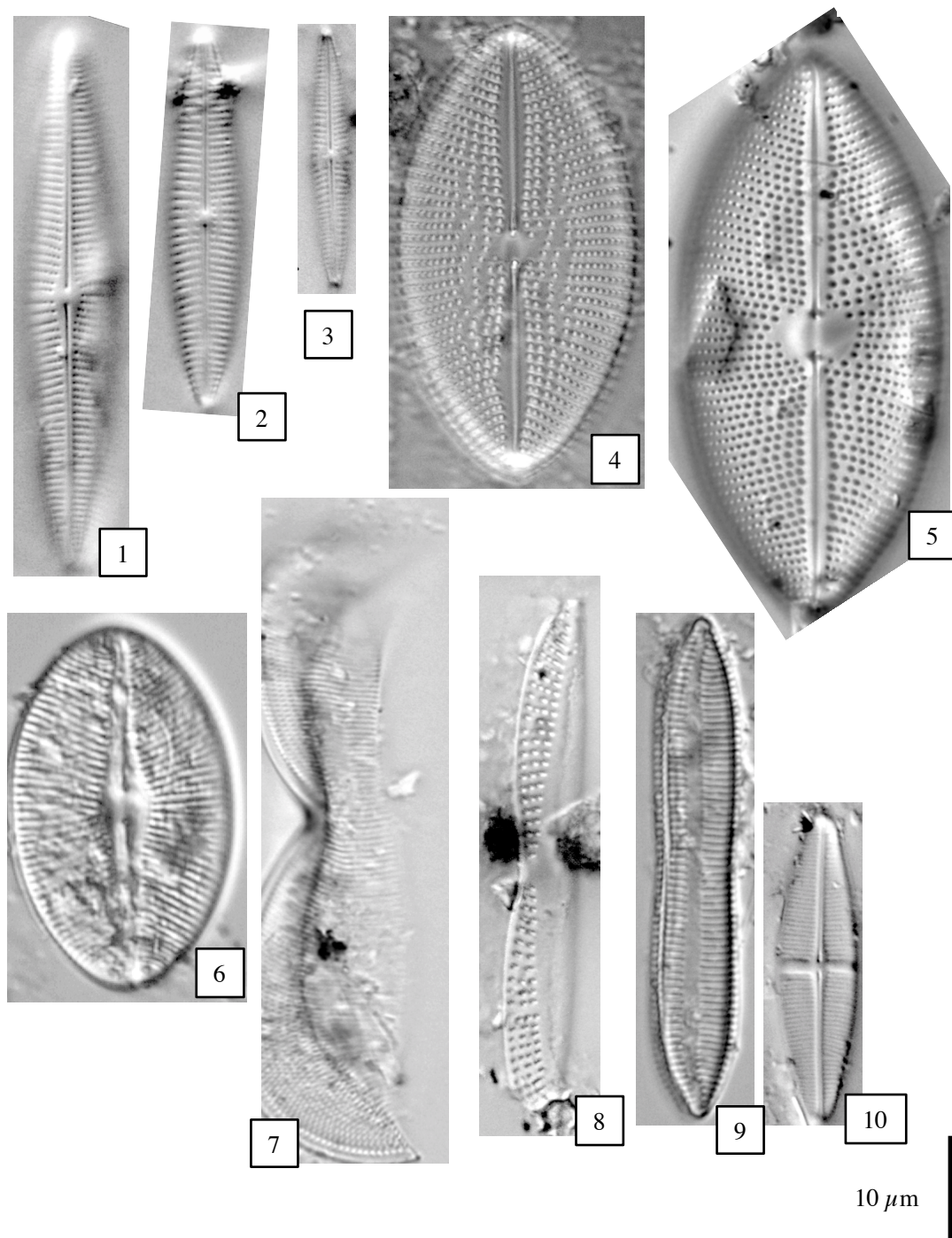


Fig. 1 *Parlibellus cruciculoides*; Fig. 2 *Parlibellus* sp. 1; Fig. 3 *Parlibellus* sp. 2; Fig. 4 *Petroneis granulata*; Fig. 5 *Petroneis marina*; Fig. 6 *Navicula?* sp. 3; Fig. 7 *Entomoneis paludosa* var. *paludosa*; Fig. 8 *Entomoneis* ? sp.; Fig. 9 *Tryblionella apiculata*; Fig. 10 *Stauroneis dubitabilis*

# Plate VII

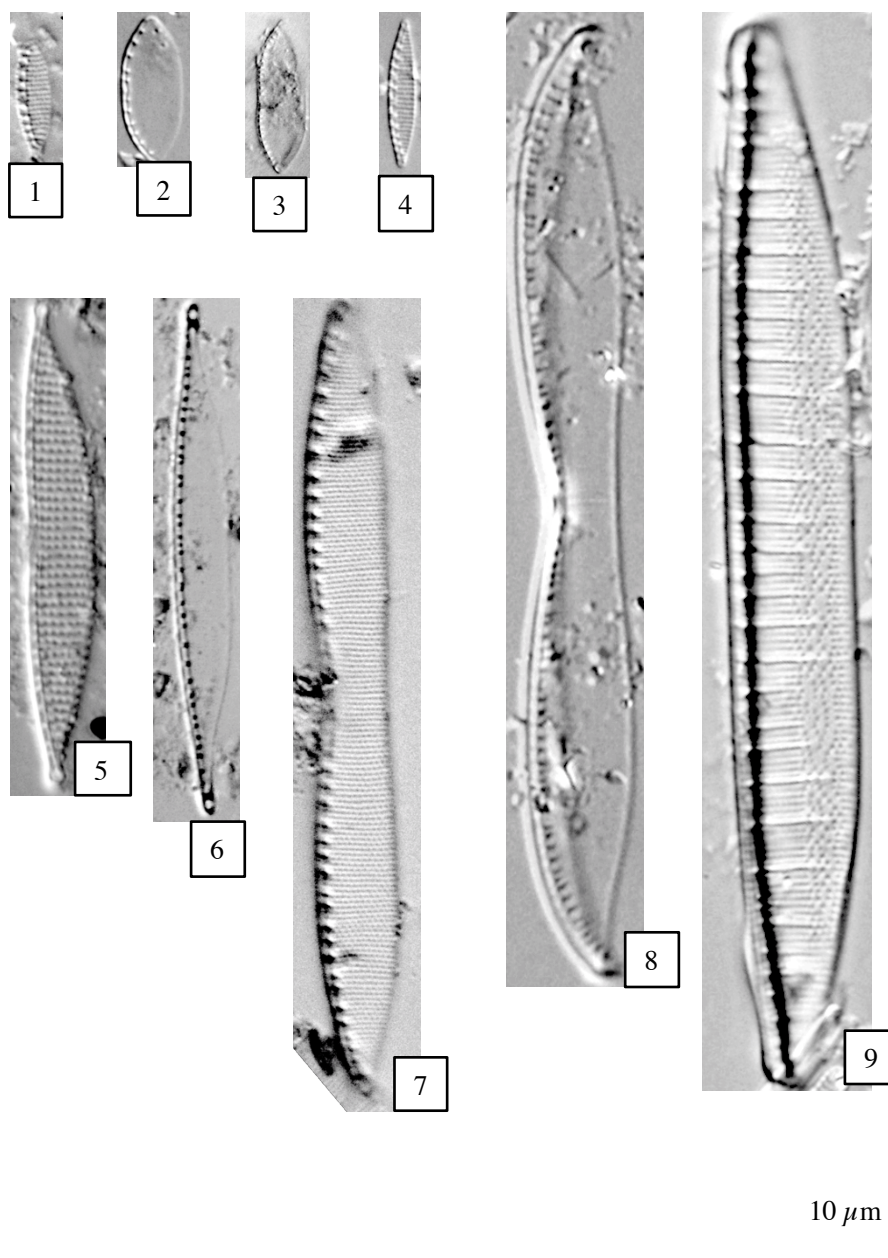


Fig. 1 *Nitzschia frustulum* var. *subsalina*; Fig. 2 *Nitzschia laevis*; Fig. 3 *Nitzschia persuadens*; Fig. 4 *Nitzschia supralitorea*; Fig. 5 *Nitzschia* cf. *distinctepunctata*; Fig. 6 *Nitzschia* cf. *lanceolata*; Fig. 7 *Nitzschia littorea*; Fig. 8 *Nitzschia* cf. *pellucida*; Fig. 9 *Nitzschia* cf. *fluminensis*



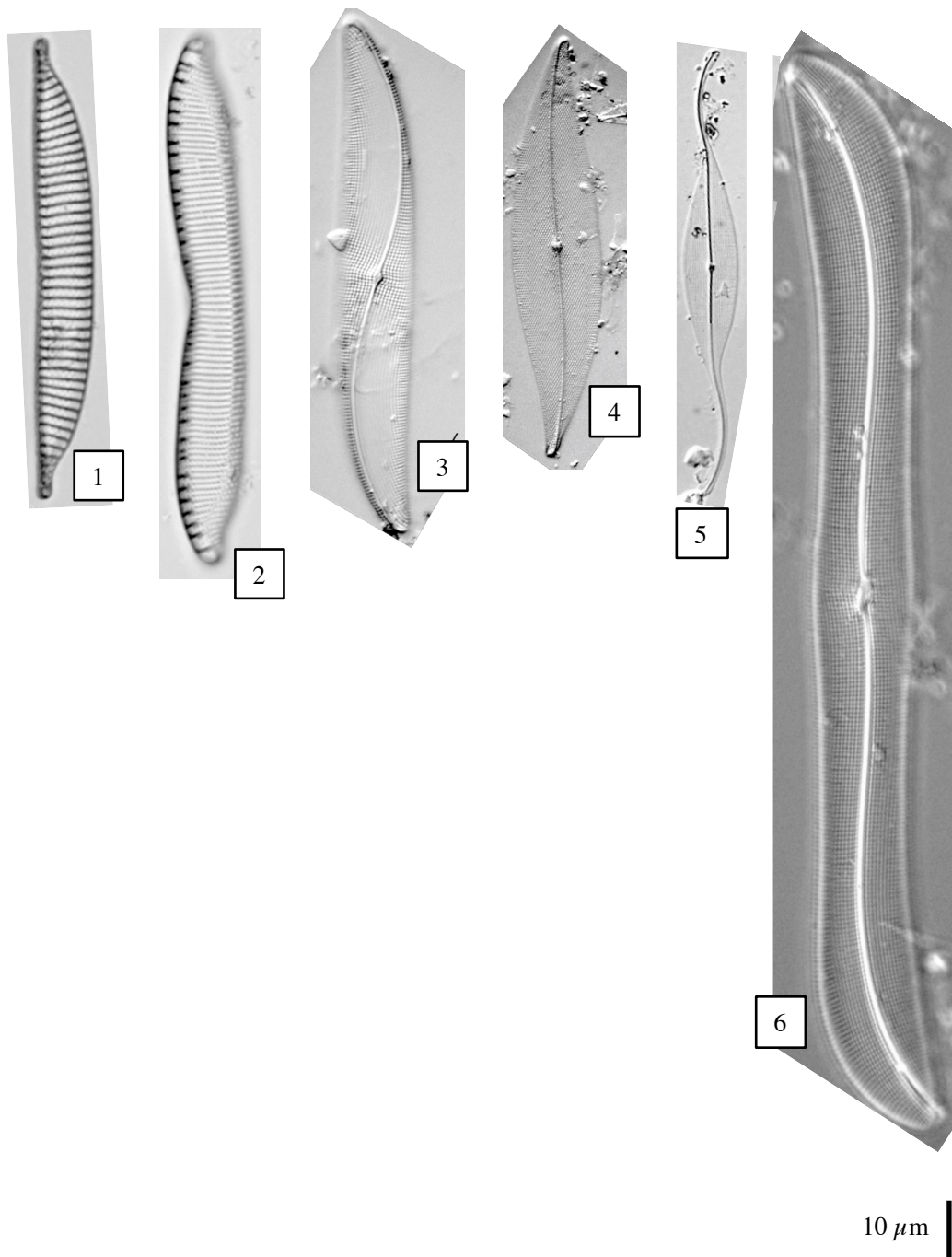


Fig. 1 *Hantzschia marina*; Fig. 2 *Hantzschia virgata*; Fig. 3 *Donkinia recta*;  
Fig. 4 *Pleurosigma aestuarii*; Fig. 5 *Gyrosigma fasciola*; Fig. 6 *Gyrosigma balticum*

# Plate IX

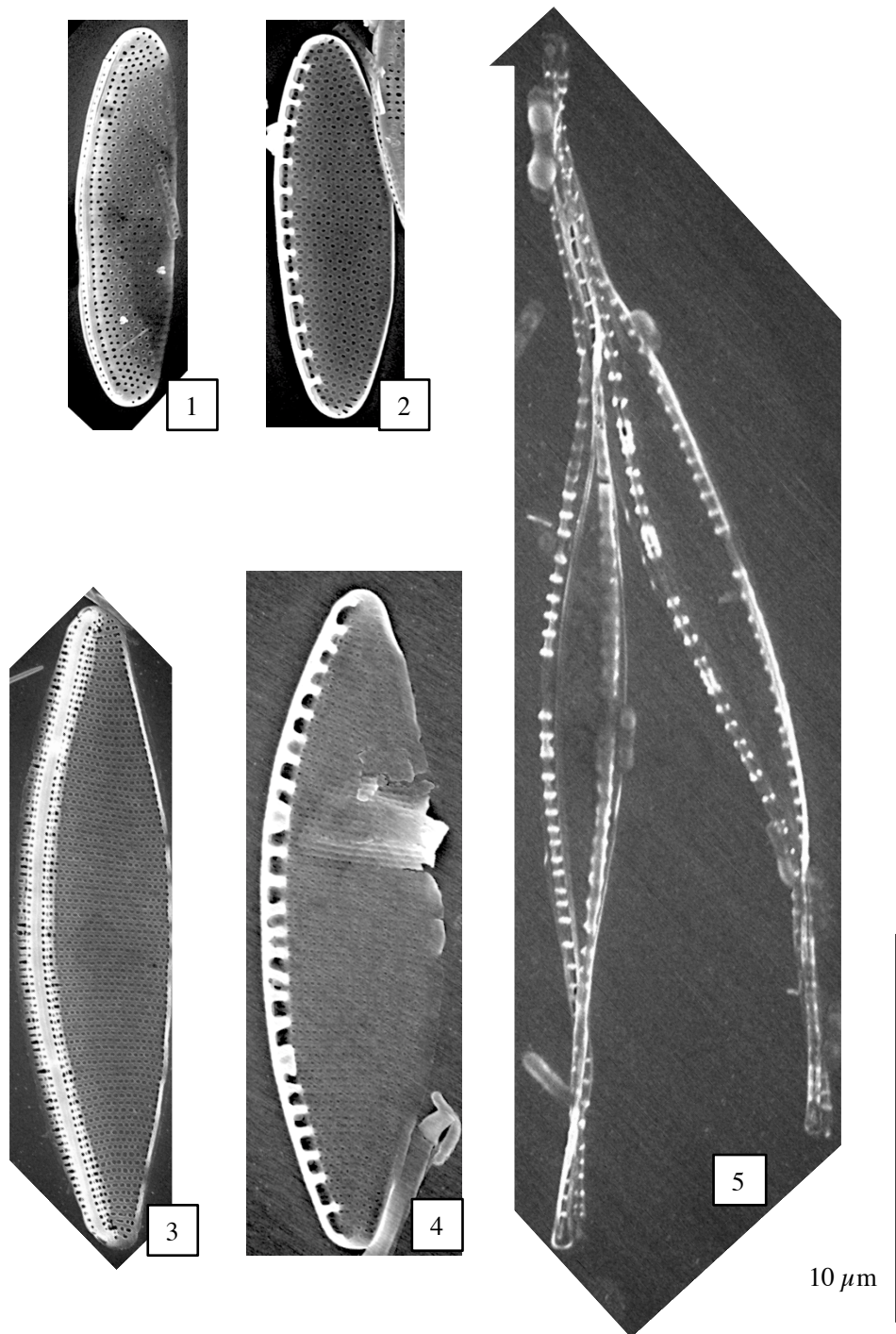


Fig. 1, 2 *Nitzschia aurariae*; Fig. 3, 4 *Nitzschia* sp. 2; Fig. 5 *Cylindrotheca closterium*