

2008年度 修士論文

2009年2月27日 提出

英国メナイ海峡における
ヨーロッパイガイ (*Mytilus edulis*) の
餌料環境に関する研究

Studies on the Food Environment
of Blue Mussel (*Mytilus edulis*)
in the Menai Strait, UK

東京大学大学院新領域創成科学研究科
自然環境学専攻 海洋生物圏環境学分野

076744 森岡 裕詞

2008年度3月修了

指導教員 木村 伸吾

目次

第1章 緒言	
1-1 二枚貝養殖と環境収容力	1
1-2 二枚貝の食性と餌料環境を調べる研究	2
1-3 ヨーロッパイガイとその養殖生産	3
1-4 メナイ海峡とヨーロッパイガイ養殖	4
1-5 目的	5
第2章 試料と方法	
2-1 調査地および期間	6
2-2 物理観測	6
2-2-1 音響ドップラー流速計観測	6
2-2-2 CTD 観測	7
2-3 試料の採集	7
2-3-1 懸濁態有機物	7
2-3-2 底生珪藻と大型底生藻類	8
2-3-3 ヨーロッパイガイ	8
2-4 クロロフィル a 濃度分析	9
2-4-1 2007年5月	9
2-4-2 2008年7月	9
2-5 有機炭素・窒素の濃度と安定同位体比分析	9
2-5-1 前処理	9
2-5-2 本分析	10
2-6 データ解析と統計処理	10
第3章 結果	
3-1 メナイ海峡の海洋物理構造	11
3-1-1 流速と流向	11
3-1-2 塩分と水温	12
3-2 POM パラメータの変動と海水流動	13
3-3 安定同位体比の分布と変動	15
3-3-1 POM の季節的・地理的変動	15
3-3-2 底生藻類の安定同位体比分布	16
3-3-3 ヨーロッパイガイの安定同位体比分布およびその変動	16
第4章 考察	
4-1 メナイ海峡におけるヨーロッパイガイの餌料環境変動と POM の組成	17
4-1-1 海峡内の干潟とその一次生産力	17
4-1-2 季節的・地理的な一次生産機構の変動	19
4-1-3 POM の組成と起源	20
4-2 ヨーロッパイガイの餌資源とその構成の変動	21
4-3 まとめと今後の課題	24
謝辞	
引用文献	

第1章 緒言

1-1 二枚貝養殖と環境収容力

養殖が漁業生産に占める割合は、最近 40 年で大きく増加した。国際連合食糧農業機関 (FAO)によると 1970 年に全漁業生産の 3.9%を占めるのみだった養殖生産は、2005 年には 4780 万 t(内水面養殖を含む)に達し、全世界の漁業生産のおよそ3分の1を占めるに至った。その中で、二枚貝を主とする無脊椎動物の養殖も大きく増加し、1990 年から 2000 年にかけての増加率は 11.6%に達している。2004 年の FAO の統計によると、二枚貝養殖の中で最も生産量が多いのはカキで、殻を除いた重量で年間 460 万 t が生産されており、アサリやザルガイ類、イガイ類が続いている。

順調な養殖生産の一方で、養殖海域における環境悪化が漁場老化として報告されるようになってきた。魚類に代表される給餌養殖では、残餌や糞の堆積、可溶成分の溶解などによって慢性的な汚濁負荷がもたらされており、餌料転換効率が 10~30%のため、投入された有機物の大半が当該水域の有機物負荷となる(古谷 2006)。二枚貝の養殖は、餌料供給を天然に頼っているが、それでも糞など廃棄物の蓄積によって底質が悪化する。楠木(1981)は、日本におけるカキ養殖漁場の劣化報告として、清石・富山(1942)による 1939 年の浜名湖におけるカキ斃死原因調査が最初であろうとしている。清石・富山(1942)以降、Ito & Imai (1955)が初めて漁場老化現象を具体的に挙げており、カキの老廃物が海底に堆積し、底質は有機物に富み、硫化水素を多量に含むようになると報告している。二枚貝養殖による漁場老化現象はカキ養殖に限らず、英虞湾における貧酸素に伴うアコヤガイの斃死現象(上野 1964, 澤田・谷口 1965; 1967)や、サロマ湖や噴火湾における赤潮や貧酸素水塊の発生がホタテガイ養殖に起因する可能性を示唆している(横山 2000, 園田ら 2002)。老廃物による漁場老化は二枚貝養殖場において慢性化しており(園田ほか 2002)、貧酸素水塊の発生やそれに伴う硫化水素の発生、一次生産の低下による餌不足によってしばしば大量斃死を引き起こすようになった(楠木 1981)。このような養殖海域の漁場老化問題は、環境収容力を超えた過密養殖に原因があるとされている。

環境収容力は様々な意味で用いられるが、本研究では、古谷(2006)による「持続的な生産を可能にする養殖密度の最大値」という定義で用いる。環境収容力は本来、限定された空間内における個体群成長に関する概念であるが、持続的な生物資源利用の議論の鍵とされ、持続的な養殖生産のためには現場の環境収容力に基づく適切な養殖管理が必要である。環境収容力の評価には、物質循環の定量的な把握が必要とされ、餌料供給を現場環境に依存する二枚貝養殖では、その餌料環境が環境収容力に大きな影響を与える。このため、二枚貝養殖にとって過密養殖は、漁場老化問題が顕在化しなくとも餌不足を招き、大量斃死につながる。

1-2 二枚貝の食性と餌料環境を探る研究

二枚貝の環境収容力を知るために、食性と餌料環境に関する研究は重要である。二枚貝養殖に代表される無給餌養殖では、養殖対象とする生物が、何を、どのくらい食べているのかという情報が、対象生物の成長量に直接関係し、海域の物質循環における重要な因子となるからである。二枚貝の食性と餌料環境は、過去さまざまな手法で研究されてきた。消化管内容物の研究は、餌を同定するためによく行われてきたが、二枚貝の体サイズが小さいことや微細藻類を同定する難しさ、水管からの吸い込みと同化の関係の不明確さなどの問題点を抱えている(Dubois et al. 2007)。胃内容物を分析する手法以外のイガイ科二枚貝の食性と餌料環境の研究では、生息地周辺の水塊を漂う懸濁態有機物(Particulate Organic Matter: POM)を採集しクロロフィル濃度やタンパク質含量などのパラメータと貝の成長を比較した研究例(Sara et al. 1998)や、プランクトンなどの群集構成を生息域別やその周辺などと比較した研究例(Noren et al. 1999, Maar et al. 2007, Nielsen & Maar 2007, Trotter et al. 2007; 2008)、脂肪酸を用いた研究例 (Shin et al. 2008, Wong et al. 2008)、実際に餌を給仕し開口度や濾過速度などの摂餌行動との関係性を探った研究例(e.g. Okumus et al. 2002, Riisgard et al. 2003, Wong & Levinton 2005)、また、珍しい例では、ビデオモニタリングによって自然環境下の貝の摂餌行動とそれに影響を与える環境因子の研究(Saurel et al. 2007)など、多種多様な研究例がある。これらの中でも、近年急速に発展し用いられるようになった手法に、安定同位体比を用いるものがある。これは一次生産者がその種や生息環境によって異なる同位体比を持つことが分かり、さらに捕食者も一定の割合で濃縮しながら餌生物の同位体比を反映することが明らかになったためである。このことを利用して餌と想定される生物の同位体比をエンドメンバーとし捕食者の同位体比を、混合モデルを用いて解析することにより、何を、どのくらいの割合で同化しているのかということが定量的に判別できるようになった。この安定同位体比を用いる手法は現在、生態系の食物網を解析する研究に広く用いられている。二枚貝の研究例では Riera & Richard 1996, Kang et al. 1999; 2003, Kasai et al, 2005; 2006, Yokoyama & Ishii 2005; 2007, Nadan & Himmelman 2006, Riera 2007 など、多くの報告がある。これらの研究のほとんどは、植物プランクトンと底生微細藻類、陸起源有機物や大型底生藻類のデトライタスを餌であるとして炭素・窒素の安定同位体比を単独あるいは両方用いて、餌生物の寄与を判断している。この安定同位体比を用いた手法によって、特に干潟域に生息する二枚貝に対する底生微細藻類の重要性が明らかになってきた(Riera & Richard 1996, Kang et al. 1999,2003, Riera 2007)。

また、二枚貝の餌料環境に大きな影響を与える因子のひとつに海水流動が挙げられる。一般に、二枚貝類は移動能力に乏しく、自発的な索餌行動が制限されるため、餌の供給の多くを海水流動に伴う移流と拡散に頼っている。このため、海洋物理学的側面からも、二枚貝の摂餌について研究されてきた(Riisgard & Randlov 1981, Riisgard 1998, Tweddle et al. 2005)。また、海底摩擦によって生じる乱流は、水柱をかき混ぜることで表層の懸濁態有機物を海

底付近へ輸送する役割(Wildish & Kristmanson 1979)だけでなく、海底に堆積する有機物や底生微細藻類を水柱へ再懸濁させる役割も持っている。海底摩擦によって生じる乱流の強さは流速に比例して大きくなるが、実際の実験や観測においても流速が早まると水中を漂う底生微細藻類が増えるという報告がある(Jonge & Bergs 1987, Lucus et al. 2001)。この乱流が二枚貝の摂餌に与える影響も注目され、研究が行われている(e.g. Lassen et al. 2006, Tweddle et al 2005)。

1-3 ヨーロッパイガイとその養殖生産

ヨーロッパイガイ(*Mytilus edulis* Linnaeus 1758)は、イガイ目イガイ上科イガイ科に属する二枚貝である。日本では、ムール貝という俗称で呼ばれることが多い。北大西洋北部に広く分布しており、潮間帯で幅広く見られる。ヨーロッパイガイは塩分、乾燥・水温・溶存酸素などに幅広い適応能力を持っているだけでなく(Seed & Suchanek 1992)、付着基質も岩や石から砂底、泥底、死貝の殻まで利用するため(Seed 1976)、様々な場所で見られる。*Mytilus* 属の貝は成長が速く、その成長速度はケルプ群落や熱帯雨林に匹敵すると考えられている(Seed & Suchanek 1992)。イガイの形成するイガイ礁は、イガイ生体だけでなく堆積物やゴミなどの集積したものであるが、微小生息場所と栄養性に富んだ環境を構築する(Ragnarsson and Raffaelli 1999)。ヨーロッパイガイなどのイガイ礁は、底生生物に限らず、プランクトン群集にも影響を与えているという報告もあり(Maar et al 2007)、生態系におけるヨーロッパイガイの働きは複雑に絡み合っている。

ごく近縁の種には、ムラサキイガイ(*Mytilus galloprovincialis*)があり、同種は世界中の温帯に外来種として分布を広げ日本にも広く分布する。両者は殻の形、大きさ、外套膜の色などがわずかに異なるが、容易に交雑するため形態学的に判別することは極めて難しい。しかし近年、肉や足糸の4種のタンパク質によって見分ける方法が利用されている(McDonald et al. 1991, Gosling 1992)。また、最近では2つの遺伝子マーカーMe15/16を利用して、ポリメラーゼ連鎖反応(PCR)法による *M. edulis* と *M. galloprovincialis*、*M. torrossulus* の *Mytilus* 属3種の交雑に関する遺伝子頻度の研究が行われている(Inoue et al 1995, Rawson et al 1996, Gosling et al. 2007)。日本に分布するムラサキイガイは、長年ヨーロッパイガイであると誤認されてきたが、この分子生物学的手法によってムラサキイガイであると確認された。ヨーロッパの北大西洋沿岸部においてヨーロッパイガイとムラサキイガイの分布域が重なり雑種が出現する海域は、南はフランス西海岸から北はスコットランド北部まで幅広い(Skibinski et al 1983, Gosling 1992)。しかし、Irish海では、Gosling et al. (2008)によって、ヨーロッパイガイだけが生育しムラサキイガイが認められないとの報告があり、Gosling et al. (2008)は冬季から春季にかけて Irish海と大西洋とをつなぐ水道部に水温フロントが生じることでアイルランド北岸や南岸に生息するムラサキイガイが侵入できないのではないかと考察している。

ヨーロッパイガイは、盛んに養殖がおこなわれる水産上の重要種となっている。FAO の統計資料によると、2002 年の全世界におけるヨーロッパイガイの生産量は約 44 万 t である。1991 年から 2002 年にかけて、生産量は 29% 増大したが、年による変動が大きい。フランスの生産量は安定しており、イギリスやアイルランドの生産量は増大した一方で 2 大生産地のオランダやスペインでは変動が大きく、これが世界全体におけるヨーロッパイガイ生産の大きな変動をもたらしている (FAO 2007)。フランスとオランダがその 2 大生産国であるが、最近ではイギリスやノルウェー、特にカナダとアイルランドの生産量の増大が目覚ましく、将来的にこれらの国の割合が増加すると予想されている。ヨーロッパでは市場へ新鮮で高い品質のイガイ供給を求める声が強くなり、市場価格は高い (FAO 2006)。取引価格は、2000 年におけるイギリスで 1t あたり 1200~1550 US ドルであった (FAO 2006)。中国におけるアサリ (*Ruditapes philippinarum*) の取引価格が 1t あたり 500 US ドルであることを考えると、いかに高いかが分かる。しかし、1985 年から 2000 年にかけての 15 年間でヨーロッパの古くからあるイガイ養殖場では、その生産がピークに達しているか、減少傾向であり、イギリスの主な生産地であるウェールズや北アイルランド、スコットランドにおいてもその傾向が見られ、新たな養殖法が模索されている。

1-4 メナイ海峡とヨーロッパイガイ養殖

メナイ海峡はイギリス中部、北ウェールズの北西端に位置する Anglesey 島とイギリス本島 (Britain 島) に挟まれた海峡である (図 1)。両海峡口はともに Irish 海に通じ、北側は Liverpool 湾、南側は Caernarfon 湾にそれぞれ面している。海峡の全長はおよそ 30 km、幅は、最も広い海峡北口で約 8 km、海峡中部以南では狭くなり、約 0.8~2 km になる。海峡の最も狭い海域は、Swellies と呼ばれる海峡中央部と南口であり、その部分では約 300 m である。メナイ海峡の特徴のひとつとして、大きな潮位振幅とそれによって駆動される速い潮流が挙げられる。メナイ海峡は、非常に特徴的な海洋環境を持つがゆえに、海洋物理構造に関する研究が 1960 年代より盛んに行われてきている。メナイ海峡の潮位振幅は、大潮時で最大 7 m、小潮で約 3.3 m に達し (Beaumaris 近辺)、比較的潮汐振幅の小さい海峡南部の Caernarfon でもおよそ 5 m と 1.5 m である (Data from Bangor Univ.)。海峡内の最強流速は、幅の狭い Swellies と海峡南口で、大潮時に 2.5ms^{-1} 以上に達する (Rippeth 2002)。海峡のほとんどで、底質は泥底か砂底であるが、Swellies では、岩礁底になっている。海峡北部と南部には、広大な干潟が広がっているが、このうち、Lavan Sands は野鳥の特別保護区に設定されており、その面積は合計 2642.98 ha に及ぶ (JNCC 2000)。

メナイ海峡が通じている Irish 海は、北海の 3 分の 1 しか水産資源の漁獲がない (Brander & Dickson 1984)。その理由について、研究はほとんど進んでいないが、仔魚の再加入の成功率が低いからではないかと考えられている (Edwards & Bulkill 1995)。Irish 海では、生態系におけるエネルギーフローのうち $5 \mu\text{m}$ 以上の大きさの珪藻からカイアシを通じたエネルギーフロー

が小さいことが示唆されている(Cushing 1989)ほか、Coombs et al (1994) は、Irish 海の POM にはデトライタスが多く、バクテリアから原生動物を経由する腐食連鎖が卓越するために、小さなサイズのカイアシ類が優先し魚類の餌料環境が悪いのではないかと考察している。一方で、ヨーロッパイガイをはじめとした二枚貝類の生産は盛んに行われており、その生態系の理解に注目が集まっている。

イギリスにおけるヨーロッパイガイの生産のほとんどは、ウェールズで行われており、中でもメナイ海峡における生産は年間 7,000~12,000t に及び、イギリス全体のイガイ生産量の半分以上を占める(Saurel et al. 2004)。2003 年におけるメナイ海峡のイガイ生産量は 11,000t であった。メナイ海峡におけるヨーロッパイガイの生産は、広大な干潟で行われており、Bangor Flats と呼ばれる海峡北部の扇形に広がった干潟の扇中央にあたる地域が主たる養殖場となっている。南側の干潟でも養殖は行われているが、その生産量は年間 250t 前後と小規模である。その養殖は、次のように行われている。まず 10mm 程度の稚貝を、イギリス国内外のイガイ稚貝漁場で採集し、適切な密度になるように干潟の潮間帯へ散布する。イギリス国内の主な稚貝漁場にはメナイ海峡の南に位置する Caernarfon 湾や、Liverpool 湾北東の Morecambe 湾、メナイ海峡北東部の Conwy 湾や南ウェールズの Caldey 島や Swansea 湾が存在している。1 年半を経過すると、成長を促進するために潮下帯へ移し、出荷サイズである殻長 45mm 以上になるとドレヅジで回収し、市場へ出荷する。全体を通じた養殖期間は、およそ 2 年半である(Pillay 1993)。最初に潮間帯にて養殖するのは、カニやヒトデによる未成貝への捕食圧を低減するためであり、ある程度捕食圧に耐えるようになってからは、成長を促進させるため、摂餌可能な時間帯の長い潮下帯へ移動させている。

メナイ海峡でヨーロッパイガイの養殖を行っている企業は 5 社あり、このうち Myti Mussel 社と Deepdock 社の 2 社が生産の大半を占める。Myti Mussel 社が所有する養殖場面積は、潮間帯が約 90ha、潮下帯が約 50ha である。Myti Mussel 社によると、2005 年に捲かれた稚貝の量は 1,147t、そのほとんどはイギリス海峡と Port Fynon で採取された稚貝であった。また、2003 年と 2004 年のように、イギリス国内産だけでなく、南アメリカから稚貝を輸入していた年もある。Myti Mussel 社の養殖密度は種苗区で 1ha あたり 50t、その他の潮間帯と潮下帯では 1ha あたり 100t である。成長速度は、1 年目で 25mm 未満、2 年目で 35-40mm 未満、3 年目で 55mm 未満に成長する。

1-5 目的

上述したようにメナイ海峡におけるヨーロッパイガイの養殖は、極めて重要な産業と言え、過密養殖による漁場老化や大量斃死を防ぐ手段を講じる必要があると考えられる。また、その高い生産量を支えるメカニズムを解明することは、今後の持続的資源利用に大きく貢献するものと考えられる。

先に述べたように二枚貝養殖海域の環境収容力の評価には、餌料環境の調査が必要不可欠

である。一次生産の大きさがヨーロッパイガイの環境収容力に影響を与えるとする研究が多く (VanStralen & Dijkema 1994, Aure et al. 2007)、メナイ海峡においても一次生産がイガイの餌料環境と環境収容力に対して大きな影響を与えていると考えられる。メナイ海峡のヨーロッパイガイの餌料環境に関する既往研究には Tweddle et al. (2005)や Saurel et al. (2007)があるが、餌料環境が十分に明らかになっているとは言い難い。これらの研究では、海峡中央部の養殖場に主眼を置いており、養殖場における餌料環境構築要因が、海峡全体に及ぶものなのか、それとも養殖場に限定されるものなのか明らかでない。Tweddle et al. (2005) 残差流と滞留期間、クロロフィル濃度と塩分の上昇が同期することから Liverpool 湾からの一次生産流入が、イガイへの主要な餌料供給であると推定しているほかに、一次生産に関する知見はなく、特に海峡内部の一次生産に関する情報が不足している。海峡内部の一次生産に関して、海峡北部に広がる干潟に大量の底生珪藻が生育していると考えられるが、既往研究においては養殖されるヨーロッパイガイの餌資源に対して、その関与の可能性を指摘しながらも明らかになっていない。

本研究ではヨーロッパイガイの餌料環境を明らかにするために、まず、餌と考えられる POM の指標としてクロロフィル a 濃度(Chlorophyll-a: Chl.a)、懸濁態有機炭素濃度 (Particulate Organic Carbon: POC)、懸濁態有機窒素濃度(Particulate Organic Nitrogen: PON)およびそれらの安定同位体比から、POM の量的、質的な面から餌料環境の評価を行う。

これらに加えて、移動能力に乏しさから餌料供給に海洋物理構造が強く関与していることを考慮し、餌の種類や濃度だけでなく、基礎的な海洋物理観測(水温・塩分・流速)を行い海峡内の流動構造を把握する。海峡の流動構造と、Chl.a、POC、PON の時系列変化とを比較することで、移流による餌料供給の様子と、海峡内部の一次生産の可能性について考察する。また、懸濁態有機物、底生珪藻と底生大型藻類、ヨーロッパイガイの安定同位体比を解析し、ヨーロッパイガイの餌資源の構成を明らかにし、それぞれの餌資源としての定量的な評価を行うことを目的とする。

第 2 章 試料と方法

2-1 調査地および期間

本研究は、イギリス中部北ウェールズに位置するメナイ海峡(Lat. 53.1°~53.3°N, Long. 3.95°~4.32°W)にて各種観測及び試料の採集を 2007 年 5 月 15 日から同年 5 月 23 日までの期間と、2008 年 7 月 24 日から同月 28 日までの期間に行った。各種観測と採取した試料の詳細は、以下の項で説明する。

2-2 物理観測

2-2-1 音響ドップラー流速計観測

音響ドップラー流速計(Acoustic Doppler Current Profiler: ADCP)による流速観測は、2007年5月16日～23日に行った。2007年5月では、海峡内に5つの観測線を設定し、観測ボートに設置したADCPを用いて、測線上で周回を重ねながら連続13時間の流動観測を行った(図2)。観測線は、1回の周回が1~1.5時間になるように設定し、Line-2とLine-3は、観測した時間によって、一部観測線が異なる。これは、潮位の高い時間帯は観測ボートが干潟上まで進出し、観測を行うことが可能であったためである。Line-2では、悪天候のため約8時間の観測しかできなかったため、後述する調和解析にはデータを使用していない。用いたADCPは、船底装備型 Teledyne RD Instruments 社製 Workhorse ADCP 1.2MHzである。流速観測セルは、海面下1.45mから0.5m間隔で58層を設定し、5秒おきに流速を測定して海底までの深度別流速プロファイルを得た。

2-2-2 CTD 観測

CTD観測は2007年5月16日～23日と2008年7月25日に行った。2007年の観測では、ADCPの各観測線上に観測点を設定し、ADCP観測の周回で測点上を通過するごとにCTD観測を行い、各測点につき1~1.5時間毎の計13時間の時系列データを5測点で得た(図2)。CTDは、船上のウインチで海底まで投下し、0.5秒おきにデータを採集した。観測項目は、圧力[dBar]・塩分[psu]・水温[°C]の3項目である。2008年7月25日の観測におけるCTD測点は2007年と同様に5点を設定し、海峡内の憩流時刻が海域によってずれてゆくことを利用して、海峡内を移動しながら各測点につき日中2回ずつ、憩流時に観測を行った。CTDは手動で海中へ投下し、海面下1mから1m毎に水深12mを最深として、海底までデータを記録した。観測項目は2007年と同様、圧力[dBar]・塩分[psu]・水温[°C]である。Line-2上のSt-2では、一部の時間帯に西側の滞筋部分だけでなく、中央寄りの部分でも観測を行った。

2-3 試料の採集

2-3-1 懸濁態有機物

懸濁態有機物は、CTD観測と同時に採取した海水から採集した。2007年の観測では、表層の海水を、バケツを用いて3L採水し、Line-2上に位置するSt-2では、荒天のために8時間しか連続観測ができず、またその観測間隔も0.3~1.2時間と不定期であったため、M2潮汐周期当たりの平均を算出するには不適であると判断し、考察において一部のデータを使用していない。2008年の観測では、2007年同様に表層の海水を、バケツを用いて採集したほかにニスキ採水器を用いて海底上1mから採水した。採取した海水は、透明なポリエチレン製コンテナに入れて研究室まで持ち帰った。

持ち帰った海水は、2000~1000mlをナイロン製の目合い250 μ mのプレフィルターを通して大きな粒子を除いたのちに、あらかじめ500°Cにて有機物を除去し、計量した口径47mmのWhatman GF/Fガラス繊維フィルターで懸濁態粒子を濾別した。試料を保持したフィル

ターは、前処理まで-20°C未満で冷凍保存した。得られた試料から、懸濁態有機炭素および窒素濃度(POCとPON)とその安定同位体比の分析を行った。

2-3-2 底生珪藻と大型底生藻類

底生珪藻と底生大型藻類3種を採取し、安定同位体比分析へ供試した。

底生珪藻は、2008年7月24日と28日に採取した表層堆積物から分離・採集した。堆積物の採取地点(BA-1~BA-4)を、図3aに示す。それぞれの採取地点から、表層約0.5cmの厚さの堆積物約500mlを、ステンレス製の薬さじを用いて採取した。採取した堆積物は、ビニールパックに詰めて持ち帰った。底生珪藻の分離手法は、珪藻の走光性を利用する Riera & Richard (1996)の手法を参考にした。採取した堆積物は、バット上に広げ、その上に目合い100 μ mのナイロンネットをはさんで粒径100~250 μ mに揃えた川砂を厚さ1cm程度になるように広げた。バットは、上から100Wの白熱電球で照らし、川砂の乾燥を防ぐため、バットにはラップを張り、GF/Fフィルターによって濾過された海水を霧吹きで吹き付けた。24h後、濾過海水を用いて川砂へ移動してきた底生珪藻を、蒸発皿上に再懸濁させ、川砂の粒子が入らないように上澄み部分を、POM試料同様に有機物を除去したGF/Fフィルターで受けて採集した。採集したフィルターは、-20°C未満で保存した。

2007年5月18日に、海峡中央部にある栈橋付近の岩場(BA-2)から、大型底生藻類 *Ascophyllum nodosum* (褐藻)と *Chaetomorpha* sp (緑藻)および *Ulva* sp (緑藻)を採集した。*A. nodosum*は、海峡中央部の岩礁域の潮間帯によくみられ、*U. sp*は干潟域の潮間帯によくみられた。採集したこれらの藻類は、海水で洗った後、オーブンをを用いて65°Cで12h以上乾燥させ、アルミ箔で包み、前処理まで常温でドライボックス内に保存した。

2-3-3 ヨーロッパイガイ

ヨーロッパイガイは、2007年5月16~23日と2008年7月24、26日に採集した。2007年のサンプリングでは、海峡内の15地点から採集し、2008年の採集では、海峡内の14地点から採集した(図3b・3c)。最終地点のうち、2007年のSite-1、Site-14と2008年のSite-1、Site-2、Site-3、Site-11、Site-12、Site-13を除く採集地点では、干潟の潮間帯から採集した。2007年のSite-1と2008年のSite-16は、沈没船に付着していたイガイを採集し、2007年のSite-14と2008年のSite-12は、栈橋に付着していたイガイを採集したものである。2008年のSite-2、Site-3、Site-11、Site-13では、ブイに付着していた個体を採集した。採集した海域ごとの変動を比較するため、2007年の採取地点を5つの区域 north area (NA; Site 1 and 2); The mussel bed (MB; Site 3 and 4); The northern central area (NC; Site 5-8); The southern central area (SC; Site 9-12); The south area (SA; Site 13~15))に区分し(図3b)、2008年の採取地点も、海峡北側(North Field : NF, Site16~23)と南側(South Field : SF, Site23~29)で区分した(図3c)。

各採集地点からは、ヨーロッパイガイ4~15個体を手で採集した。採集したイガイは、付

着していたフジツボや多毛類を除去したのち、65°C のオーブンで 24h 以上乾燥させて日本まで持ち帰り安定同位体比分析へ供試した。分析の前処理までは、ドライボックス内にて常温下で保存した。

2-4 クロロフィル a 濃度分析

2-4-1 2007 年 5 月

CTD 観測と同時に採集した海水から、海水中のクロロフィル a 濃度の分析を行った。試水 200ml を、GF/F ガラス繊維フィルターを用いて吸引濾過した。濾過後のフィルターは、アルミ箔に包み、前処理まで-20°C 未満で保存した。2007 年の試料における前処理と測定は、JGOFS のクロロフィル蛍光分析手法 (Holm-Hansen 法) に基づく。この手法は、アセトンを用いて、フィルター上の懸濁物からクロロフィル a を抽出し、蛍光光度計(10-AU fluorometer / Turner Design)にて蛍光強度を測定し、濃度へ換算するものである。

Line-2 における観測では、POM と同様の理由にて、考察の一部でデータを使用していない。

2-4-2 2008 年 7 月

前年同様に、CTD と同時に採取した海水 200ml を、GF/F ガラス繊維フィルターで濾過し、フィルターを分析まで-20°C 未満で保存した。2008 年の試料の分析には、ジメチルホルムアミド (DMF) と Welschmyer 法を利用した。まず、10ml 容のガラス製バイアルに解凍したフィルター試料と DMF5ml を注入し、5°C の暗所にて 24h 静置し、色素を抽出した。その後、蛍光光度計(10-AU fluorometer / Turner Design)を用い、Welshmeyer 法にて測定し、濃度へ換算した。この Welshmeyer 法は、Holm-Hansen 法と比較してクロロフィル b やフェオ色素など、他の色素の影響を受けにくい特徴がある(Welshmeyer 1994)。

2-5 有機炭素・窒素の濃度と安定同位体比分析

2-5-1 前処理

POM と底生珪藻のフィルター試料と、大型底生藻類の試料は、分析を行う前に無機炭素の除去を行った。フィルター試料は解凍後、シャーレに広げ、まずオーブンをういて 60°C にて 24h 乾燥させた。乾燥させた試料は塩化ビニール製の密閉容器内に濃塩酸の入ったビーカーとともに 24h 静置することで、塩酸蒸気による炭酸塩の除去を行った。その後、水酸化ナトリウムの入ったシャーレを同封した負圧下のデシケーター内で脱塩酸処理を 72h 行い、再び60°Cのオーブンで24h乾燥させた。乾燥させたフィルター試料は、秤量後、SANTIS 社製のスズ製コンテナ(20 × 8 mm)に梱包し、錠剤形成機を用いて、50kgm⁻³ 未満の圧力をかけて圧縮し、フィルターに含まれる空気を抜いた。

大型底生藻類は乳鉢で粉碎後、エッペンチューブに入れ、1N 塩酸を 0.5ml 注入して炭酸塩の除去を行った。CO₂ による泡が出なくなったことを確認後、パスツールピペットを用いて

過剰な塩酸を吸い出し、ドラフト内で 24h 風乾後、60°C のオーブンで乾燥させた。乾燥させた試料 1mg を秤量し、SANTIS 社製のスズ製コンテナ(8 × 5mm)に梱包した。

ヨーロッパイガイは、閉殻筋を採取し、試料として分析へ供試した。閉殻筋を採取する際、海水や汚れの影響を軽減するため、貝柱の表面組織は除去し、中央部の筋肉組織のみを採取した。採取した筋肉は、ハサミで刻み細分化した。ヨーロッパイガイ試料の一部 40 個体分については、試料を、脱脂処理を行うものを行わないものに分け、脂質が同位体比へ与える影響を検討した。脱脂処理は、以下の手順にて実施した。まず、エッペンチューブに試料を適量取り分け、クロロホルム：メタノール(1:1)の混合溶媒を 1.5ml ずつ分注した。分注後、蓋を閉めて 24h ほど静置し、有機溶媒を新しいものに入れ替える工程を 2 回繰り返した。有機溶媒は、パストゥールピペットで除去した。この工程ののち、80°C に加熱したホットプレート上で有機溶媒を蒸発させ、さらに 65°C のオーブンで 24h 以上乾燥させた。試料は、大型底生藻類同様に 1mg を秤量後、SANTIS 社製のスズ製コンテナ(8 × 5mm)に梱包し分析へ供試した。

2-5-2 本分析

POC・PON の測定、および安定同位体比の測定は、CHN コーダー連結式の安定同位体比用質量スペクトル分析機で行った(Flash EA - Confro-III - DELTA^{plus}XP, Flash EA: CE INSTRUMENTS, DELTA^{plus}XP: Finigun Mat)。前処理で調整された試料は、燃焼管へ導入され 1000°C で燃焼し酸化クロムによって効率的に酸化され、CO₂ と NO₂ になる。このときに生じる硫黄・ハロゲン化合物は、塩化銀コバルトによって取り除かれる。その後、NO₂ は還元銅によって N₂ へ還元され、CO₂ とともに Confro-III を経由して DELTA^{plus}XP へ導入され、測定される。キャリアガスには、ヘリウムを使用した。得られたピーク面積から濃度を算出するためと安定同位体比を補正するために、標準物質として、グリシン C₂H₅NO₂ を使用した。

得られた窒素と炭素の同位体比は、一般に千分率を用いて標準試料との差分で表される($\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$: 式 1)。

$$\delta(X) = \left[\left(\frac{R_{\text{sample}}}{R_{\text{standard}}} \right) - 1 \right] \times 1,000 \quad (\text{式 1})$$

炭素同位体比の標準試料として Vienna PeeDee Belemnite (VPDB) が、窒素同位体比の標準試料としては大気中の N₂ が用いられている。

2-6 データ解析と統計処理

各 Line の ADCP による流速データから、海峡の滞筋部分の流速データを抽出し、M2 潮汐周期(12.45h)による調和解析を行い、残差流成分を算出した。既往研究(Tweddle et al. 2005、

Saurel et al 2007)において、メナイ海峡ではM2分潮成分が卓越することが報告されている。流速データを抽出した海域(Rf-1~Rf-7)は、図 3d に示す。それぞれの抽出海域に用いたデータセットは、Rf-1 と Rf-2 には Line-1、Rf-3 と Rf-4 には Line-3、Rf-5 には Line-4、Rf-6 と Rf-7 には、Line-5 の観測データを使用した。また、Tidal excursion を式 2 によって算出した。

式(2)

ここで、Vmax は最大流速、T は M2 潮汐周期(12.45h)である。

POC と Chl.a を用いて、POM に占める植物プランクトンバイオマス比(RPB: Rate of Phytoplankton Biomass)を、炭素ベースに算出した。算出に使用した式を以下に示す。

$$RPB = \frac{r [\text{Chl.a}]}{[\text{POC}]} \times 100 (\%) \quad (\text{式 3})$$

ここで、r は植物プランクトンの炭素バイオマス：クロロフィル濃度の比である。本研究では r=35 としたが、この値はメナイ海峡において Tweddle et al. (2005)が使用している。

2007 年の観測で得られた POC、PON、Chl.a、の各濃度と POC:PON 比(C:N 比, mol:mol)および RPB、窒素・炭素の安定同位体比の場所ごとの比較には、一元配置分散分析(one way ANOVA)と Post Hoc test として Tukey HSD 検定を用い、統計処理を行った。また、各パラメータの時系列の相関を、Spearman の順位相関検定を用いて検定した。統計処理には、SPSS 13.0 for Windows を使用した。

第3章 結果

3-1 メナイ海峡の海洋物理構造

3-1-1 流速と流向

ADCP による流速観測の結果、メナイ海峡における潮流の最大流速は、海峡北出口の Puffin 島との水道部から海峡中部の養殖場近傍にかけて(Line-1~Line-3)で約 0.6ms⁻¹、海峡中央部(Line-4)で約 1.3ms⁻¹、海峡南部(Line-5)で約 0.8ms⁻¹、海峡南口部分で約 1.0ms⁻¹であった(図 4)。流向は、海峡の方向に沿って約 6 時間周期で変化しており、既往文献同様に M2 分潮が卓越していることが示された(図 4)。

図 6 は、満潮 3 時間前、満潮時、満潮 3 時間後、干潮時の各測線における流動方向とその大きさを示す。観測日の違う各 Line の流速・流向を、潮時に統一して比較したところ、転流時刻が海峡内を北から南へ移動するようにならなっていることが分かった(図 5・6)。また、メナイ海峡の満潮・干潮の時刻は、北と南で約 1 時間のずれが生じる(南部の Carnarfon では、中部の Beaumaris と比較しておよそ 1 時間早い)のに対し、海峡北部における転流は満潮・干潮時刻の約 2 時間後であった。海峡中部の養殖場近傍(Line-3)では、満潮・干潮の 3 時間後に転流が生じていた。この 3 時間のずれは、既往研究(Tweddle et al. 2005, Saurel et al. 2007)

においても観測されている。その後、海峡中央部(Line-4)では、満潮・干潮の約 5 時間後に転流が観測され、海峡南部では、干満と転流がほぼ同期していたが、転流の方向と干満の時刻との関係は、海峡北部と反対になっている。

残差流は、海峡の北半分と南半分でその流向が異なっていた。海峡北部では、北東向きに流れていたが、海峡中央部以南では南西向きに流れており(表 1)、中央部を境に水が反対方向へ流出しているように見受けられる。Rf-1 において、残差流の流向が、他の北部の地点と比較して東西方向が逆転しているのは、水道部が北西を向いているためである。海峡中央部(Rf-5)の残差流速は、 0.145ms^{-1} と算出され、これは Harvey (1967)による、Woodhead sea-bed drifter を用いた観測や、Simpson et al. (1971)の電磁流速計を用いた残差流速の計算結果($0.10\sim 0.15\text{ms}^{-1}$)と一致する。メナイ海峡における残差流は、卓越する北東風によって駆動され、海峡北東口から南西口へ向かって流れる(Simpson et al. 1971)とされてきたが、この観測によって定常状態では海峡中央部を境に異なる方向に流れていることが分かった。流出する海水は、おそらく干潟上を海峡北口から流入する海水によって補われている。過去の観測では、海峡中央部の Rf-5 付近のみで観測が行われており、これを海峡全体に適用したために今回の結果と異なる見解が生じたと考えられる。

3-1-2 塩分と水温

観測期間中におけるメナイ海峡の塩分は 2007 年 5 月と 2008 年 7 月でともに 32.4psu～33.4psu の範囲であった。一方で水温は、2007 年 5 月では $12\sim 14^{\circ}\text{C}$ の範囲にあり、2008 年 7 月では $16.1\sim 18.3^{\circ}\text{C}$ であった。

2007 年 5 月の観測では、St-3 と St-4 で低水温・低塩分である傾向が認められたが(図 7)、2008 年の観測では、海峡中央部にこのような傾向は認められない(図 9)。このことから、この傾向は 2007 年の観測を行った際に測点によって観測日が異なることに起因するもので、メナイ海峡特有の性質ではないと考えられる。

2007 年 5 月の各測点(St-1～5)における塩分と水温の観測中の時系列変化を図. 7 に示す。St-1 における観測では、北流から南流へ転じる午前 10 時の前後 3 時間ほど、塩分が 33.1psu から 32.8psu まで低下する様子が認められた (図 7a)。同時刻の水温には、ほとんど変化はなく 13°C 前後で推移していたが、満潮を迎えて南流から北流へ転じる直前の 15 時ごろ、 13.8°C 前後まで上昇した (図 7a)。この変化は、海峡東側の干潟域からの暖水の侵入によるものである (図 6)。St-3 では、観測開始当初、32.75～32.8psu で推移していたが、南流が始まって約 2.5 時間後に 32.9psu まで上昇した(図 7b)。その後はゆるやかに 32.8psu まで低下した。塩分の上昇は、海峡北口から、海峡外部の高塩分水塊の流入によるものと考えられる。一方、水温には塩分の上昇とともに、 0.3°C 低下した以外に目立つ変化はなかった。St-4 では、塩分が北流最強時に 32.7psu から 32.5psu まで低下したが、北流から南流へ転流後、再び 32.7psu まで回復した(図 7c)。水温は $12.0\sim 12.5^{\circ}\text{C}$ 前後で推移したが、目立った動きは認められな

った(図 7c)。St-5 では 32.8 ~33.0psu の間を小刻みに変化していたが、北流から南流へ転ずる 1.5h 前に 33.3psu を記録した(図 8d)。水温も観測当初 13.2°C であったのが緩やかに上昇し、塩分のピークと同時に最高値の 14°C を記録した。その後は、緩やかに低下した(図 8d)。St-5 において、塩分と水温のピークの時間帯は、北東流期の終わる直前であったことから、この塩分の水温の変化は、海峡南西口外側に位置する水塊の流入に対応すると考えられる。

TS ダイアグラムは、メナイ海峡内の水塊がよく混合した状態にあることを示していたが、一部の時間帯において成層化する様子が見られた(図 8a-8e)。海峡北部の St-1 と St-2 では、満潮と同時に成層化(図. 9a・9b)がみられ、St-3、St-4、St-5 においても、南流から北流へ転ずる憩流時に成層化が認められた(図 8c・8d)。St-5 の成層化は、塩分の変化によるものであることから、付近から流入する河川水が原因であろう。また、St-2 における海峡中央部の干潟域と、西側の滞筋の部分では、ほぼ同時刻でも水温が異なっていることが TS ダイアグラムによって示された(図 8 b-2)。

2008 年 7 月の観測では大部分の測点で成層している様子が見られたが、これは憩流に観測を行ったためであると考えられる。St-4 は成層化が最も小さかったが、これは海峡中央部に位置しており、潮流が非常に速いため、強い乱流混合が生じていたことと、付近に目立つ河川流入がないことに起因すると考えられる。南流期の終わりと比較して北流期の終わりでは、St-1~St-3 にかけての海域で 0.4~0.8°C の温度上昇が見られた(図 9a・9b)。これは、海峡中央部~南部(St-4、St-5)の比較的高温の水塊が北向きの潮流によって移動したためと推測された。St-4~St-5 にかけての海域では顕著な温度上昇は認められなかったが、St-5 では北流期の終わりに塩分の上昇が確認された(図 9b)。これも 2007 年春季同様に海峡南西口からの高塩分水塊の流入によるものと推察される。

3-2 POM パラメータの変動と海水流動

表 2 は、2007 年 5 月における POC, PON, Chl.a, C:N 比 および RPB の各測点における観測期間当たりの平均値と標準偏差、最高値、最低値を示す。各測点におけるそれぞれのパラメータを比較したところ、C:N 比を除くすべてのパラメータで養殖場付近の St-3 が最も高い平均値を示した(0.49±0.08 mgL⁻¹, POC; 0.078±0.011mgL⁻¹, PON; 4.79±1.17µgL⁻¹, chl.a; 35.0±11.7%,RPB: 表 2、図 10)。C:N 比の最高値は、St-1 で記録された(8.2±1.2)。C:N 比は海峡北部が最も高く、海峡南部へ向かうにつれて低下する傾向を示した(図 10)。一方で St-5 では、すべてのパラメータで最も低い数値を示した(0.32±0.06 mgL⁻¹, POC; 0.058±0.010mgL⁻¹, PON; 1.64±0.40µgL⁻¹, chl.a; 18.7±6.6%,RPB: 表 2、図 10)。特に St-3 と比較すると St-5 は有意に低い値を示した(Tukey HSD test, p<0.05)。St-1 と St-4 では、この中間くらいの値を示した。

各測点における POM パラメータの時系列変化を図 7a-7d に示す。St-1 では、POC、PON、Chl.a、C:N 比が同期する 2 つのピークが見られた(図 7a)。St-1 におけるこれらのピークは、高塩分の時間帯と一致していた。一方で RPB には同期した変化が見られなかった。POC と

PON には強い相関(Spearman 順位相関検定、Spearman's rho value = 0.976, significance < 0.01) がみられたが、これは St-1 に限らず、ほかの観測点でも同様に認められた。POC と PON の相関は、水柱の POM が海峡内である程度同質であることを表すものと考えられる。

2007 年 5 月における St-1 の観測で、塩分の低下した時間帯の潮流は、当初北向きへ流れていたものが転流をはさんで南向きの流れに切り替わっていた (図 7a)。St-1 からみて南に位置する海峡中央部の St-3 や St-4 では、St-1 よりも低い塩分が観測されていた (図 7b, 7c) ことから、Ogwen 川などの淡水流入によって塩分の低下した海水が、海峡中央部に存在することを示唆している。したがって、St-1 で塩分が低下した時間帯は、海峡中央部からの海水の移動によって生じたものであると考えられる。また、C:N 比は低塩分期に 8 未満まで低下したが、海峡中央部の St-3 や St-4 における C:N 比も 8 未満で推移していることから、海峡中央由来の水塊が低塩分期に流入してきたものと考えられる。この塩分が低下した時間帯には、同時に Chl.a や POC、PON、C:N 比の低下が認められていることから、海峡内部由来の水塊には、植物プランクトンや POM が少ないことを示している (図 7a)。また、南流に切り替わってしばらくして塩分が回復していることは、Liverpool 湾由来の海水が再び海峡北口から流入してきたとみられる。

St-3 においても、St-1 同様に、南流期の塩分の上昇とともに Chl.a 濃度が約 $4.4\mu\text{gL}^{-1}$ から $5.5\mu\text{gL}^{-1}$ まで上昇した (図 8c)。その後、潮流が南流から北流へ転じる転流の時間帯に Chl.a の 2007 年における観測中最高値 $7.2\mu\text{gL}^{-1}$ を示した直後、 $2.1\mu\text{gL}^{-1}$ まで低下した。Chl.a の時系列変化は、既報 (Tweddle et al. 2005, Simpson et al. 2007) で報告された挙動とよく似ていた。RPB の変動は Chl.a と同期していたが、POC と PON の変動は Chl.a と同期していなかった。これらの関係は、Chl.a と RPB、POC と PON のそれぞれの間の、有意な相関として現れた (Spearman's rho = 0.845 and 0.945, significance < 0.01)。

南流期の塩分の上昇とともに、Chl.a と RPB が上昇したことは、海峡北口から外部由来の水塊が流入してきたことと、その水塊に植物プランクトンが多く含まれていることを示唆するものである。同様の現象は、Tweddal et al. (2005) と Saurel et al. (2007) において報告され、Liverpool 湾の高 Chl.a 水塊の流入によるものと考察されている。また、北流から南流への転流時に、Chl.a 濃度が直前の $7.2\mu\text{gL}^{-1}$ から一気に低下した。これは、おそらく mussel bed に大量に生育するヨーロッパイガイの活発な摂餌によって、植物プランクトンが除去された水塊が干潟から流入してきたためであろう。養殖場近傍の観測で、Chl.a が一時的に低下する現象は、既報 (Tweddle et al. 2005, Simpson et al. 2007, Saurel et al. 2007) によって報告されており、養殖場近傍における Chl.a の減少はヨーロッパイガイの活発な濾過摂食によって生じると考察されている。Chl.a が低下したとき、St-3 では下げ潮時にあたり、干潟域の植物プランクトンの除去された水塊が、滯筋に位置する St-3 の表層へ流れ込んできたものと考えられる。弱い成層化も同時に観測されたことから、潮流が弱まったことで緩混合条件となり、表層へ流れ込んできた干潟からの水塊がそのまま観測されたものと推測された。同時

刻の ADCP 観測の結果も、干潟域からの滞筋方向へ流れていることを示しており(図 6)、干潟上の水塊流入を裏付ける証拠であると考えられる。逆に、南流から北流への転流時に、St-3 で Chl.a の低下が観測されなかったのは、逆に上げ潮時だったため、干潟上の水塊が流入しにくかったことが理由として挙げられる。

St-4 では、St-3 とは逆に北流から南流へ転じる際に、Chl.a の低下が観測された(図 7c)。この Chl.a の低下は、海峡南部の低 Chl.a 水塊が流入してきて生じたと推察された。POC と PON は測定に失敗したため 9:00~15:00 の間データが欠損している。

St-5 では、POC、PON、Chl.a、RPB とともに低い数値で推移した(図 7d)。Chl.a は、観測当初 2.3mgL^{-1} であったが、緩やかに低下し、最終的に 1.0mgL^{-1} まで下がった。Chl.a の平均値は St-3 の 34%であった。POC と PON は、St-3 の値の 65%、74%と Chl.a ほど低い数値ではなかった。北流期の終わりに Chl.a 濃度は最低値を記録したことから、この時間帯に流入してきた海峡外部の水塊に含まれる Chl.a 濃度も海峡南部同様に低いことが示唆された。St-5 における Chl.a や POC、PON は、やや北にある St-4 と比較してもさらに低い濃度を記録しているが、これは南部の干潟に生息するヨーロッパザル (*Cerastoderma edule*) などの濾過食性生物や、海峡南口の外側(Caernarfon 湾)に大量に生息しているヨーロッパイガイ幼貝による摂餌活動の影響や、海峡外部にもともと低 Chl.a 水塊が存在し、その水塊との混合による影響があるものと考えられる。Caernarfon 湾には Liverpool 湾と比較して大きな河川の流入がなく、このために栄養塩供給が少なく、一次生産力が小さい可能性がある。

2008 年 7 月の観測では、2007 年 5 月とは異なった傾向が見られた。Chl.a は海峡南部の St-4、St-5 で $5\mu\text{gL}^{-1}$ 以上の高値を示し、他の地点では $2\sim 4\mu\text{gL}^{-1}$ を示した(図 11)。POC、PON は 2007 年 5 月と比較してやや低い数値(およそ $0.2\sim 0.3\text{mgL}^{-1}$, POC; およそ $0.03\sim 0.05\text{mgL}^{-1}$, PON) を示した。C:N 比は、 $6\sim 8.5$ の値であった。Chl.a が高値を示した場所では、表層の POC、PON も高い値を示したが、底層の値と C:N 比には同じような変化は見られなかった(図 11)。St-5 における 2008 年夏季の観測結果では、M2 潮汐周期における南流期の終わりと北流期の終わりで濃度が大きく変化した($6.4\mu\text{gL}^{-1} - 1.8\mu\text{gL}^{-1}$ 、図 11)。CTD 観測の結果、北流の終わりでは、塩分が上昇し、南口から高塩分の外洋性の水塊が流入していることが示されたことから、2008 年夏季における高 Chl.a 水塊は海峡南口から流入した外部水塊によるものではなく、海峡内部に起源があると考えられた。

2008 年 7 月における表層と底層の数値を比較すると、Chl.a ではほとんどの測点で底層のほうが高い値を示した。POC と PON は、Chl.a とは異なり一定の関係性は見られず、大きく変動した(図. 11)。

3-3 安定同位体比の分布と変動

3-3-1 POM の季節的・地理的変動

メナイ海峡における POM の炭素・窒素の安定同位体比は、2007 年 5 月にはそれぞれ

-21.7±1‰(mean±SD; $\delta^{13}\text{C}$) と 9.1±1‰(mean±SD; $\delta^{15}\text{N}$)であった(図 12)。2008 年 8 月では、表層でそれぞれ-22.4±1.2‰(mean±SD; $\delta^{13}\text{C}$)と 7.3±0.8‰(mean±SD; $\delta^{15}\text{N}$)であり、底層では-23.1±0.7‰(mean±SD; $\delta^{13}\text{C}$)と 7.3±1.1‰(mean±SD; $\delta^{15}\text{N}$)であった(図 12)。

2007 年の観測における St-4 の $\delta^{13}\text{C}$ は、海峡口に近い St-1 と St-5 と比較して有意に高値を示した(-21.2±0.3‰、Tukey HSD test)。St-3 も、有意ではなかったが St-1 と St-5 と比較して高い同位体比を示した(-21.4±0.4)。 $\delta^{15}\text{N}$ は、St-3 で最も高い平均値(9.45±0.6‰)を示し、St-5 で最も低い平均値(8.6±0.6)を示した。St-1 と St-3 では、同じぐらいの平均値を示したが、St-1 では St-3 よりも変動幅が大きかった(9.0±1.3‰、St-1; 9.4±0.7‰、St-3, 図 10)。

2007 年 5 月の観測の各測点における POM の安定同位体比の時系列変化を、図 7a-7d に示す。St-1 では、POC や Chl.a において 2 つのピークが見られたが、安定同位体比にはそのような変化は認められなかった。St-5 の $\delta^{15}\text{N}$ と、RPB、C:N 比との間に有意な相関がみられたが、他の測点では、同位体比と他のパラメータとの間に相関は認められなかった。

3-3-2 底生藻類の安定同位体比分布

底生大型藻類の安定同位体比には、種によって大きな違いが認められた。*Ulva* sp. では、炭素と窒素の安定同位体比がそれぞれ-17.3‰と 9.0‰であったが、*Ascophyllum nodosum* では-16.0‰と 7.8‰であり、*Chaetomorpha* sp では、-19.8‰と 8.8‰であった(図 12)。

採取された底生珪藻を光学顕微鏡で観察した結果、*Bacillaria* spp.、*Fragilaria* spp.、*Nitzschia* spp.、*Navicula* spp.、*Pleurosigma* spp.などの属が確認された。これらの属は、いずれも属内に底生種が存在していることが知られていることから、分離は適切に行われていると判断された。底生珪藻は採取地点によって、大きく異なる同位体比を示した(図 13)。底生珪藻全体の平均値は $\delta^{13}\text{C}$ で-16.2±2.5‰ (mean±SD) と $\delta^{15}\text{N}$ で 7.0±1.8‰ (mean±SD) であったが、養殖場で採取した表層堆積物から採集された底生珪藻(BA-1)は、-13.3‰($\delta^{13}\text{C}$)と 6.4‰($\delta^{15}\text{N}$)であり、海峡中部の干潟から採集した BA-2 では、-20.2‰($\delta^{13}\text{C}$)と 9.0‰($\delta^{15}\text{N}$)であった(図 13)。このように、底生珪藻が幅広い同位体比を示す結果となったが、いくつかの既往研究にでも指摘されている(Riera &Richard 1996, Kang et al. 2001, 2003, Yokoyama et al. 2003, Riera 2007)。その根本的な原因は明らかでないが、有機物の堆積状況などによって栄養塩供給速度が異なるのではないかと推定されている。

3-3-3 ヨーロッパイガイの安定同位体比分布およびその変動

図. 12 は、海峡で採集した生物や有機物の安定同位体比を示す。2007 年 5 月にメナイ海峡で採集されたヨーロッパイガイの安定同位体比の平均値は-18.0±1‰(mean±SD; $\delta^{13}\text{C}$) と 11.0±0.5‰(mean±SD; $\delta^{15}\text{N}$)であった。また 2008 年に採集された個体の平均値は-17.5±0.7‰(mean±SD; $\delta^{13}\text{C}$)と 10.5±0.6‰(mean±SD; $\delta^{15}\text{N}$)であった。2008 年 7 月に採集された個体と 2007 年 5 月に採集された個体の同位体比と比較すると、炭素同位体比の範囲はほと

んど変化しないものの、夏季のイガイに窒素の同位体比が約 0.5‰低下する様子がみられた。これは、餌と考えられる POM の窒素同位体比が低下したことと関連すると考えられる。

ヨーロッパイガイの安定同位体比から、平均的な栄養段階毎の同位体濃縮比とされている $\delta^{13}\text{C}$: 1‰、 $\delta^{15}\text{N}$: 3.4‰ (Post 2002) を用いて、ヨーロッパイガイの餌の安定同位体比を推定すると、底生珪藻と POM のほぼ中間の値が得られた(図 12)。

2007 年 5 月に採集したヨーロッパイガイの $\delta^{15}\text{N}$ 値は、海峡中央部の採集海域(NC、SC)で海峡口近くの採集海域(NA、SA)よりやや高い値を示した(0.5~0.8‰; 図 14)。 $\delta^{13}\text{C}$ にも違いが認められ、SC では、NA と比較して約 1.7‰高い同位体比が得られた。2008 年では、 $\delta^{13}\text{C}$ は NF と SF とで有意に差が現れたが、 $\delta^{15}\text{N}$ では 2007 年同様に海域による違いは見られなかった(図 15)。また、2008 年の NF では、北から南へ、 $\delta^{13}\text{C}$ が少しずつ上昇する傾向が見られた(図 15)。これらのことは、ヨーロッパイガイの餌料環境はメナイ海峡の中で一定ではなく、海域によって変化していることを示唆している。NF の Site-17、Site-18 や SF の Site-26 から Site-28 は、ブイや棧橋に付着した個体を採集したが、これらでは干潟上から採集された個体と比較して、やや低い $\delta^{15}\text{N}$ を示した(図. 15))。一方で $\delta^{13}\text{C}$ に有意な違いは見受けられなかった。ブイなどに付着していた個体の低い $\delta^{15}\text{N}$ は、海底から離れているためにイガイ餌資源が変化したためと考えられる。

一方、海域は同じであるが、同位体比に有意な差が生じている場合も見られた。2007 年の NA の 2 地点では、3km ほどの距離があったにもかかわらず、同位体比に差は見られなかった。一方、MB の 2 地点では、1km 程度の距離であったにもかかわらず、同位体比に有意な差が見られた(図. 16)。Dubois et al. (2007) は、採取地点が約 500m 異なるだけでも濾過食性生物の餌料環境が大きく変動することを報告しており、メナイ海峡においても採取地点の代表性に注意する必要があると考えられる。このため、本研究では採集海域ごとに値を平均化し、採取海域を最小解析範囲とした。

第4章 考察

4-1 メナイ海峡におけるヨーロッパイガイの餌料環境変動と POM の組成

4-1-1 海峡内の干潟とその一次生産力

St-1 の観測結果から海峡中央部から流入してきた水塊には、植物プランクトンや懸濁している有機物が少ないという特徴を持っていると考えられる。これは、海峡中央部の mussel bed に多く存在するヨーロッパイガイや、北側の干潟域(Lavan Sands)に多く生息するヨーロッパザルの濾過摂食によって植物プランクトンや有機物が除去されているためであろう。St-3 では、南流時に塩分の上昇(+0.1psu)とともに Chl.a と RPB の上昇が見られている。これは、逆に Liverpool 湾から植物プランクトンに富んだ海峡外部の水塊が流入してきた可能性を示唆している。同様の考察は Saurel et al. (2007) も行っており、既往研究において海峡内の

植物プランクトンは、Liverpool 湾から移流したものであるとの見解が一般的である。Tidal excursion を計算した結果、海峡北部の水塊は 6 時間で約 8.5km を移動することが分かった。St-1 と St-3 の距離(約 6km)を考えると、お互いの水塊が十分に到達できることを示している。また、塩分の上昇が始まる時間は、St-1 で満潮の約 4h 前、St-3 で約 2h 前であったことから、St-1 から St-3 まで高塩分水塊が到達するのにかかった時間は 2~3h であると推測される。St-1 から St-3 まで 2~3 時間で到達するには、 $0.6\sim 0.8\text{ms}^{-1}$ の流速が必要であるが、この流速は、海峡北部における流速とほぼ一致する。

St-1 では、海峡中央部からの水塊流入に伴って、Chl.a や POC が低下したが、一方で海峡中央部の St-3 の観測結果は、海峡中央部で Chl.a が常時低水準下にあるわけではないことを示した。むしろ、St-1 よりも高い平均値さえ記録している。このことについて、次の二つの要因が考えられた。ひとつは、観測した日時が異なっており、St-3 を観測した日では、St-1 を観測した日よりも多くの植物プランクトンを含んだ水塊が流入していた可能性であり、6 日の観測タイムラグからは、十分に考えられることである。もう一つは、海峡北部の干潟域で生産される底生珪藻が潮流によって巻き上げられることで、植物プランクトンとして水塊に加入していた可能性である。Saurel et al. (2007)も、海峡北部の干潟が、底生微細藻類の大きなソースとなっている可能性を指摘しており、こちらも十分に可能性があると考えられる。また、St-2 における海峡中央部の干潟域と、西側の滞筋の部分では、水温が異なっていることが TS ダイアグラムによって示されている。これは、海峡口から流入してくる時に、浅い干潟上で暖まったか、滞筋側と干潟上で異なる起源をもつ水塊が流入してきた可能性を示している。ADCP による Line-2 観測の結果から、満潮時の干潟上では、やや東側から海水が流れてくる様子が見られた。メナイ海峡の北東側には、Conwy 川が流入していることから、Conwy 川によって運ばれた栄養塩によって生育した植物プランクトンが流入してきている可能性も考えられる。

また、St-1 と St-3 における RPB を比較すると、その時系列変動の様子は大きく異なっていた。St-3 では、クロロフィルの時系列と同期して、60%~15%まで大きく変動するのに対して、St-1 では 20~40%の範囲で変動しており、Chl.a と同期する様子は見られない。これは、St-3 では植物プランクトンだけが減少しているのに対して St-1 では水柱の有機物も同時に減少しているためであると考えられ、このことは、St-1 と St-3 で Chl.a が変動する要因が異なっている可能性を示唆する。おそらく Lavan sands に生息するヨーロッパザルと mussel bed に生息しているヨーロッパイガイの食性の違いによって、水柱から除去される有機物の配分が異なっていることや、再懸濁による干潟からの底生珪藻や有機物の供給の違いが、その理由として挙げられる。

St-1 と St-3 の観測結果をめぐるこれらの議論は、北部干潟が、一次生産のソースとして働き、シンクとして働きの相互作用が焦点となっている。この点を明らかにするためには、海峡北部の流動構造とその水質、さらに濾過食性生物の現存量についてより詳細な観測が

必要である。

一方でメナイ海峡南部においても干潟が広がっているものの、春季における Chl.a などのパラメータは、最も低い数値を示した。これは、海峡南部に干潟の面積が少ないため、巻きあがる底生珪藻の量が少ないのかもしれない。または、既往研究(Tweddle et al. 2005, Saurel et al. 2007)にて干潟に生息すると指摘されるヨーロッパザルの現存量と、その摂餌量が無視できないほどに大きいかもしれない。

4-1-2 季節的・地理的な一次生産機構の変動

春季の POM の安定同位体比は、夏季のものと比較して $\delta^{13}\text{C}$ で約 1‰ 高く、 $\delta^{15}\text{N}$ では、約 2‰ 高かったが、このような季節変動は既往研究においても報告されている。既往研究(e.g. Fry and Wainright 1991, Rau et al. 1996, Rolff 2000) ではこの季節的な同位体比の差異のうち $\delta^{13}\text{C}$ について、ブルーム期の植物プランクトンは成長が早く、光合成が活発に行われるために水中の CO_2 供給が減少するため、比較的高い $\delta^{13}\text{C}$ 値を示すようになるためと説明している。また、Rolff (2006) はバルト海のプランクトンの安定同位体比を測定し、 $\delta^{15}\text{N}$ の季節変動について次のように考察している。まず、春季の植物プランクトンは主として冬季の間に硝化によって生成した硝酸塩を窒素源として利用するため比較的高い窒素同位体比が高くなる。次いで春季ブルーム後の植物プランクトンは、カイアシ類や従属栄養性の鞭毛虫などの動物プランクトンによって排泄された同位体比の小さなアンモニア(Mullin et al. 1984, Hoch et al. 1996) の利用が増加するため窒素同位体比が低下する。メナイ海峡における POM の窒素安定同位体比の低下(約 2‰)は、Mullin et al. (1984)や Hoch et al. (1996)の報告した動物プランクトンの排泄したアンモニアの同位体効果の範囲内である。これらから、メナイ海峡の一次生産機構にも、Rolff (2006) の考察したようにバルト海同様のメカニズムが働いていると考えられる。

養殖場から採取された底生珪藻の安定同位体比は、他の地点で採取されたものよりも高い炭素同位体比と低い窒素同位体比を示した。このことは、前述したように動物プランクトン由来のアンモニアの利用と高成長を示唆しているが、おそらく、養殖場のヨーロッパイガイなどが排泄するアンモニアを利用することで高い成長率を得ているものと推測される。イガイから排出された糞や偽糞が無機化され、藻類の成長を支えることは、オランダの Wadden 海や Oosterschelde Estuary における観測(Dame te al. 1991, Prins & Smaal 1990, 1994)やモデル計算(Stralen & Dijkema 1994)によっても示唆されており、メナイ海峡でも Saurel et al. (2007)が、ヨーロッパイガイの偽糞や糞からの再生生産が栄養状態の改善に貢献している可能性について言及している。

また Chl.a の分布の様子は、春季と夏季で異なっていた。春季では、海峡北部から中央部にかけて高い濃度を示していたが、夏季では海峡南部を中心に高い濃度を示していた。これは、春季と夏季において、海峡内の植物プランクトンの生産機構や、優先種が異なる可

能性を示している。2008年夏季の海峡南部における高 Chl.a 水塊に含まれる POM の炭素安定同位体比は、他の海域(-22~-24‰)より低い-19.6~-21‰であった。前述したようにブルーム期の植物プランクトンは、その高成長のために光合成に必要な水中の CO₂ が不足し、やや高い同位体比を示すことが知られていることから考えて、高 Chl.a 水塊の POM に含まれる植物プランクトンが高成長である可能性を示している。また、干潟に生育する底生珪藻も間隙水の交換率が悪く CO₂ が不足するため、植物プランクトンと比較して高い値を示す(-17±4‰; France 1995) ことから、低い安定同位体比を示すこの高 Chl.a 水塊は、再懸濁された底生珪藻を多く含んでいる可能性がある。

一方で、海峡南部における夏季の高 Chl.a 水塊は、海峡内のヨーロッパイガイの生産にあまり寄与していない可能性がある。それは、高 Chl.a 水塊が、海峡南部に存在するとき、南部は干潮の時間帯にあり、逆に高潮位の時間帯には低 Chl.a の水塊が海峡南口から流入してくるからである。このため、潮間帯に生息しているヨーロッパイガイは、摂食活動が活発になる高潮位の時間帯に高 Chl.a 水塊の恩恵を受けられない可能性がある。逆に、養殖場近傍では、春季に高潮位とともに Chl.a 濃度が上昇するため、より効率的な摂餌が可能になっていると思われる。加えて、St-3 では POC、PON などの有機物も水柱に多く含まれること、RPB も高く水柱にデトライタス成分が少ないことなどが挙げられ、ヨーロッパイガイにとって、良好な餌料環境となっている可能性が示唆される。

4-1-3 POM の組成と起源

POM 組成の表す指標として C:N 比が活用される場合がある。主に、陸起源有機物と海起源有機物の区別に用いられる場合が多いが、Savoie et al. (2003) は C:N 比について、6~10 を植物プランクトン(e.g. Brzezinski 1985, Creach 1995)、3~6 を動物プランクトンやバクテリア(e.g. Faganeli et al. 1988, Lehoerff et al. 1993)、12 以上を陸起源の有機物(e.g. Bordovskiy 1965, Thornton and McManus 1994)であると区分している。この区分に従うとメナイ海峡の POM の主成分は 2007 年 5 月、2008 年 8 月ともに、植物プランクトンである。しかし、Savoie et al. (2003) は Bordovskiy (1965), Smith et al. (1992)、Thornton & McManus(1994)の例をあげ、植物プランクトン由来の PON は POC と比較して分解されやすいため、バクテリアの増殖が C:N 比の上昇につながる場合やもともと陸起源の物質でも分解が進むにつれて C:N 比が減少している場合があるとして C:N 比を POM の起源推定に利用するにあたって注意を呼び掛けている。

2007 年春季における C:N 比は、St-5 で他の St-3 などと比較し有意に低かったが、これは RPB の減少と関連するものと思われる。RPB が低くなるということは、POM 中のデトライタス成分が増加することを意味するが、デトライタスに付着しているバクテリアの割合が増加することによって C:N 比が低下したことが推察された。Coombs et al (1994)は Liverpool 湾では POM の大半(最大 97%)はデトライタスであると報告しており、2007 年 5 月の観測に

における RPB からメナイ海峡の POM の半分以上をデトライタスが占めると考えられる。

Chl.a の季節変動は、海峡全体の平均値では、春季が $3.5\mu\text{gL}^{-1}$ に対して、夏季が $3.3\mu\text{gL}^{-1}$ とそれほど差がなかったのに対して、POC の平均値では春季から夏季にかけて 0.41mgL^{-1} から 0.25mgL^{-1} まで低下し、PON も 0.064mgL^{-1} から 0.039mgL^{-1} まで低下した。両季節間で採水頻度などの違いはあるが、Chl.a と POC・PON の季節変動の違いは、植物プランクトンバイオマス：クロロフィル比が春季と夏季で異なっている可能性や、POM の大半を占めるデトライタス成分が、高水温によるバクテリアの分解活性の上昇によってその割合を減らした可能など、さまざまな可能性を示唆している。しかし、一方で Chl.a 測定手法の定量性の違いが反映されている可能性もある。2007 年の観測で用いた Holm-Hansen 法は、フェオ色素やクロロフィル b など他の色素の影響を受けやすくピコ植物プランクトン($0.2\sim 2\mu\text{m}$)の定量性が低いと言われている。一方で、2008 年に用いた Welschmeyer 法はクロロフィル a 以外の色素の影響を減らした定量法であり熱帯から亜熱帯域のピコサイズの植物プランクトンが卓越する領域の植物プランクトンバイオマスの定量に適している。既往研究におけるメナイ海峡の Chl.a は Holm-Hansen 法によって測定されたものであり、Welschmeyer 法による測定は本研究が最初であると考えられることから、本海域における両測定手法間の適合性を検証する必要がある。

また、安定同位体比も有機物の起源推定に用いられる。C3 陸上植物の $\delta^{13}\text{C}$ 平均値は -28.2‰ (範囲では $-30.0\sim -26.7\text{‰}$)であることから(横山 2008)、陸起源有機物の場合、炭素の安定同位体比は -25‰ 未満を示すとされており(Riera and Richard 1997, Yokoyama and Ishihi 2003, Banaru et al. 2007, Dubois et al. 2007)、それ以上であれば海洋由来である可能性が高いといえる。メナイ海峡の POM の炭素安定同位体比は、 $-24\sim -19\text{‰}$ を示し、POM が主として海洋起源であることを示している。沿岸域にもかかわらず、陸起源有機物の影響がほとんど表れないのは、メナイ海峡にそそぐ河川の流量が小さいことと関連すると考えられる。Simpson & Nunes (1981)では、メナイ海峡に流入する淡水は、海水 $80,000,000\text{m}^3$ 以上に対して、M2 潮汐周期中で $500,000\text{m}^3$ 未満であると述べており、河川を通じて流入する陸起源有機物の POM に対する寄与が小さいことにつながっていると思われる。

4-2 ヨーロッパイガいの餌資源とその構成の変動

ヨーロッパイガいの安定同位体比から、平均的な栄養段階毎の同位体濃縮比とされている $\delta^{13}\text{C}$: 1‰ 、 $\delta^{15}\text{N}$: 3.4‰ (Post 2002)を用いて、ヨーロッパイガいの餌の安定同位体比を推測すると、底生珪藻と POM のちょうど中間に位置したことから、メナイ海峡のムール貝は、底生珪藻と POM を主要な餌資源として利用していることが示唆された。イガいの懸濁物食者としての性格を考えると、底生珪藻がイガイ餌資源として機能するには、一度水柱に懸濁される必要がある。その場合、イガイ採取地点付近の POM には、底生珪藻が含まれているはずである。本研究における POM とイガいの採取地点は近接しており、加えて強混合条

件下であることを考えると、採取した POM には底生珪藻が含まれていると考えられる。もし、ヨーロッパイガイが摂餌した POM の構成成分のうち、底生珪藻を含む全成分を同化できているならば、POM とイガイ餌の安定同位体比はほぼ一致すると考えられるが、実際に両者は $\delta^{13}\text{C}$ は 2‰ 以上乖離している。このことは、ヨーロッパイガイの餌資源と POM の構成成分が一致しないことを示しており、イガイが同化可能なのは POM の一部の成分であることを意味している。

また、St-3 と St-5 の比較で Chl.a と RPB が大きく減少している。RPB の減少は、POC の減少よりも Chl.a の減少が大きいことに起因しており、この間の残差流が南西向きであることを考えると、St-3 から St-5 へ流動する間にヨーロッパイガイの濾過摂食の影響を受け、水柱の有機物の中でも、植物プランクトンが特に減少したことが推察される。このことから、ヨーロッパイガイは、POM のうち植物プランクトンを餌資源として積極的に活用している一方、デトライタス成分の利用は消極的であるという仮説を立てた。

この仮説を検証するため、強混合条件下ではヨーロッパイガイの餌と予測される安定同位体比は水柱の植物プランクトン群集の安定同位体比と一致すると仮定して、RPB とヨーロッパイガイの餌の予測安定同位体比を用いて各観測点におけるデトライタスの炭素同位体比の計算を試みた。これは、POM が植物プランクトン成分とデトライタス成分から構成されるとして、この構成比を RPB に求め、炭素同位体比を式 4 を用いて計算するものである。

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{detritus}} = \frac{(\delta^{13}\text{C}_{\text{mussel}} - 1) \times R - \delta^{13}\text{C}_{\text{POM}}}{(1 - R)} \quad (\text{式 4})$$

ここで R は RPB である。各データは 2007 年 5 月のものを使用し、POM の測点とヨーロッパイガイの採集点の組み合わせは St-1 では NA、St-3 では MB、St-4 では SC、St-5 では SA をそれぞれ組み合わせて計算した。その結果デトライタスの同位体比は 23.0 ± 0.1 ‰ の似通った値で算出された(表 3)。一般にデトライタスは難分解性であるとされ、その安定同位体比は変化しにくいと推測されることから、「ヨーロッパイガイは、POM のうち植物プランクトンを餌資源として積極的に同化する一方、デトライタス成分の利用は消極的である」という仮説は妥当であると推定できる。

これまでに二枚貝の栄養同化に関して、さまざまなことが報告されてきた。伊藤ら(2004)は、アサリやイソシジミにとって、生きている微細藻類がデトライタスよりも高い同化効率を持つと報告したほか、Ward et al. (1997)はマガキ (*Crossostorea gigas*) とバージニアガキ (*Crassostrea virginica*) は、粒子表面の違いから生きている藻類と非生物であるデトライタスを分別できることを報告している。一方で、デトライタスが重要な餌資源となっていることを報告したものも存在する。Stuart et al. (1982)では、*Aulacomya ater* が、コンブのデトライタスが餌資源の 50%を占めると報告したほか、放射性同位体によるトレーサーを用いて海洋性二枚貝にとってセルロースのデトライタスが効率的に同化されていると報告した

ものもある(Kreeger and Newell 2001, Huang et al. 2003)。また、最近の研究で(Kasai et al. 2005, 2006, Kanaya et al. 2008)、河口域に生息するシジミやソトオリガイにとって、陸起源有機物のデトライタスが重要な餌資源であり、セルラーゼによるセルロース分解活性を持つことなども明らかになってきた。しかし、ヨーロッパイガイに関しては過去に塩性植物のデトライタスを単独で給仕してヨーロッパイガイの飼育を行う試みがあったものの失敗に終わり(Williams 1981)、メナイ海峡における POM のうち陸起源有機物の影響が非常に小さいことを考えると、ヨーロッパイガイのデトライタスを消化・同化する能力は、それほど高くないと考えられる。また、ヨーロッパイガイの摂餌行動が Chl.a と同期しているという報告もあり(Saurel et al. 2007)、ヨーロッパイガイの主要な餌資源は水柱の生きている植物プランクトン群集であると推察される。

また、水柱のプランクトンの同位体比とヨーロッパイガイの餌の同位体比予測値が一致するということは、ヨーロッパイガイの同位体比が水柱の植物プランクトン群集解析に利用できる可能性を示している。ヨーロッパイガイの同位体比が植物プランクトン群集の同位体比を反映することになれば、水中を浮遊している植物プランクトン群集における浮遊生活種と海水流動によって巻き上げられた底生生活種の構成比を、ヨーロッパイガイの餌資源を解析することで明らかにすることができる。今回採集した底生珪藻の同位体比の平均値(-16.2‰)と、既往文献における海洋植物プランクトンの平均値(-22‰; France 1995)を混合モデルのエンドメンバーとしてヨーロッパイガイの餌の予測安定同位体比を解析した。その結果、2007年5月のヨーロッパイガイの餌資源構成は表4のように変化していることが分かった。さらに RPB を用いて POC に占めるデトライタス、浮遊型植物プランクトン、底生珪藻の3画分の割合を算出した。その結果、水柱における海峡全体を通してデトライタスの濃度はほとんど変わらないものの、浮遊型植物プランクトンと底生珪藻のバイオマスが大きく変動した(図17)。浮遊型植物プランクトンは、海峡北部で POC に占めるバイオマスが大きいものの、St-4~St-5 では大きく減少した。一方、底生珪藻は海峡中央部でバイオマスが大きくなっていった。海峡中央部では、養殖場に高成長で生育する底生珪藻が、速い潮流で巻き上げられてバイオマスが大きくなっているのではないかと考えられ、一方で浮遊型植物プランクトンは主に海峡北側の Liverpool 湾から輸送され、養殖場でイガイによって捕食されて海峡南部でバイオマスが低下するのではないかと考えられた。Ripph et al. (2002)は、メナイ海峡の海水滞留時間を2~3日であると見積もっており、Tweddle et al (2005)は滞留時間内で植物プランクトンは十分に増殖できないとしていることから、浮遊型植物プランクトンはヨーロッパイガイの摂餌によって減少したのち、十分に増殖できずに海峡南部へ輸送されるものと思われる。2008年夏季に採集されたヨーロッパイガイの炭素同位体比を比較すると、海峡の北半分と南半分とははっきりと二つのグループに分かれたが、2007年春季のヨーロッパイガイも、海峡北側(NA、MB)と南側(SC、SA)とで同様の傾向を示した。このことは、海峡北側と南側でイガイへの餌料供給が異なっていることを示して

いるが、海峡外部に由来する浮遊型植物プランクトンのバイオマスが、海峡中部を境に減少することが理由であるように思われる。海峡南部のヨーロッパイガイは、餌資源における底生珪藻の寄与が相対的に増えることで、南側と北側とで同位体比に差が出たのではないかと推察された。また、夏季に海峡南部で観測された低 $\delta^{13}\text{C}$ の高 Chl.a 水塊が関与しているのかもしれない。一方、Tidal Excursion の計算結果も、海峡北部の水塊が潮汐流によって直接流入してくるのは養殖場付近までであることを示しているほか、残差流も海峡北部と南部で分かれるように流れていることから、これらの物理要因が餌資源構成に対して何らかの影響を与えている可能性がある。

4-3 まとめと今後の課題

本研究によって、以下の事柄が明らかとなった。

2007年5月の物理観測とPOMの分析の結果から、干潟や養殖場ではヨーロッパイガイの摂食によって含まれる植物プランクトン群種が減少するが、潮流によって海峡北部の水塊が輸送され、イガイへ餌料を供給することが分かった。また、海峡南部においても植物プランクトンのバイオマスが減少し、濾過食性生物が影響を与えている可能性が示された。

安定同位体比を解析した結果では、養殖場に生育する底生珪藻はイガイから排泄されるアンモニアによって高成長率を得ている可能性が示され、ヨーロッパイガイの排せつ物が養殖場において局地的な富栄養化に貢献していることが示唆された。

また、Chl.a や POC と安定同位体比を組み合わせることによってヨーロッパイガイの摂餌生態について、POMのうち浮遊型植物プランクトンや懸濁された底生珪藻を同化しており、イガイにとってデトリタスの栄養性と餌資源における重要性が低いことが分かった。また、このことを利用してPOMを構成する成分の解析を行ったところ、海峡中央部でPOMに占める底生珪藻の寄与率が増加することが推察された。

以上から、メナイ海峡におけるヨーロッパイガイの餌料は、既往研究において想定されている海峡外部の一次生産の移流だけに依存しているのではなく、底生珪藻を主とする海峡内部の生産も、餌料供給に大きな役割を果たすことが明らかになった。POMの構成成分のうち底生珪藻がすべて内部生産であるとする、養殖場のヨーロッパイガイの餌料の半分は内部生産によって供給されていることがわかった。

一方で、本研究では十分に解明できなかったこともある。それは、海峡内の一次生産機構とその生産力、およびそれに伴うヨーロッパイガイへの餌料供給能力である。残差流は海峡中部を境と両海峡口へ別れるようにして流れていることが判明したが、このことはメナイ海峡の残差流が、従来考えられてきたような北東から南西へ一方通行に流れる考え方を否定するものである。Tweddle et al. (2005)が、イガイ養殖場へ吸収される炭素量を $\sim 9\text{t/day}$ であると算出したが、計算の際に海峡中央部の観測による残差流量を計算に用いており、残差流量についてもう一度検証する必要がある。

さらに、北東口から流入してくる水塊にも、起源の異なる2つの水塊が存在する可能性がTS ダイアグラムによって示されている。海峡北部からの植物プランクトン流入に影響している可能性があり、海峡北部のより詳細な流動構造の把握が必要である。

春季と夏季とでクロロフィルの分布が異なっていたが、この違いが何によって生じるは不明なままであった。夏季の南部における高 Chl.a 水塊がどのような機構によってこの現象が生じたのか解明するには、実際に植物プランクトンの群集構造を確認し、成長に必要な栄養塩の解析が必要となってくる。また、この現象が夏季に普遍的に生じるものなのか、それとも一時的に生じたものなのか不明であり、メナイ海峡周辺の一次生産機構をより詳細に明らかにすることが求められている。RPB も、植物プランクトンの種組成や環境、測定手法が違えばバイオマス:Chl.a 比が変化するため、不当な評価をしている可能性もある。

また、植物プランクトンの減少を、ヨーロッパイガイだけでなく、ヨーロッパザルを含めた濾過食性生物の摂餌活動によるものとしたが、このヨーロッパイガイ以外の濾過食性生物の現存量というのは不明である。ヨーロッパザルも、干潟域に大量に生息していると推測されているものの、その正確なバイオマスは明らかになっていない。他の生物の影響をより正確に見積もることで、餌をめぐる競合関係が明確になりメナイ海峡におけるヨーロッパイガイの環境収容力を把握する研究は、より正確性を増すと考えられる。

本研究では安定同位体比を用いてヨーロッパイガイの餌資源から水柱の植物プランクトンの群集構造を推定したが、顕微鏡観察などによる実際の群集構造と比較し、その精度を見極める必要がある。また、このような安定同位体比の同位体混合モデルによる解析には一定の危険性を持つことに留意しなければならない。それは、底生珪藻の安定同位体比が、大きな幅を持つことである。本研究では、底生珪藻の平均値を使用したが、 $\delta^{13}\text{C}$ を例にとっても、最大 7‰もの幅がある。もし、成長量に勝る養殖場にて生育した底生珪藻が、メナイ海峡の底生珪藻の大半を占めるなら、混合モデルのエンドメンバーとして用いる底生珪藻の $\delta^{13}\text{C}$ は海峡全体の平均値ではなく養殖場付近のものを使用すべきである。その場合の計算結果は底生珪藻の植物プランクトン群集に占める割合はより低いものとなる。一方で、測点付近の干潟で生育する底生珪藻が、測点における植物プランクトン群集により強く影響を及ぼすなら、底生珪藻の同位体比は、海峡北部では、BA-1 の値を用い、南部で BA-3 か BA-4 の値を用いて計算するべきである。この問題を解決するには底生珪藻の成長速度とその懸濁量を解析し、一定の地点で巻き上げられる底生珪藻が植物プランクトン群集に影響を及ぼす範囲に関する研究が必要である。さらに、本研究で用いた走行性による底生珪藻の分離法は、底生珪藻の中でも滑走性を持つ一部の種しか分離できず、滑走性を持たない種について同位体比を計測することができない欠点がある。POM も、現状では、デトライタスと植物プランクトンの分離測定ができない。これらを分別する手法の開発も強く求められている。

本研究には、このようにまだまだ多くの課題が残されている。これらの課題をひとつひとつ

つ乗り越えてゆくことが、より深い生態系の理解と環境収容力、ひいては持続的な二枚貝養殖へむけての養殖場管理手法の策定へつながってゆくと考えている。

謝辞

本研究を遂行するにあたって、テーマを提案して頂いただけでなく、終始にわたってご指導、ご鞭撻いただいた東京大学大学院新領域創成科学研究科／東京大学海洋研究所の木村伸吾教授に深く感謝の意を表します。東京大学海洋研究所の小川浩史准教授には、本論文の査読、および有益なコメントを頂いただけでなく、実験に必要な試薬も快く提供して頂きました。ここに厚く御礼申し上げます。また、京都大学大学院農学研究科の笠井亮秀准教授には、研究への有益なご助言から実験方法まで幅広い分野にわたって懇切丁寧なご指導を頂き、心から感謝の意を表します。東京大学海洋研究所の宮島利宏助教には、実験の前処理から分析機器の取り扱いまでを丁寧にご指導頂きました。心より謝意を表します。Wales 大学 Bangor 校の John Simpson 教授からは実験室の提供と観測に際して有益な助言を頂きました。現場での観測におきましては Gwynne Jones 氏、Ray Wilton 氏、Ben Powell 氏をはじめとする同大技術職員の方々の手厚いご協力を頂きました。Phil Wiles 博士からは、観測線の設定、クロロフィルの測定にご援助頂いただけでなく ADCP データを扱いやすいように加工して頂きました。また、Florence Verspecht 博士および Katherine Braithwaite 博士からも観測に際して惜しめない援助を頂きました。東京大学大学院新領域創成科学研究科／東京大学海洋研究所の高橋鉄哉特任講師からは、流速データの解析方法について多くのご指導を頂き、東京大学大学院新領域創成科学研究科／東京大学海洋研究所の北川貴士助教からは研究を捉える視点について貴重なご意見を頂きました。また、東京大学海洋研究所海洋研究連携分野<生物圏環境学>として同じ研究室に所属する加藤慶樹博士、三宅陽一氏、銭本慧氏、および宮崎幸恵氏からは、公私にわたってさまざまなご助言を頂きました。また、東京大学海洋研究所の多くの方から、励ましの言葉を頂きました。以上の方々に、心より感謝するとともに厚く御礼申し上げます。

最後に、常に見守ってくれた両親と祖父母に深く感謝します。

引用文献

- Aure J, Strohmeier T, Strand O (2007) Modelling current speed and carrying capacity in long-line blue mussel (*Mytilus edulis*) farms. *Aquaculture Research* 38:304-312
- Banaru D, Harmelin-Vivien M, Gomoiu MT, Onciu TM (2007) Influence of the Danube River inputs on C and N stable isotope ratios of the Romanian coastal waters and sediment (Black Sea). *Marine Pollution Bulletin* 54:1385-1394

- Brander K (1984) Global Fisheries - Perspectives for the 1980s - Rothschild, B.J. Quarterly Review of Biology 59:346-346
- Brzezinski MA (1985) The Si-C-N Ratio of Marine Diatoms - Interspecific Variability and the Effect of Some Environmental Variables. Journal of Phycology 21:347-357
- Coombs SH, Robins DB, Conway DVP, Halliday NC, Pomroy AJ (1994) Suspended Particulates in the Irish Sea and Feeding Conditions for Fish Larvae. Marine Biology 118:7-15
- Cushing DH (1989) A Difference in Structure between Ecosystems in Strongly Stratified Waters and in Those That Are Only Weakly Stratified. Journal of Plankton Research 11:1-13
- Dame R, Dankers N, Prins T, Jongsma H, Smaal A (1991) The Influence of Mussel Beds on Nutrients in the Western Wadden Sea and Eastern Scheldt Estuaries. Estuaries 14:130-138
- Dubois S, Orvain F, Marin-Leal JC, Ropert M, Lefebvre S (2007) Small-scale spatial variability of food partitioning between cultivated oysters and associated suspension-feeding species, as revealed by stable isotopes. Marine Ecology-Progress Series 336:151-160
- Edwards ES, Burkill PH (1995) Abundance, Biomass and Distribution of Microzooplankton in the Irish Sea. Journal of Plankton Research 17:771-782
- Faganeli J, Malej A, Pezdic J, Malacic V (1988) C-N-P Ratios and Stable C-Isotopic Ratios as Indicators of Sources of Organic-Matter in the Gulf of Trieste (Northern Adriatic). Oceanologica Acta 11:377-382
- FAO (2006) The State of World Fisheries and Aquaculture 2006, FAO, Rome, Italy
- France RL (1995) C-13 Enrichment in Benthic Compared to Planktonic Algae - Foodweb Implications. Marine Ecology-Progress Series 124:307-312
- Fry B, Wainright SC (1991) Diatom Sources of C-13-Rich Carbon in Marine Food Webs. Marine Ecology-Progress Series 76:149-157
- Gosling E (1992) Systematics and geographic distribution of Mytilus. In: Gosling E (ed) The mussel mytilus: ecology, physiology, genetics and culture. Elsevier, Amsterdam, p 1-20
- Gosling E, Doherty S, Howley N (2008) Genetic characterization of hybrid mussel (Mytilus) populations on Irish coasts. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 88:341-346
- Harvey JG (1968) The Flow of Water through the Menai Straits. The Geophysical journal of the Royal Astronomical Society 15:517-528
- Huang SC, Kreeger DA, Newell RIE (2003) Seston available as a food resource for the ribbed mussel (Geukensia demissa) in a North American, mid-Atlantic saltmarsh. Estuarine Coastal and Shelf Science 56:561-571
- Inoue K, Waite JH, Matsuoka M, Odo S, Harayama S (1995) Interspecific variations in adhesive protein sequences of Mytilus edulis, M-galloprovincialis, and M-trossulus. Biological Bulletin

189:370-375

- Ito S, Imai T (1955) Ecology of oyster bed 1. On the decline of productivity due to repeated cultures. *Tohoku Journal of Agricultural Resurch* 5:251-268
- Kang CK, Sauriau PG, Richard P, Blanchard GF (1999) Food sources of the infaunal suspension-feeding bivalve *Cerastoderma edule* in a muddy sandflat of Marennes-Oleron Bay, as determined by analyses of carbon and nitrogen stable isotopes. *Marine Ecology-Progress Series* 187:147-158
- Kang DH, Ahn IY, Choi KS (2003) Quantitative assessment of reproductive condition of the Antarctic clam, *Laternula elliptica* (King & Broderip), using image analysis. *Invertebrate Reproduction & Development* 44:71-78
- Kasai A, Nakata A (2005) Utilization of terrestrial organic matter by the bivalve *Corbicula japonica* estimated from stable isotope analysis. *Fisheries Science* 71:151-158
- Kasai A, Toyohara H, Nakata A, Miura T, Azuma N (2006) Food sources for the bivalve *Corbicula japonica* in the foremost fishing lakes estimated from stable isotope analysis. *Fisheries Science* 72:105-114
- Kreeger DA, Newell RIE (2001) Seasonal utilization of different seston carbon sources by the ribbed mussel, *Geukensia demissa* (Dillwyn) in a mid-Atlantic salt marsh. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 260:71-91
- Lassen J, Kortegard M, Riisgard HU, Friedrichs M, Graf G, Larsen PS (2006) Down-mixing of phytoplankton above filter-feeding mussels - interplay between water flow and biomixing. *Marine Ecology-Progress Series* 314:77-88
- Lucas CH, Banham C, Holligan PM (2001) Benthic-pelagic exchange of microalgae at a tidal flat. 2. Taxonomic analysis. *Marine Ecology-Progress Series* 212:39-52
- Maar M, Nielsen TG, Bolding K, Burchard H, Visser AW (2007) Grazing effects of blue mussel *Mytilus edulis* on the pelagic food web under different turbulence conditions. *Marine Ecology-Progress Series* 339:199-213
- Mcdonald JH, Seed R, Koehn RK (1991) Allozymes and Morphometric Characters of 3 Species of *Mytilus* in the Northern and Southern Hemispheres. *Marine Biology* 111:323-333
- Nielsen TG, Maar M (2007) Effects of a blue mussel *Mytilus edulis* bed on vertical distribution and composition of the pelagic food web. *Marine Ecology-Progress Series* 339:185-198
- Noren F, Haamer J, Lindahl O (1999) Changes in the plankton community passing a *Mytilus edulis* mussel bed. *Marine Ecology-Progress Series* 191:187-194
- Post DM (2002) The long and short of food-chain length. *Trends in Ecology & Evolution* 17:269-277
- Prins TC, Smaal AC (1994) The Role of the Blue Mussel *Mytilus-Edulis* in the Cycling of Nutrients

- in the Oosterschelde Estuary (the Netherlands). *Hydrobiologia* 283:413-429
- Ragnarsson SA, Raffaelli D (1999) Effects of the mussel *Mytilus edulis* L. on the invertebrate fauna of sediments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 241:31-43
- Rau GH, Riebesell U, WolfGladrow D (1996) A model of photosynthetic C-13 fractionation by marine phytoplankton based on diffusive molecular CO₂ uptake. *Marine Ecology-Progress Series* 133:275-285
- Rawson PD, Joyner KL, Meetze K, Hilbish TJ (1996) Evidence for intragenic recombination within a novel genetic marker that distinguishes mussels in the *Mytilus edulis* species complex. *Heredity* 77:599-607
- Riera P (2007) Trophic subsidies of *Crassostrea gigas*, *Mytilus edulis* and *Crepidula fornicata* in the Bay of Mont Saint Michel (France): A delta C-13 and delta N-15 investigation. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 72:33-41
- Riera P, Richard P (1996) Isotopic determination of food sources of *Crassostrea gigas* along a trophic gradient in the estuarine bay of Marennes-Oleron. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 42:347-360
- Riisgard HU (1998) Filter feeding and plankton dynamics in a Danish fjord: a review of the importance of flow, mixing and density-driven circulation. *Journal of Environmental Management* 53:195-207
- Riisgard HU, Kittner C, Seerup DF (2003) Regulation of opening state and filtration rate in filter-feeding bivalves (*Cardium edule*, *Mytilus edulis*, *Mya arenaria*) in response to low algal concentration. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 284:105-127
- Riisgard HU, Randlov A (1981) Energy Budgets, Growth and Filtration-Rates in *Mytilus-Edulis* at Different Algal Concentrations. *Marine Biology* 61:227-234
- Rippeth TP, Williams E, Simpson JH (2002) Reynolds stress and turbulent energy production in a tidal channel. *Journal of Physical Oceanography* 32:1242-1251
- Rolff C (2000) Seasonal variation in delta C-13 and delta N-15 of size-fractionated plankton at a coastal station in the northern Baltic proper. *Marine Ecology-Progress Series* 203:47-65
- Sakamoto K, Touhata K, Yamashita M, Kasai A, Toyohara H (2007) Cellulose digestion by common Japanese freshwater clam *Corbicula japonica*. *Fisheries Science* 73:675-683
- Sara G, Manganaro A, Cortese G, Pusceddu A, Mazzola A (1998) The relationship between food availability and growth in *Mytilus galloprovincialis* in the open sea (southern Mediterranean). *Aquaculture* 167:1-15
- Saurel C, Gascoigne J, Kaiser MJ (2004) The Ecology of Seed Mussel Beds Literature Review. Report No. FC1015, DEFRA, London
- Saurel C, Gascoigne JC, Palmer MR, Kaiser MJ (2007) In situ mussel feeding behavior in relation to

- multiple environmental factors: Regulation through food concentration and tidal conditions. *Limnology and Oceanography* 52:1919-1929
- Savoye N, Aminot A, Treguer P, Fontugne M, Naudet N, Kerouel R (2003) Dynamics of particulate organic matter delta N-15 and delta C-13 during spring phytoplankton blooms in a macrotidal ecosystem (Bay of Seine, France). *Marine Ecology-Progress Series* 255:27-41
- Seed R (1976) Ecology of marine mussels. In: Bayne BL (ed) *Marine mussels: their ecology and physiology*. Cambridge University Press, London, p 13-65
- Seed R, Suchanek TH (1992) Population and community ecology of *Mytilus*. In: Gosling E (ed) *The mussel mytilus: ecology, physiology, genetics and culture*. Elsevier, Amsterdam, p 87-157
- Shin PKS, Yip KM, Xu WZ, Wong WH, Cheung SG (2008) Fatty acid as markers to demonstrating trophic relationships among diatoms, rotifers and green-lipped mussels. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 357:75-84
- Simpson JH (1971) Density Stratification and Microstructure in Western Irish Sea. *Deep-Sea Research* 18:309-&
- Simpson JH, Nunes RA (1981) The Tidal Intrusion Front - an Estuarine Convergence Zone. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 13:257-&
- Skibinski DOF, Beardmore JA, Cross TF (1983) Aspects of the Population-Genetics of *Mytilus* (*Mytilidae*, Mollusca) in the British-Isles. *Biological Journal of the Linnean Society* 19:137-183
- Stuart V, Field JG, Newell RC (1982) Evidence for Absorption of Kelp Detritus by the Ribbed Mussel *Aulacomya-Ater* Using a New Cr-51-Labeled Microsphere Technique. *Marine Ecology-Progress Series* 9:263-271
- Thornton SF, Mcmanus J (1994) Application of Organic-Carbon and Nitrogen Stable-Isotope and C/N Ratios as Source Indicators of Organic-Matter Provenance in Estuarine Systems - Evidence from the Tay Estuary, Scotland. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 38:219-233
- Trottet A, Roy S, Tamigneaux E, Lovejoy C (2007) Importance of heterotrophic planktonic communities in a mussel culture environment: the Grande Entree lagoon, Magdalen Islands (Quebec, Canada). *Marine Biology* 151:377-392
- Trottet A, Roy S, Tamigneaux E, Lovejoy C, Tremblay R (2008) Impact of suspended mussels (*Mytilus edulis* L.) on plankton communities in a Magdalen Islands lagoon (Quebec, Canada): A mesocosm approach. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 365:103-115
- Trottet A, Roy S, Tamigneaux E, Lovejoy C, Tremblay R (2008) Influence of suspended mussel farming on planktonic communities in Grande-Entree Lagoon, Magdalen Islands (Quebec, Canada). *Aquaculture* 276:91-102
- Tweddle JF, Simpson JH, Janzen CD (2005) Physical controls of food supply to benthic filter feeders in the Menai Strait, UK. *Marine Ecology-Progress Series* 289:79-88

- Vanstralen MR, Dijkema RD (1994) Mussel Culture in a Changing Environment - the Effects of a Coastal Engineering Project on Mussel Culture (*Mytilus-Edulis-L*) in the Oosterschelde Estuary (Sw Netherlands). *Hydrobiologia* 283:359-379
- Ward JE, Levinton JS, Shumway SE, Cucci T (1998) Particle sorting in bivalves: in vivo determination of the pallial organs of selection. *Marine Biology* 131:283-292
- Welschmeyer NA (1994) Fluorometric Analysis of Chlorophyll-a in the Presence of Chlorophyll-B and Pheopigments. *Limnology and Oceanography* 39:1985-1992
- Wildish DJ, Kristmanson DD (1979) Tidal Energy and Sublittoral Macrobenthic Animals in Estuaries. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 36:1197-1206
- Williams P (1981) Detritus Utilization by *Mytilus-Edulis*. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 12:739-746
- Wong WH, Gao QF, Cheung SG, Shin PKS (2008) Field observations on correlation of fatty acid profiles between suspended particulate matter and green-lipped mussels in subtropical waters of Hong Kong. *Marine Pollution Bulletin* 57:662-671
- Wong WH, Levinton JS (2005) Consumption rates of two rotifer species by zebra mussels *Dreissena polymorpha*. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* 38:149-157
- Yokoyama H, Ishihi Y (2007) Variation in food sources of the macrobenthos along a land-sea transect: a stable isotope study. *Marine Ecology-Progress Series* 346:127-141
- Yokoyama H, Tamaki A, Koyama K, Ishihi Y, Shimoda K, Harada K (2005) Isotopic evidence for phytoplankton as a major food source for macrobenthos on an intertidal sandflat in Ariake Sound, Japan. *Marine Ecology-Progress Series* 304:101-116
- 園田 武, 中尾 繁, 高安 克 (2002) サロマ湖の多毛類群集の構造特性と漁場環境：過去20年間の変化傾向. *LAGUNA* 9:19-10
- 横山 寿 (2000) 海面魚類養殖漁場の環境基準 -その施策と問題点-. 養殖研究所研究報告 29:123-134
- 横山 寿 (2008) 温帯の感潮域および沿岸域における動物の食物源 -安定同位体比研究の成果と課題-. *日本生態学会誌* 58:23-36
- 清水 礼, 富山 哲 (1942) 浜名湖におけるカキのへい死と底土中の硫化物含量との関係. *日海誌* 1:75-84
- 楠木 豊 (1981) カキ養殖漁場における漁場老化に関する基礎的研究. 広島県水産試験場研究報告 11:1-93

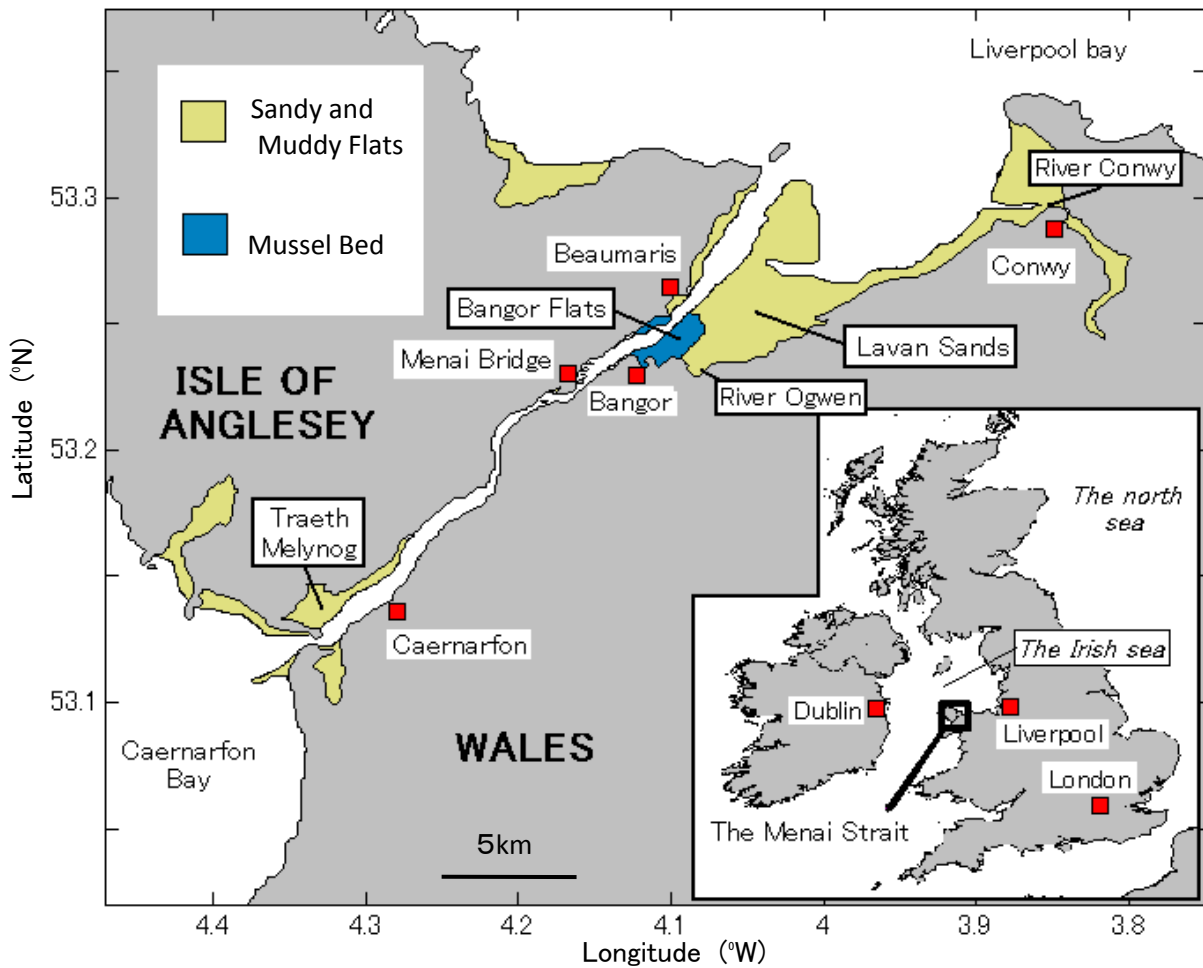


図1. メナイ海峡の位置と地名。黄色いエリアは干潟、青いエリアはヨーロッパイガイの養殖場 (mussel bed)、赤点は町を表す。

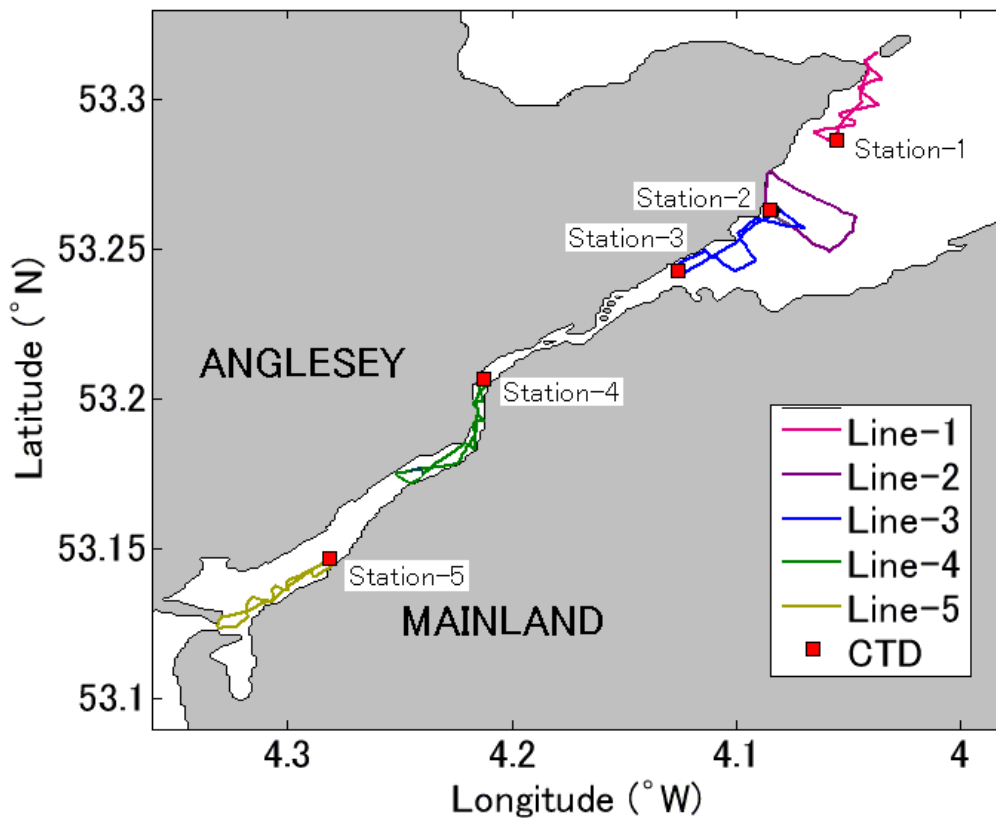


図2. 2007年5月の観測におけるADCP観測線とCTD測点。CTD測点は採水点を兼ねる。

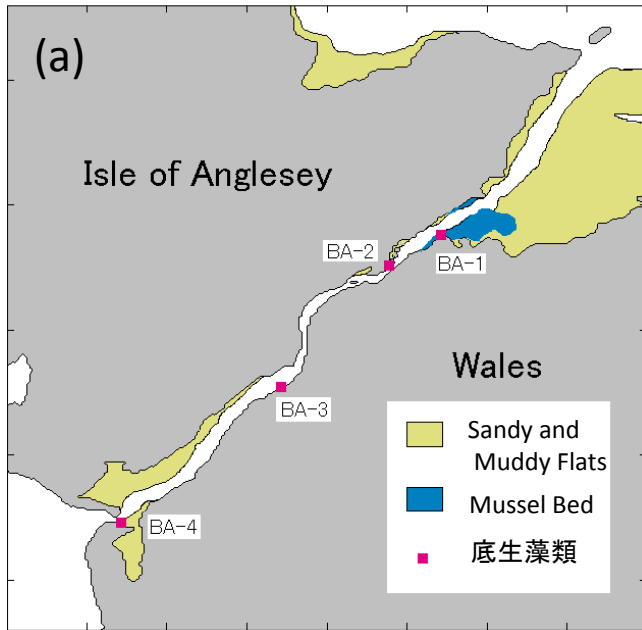


図3a. 底生珪藻分離用の表層堆積物の採集点。BA-2からは大型底生藻類3種も採集した

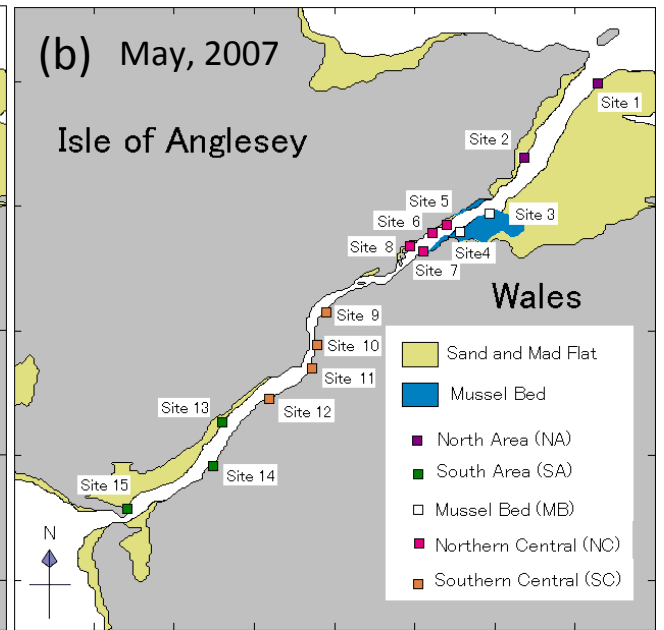


図3b. 2007年5月におけるヨーロッパイガイの採集点。色の違いは、採集海域による区分を表す。

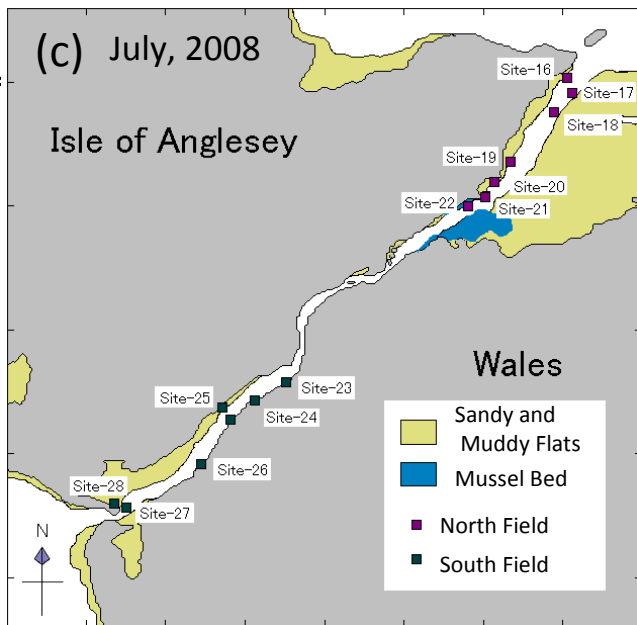


図3c. 2008年7月におけるヨーロッパイガイの採集点。色の違いは、採集海域による区分を表す。

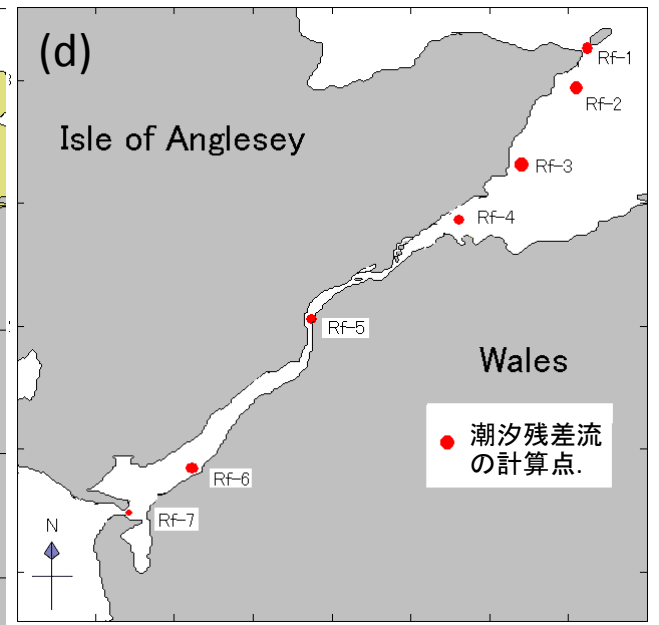


図3d. 潮汐残差流の計算点。円の大きさは、滞筋部分のデータ抽出に用いた範囲を表す。

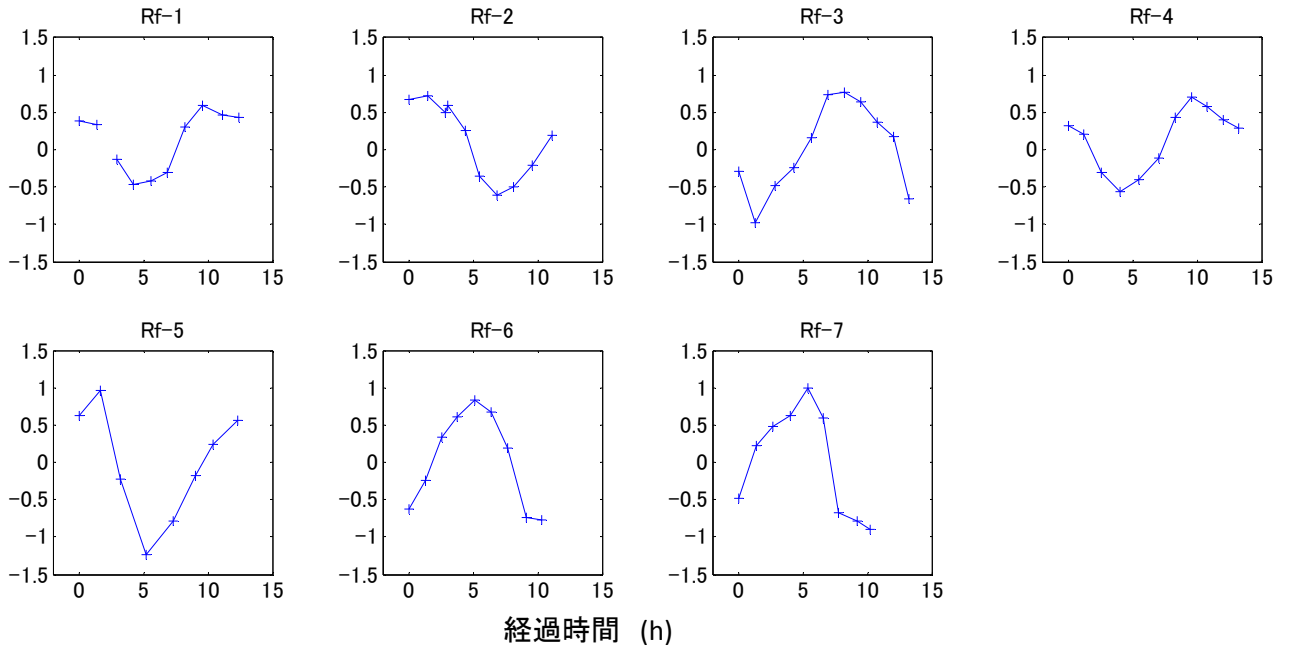


図4. 各潮汐残差流の計算点における平均流速の時系列。時系列の0は観測開始時間を表す。北東向きの流れを正、南西向きの流れを負で表す。

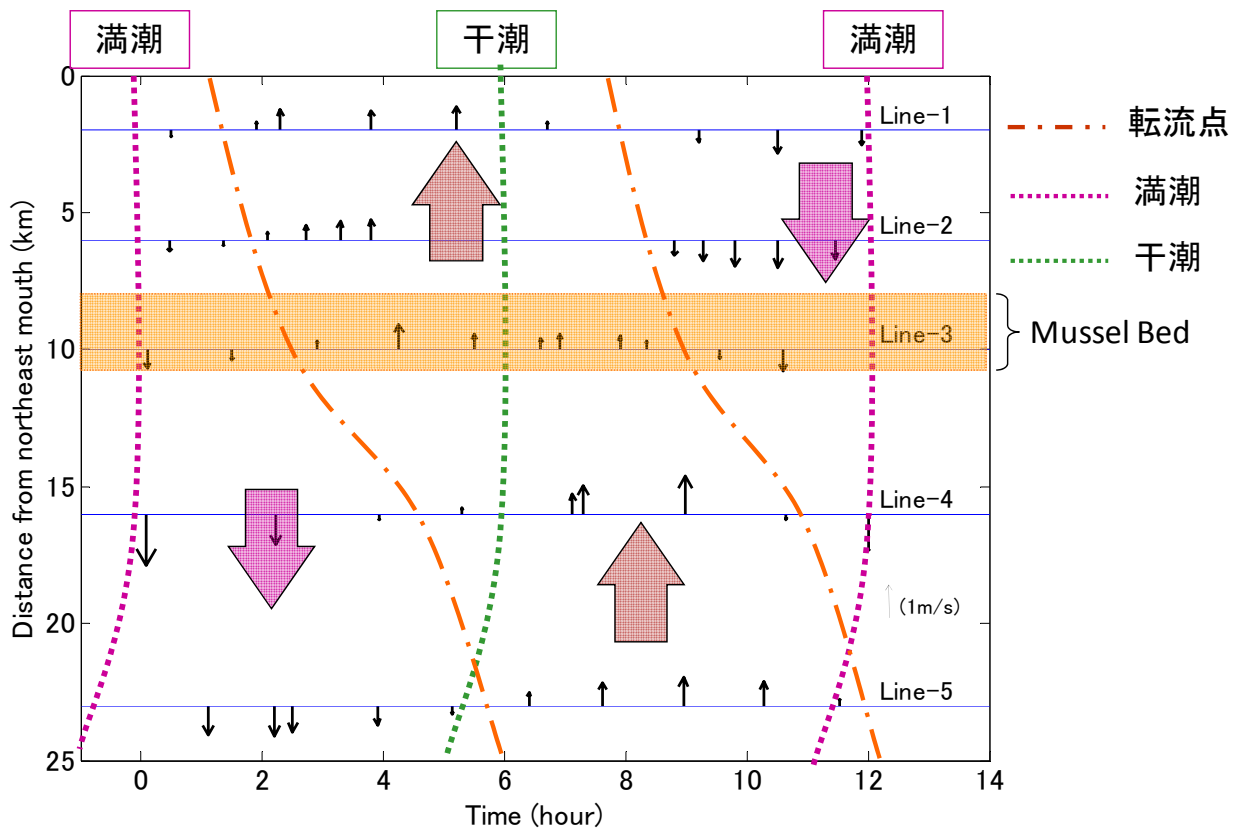


図5. メナイ海峡における潮流の流向・流速と潮位の変動。赤い点線は満潮時刻、緑の点線は干潮時刻、ベクトルは北と南の両海峡出口を結ぶ直線とした時のADCPによって計測された流れを表す。経過時間の0は、Line-3における満潮時刻である。

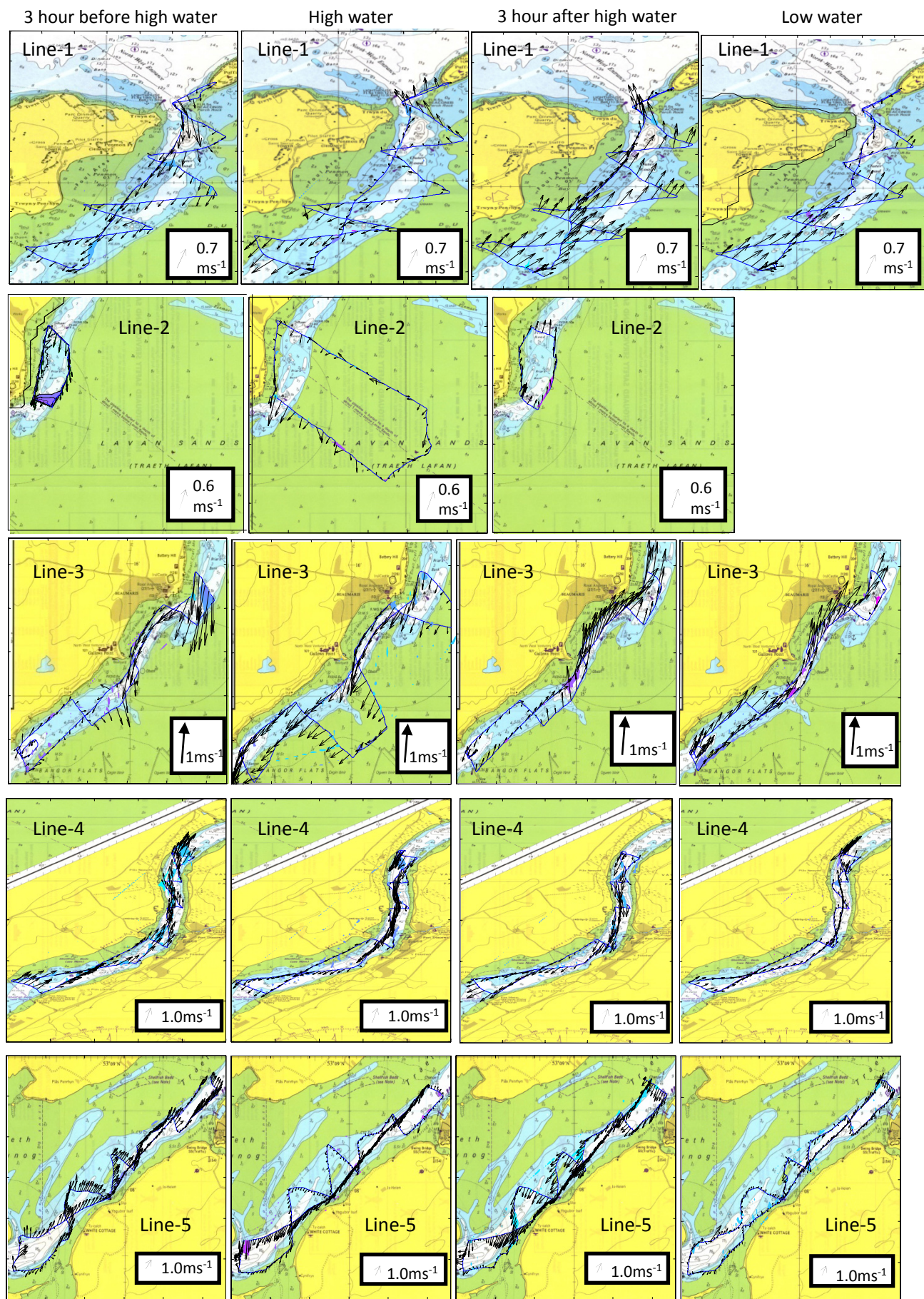


図6. 各測線における流向・流速の分布。左の行から順に満潮3時間前、満潮時、満潮3時間後、干潮時における各側線の観測結果を示す。

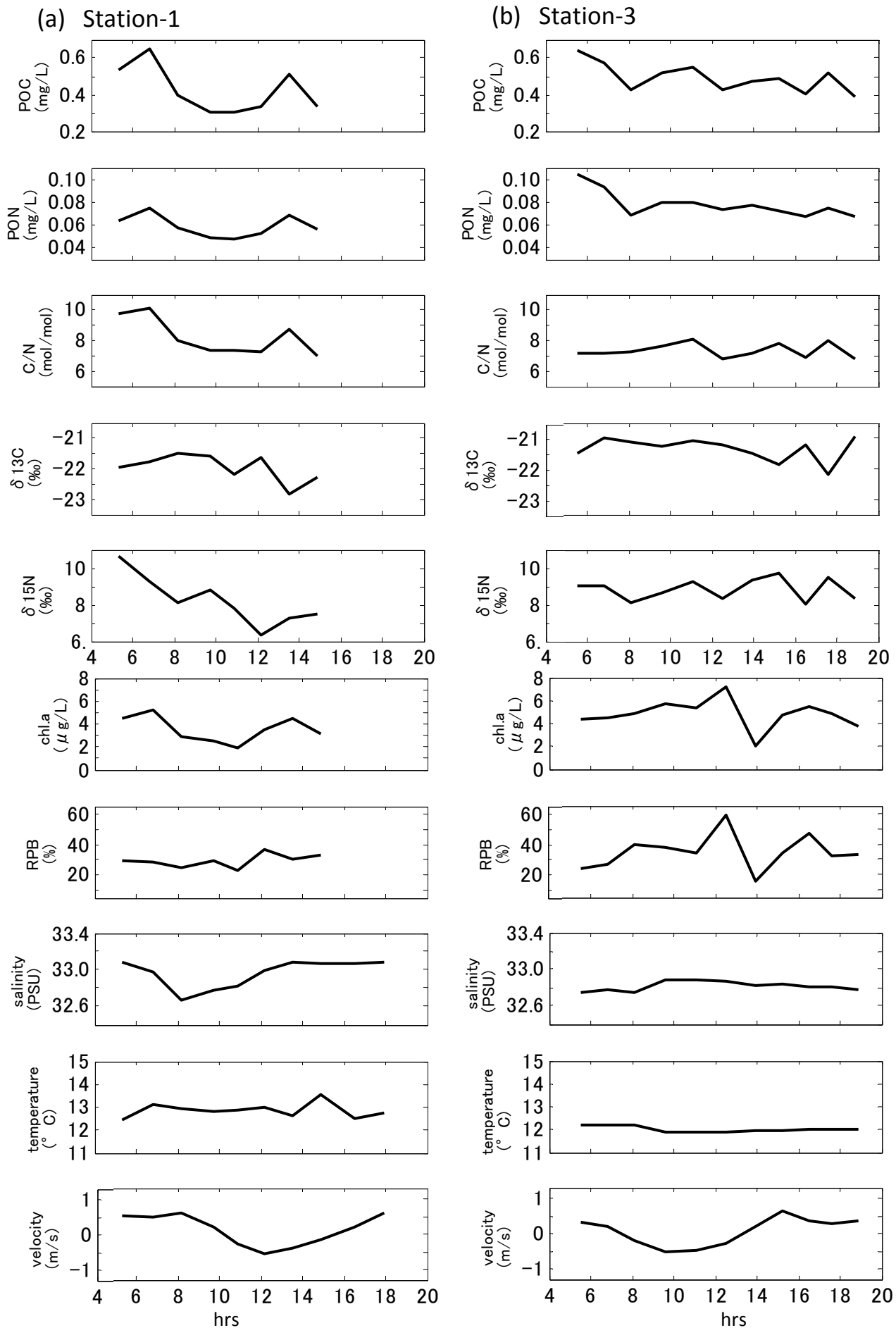


図7. 2007年5月の各測点における懸濁態有機炭素・窒素(POC・PON: mg/L^{-1}), C:N比(mol/mol), およびその同位体比とクロロフィルa濃度(Chl.a: $\mu\text{g/L}^{-1}$), 植物プランクトンバイオマス比(RPB: %), 塩分(psu), 水温($^{\circ}\text{C}$), 流速(ms^{-1})の時系列。流速は北東向きの流れを正、南西向きの流れを負で表す。

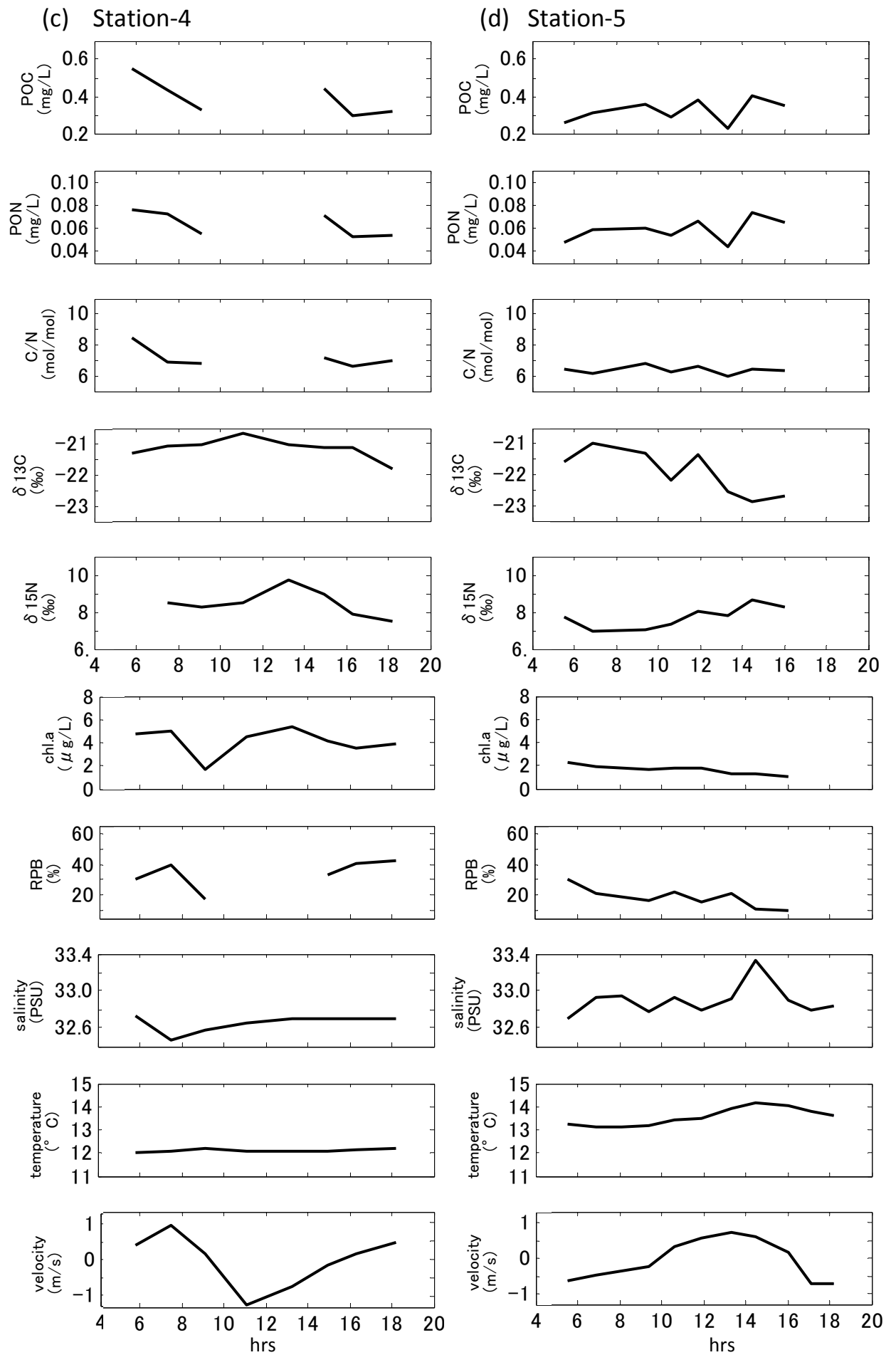


図7. 続き

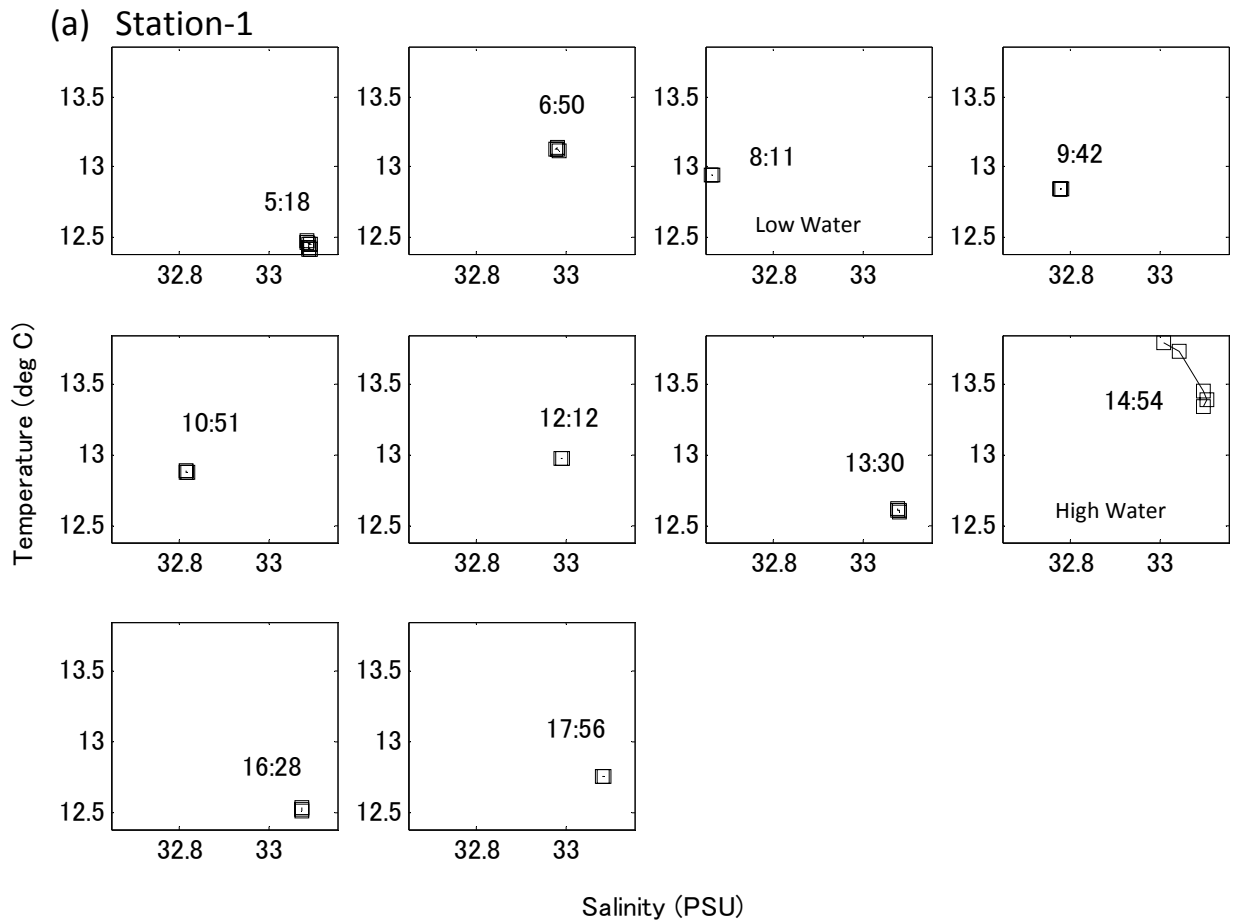


図8a. 2007年5月におけるSt-1のTSダイアグラム。

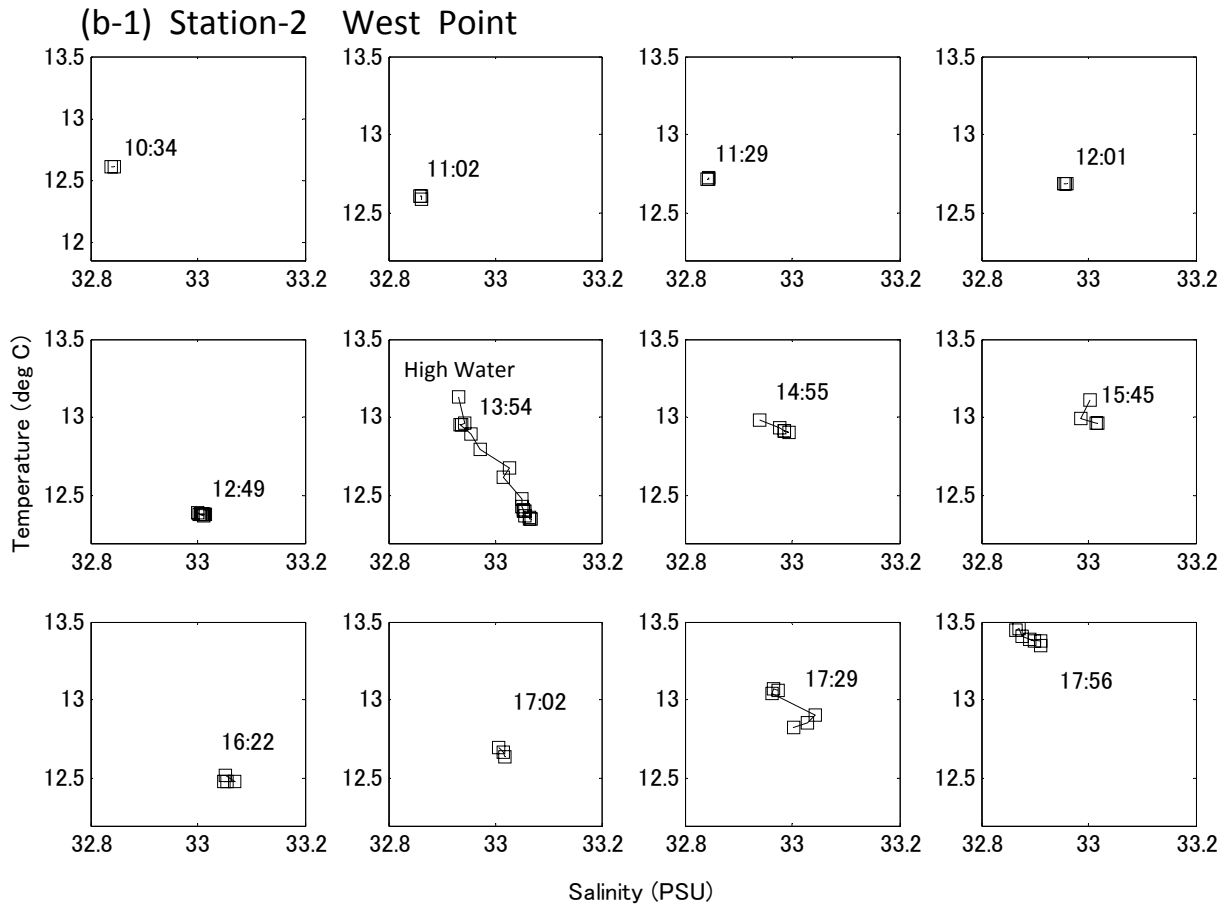
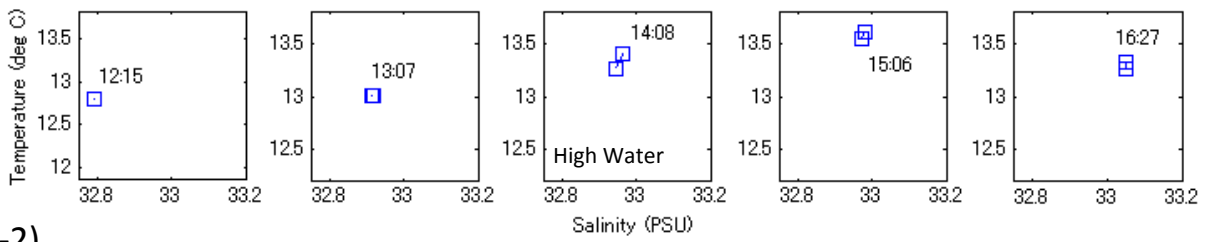


図8b-1. 2007年5月におけるSt-2のTSダイアグラム。



(b-2)

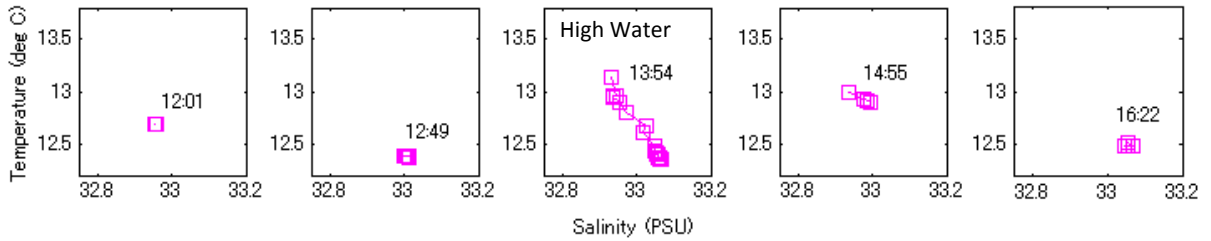


図8b-2. 2007年5月におけるSt-2のTSダイアグラム。青いダイアグラムは干潟上の測点。赤いダイアグラムは滞筋上の測点を示す。

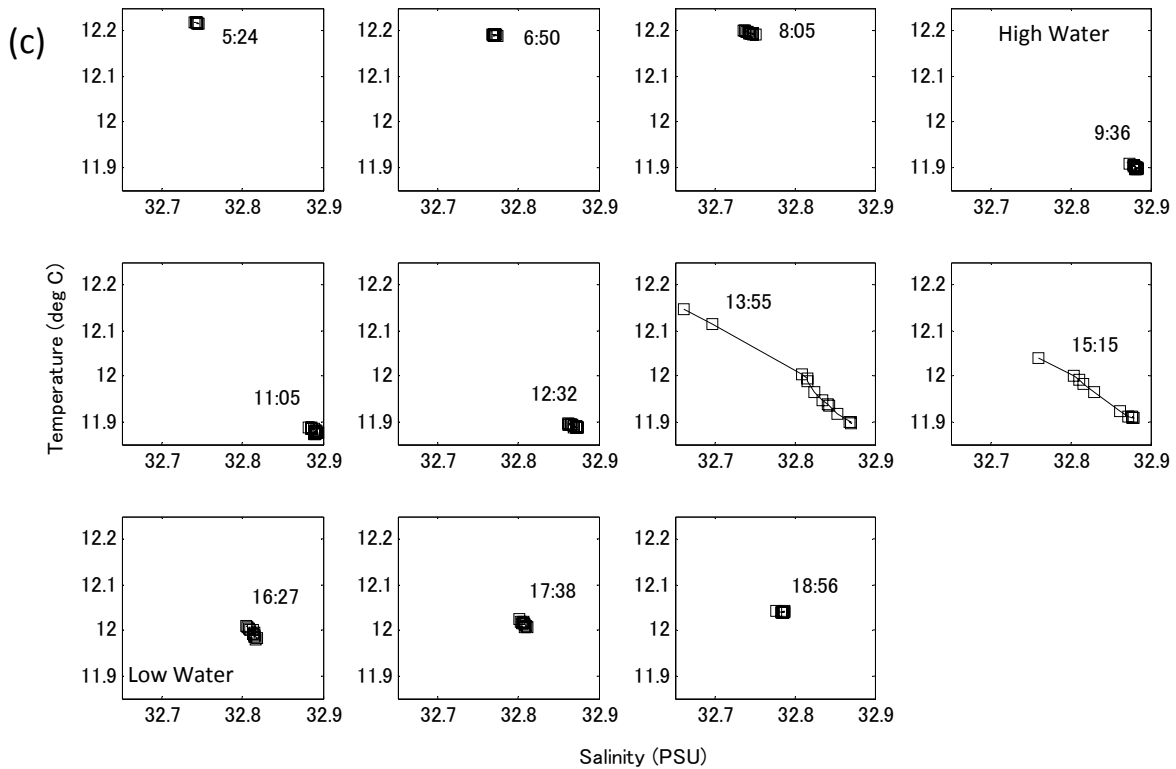


図8c. 2007年5月におけるSt-3のTSダイアグラム。

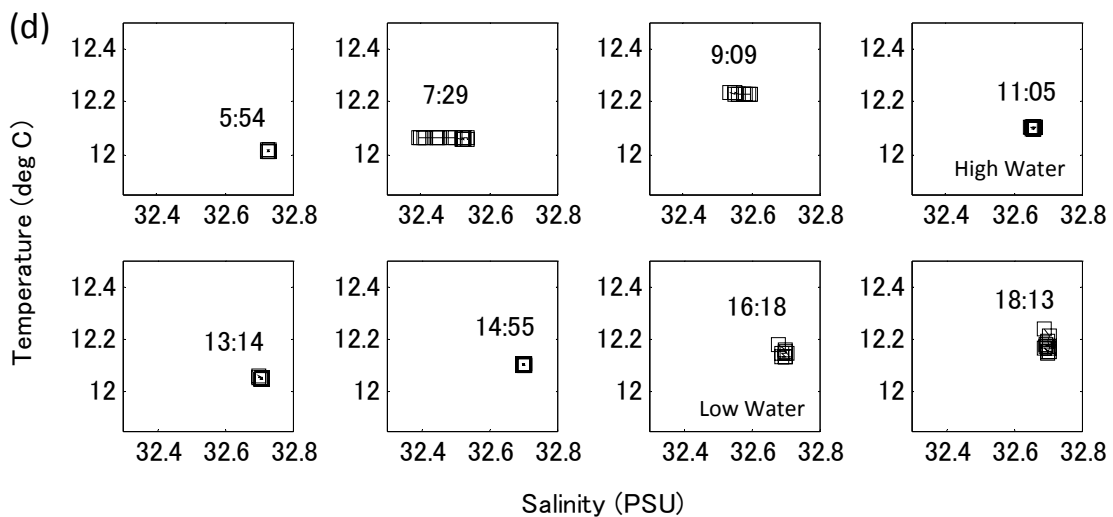


図8d. 2007年5月におけるSt-4のTSダイアグラム。

(e) Station-5

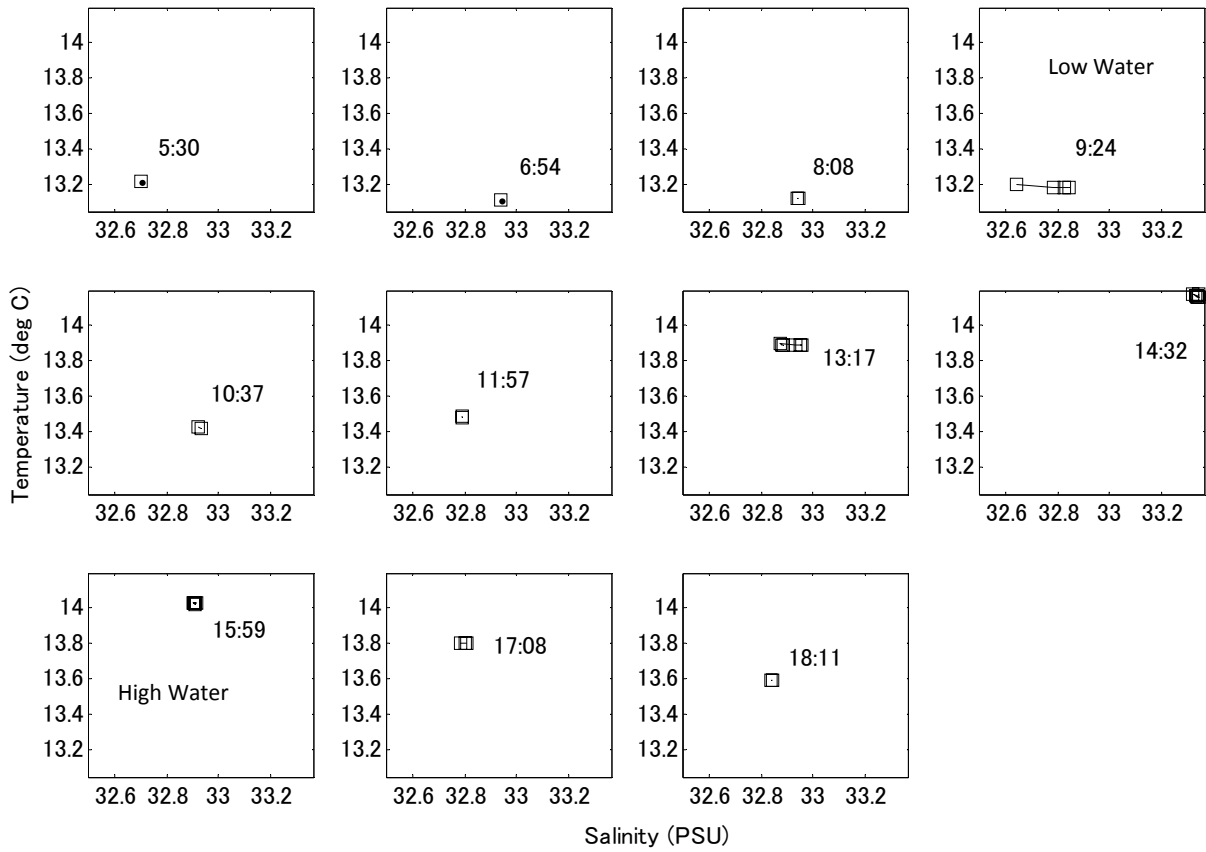


図8e. 2007年5月の観測におけるSt-5のTSダイアグラム。

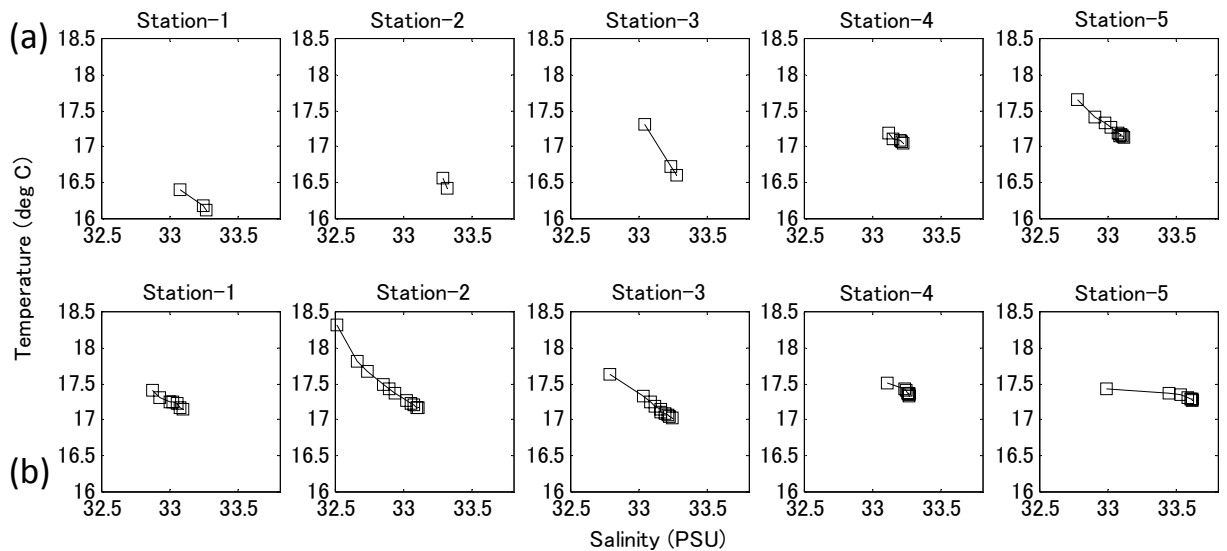


図9. 2008年7月の観測における各測点のTSダイアグラム。(a)(b)はそれぞれ南流期、北流期の終わりの憩流における図をあらわす。

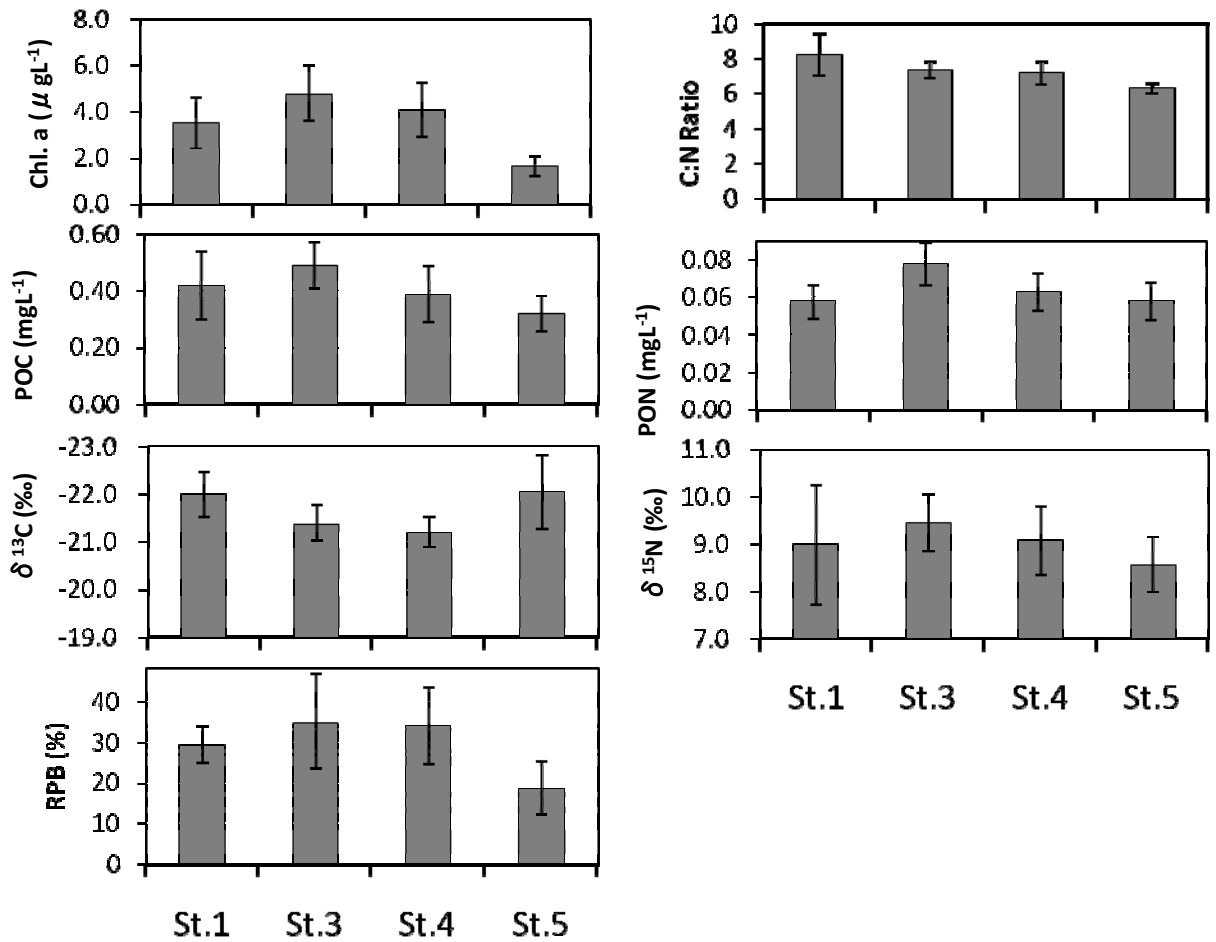


図10. 2007年5月における各測点のChl.a, POC, PON, C:N比、RPB および安定同位体比の平均値。エラーバーは、標準偏差を表す。

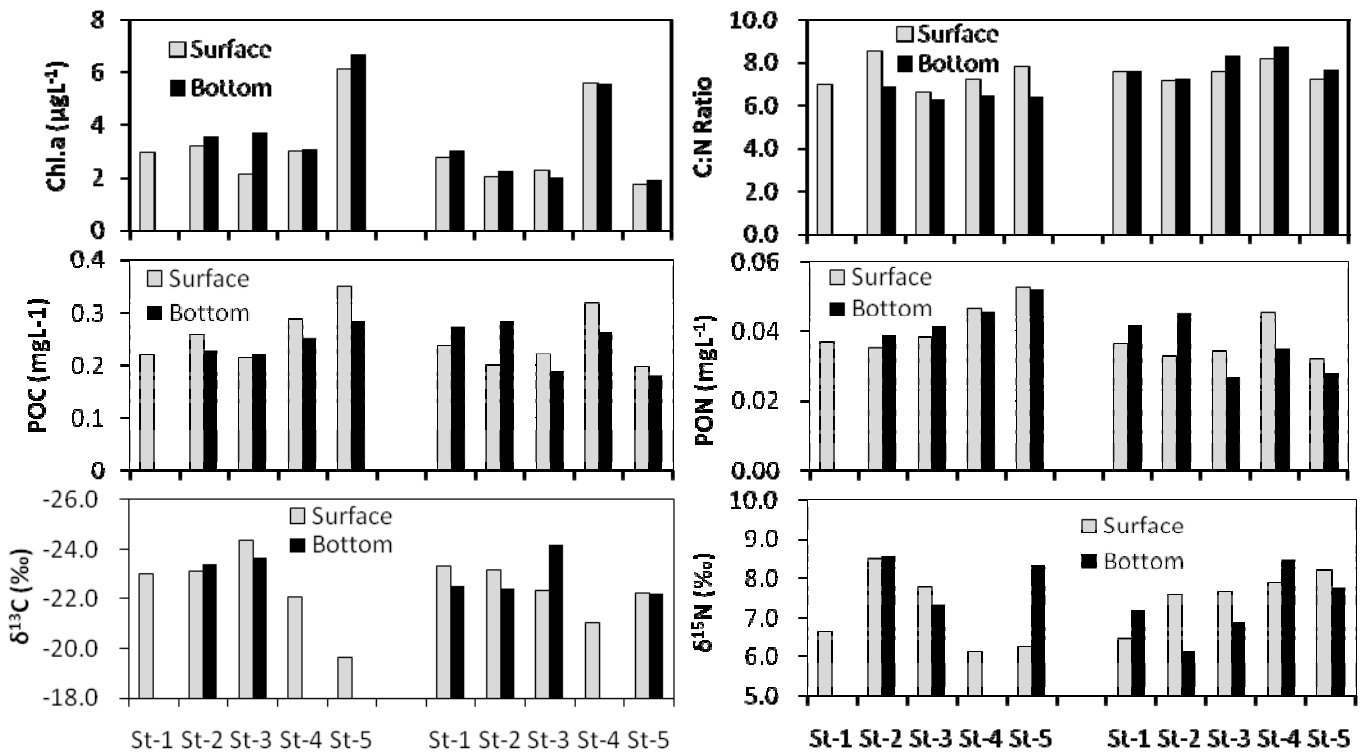


図11. 2008年7月の各測点におけるChl.a, POC, PON, C:N比及びその安定同位体比。左側の測点は、北流期の終わりの憩流における観測、右側の測点は南流期の終わりの憩流における観測を表し、灰色のbarは表層の、黒色のbarは底層のそれぞれの値を表す。

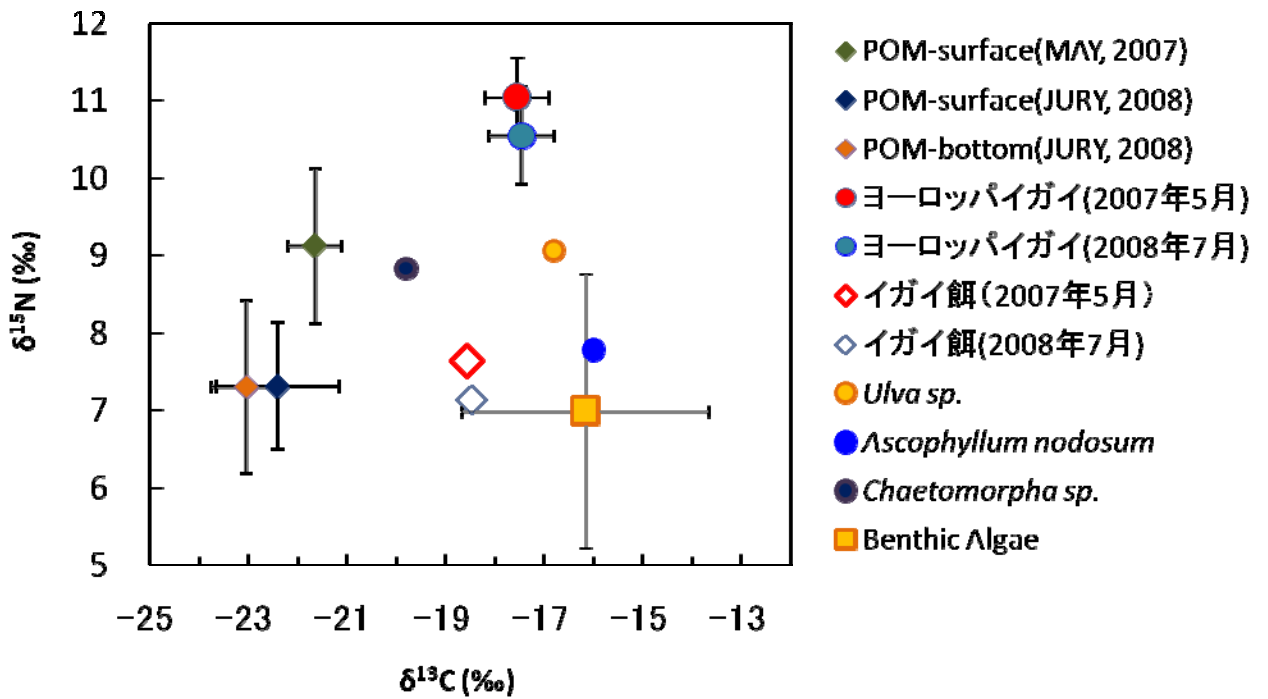


図12. ヨーロッパイガイとその餌の安定同位体比の予測値。エラーバーは標準偏差を表す。

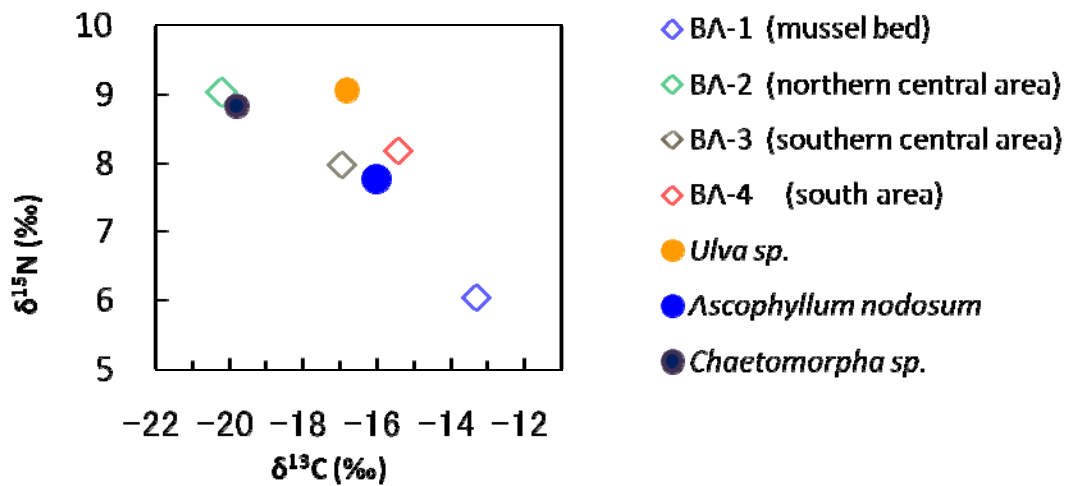


図13. メナイ海峡における底生珪藻と大型底生藻類の安定同位体比。

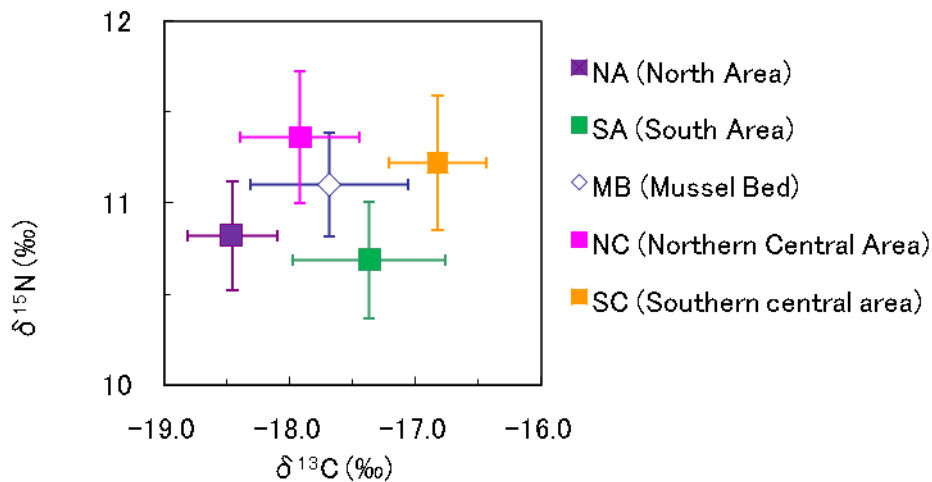


図14. 2007年5月におけるメナイ海峡におけるヨーロッパイガイの安定同位体比。エラーバーは標準偏差を表す。

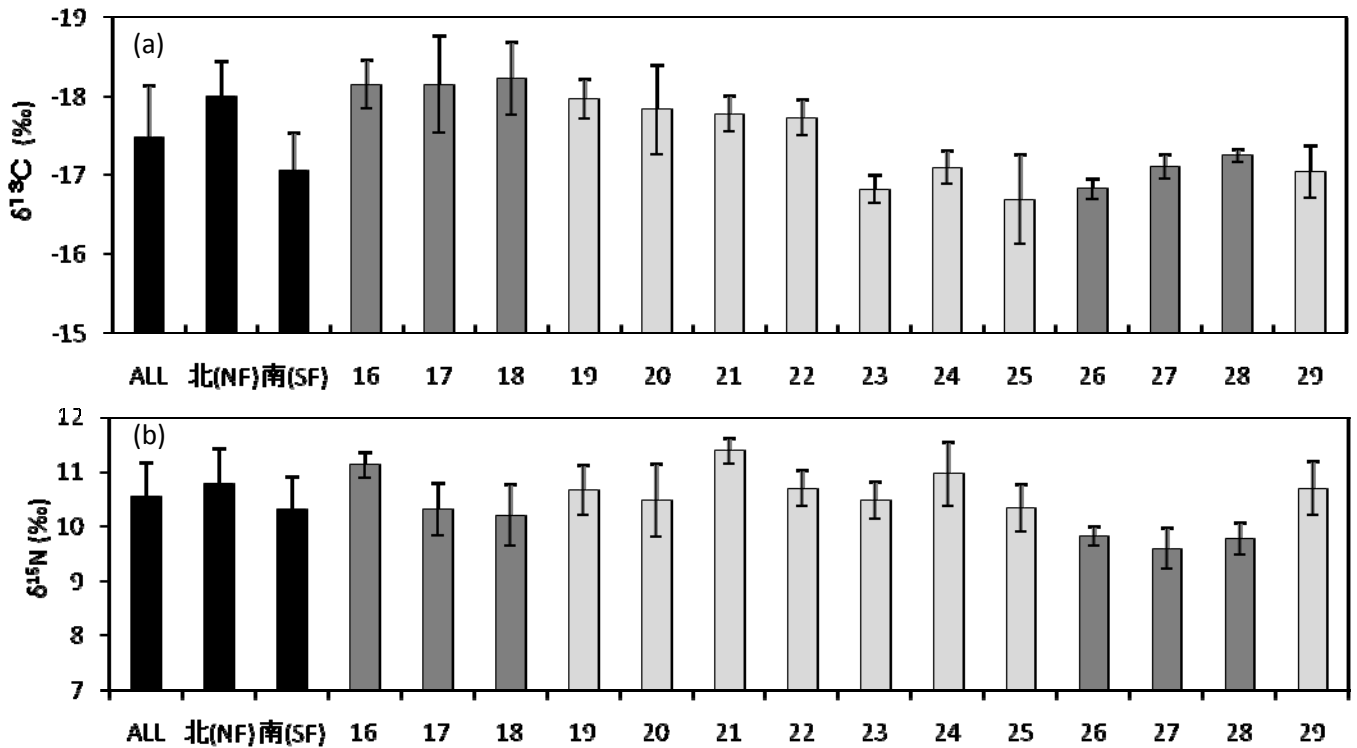


図15. 2008年7月におけるメナイ海峡におけるヨーロッパイガイの安定同位体比。(a)は $\delta^{13}\text{C}$ 、(b)は $\delta^{15}\text{N}$ を表す。黒色のbarは地点の平均値, 濃灰色のbarはブイや棧橋に付着していた個体を、淡灰色のbarは干潟上から採集した個体をそれぞれ表す。X軸の数字は採集地点の番号である

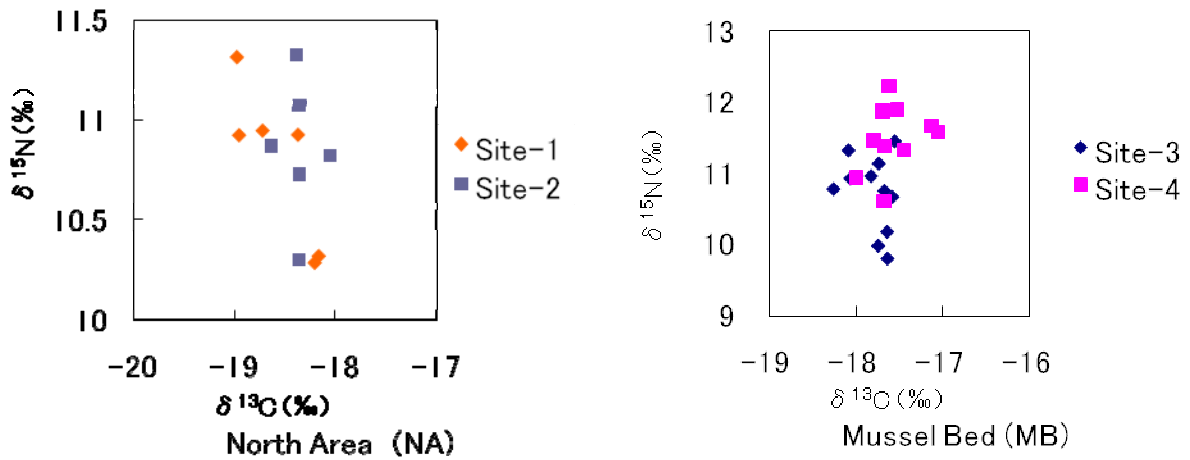


図16. 2007年5月における採取地点別の各個体のヨーロッパイガイの安定同位体比。

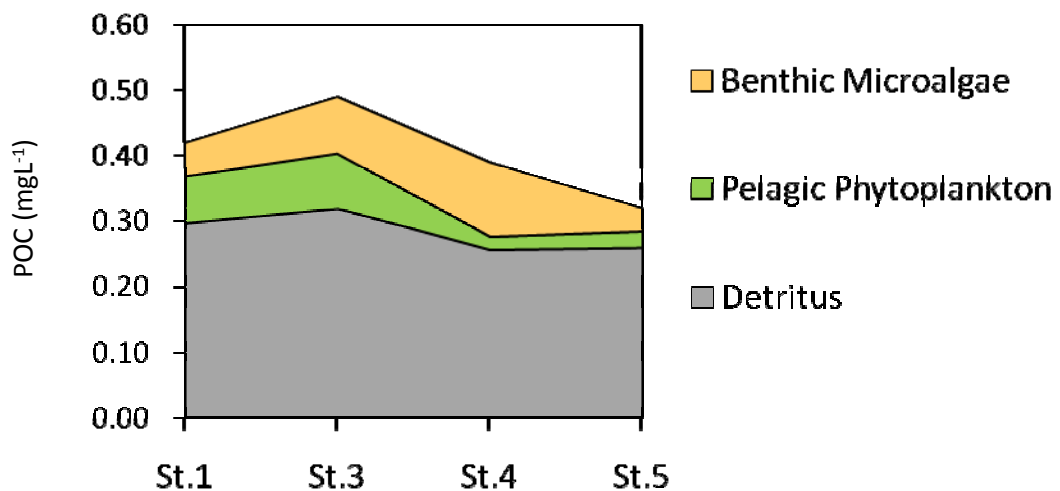


図17. メナイ海峡におけるPOM構成成分の変動。

表1 各残差流測定点における最大流速、潮汐流程、および残差流速

	Rf-1	Rf-2	Rf-3	Rf-4	Rf-5	Rf-6	Rf-7
Max current speed (ms ⁻¹)	0.6	0.8	1.0	0.6	1.2	0.9	1.0
Tidal excursion (km)	8.5	11.4	14.2	8.5	17	12.8	14.2
East	-2.7	5.3	2.5	8.0	-3.5	-2.0	-8.1
Residual flow* (cms ⁻¹)							
North	7.5	7.0	1.7	3.4	-10.1	-2.5	5.2
Speed	8.9	10.2	2.7	8.3	-14.5	-2.9	-9.6

*残差流は、北東向きの流れを正とし、南西向きを負として表示している

表2. 2007年5月におけるPOMのPOC、PON、C:N ratio、chl.a、RPB および安定同位体比。

		Station-1	Station-3	Station-4	Station-5
POC (mgL ⁻¹)	Mean ± SD	0.42 ± 0.12	0.49 ± 0.08	0.39 ± 0.1	0.32 ± 0.06
	MIN - MAX	0.3 - 0.65	0.40 - 0.64	0.29 - 0.55	0.26 - 0.4
PON (mgL ⁻¹)	Mean ± SD	0.058 ± 0.009	0.078 ± 0.011	0.063 ± 0.010	0.058 ± 0.010
	MIN - MAX	0.048 - 0.074	0.067 - 0.104	0.052 - 0.076	0.042 - 0.074
POC / PON (mol / mol)	Mean ± SD	8.2 ± 1.2	7.4 ± 0.5	7.2 ± 0.6	6.3 ± 0.3
	MIN - MAX	7.3 - 10.1	6.77 - 8.12	6.66 - 8.44	5.8 - 6.82
Chl.a (μg L ⁻¹)	Mean ± SD	3.52 ± 1.11	4.79 ± 1.17	4.09 ± 1.16	1.64 ± 0.40
	MIN - MAX	1.95 - 5.25	2.06 - 7.19	1.64 - 5.38	1.00 - 2.29
RPB [#] (%)	Mean ± SD	29.4 ± 4.5	35.0 ± 11.6	34.1 ± 9.4	18.7 ± 6.6
	MIN - MAX	22.6 - 37.2	15.2 - 58.9	17.7 - 42.7	10.0 - 30.7
δ ¹³ C (‰)	Mean ± SD	-22.0 ± 0.5	-21.4 ± 0.4	-21.2 ± 0.3	-22.1 ± 0.8
	MIN - MAX	-22.9 - -21.5	-22.2 - -21.0	-21.8 - -20.1	-23.0 - -20.9
δ ¹⁵ N (‰)	Mean ± SD	9.0 ± 1.3	9.45 ± 0.6	9.1 ± 0.7	8.6 ± 0.6
	MIN - MAX	7.2 - 9.9	8.66 - 10.37	8.1 - 10.3	7.8 - 9.4

Rate of Phytoplankton Biomass : {(35×[chl.a]) / [POC]} × 100

表3. POMに含まれるデトライトスの安定同位体比(推測値)

	Station-1	Station-3	Station-4	Station-5
δ ¹³ C _{detritus}	-23.06	-22.85	-22.94	-22.95

表4. 2007年春季のヨーロッパイガイ餌資源構成(%)

	Station-1	Station-3	Station-4	Station-5
Pelagic phytoplankton	58.3	49.2	15.0	41.6
Benthic microalgae	41.7	50.8	85.0	58.4