

— 論 文 —

# 瀬戸内海備讃瀬戸の河口干潟直上水における動物プランクトン群集の季節変動と水平分布、およびその生産性\*

風間 健宏<sup>1,3\*\*</sup>・多田 邦尚<sup>1</sup>・一見 和彦<sup>2</sup>

## 要 旨

干潟は一次生産性が高く、カイアシなど動物プランクトン量も豊富である。しかし、干潟直上水中の動物プランクトン群集の動態や、基礎生産からの転送効率について試算した例はほとんど無く、それらの生産性についても不明である。著者らは、瀬戸内海東部の河口干潟について、動物プランクトンの季節変動・水平分布を調査した。次いで、一次～三次生産者へ至る年間炭素フラックスを算出し、栄養段階間の転送効率について評価した。その結果、動物プランクトン生物量は繊毛虫の寄与率が非常に高く、瀬戸内海沿岸の一般的な動物プランクトン群集構造と異なることが示唆された。繊毛虫類の生産量はカイアシ類の最大 100 倍と見積もられた。浮遊性一次～二次生産への転送効率は 17%，総一次生産～浮遊性二次生産へは 1.4%，浮遊性二次～三次生産へは 2.1% となった。浮遊性一次～二次生産への転送効率は瀬戸内海沿岸の一般的な値よりも低いが、その理由として、ろ過食性二枚貝による浮遊性一次生産者への摂食が、見た目の転送効率を下げている可能性が考えられた。

キーワード：河口域，栄養カスケード，群集構造，主成分分析

## 1. はじめに

河口干潟域では、河川水と海水の混合と潮汐の作用により、水温・塩分・pH・溶存物質濃度・粒状物質濃度といった様々な理化学的要因が、時間的・空間的に著しく変化する。従って、河口干潟域は、多くの生物にとって生息困難な場所である一方、汽水域の環境に適応した種にとって競争者や捕食者が少なく、餌が多い理想的な生息場所でもある。こうした河口干潟域では、栄養塩と光が豊富に存在し、かつ温度が高いことから、底生・浮遊性微細藻類による一次生産が非常に高い (Underwood

\* 2015 年 11 月 30 日受理；2016 年 3 月 3 日受理  
著作権：日本海洋学会，2016

1 香川大学農学部

〒761-0795 香川県木田郡三木町池辺 2339

2 香川大学瀬戸内圏研究センター庵治マリンステーション

〒761-0130 香川県高松市庵治町鎌野 4511-15

3 現在：東北大学大学院生命科学研究科

〒980-8578 宮城県仙台市青葉区荒巻字青葉 6-3

\*\* 連絡著者：風間 健宏

TEL/FAX：022-795-6686

e-mail：takehiro.kazama.c2@tohoku.ac.jp

and Kromkamp, 1999)。また、カイアシ類をはじめとする動物プランクトンの現存量も非常に高く、その時空間変動と理化学的要因との関係、微細藻類の一次生産量に与える摂食圧について、多くの研究がなされている (Soetaert and Van Rijswijk, 1993; Escaravage and Soetaert, 1995)。例えばアメリカの Damariscotta 河口域におけるカイアシ類の個体密度は、隣接する海域よりも明らかに高い (Lee and McAlice, 1979)。しかし、干潟直上水全体の動物プランクトン生産力や、ベントスを含めた生態系全体の評価例は、世界的にもほとんど無い。

河口干潟域の動物プランクトンによる生産力の評価を行うためには、直上水中に出現する動物プランクトン群集の組成と動態を把握する必要がある。特に河口域のような富栄養海域では、植物プランクトンおよびバクテリアを摂食する繊毛虫類やノープリウス幼生などの微小動物プランクトンの生物量および一次生産者に対する摂食圧が季節的に非常に高くなるといわれている (Kamiyama, 1994; Uye *et al.*, 1996 など)。これら微小動物プランクトンはカイアシ類や幼魚・仔魚にとって重要な資源と考えられている (Stoecker and Capuzzo, 1990) ため、河口干潟域における基礎生産から上位消費者に至るエネルギー転送効率を正しく評価しようとするれば、微小動物プランクトンとメソ動物プランクトンのそれぞれの動態を踏まえたうえで、二次および三次生産量を推定しなければならない。

本研究の調査対象である新川・春日川河口干潟域は、瀬戸内海の備讃瀬戸地域に位置する。瀬戸内海は、世界でも有数の漁獲量を誇る半閉鎖性浅海域であると同時に、水中の一次生産量および二次生産量が非常に高い海域として知られている (Uye *et al.*, 1996; Uye and Shimazu, 1997; Tada *et al.*, 1998)。年間の一次生産量のうち、植食性・肉食性動物プランクトンの生産量に対する転送効率は、それぞれ 28 %、26 % と見積もられている (Uye and Shimazu, 1997)。これは、室内実験における一般的な動物プランクトンの総成長効率 (30 %, Ikeda and Motoda, 1978) とほぼ同程度であり、同海域の物質循環が非常に効率的であることを示唆している。この高い生産効率は、瀬戸内海の豊富な漁業資源を支える要因のひとつと考えられている (Uye *et al.*, 1996)。しかし近年、瀬戸内海全体の水産漁業における生産量が低下して

おり、その要因のひとつは、干潟を含む自然海岸の消失であると考えられている (山本, 2011)。干潟域は様々な幼稚魚の生育場として重要であるが (例えば日比野, 2002)、それらの餌である動物プランクトン群集の定量的・長期的な研究は、瀬戸内海では全く無い。従って、干潟の動物プランクトンが、どの程度の実産力やエネルギー転送効率を有し、魚類の生産にどう影響しているかは不明である。

本研究の目的は、瀬戸内海でよく調査されている新川・春日川河口干潟域を用いて、動物プランクトンの季節変動、水平分布と生産性を明らかにすることで、河口干潟域のプランクトン生産性についての一般的な理解を深めることである。同調査域ではこれまで、年間のリン収支やマクロベントス、底生微細藻類の生産性について報告がある (一見ら, 2008; 2011a; 2011b; 2013)。著者らは、まず河口干潟域における直上水中の動物プランクトンの群集構造と動態の季節変動について明らかにすることを目的として、河口干潟域および干潟沖における動物プランクトンの季節調査を 2 年間にわたって実施した。得られた現存量と環境データから、動物プランクトン群集の構造、水平分布および生産量の季節変動を推定した。最後に、河口干潟域における年間の炭素フラックスを、底生と浮遊性の干潟一次生産者、カイアシ類および微小動物プランクトンを含めて計算し、干潟動物プランクトンの生産性およびエネルギー転送効率について比較・解析を行った。

## 2. 試料および方法

### 2.1 調査干潟および現場観測

調査を行った香川県高松市、新川・春日川河口干潟域は平均干満差約 2 m であり、大潮の満潮時における水深は、干潟上流側で 1 m 前後、下流側で 1.7 m 前後、干潟沖では 6 m 以上である。本調査干潟に注ぐ河川のうち、新川の流量が最も多く、春日川の流量はその 10 分の 1 程度、詰田川の流量は極めて少ない。調査定点は新川側の堰から 300 m 下流 (Stn. UK1)、900 m 下流 (Stn. UK2)、1700-2000 m 下流側の 3 箇所 (Stns. A, B, C)、干潟沖の 3 箇所 (Stns. Y1, Y3, YB) の計 8 点である。調査は 2007

年4月19日, 7月20日, 10月18日, 2008年2月19日, 3月10日, 7月3日および10月20日の満潮時に行われた (Fig. 1)。ただし悪天候のため, 2008年2月19日の Stns. Y1, Y3 および YB の3定点は観測が出来なかった。水温および塩分の測定は, バンドン型採水器を用いて採取した海水試料をバケツに移し, 多項目水質計 (YSI Model 30) を用いて測定した。Chl *a* 濃度は表層水 100 mL ないし 250 mL を Whatman GF/F フィルターを用いてろ過し, フィルターを 50 mL ねじ口試験管に入

れ, 90%アセトン を 20 mL 加えた後, 冷暗所で 24 時間抽出した。抽出終了後, 5 分間超音波処理し, 蛍光法により Chl *a* 濃度を算出した (Holm-Hansen *et al.*, 1965)。

ネット動物プランクトンは, バンドン型採水器で Stns. UK1, UK2 の表層, Stns A, B, C の表層および底層, Stns. Y1, Y3, YB の表層, 3 m と 6 m 層からそれぞれ 10 L 採取し, 60  $\mu$ m メッシュを用いて濃縮した。ネット動物プランクトン試料にはカイアシ類, ノープリウス幼生, 多毛類幼生, 大型の有鐘織毛虫が含まれており, 最終濃

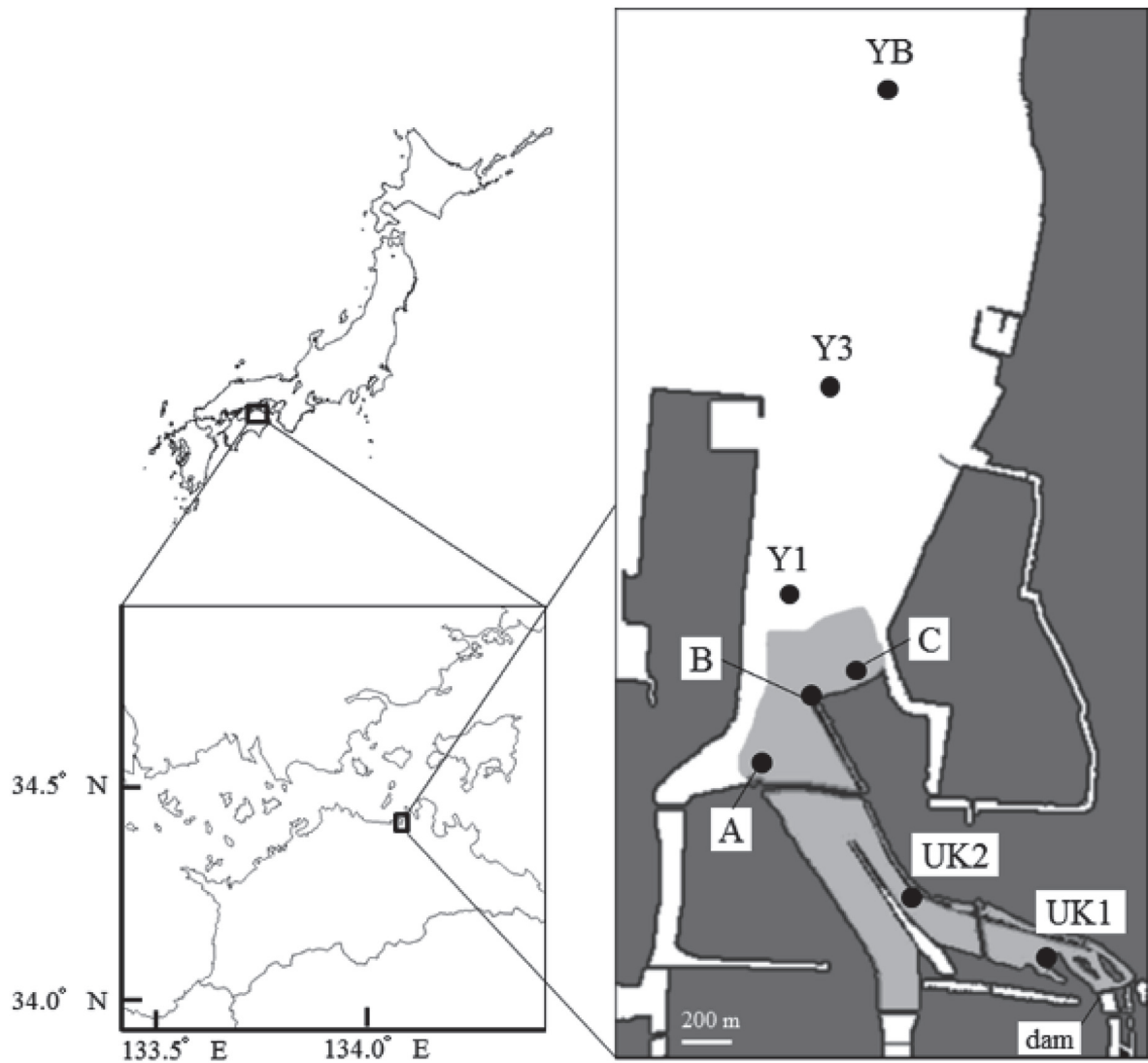


Fig. 1. Sampling sites in the Shinkawa-Kasugagawa estuary, Takamatsu, Japan. The tidal flat is indicated by a grey colour.

度5%の中性ホルマリンを用いて固定した。これとは別に、小型の有鐘織毛虫と無殻の織毛虫を計数するため、生海水試料100 mLをポリ瓶に採取した。生海水試料は、ルゴール・ヨウ素液を最終濃度5%まで加えて固定した。固定試料は24時間沈降後、上澄みを除き、最終的に6 mLまで濃縮した。濃縮試料は、光学顕微鏡下(×40-200)で動物プランクトン種組成と個体密度を測定した。カイアシ類は頭胸長を、甲殻類ノープリウス幼生および多毛類幼生は体長をマイクロメーターで計測し、60-250  $\mu\text{m}$ は50  $\mu\text{m}$ ごと、250  $\mu\text{m}$ 超は125  $\mu\text{m}$ ごとにサイズ分画した。同様に、無殻の織毛虫は細胞の短径と長径を計測し、球換算直径30  $\mu\text{m}$ ごとに分画した。有鐘織毛虫はロリカ形態種ごとに口径と長さを計測した。季節ごとの生物量および生産量の算出には、サイズクラス毎の平均値( $n = 10$ )を用いた。

## 2.2 動物プランクトンの生物量および生産速度の算出

動物プランクトンの各分類群(カイアシ類, ノープリウス幼生, 多毛類, 無殻織毛虫類, 有鐘織毛虫類)の生物量および生産速度は、各々の体長や細胞体積から換算した。換算に用いた経験式をTable 1に示す。一般的な

多毛類の浮遊幼生期の成長速度については知見が無いため、本研究では多毛類幼生の生産量は算出しなかった。上記で求めた個々の成長速度に、単位水塊あたりの生物量を乗じ、干潟全体の動物プランクトンの生物生産速度( $\mu\text{g C m}^{-3} \text{d}^{-1}$ )を求めた。

## 2.3 統計解析

新川・春日川河口干潟域は河口の地形が複雑であるため、距離的に近い定点間であっても、河川水と海水の混合具合によっては、環境が大きく異なることが考えられる。そこで、調査定点を環境特性によってグループ分けし、動物プランクトン生物量と生産量の各々をグループ間で比較した。解析にあたっては、各観測地点の水溫、塩分、Chl *a*濃度をユークリッド距離に標準化し、統計解析ソフトウェアR(R Development Core Team, 2015)を用いて、Ward法(Ward, 1963)によるクラスター解析を行い、干潟上流域、干潟下流域、干潟沖の3つのグループに分けた。グループごとに、動物プランクトンの各分類群における生物量および生産量の平均値を算出した。また、動物プランクトン群集組成の季節変動を上述の3つのグループ間で比較するため、統計解析ソフトR

Table 1. Empirical formulae for zooplankton carbon content (*C*) and growth rate (*g*), against prosome length (*PL*,  $\mu\text{m}$ ), body length (*BL*,  $\mu\text{m}$ ), loricae volume (*LV*,  $\mu\text{m}^3$ ), cell volume (*CV*,  $\mu\text{m}^3$ ) and temperature (*T*,  $^{\circ}\text{C}$ ).

Taxon group	Unit	Equation	Reference
Copepods	$\mu\text{g C ind.}^{-1}$	$\log C = 3.07 \log PL - 8.37$	Uye (1982)
	$\text{d}^{-1}$	$g = 0.078 \exp(0.062T)$	Uye and Shimazu (1997)
Nauplii	$\text{ng C ind.}^{-1}$	$C = 1.51 * 10^{-5} * BL^{2.94}$	Uye <i>et al.</i> (1996)
	$\text{d}^{-1}$	$g = 0.057 \exp(0.069T)$	Uye <i>et al.</i> (1996)
Polychaetes	$\mu\text{g C ind.}^{-1}$	$\log C = (2.10 \log BL - 5.68) * 0.521$	Anraku (1986)
Tintinnid ciliates	$\text{pg C cell}^{-1}$	$C = 444.5 + 0.053LV$	Verity and Langdon (1984)
	$\text{d}^{-1}$	$\ln g = 0.1438T - 0.3285$ $\ln(0.14 LV * 10^{-3}) - 1.3815$	Montagnes <i>et al.</i> (1988)
Naked ciliates	$\text{pg C cell}^{-1}$	$C = 0.19CV$	Putt and Stoecker (1989)
	$\text{d}^{-1}$	$\ln g = 0.1438T - 0.3285$ $\ln(CV * 10^{-3}) - 1.3815$	Montagnes <i>et al.</i> (1988)

の主成分分析関数 princomp (Ihaka and Gentleman, 1996) を用いて各種動物プランクトンの生物量情報を要約し、第1主成分と第2主成分、および第1主成分と第3主成分における各定点・観測日のスコアを2軸平面上にプロットした。

### 3. 結果

#### 3.1 現場環境

満潮時の塩分は、Stn. UK1 で最低 12.9 psu (2008 年 7 月), Stn. YB で最高 32.9 psu (2008 年 3 月) を記録した (Fig. 2)。Stn. C を除き一年を通じて干潟上流から沖に向かって高くなる傾向にあり、特にこの傾向は 2007 年および 2008 年の 7 月で顕著に見られた。塩分の季節変動は上流側で大きく、Stn. UK1 では 12.9 psu (2008 年 7 月) から 30.9 psu (2008 年 3 月) まで変動した。同様に満潮時の水温は Stn. UK1 で最低 7.4 °C (2008 年 2 月), Stn. UK1 で最高 28.8 °C (2007 年 7 月) を記録した。水温は干潟上流の Stn. UK1 から沖側の Stn. YB にかけてやや低下し、夏季は Stn. UK1 と Stn. YB の差が 2007 年と 2008 年でそれぞれ 5.1 °C と 4.6 °C に達した。干潟域の直上水中の Chl *a* 濃度は季節によって大きく変動したが、干潟沖合では季節間のばらつきは小さかった。春季の Chl *a* 濃度は干潟・干潟沖とも < 3 μg L<sup>-1</sup> と低く、夏季に干潟の定点 Stns. UK2, A, B および C で高くなり、2007 年 7 月の Stn. B において最大 12.0 μg L<sup>-1</sup> を観測した。秋季の Chl *a* 濃度も堰に近い干潟上流域で高く、2007 年 10 月の Stn. UK1 および UK2 ではそれぞれ 9.2 μg L<sup>-1</sup> および 9.0 μg L<sup>-1</sup> を観測した。冬季には干潟沖の定点での観測は出来なかったが、干潟域では 2.6 ~ 5.8 μg L<sup>-1</sup> と、春季と同程度か、やや高い濃度であった。

各定点の水温・塩分・Chl *a* 濃度を用いたクラスタ解析によって観測定点のグループ化を行ったところ、環境要因から干潟上流域 (Stns. UK1, UK2), 干潟下流域 (Stns. A, B, C), 干潟沖 (Stns. Y1, Y3, YB) の 3 つのエリアに分けることができた (Fig. 3)。干潟沖で観測ができなかった冬季を除くと、干潟上流域、下流域および干潟沖における平均水温は、それぞれ 21.7 °C, 20.5 °C, 19.7 °C であった。同様に干潟上流域、下流域および干潟

沖における平均塩分は、それぞれ 24.6 psu, 30.5 psu, 31.7 psu となり、平均 Chl *a* 濃度はそれぞれ 5.1 μg L<sup>-1</sup>, 5.0 μg L<sup>-1</sup>, 3.4 μg L<sup>-1</sup> となった。

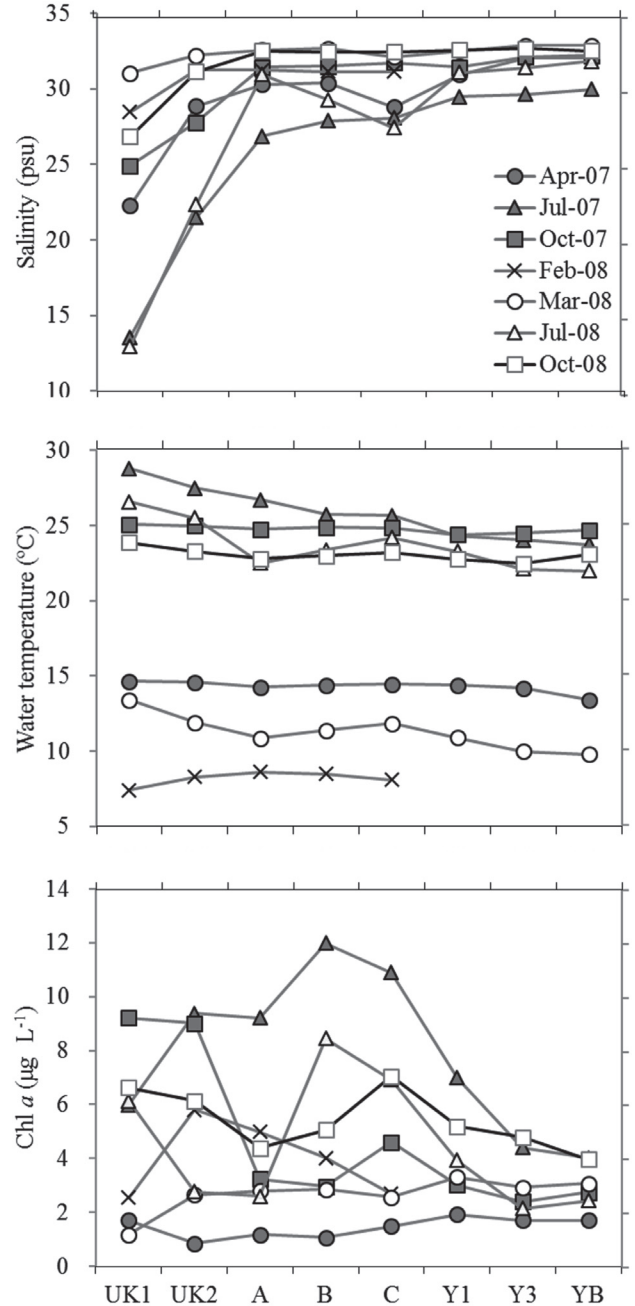


Fig. 2. Salinity, water temperature and chlorophyll *a* concentration along the line connecting the eight sampling sites in Fig.1.

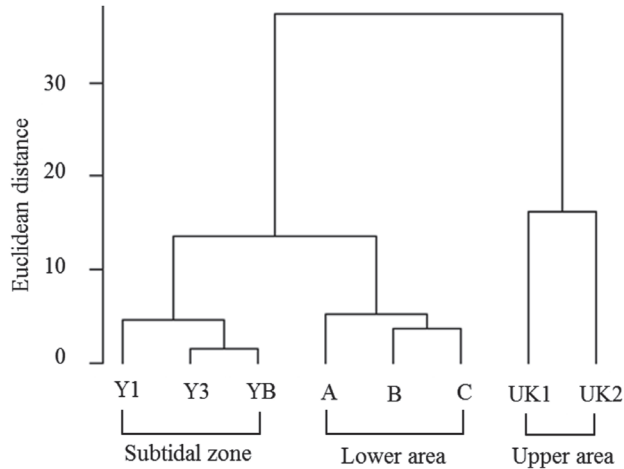


Fig. 3. Dendrogram classified by the Euclidean distances among environmental status at eight sampling sites in the Shinkawa-Kasugagawa estuary from April 2007 to October 2008.

### 3.2 動物プランクトン個体密度および生物量

干潟上流域, 下流域, 干潟沖において出現した各動物プランクトンの個体密度を Fig. 4 に示す。ほとんどの場合, どのグループでも干潟域における個体密度が他の海域より高かった。干潟上流域, 下流域, 干潟沖のカイアシ類の年間平均個体密度は, それぞれ 14.1 inds. L<sup>-1</sup>, 7.1 inds. L<sup>-1</sup>, 9.7 inds. L<sup>-1</sup> であり, 干潟域と干潟沖とともに夏季と秋季の高温期に多く出現した。優占種は *Acartia*, *Oithona* および *Paracalanus* であった。カイアシ類の個体密度の最大値は, 2008 年 10 月の上流域の 41.4 inds. L<sup>-1</sup> であった。干潟上流域, 下流域, 干潟沖のノープリウス幼生の年間平均個体密度は, それぞれ 66.6 inds. L<sup>-1</sup>, 34.7 inds. L<sup>-1</sup>, 27.7 inds. L<sup>-1</sup> であり, 最大値 152 inds. L<sup>-1</sup> は 2007 年 10 月に上流域で観測された。干潟上流域, 下流域, 干潟沖の多毛類の年間平均個体密度は, それぞれ 19.0 inds. L<sup>-1</sup>, 16.8 inds. L<sup>-1</sup>, 6.5 inds. L<sup>-1</sup> であり, 最大値 69.6 inds. L<sup>-1</sup> は 2007 年 10 月に上流域で観測された。多毛類の個体密度は, 年によってばらつきが大きく, 明瞭な季節変動は見られなかった。有鐘織毛虫は 2007 年の 7 月と 10 月および 2008 年 3 月に多く見られ, 干潟上流域, 下流域, 干潟沖の年間平均は, それぞれ 37.7 cells L<sup>-1</sup>, 25.9 cells L<sup>-1</sup>, 18.8 cells L<sup>-1</sup> であり, 最大

値は 96.6 cells L<sup>-1</sup> (2007 年 7 月, 上流域) であった。無殻の織毛虫は夏季・秋季に多く見られ, 干潟上流域, 下流域, 干潟沖の年間平均はそれぞれ  $1.5 \times 10^3$  cells L<sup>-1</sup>,  $3.1 \times 10^3$  cells L<sup>-1</sup>,  $1.5 \times 10^3$  cells L<sup>-1</sup> であり, 最大値は  $2.0 \times 10^4$  cells L<sup>-1</sup> (2008 年 7 月, 下流域) であった。

干潟上流域, 下流域, 干潟沖における動物プランクトン生物量の季節変動を Fig. 5 に示す。全生物量の干潟上流域と下流域の年間平均値と干潟沖の冬季を除く平均値は, それぞれ 17.6 mg C m<sup>-3</sup>, 11.7 mg C m<sup>-3</sup>, 9.0 mg C m<sup>-3</sup> であり, 干潟上流ほど高い傾向が見られた。各プランクトングループの平均体サイズは, 地点間で大きな差は見られなかった (Table 2)。

干潟上流域における生物量は, 2007 年 4 月に最低値 2.6 mg C m<sup>-3</sup>, 2007 年 10 月に最高値 26.6 mg C m<sup>-3</sup> が観測された。2007 年には春季から秋季にかけて, 動物プランクトンが増加する傾向にあった。2008 年には季節変動が非常に小さく, 常に 20 mg C m<sup>-3</sup> 前後であった。上流域における動物プランクトン種組成は, 冬季～春季にカイアシが優占し, 夏季にノープリウス幼生と織毛虫類, 秋季にノープリウス幼生, 多毛類幼生, 織毛虫類の割合が増加した。ただし, 2007 年の夏季と秋季に見られた有鐘織毛虫の増加は, 2008 年では見られなかった。

干潟下流域における動物プランクトン生物量は, 2008 年 10 月に最低 (6.6 mg C m<sup>-3</sup>), 2008 年 7 月に最高 (31.6 mg C m<sup>-3</sup>) となった。動物プランクトン全体の生物量の季節変動は, 2008 年 7 月を除いて 6.6 ~ 11.6 mg C m<sup>-3</sup> の間で推移し, 変動幅は小さかった。下流域における 2008 年の動物プランクトン種組成は, 2007 年と比較して秋季に多毛類の割合が低く, カイアシ類とノープリウス幼生の割合が高かった。

干潟沖における動物プランクトン生物量は, 2008 年 3 月に最低 (4.6 mg C m<sup>-3</sup>), 2008 年 7 月に最高 (17.5 mg C m<sup>-3</sup>) となった。生物量の明瞭な季節変動は見られなかった。干潟沖における動物プランクトン種組成は 2007 年と 2008 年の両年で同様に, 春季と秋季にカイアシ類とノープリウス幼生が優占し, 夏季には無殻織毛虫の割合が増加した。しかし, 多毛類や有鐘織毛虫の割合にはほとんど変動が無かった。

動物プランクトン生物量の季節変化を, 主成分分析を用いて解析した結果, プランクトン群集の動態は, 干潟

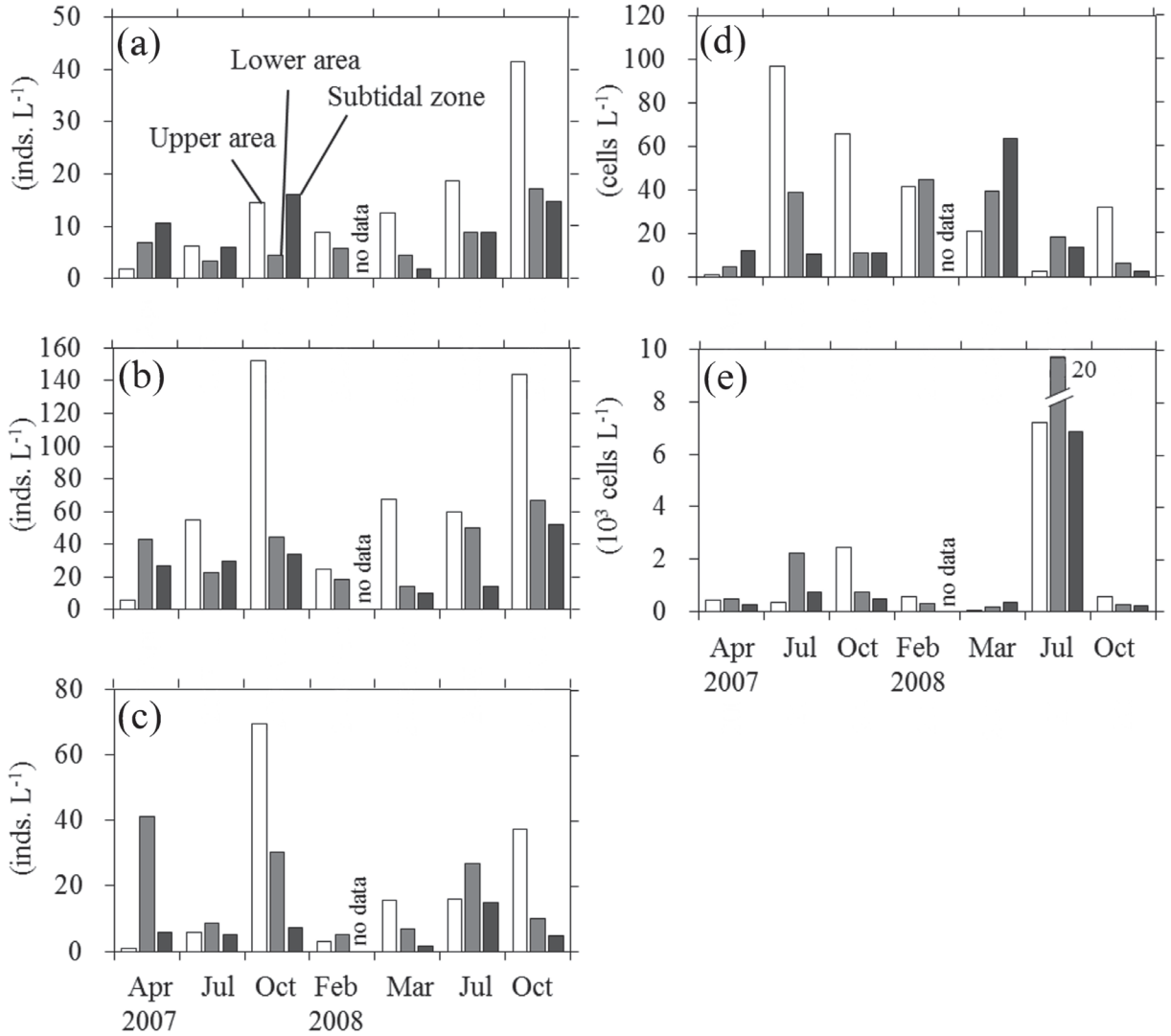


Fig. 4. Temporal changes in mean abundance of each plankton group in the three areas (see Fig. 3) of the Shinkawa-Kasugagawa estuary. Each value is calculated by averaging the values at surface and bottom for the upper and lower areas or the values at surface, 3 m and 6 m depths for the subtidal zone. (a) Copepods, (b) Nauplii, (c) Polychaetes, (d) Tintinnids, and (e) Naked ciliates.

上流域，下流域，干潟沖の間で大きく異なることが示唆された (Fig. 6)。寄与率は第1主成分で 36.1%，第2主成分で 26.1%，第3主成分で 20.6%であった。干潟上流域の動物プランクトン群集構造は，第1主成分（ノープリウス幼生および多毛類）と第2主成分（カイアシ類および繊毛虫類）で特徴付けられていたが，干潟沖の観測点では第1主成分と第2主成分の得点がほぼ同じであった。干潟下流域は，2008年7月の第3主成分（有鐘繊毛虫お

よび無殻繊毛虫）の得点を除くと，第1主成分，第2主成分とも上流域と干潟沖の中間的な特徴を示した。

### 3.3 動物プランクトン生産量

各観測時の水温と生物量から見積もられた各グループ別1日あたりの動物プランクトン生産量と生産構造を Fig. 7 に示す。すべての地点で，高温期には繊毛虫類の割合が大きく増加している一方，低温期には繊毛虫類の

割合が大きく減少し、カイアシ類およびノープリウス幼生の生産量と同程度か、それより低くなる傾向にあった。干潟上流域の生産構造は2007年と2008年でやや異なっており、2007年には夏季から秋季にかけて有鐘繊毛虫主体から無殻繊毛虫主体へとシフトしたのに対し、2008年には夏季、秋季ともに無殻繊毛虫が主体であった。上流域における動物プランクトンの生産量は7月に最大  $48.3 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$  と見積もられた。冬季には繊毛虫の減

少と水温の低下に伴って繊毛虫の生産量が非常に小さくなり、カイアシ類が主体となった。

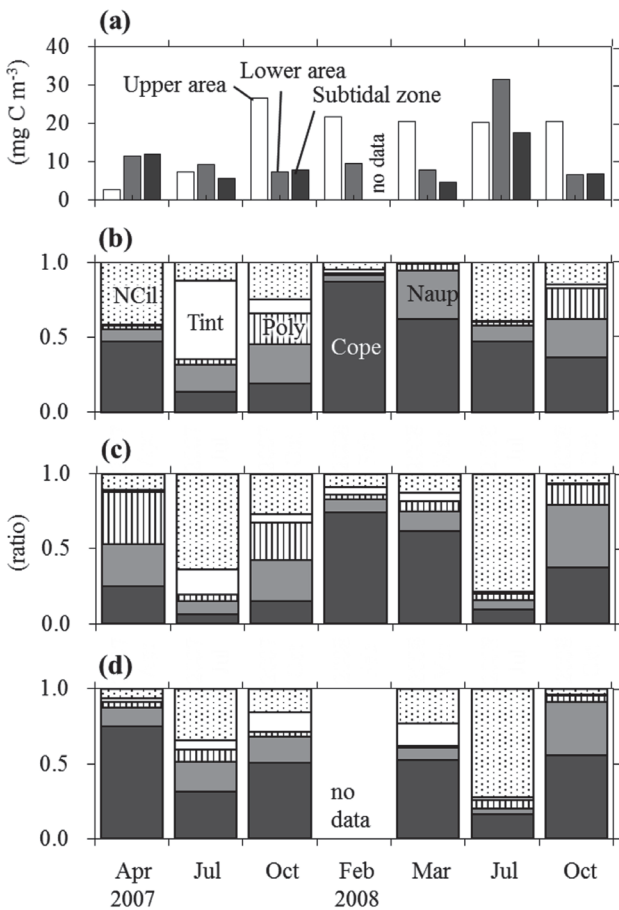


Fig. 5. Temporal changes of total biomass (a) and taxonomic compositions in the upper area (b), lower area (c) and subtidal zone (d) of the Shinkawa-Kasugagawa estuary. Each value is calculated from surface and bottom data for the upper and lower area or the values at surface, 3 m and 6 m depths for the subtidal zone. Cope: copepods, Naup: nauplii, Pol: polychaetes, Tint: tintinnids, and NCil: naked ciliates.

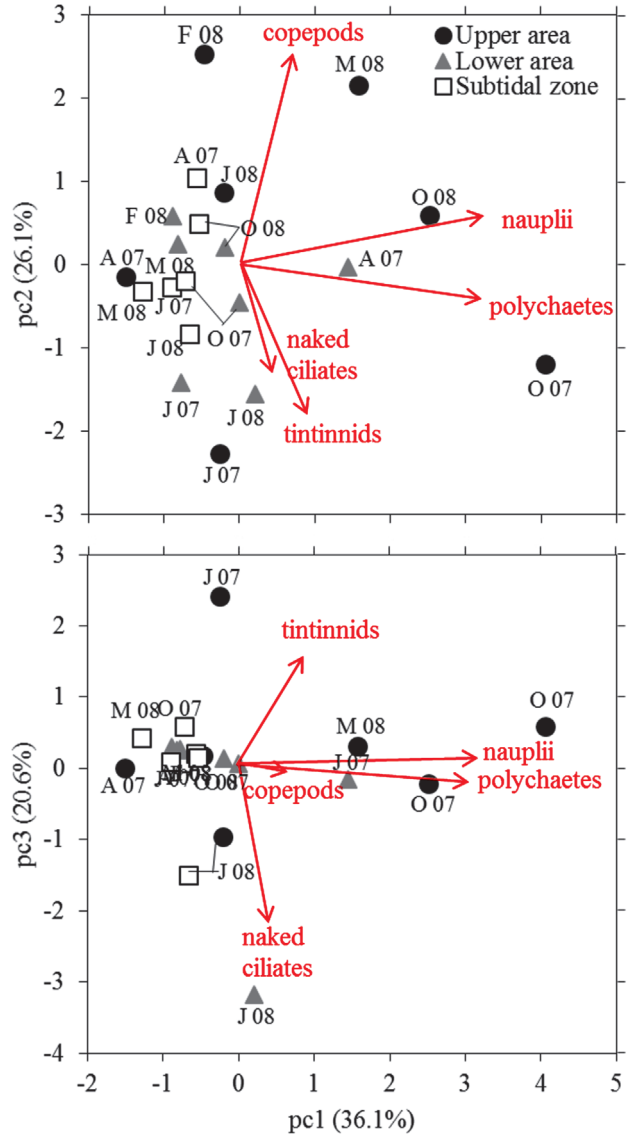


Fig. 6. The score of secondary principal component (PC2) and the tertiary principal component (PC3) of zooplankton biomass changes in the Shinkawa-Kasugagawa estuary as a function of the score of primary principal component (PC1). Red arrows are standardized loadings of the zooplankton groups. The percentages of explained variances are in parentheses.



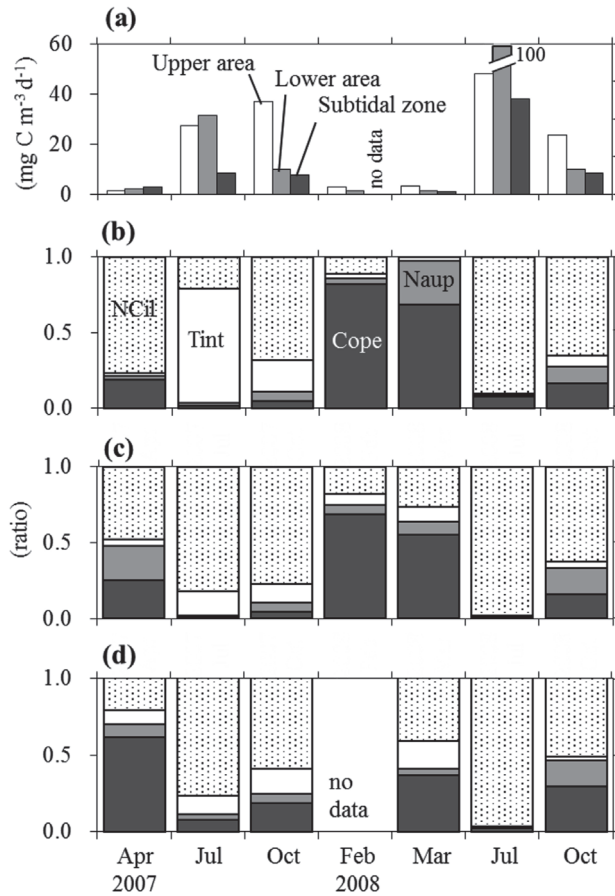


Fig. 7. Temporal changes in total production (a) and taxonomic compositions (b–d) in three areas of the Shinkawa-Kasugagawa estuary. Each value was calculated from surface and bottom data for the upper and lower tidal flat or the values at surface, 3 and 6 m for the subtidal zone. Abbreviations are as same as in Fig. 5.

下流域の生産構造は2007年および2008年とも夏季および秋季には無殻繊毛虫、冬季および春季にはカイアシ類が主体であり、有鐘繊毛虫の割合は上流域に比べて小さかった。下流域の一日あたり生産量の最大は2008年7月の  $100 \text{ mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$  であった。

干潟沖での生産構造は2007年および2008年ともに夏季および秋季には無殻繊毛虫が、春季にはカイアシ類が主体であり、一日あたり生産量の最大は2008年7月の  $38.1 \text{ mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$  であった。干潟沖での有鐘繊毛虫の生産は干潟上流および下流と比較して非常に小さく、干潟

沖での無殻繊毛虫の平均生産量 ( $8.8 \text{ mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$ ) も、干潟上流 ( $11.5 \text{ mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$ ) および下流 ( $17.4 \text{ mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$ ) より低かった。

#### 4. 考察

##### 4.1 動物プランクトンの空間分布と季節変動

瀬戸内海沿岸における動物プランクトン生物量は、高温期に最大になることが一般的である (Uye *et al.*, 1987; Uye and Shimazu, 1997)。しかし本研究の対象である干潟と干潟沖では、生物量の季節変動が年と場所によって異なっていた (Fig. 5)。特に夏季と秋季の瀬戸内海沿岸で多いとされるカイアシ類は、干潟直上水中では夏季に少なく、冬季から春季にかけての低温期に最も優占していた (Fig. 5)。夏季の干潟直上水では、カイアシ類の代わりに、有鐘繊毛虫や無殻の繊毛虫が優占していた。これらの結果は、新川・春日川河口干潟域のような河口干潟での動物プランクトンの季節変動が、一般的な沿岸と異なり、温度以外の要因に強く影響されている可能性を示している。これに関して、例えば、河口域のカイアシ類現存量の季節変動が、塩分や溶存酸素濃度と高い正相関を持つ (Soetaert and Rijswijk, 1993) という報告や、繊毛虫は餌となる植物プランクトンの多い場所で多く、富栄養な海域では爆発的に増加する (Kamiyama *et al.*, 2003; Suzuki and Taniguchi, 1998) という報告がある。

一方、動物プランクトン個体密度および生物量は、2007年4月を除けば一年を通じて干潟域、特に上流域で高く、干潟沖で低いという水平分布特性を有していた (Fig. 4, 5)。各グループの平均体サイズは、地点間でほとんど差が無い (Table 2) ので、干潟域と干潟沖における生物量の違いは、個体密度の違いによるところが大きいといえる。個体密度が異なる理由として、以下の二つの要因が挙げられる。第一の要因は、動物プランクトンの成長速度は水温に依存する (Huntley and Boyd, 1984) ので、より水温の高い上流域で増えやすく、結果として干潟域に偏るといことである。特に繊毛虫は、増殖速度が一日一分裂程度と高い (Pérez *et al.*, 1997; Stoecker *et al.*, 1983; Dolan and Gallegos, 2001) うえ、広い塩分帯域で見られる (Godhantaraman and Uye, 2003) ため、

Table 2. Mean body size of each zooplankton groups appeared in distinct area of Shinkawa-Kasugagawa estuary. Abbreviations are as same as in Table 1.

Area	Copepods	Nauplii	Polychaetes	Tintinnids	Naked ciliates
	PL, $\mu\text{m}$	BL, $\mu\text{m}$	BL, $\mu\text{m}$	LV, $10^5 \mu\text{m}^3$	CV, $10^4 \mu\text{m}^3$
Upper area	383 (114)	96 (46)	128 (88)	3.72 (2.49)	0.91 (0.97)
Lower area	351 (101)	110 (34)	129 (49)	4.25 (2.34)	1.12 (1.15)
Subtidal zone	349 (64)	101 (26)	124 (59)	4.06 (2.19)	0.78 (0.53)

高温の干潟域でより増殖しやすいと考えられる。一方、カイアシ類は夏季に生物量が少なく、一見、季節変動と矛盾しているように見える。しかし、カイアシ類の干潟域の個体密度は夏季と秋季に高い。個体数のわりに生物量が高くなかった理由として、夏季と秋季には小型のカイアシ類が優占していたためと考えられる。第二の要因は、餌生物である植物プランクトンの増殖速度が、温度、光、栄養塩に強く影響されるということである。さらに本調査干潟域においては、 $30^\circ\text{C}$ で $0.54 \text{ h}^{-1}$ という非常に高い増殖速度をもつ浮遊性珪藻も発見されている (Ichimi *et al.*, 2012)。上流域は、河川由来の栄養塩が豊富なこと (朝日ら, 2014) から、より一次生産が高く、動物プランクトンの餌が多い場所であると考えられる。また、Crawford and Purdie (1992) は、カイアシ類の鉛直移動が、干潟から沖への流出を防ぐことを報告している。このことから、少なくともカイアシ類にとって、上流域は好適な生息環境であると考えられる。

主成分分析の結果から、上流域の変動幅が最も大きく、次いで下流域、干潟沖の順に小さくなっている (Fig. 6)。このことは、動物プランクトン群集の季節変動が干潟側に行くほど大きいことを示している。個体数や生物量が上流域で最も高いという結果と合わせて考えると、干潟直上水中の動物プランクトン群集は単なる沖合群集の希釈ではなく、干潟特有に形成されていることを示唆している。一般的に、河口域におけるプランクトン群集組成は、周辺海域とは異なる (例えば Laprise and Dodson, 1994)。さらに群集は、大きく [カイアシ類・繊毛虫類] と [ノープリウス・多毛類] の2つの成分によって

特徴付けられていた。多毛類幼生の季節変動は、干潟上流域と下流域で異なっており、上流域では秋季、下流域では春季と秋季に高くなっていた (Fig. 5)。多毛類幼生の季節変動と空間分布は、種や遊泳能力の有無によって大きく異なる (例えば Levin, 1984; Gaughan and Potter, 1995)。すなわち本調査干潟の上流域と下流域で観察された多毛類幼生もまた、それぞれ異なる種の幼生であった可能性がある。

干潟上流域では、下流域と比較して有鐘繊毛虫の密度が高く、反対に無殻繊毛虫の密度が低くなっていた (Fig. 5)。一般に、繊毛虫は様々な水温・塩分環境で出現するが、無殻繊毛虫より有鐘繊毛虫が卓越するケースは、沿岸域で多く見られる (Dolan *et al.* 2012)。その理由はまだよく分かっていないが、ボトムアップ要因とトップダウン要因の両方が考えられる。ボトムアップ要因として考えられるのは、有鐘繊毛虫と無殻繊毛虫における、餌の種類とサイズに対する選好性の違いである (Kamiyama, 1994; Quinlan *et al.*, 2009)。本研究では、繊毛虫の餌となる植物プランクトンのサイズ組成やバクテリア・ナノ従属鞭毛藻など他の餌生物の密度を調査していなかったため詳細は不明だが、場所または季節による餌環境の違いが、繊毛虫の組成の違いを生んだ可能性がある。またトップダウン要因としては、カイアシ類の捕食効果が考えられる。繊毛虫類はカイアシ類にとって、栄養価の高い良い餌資源である (Sipura *et al.*, 2003; Sommer *et al.*, 2005; Zöllner *et al.*, 2009) が、殻があると捕食成功率が低下すると考えられている (Capriulo *et al.*, 1981; Reck, 1988)。実際、河口干潟域では、有鐘繊

毛虫群集の動態に対するカイアシ類の捕食の影響は非常に小さい (Kazama and Urabe, 2015)。本研究の結果では、干潟上流域の 2007 年に有鐘織毛虫が卓越するときカイアシ類は少なく、2008 年に無殻織毛虫が卓越するとカイアシ類も増加していた (Fig. 5)。こうした河口域において有鐘織毛虫と無殻織毛虫の動態や、両者の織毛虫グループ内における優占率が、植物プランクトンやバクテリアなどの餌生物とカイアシ類など捕食者にどの程度影響されているのかははまだ明らかでなく、今後の課題として重要であろう。

#### 4.2 干潟の動物プランクトン生物量および生産量

新川・春日川河口干潟の上流域と下流域における動物プランクトン生物量を、カイアシ類と微小動物プランクトン (ノープリウス幼生・多毛類幼生・織毛虫) に分け、他の海域と比較した結果を Table 3 に示す。本調査干潟域の生物量は、河口域および沿岸域の一般的な生物量の範囲内にあり、瀬戸内海沿岸の過去の研究と同程度であった。ただし、瀬戸内海沿岸ではカイアシ類の生物量が、微小動物プランクトンの 3 倍程度あるのに対し、本調査干潟域では、微小動物プランクトン生物量が比較的多く、カイアシ類の 0.7 ~ 2 倍であった。さらに微小動物プランクトン生産速度はカイアシ類の最大 100 倍に達した (2008 年 7 月, 下流域)。微小動物プランクトンの年間生産速度は、瀬戸内海沿岸の一般的な値より約 7 倍も高く、夏季の洞海湾や Southampton といった富栄養海域と同程度であった (Uye *et al.*, 1998; Leakey *et al.*, 1992)。微小動物プランクトンの生産量の 95 % 以上を占めていた織毛虫類の増殖速度は、カイアシ類に比べて速く、好適な環境の場合、織毛虫の平均世代時間は 24 時間以下である (Pérez *et al.*, 1997; Stoecker *et al.*, 1983; Dolan and Gallegos, 2001)。本研究干潟域では夏季に 25 °C を超える高水温が見られ、このときの生産量が過大評価となった可能性がある (太田, 2008) が、織毛虫の豊富な生物量が本干潟域の高い生産力を支えていると考えられる。では、本調査干潟域の一次生産は、織毛虫類の餌要求量を満たすことができるのだろうか? 織毛虫の一日の餌要求量は、織毛虫類が一日一分裂すると仮定し、また織毛虫類の総成長効率を 0.3 と仮定すると (Ikeda and Motoda, 1978)、干潟上流と下流での織毛虫の一

日の餌要求量は、それぞれ  $54 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$  と  $62.7 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$  となる。本調査干潟域の直上水中における植物プランクトンの一次生産量は、浮遊性一次生産者の生産量/生物量比を  $0.15 \text{ d}^{-1}$  (屋良ら, 2006)、炭素:Chl *a* 比を 30 (Wetsteyn and Kromkamp, 1994) とすると、年間平均では  $112 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$  となる。したがって、干潟の浮遊一次生産は、織毛虫の一日の餌要求量を十分満たすと考えられる。加えて、満潮時の再懸濁による直上水への底生微細藻類 (Madariaga *et al.*, 1992; 一見ら, 2013) やバクテリア (Ritzrau and Graf, 1992) の供給が、織毛虫類の高い生物量を支えていると考えられる。

本研究で得られた調査結果から、河口干潟域では特に高温期に、増殖速度の非常に速い織毛虫類が、動物プランクトン生産において重要な地位を占めていることが示唆された。高温期に見られる織毛虫類の高い生産率は、沿岸・外洋を問わず、モデル研究 (Baird and Ulanowicz, 1989) や野外観測 (Kjørboe and Nielsen, 1994; Nielsen and Kjørboe, 1994) の例が知られている。瀬戸内海沿岸でも、淀川や加古川といった大規模河川の付近では、織毛虫類の生産量がカイアシ類と同程度か、むしろ高い場合がある (Uye *et al.*, 1996; Uye and Shimazu, 1997)。これらの研究と本研究の結果を比較すると、河口干潟直上水と瀬戸内海全体では、微小動物プランクトンとカイアシ類の生産のバランスが異なっている可能性がある。織毛虫とカイアシ類ではサイズ、遊泳速度、行動、化学組成、増殖速度、生活史が大きく異なるので、もし場所ごとに動物プランクトン生産形態の違いが生じているとすると、それらを捕食するクラゲや毛顎類などの肉食性動物プランクトン、幼魚・稚魚といった、いわゆる上位捕食者に対する影響も大きく異なると考えられる。

#### 4.3 干潟生物間の炭素フラックスの推定

前述の干潟直上水中の動物プランクトン生産速度をもとに、本調査干潟域の満潮時における平均水深を 1.35 m (上流域 (1 m) と下流域 (1.7 m) の平均) として、年間の単位面積当たり二次・三次生産量を算出する。沿岸域に生息するカイアシ類の餌量に対する微小動物プランクトンの寄与割合は、植物プランクトン生物量が  $50 \sim 500 \mu\text{g C L}^{-1}$  のとき、25 % 程度と考えられている (Calbet and Saiz, 2005)。本研究干潟域の Chl *a* 濃度と炭素:Chl *a*

Table 3. Zooplankton biomass and production rate in various marine systems.

Area	Taxon	Biomass (mg C m <sup>-3</sup> )	Production (mg C m <sup>-3</sup> d <sup>-1</sup> )	Reference
Shinkawa-Kasugagawa estuary				
Upper area	copepods	9.3	2.1	this study
	micro zoo	8.3	16.2	
Lower area	copepods	3.6	0.8	
	micro zoo	8.0	18.8	
Subtidal zone	copepods	3.9*	1.2*	
	micro zoo	5.1*	9.7*	
Seto Inland Sea, Japan	copepods	13.0		Uye and Shimazu (1997)
	micro zoo	4.0	2.5	Uye <i>et al.</i> (1996)
Hiroshima Bay, Japan	micro zoo	4.0-10.7**		Kamiyama (2003)
	micro zoo	4.2**	2.74**	Godhantaraman and Uye (2001)
Dokai Inlet, Japan	net-zoo	53.2**	38.3**	Uye <i>et al.</i> (1998)
	micro zoo	10.1**	14.4**	
Cananéia lagoon, Brazil	copepods	10.3-30.7	2.8-11.1	Ara (2004)
Chesapeake Bay, U. S. A.	micro zoo	5.0-12.0		Dolan and Coats (1990)
Damariscotta estuary, U.S.A	tintinnids	0.4-33		Revelante and Gilmartin (1987)
Naragansett Bay, U.S.A	tintinnids		9.0	Verity (1987)
Gulf of Maine, U.S.A	ciliates	<1-5.7	0.45	Montagnes <i>et al.</i> (1988)
Kattegat, Denmark	ciliates	<1-19	5.5	Nielsen and Kiørboe (1994)
Southampton, U.K.	ciliates	1.4-219	5.5-24.7	Leakey <i>et al.</i> (1992)

micro zoo: microzooplankton. net-zoo: net-zooplankton. \*Not included winter value, \*\* Summer only

比 30 (Wetsteyn and Kromkamp, 1994) を用いると、干潟域の植物プランクトン生物量は  $36 \sim 321 \mu\text{g C L}^{-1}$  と計算できることから、現場のカイアシ類における肉食：植食の割合は 1:3 であったと仮定する。また、年間一次生産量は、浮遊性については前述した一日あたり平均生産量から、底生については屋良ら (2006) で報告されている  $0.3 \text{ g N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  を、レッドフィールド比 (C:N = 106:16, Redfield, 1958) を用いて炭素量に変換する。これら

の値を用い、一次生産から三次生産に至るまでの転送効率を算出した結果、浮遊性一次生産から浮遊性二次生産に至る転送効率は 17 % であり、同様に、底生一次生産を含めた総一次生産から浮遊性二次生産へ 1.4 %、浮遊性二次生産から浮遊性三次生産へ 2.1 % と見積もられた (Fig. 8)。今回得られた浮遊性転送効率は、沿岸の一般的な転送効率 10 ~ 20 % の範囲内ではある (Odum, 1971; Barnes and Hughes, 1988) が、Uye and Shimazu

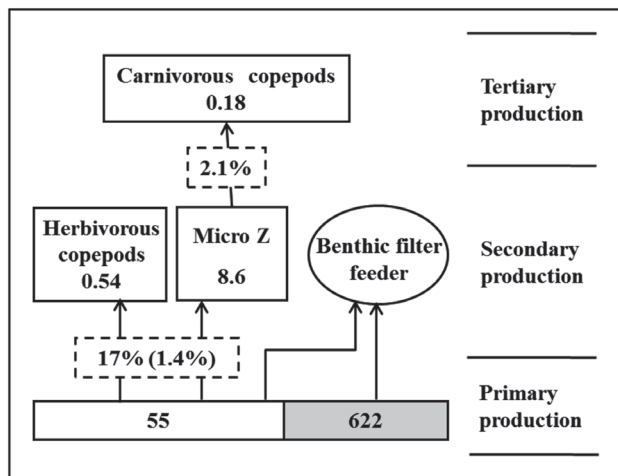


Fig. 8. Annual carbon flux within the estuarine food web in the Shinkawa-Kasugagawa estuary, showing the annual planktonic production rate (solid, white box) and transfer efficiency from planktonic production to a higher trophic level (dashed box). The grey box is primary production of microphytobenthos, and the value in parentheses is the transfer efficiency from total primary production to secondary production. Micro Z: micro zooplankton including nauplii, tintinnids and naked ciliates.

(1997) が報告している瀬戸内海全域の基礎生産から一次消費者への転送効率 (28%) よりも低い。その理由としては、干潟に生息する濾過食性二枚貝と浮遊性植食者との間の競争が考えられる (Peharda *et al.*, 2012)。例えば San Francisco Estuary では、新規加入したる過食性二枚貝の摂食によって加入年以降の Chl *a* 濃度が著しく減少するとともに、競争によって植食性動物プランクトン密度も減少している (Kimmerer, 2002)。本調査干潟域におけるカイアシ類生物量は、瀬戸内海沿岸の 2 分の 1 であった (Table 3)。そして新川・春日川河口干潟におけるベントス生物量は  $1,052 \text{ gww m}^{-2}$  と高く、そのうち 53% が、濾過植生二枚貝であるアサリ・ホトトギスガイとなっている (一見ら, 2011b)。これらの事実は、本調査干潟域で二枚貝-カイアシ類間の競争が存在している可能性を示している。仮に、本調査干潟域におけるアサリとホトトギスガイの年間平均生物量をそれぞれ  $316 \text{ g}$

$\text{ww m}^{-2}$  と  $242 \text{ g ww m}^{-2}$  (一見ら, 2011b) とし、Sorokin and Giovanardi (1995) に従ってアサリの炭素含有率を湿重量の 7.6%,  $15^\circ\text{C}$  における摂餌量を軟体部の炭素量  $1 \text{ g}$  あたり  $30 \text{ mg C d}^{-1}$  とすると、1 年間のアサリの摂餌量は  $259 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$  となる。同様に、ホトトギスガイの軟体部を湿重量の 5% (Yamamuro *et al.* 1998), 摂餌量は軟体部  $1 \text{ DFW g}$  あたり  $\sim 0.4 \text{ mg Chl } a \text{ day}^{-1}$  (Inoue and Yamamuro 2000),  $\text{C}:\text{Chl } a = 30$  とすると、1 年間の摂餌量は  $53 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$  となる。したがって、これら二枚貝の年間摂食量は、総一次生産の 46% を消費する計算となる。アサリとホトトギスガイは過食者であるから、単純に植物プランクトンの一次生産からも最大 46% がこの 2 種の二枚貝に消費されていると仮定すると、実際に動物プランクトンが利用可能な一次生産量は  $30 \sim 55 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$  となり、浮遊性の一次生産から二次生産への転送効率は 17~31% と計算できる。以上のように、干潟の二枚貝による浮遊性一次生産の消費分を差引き、動物プランクトンの利用可能分で考えると、浮遊性一次~二次生産間の転送効率は瀬戸内海沿岸と同程度に高いことになる。

## 5. 結論

本研究により、河口干潟直上水中における動物プランクトン生物量の季節変動は、過去に報告された一般的な瀬戸内海沿岸の動物プランクトンのものとは異なっていることが明らかとなった。カイアシ類は冬季から春季にかけて増加し、夏季は繊毛虫類が大幅に増加していた。さらに動物プランクトンは、ほぼ一年を通じて干潟側に偏った水平分布を示していた。カイアシ類、ノープリウス、多毛類、無殻および有鐘繊毛虫類それぞれのグループは、複数の環境要因によって影響を受けていると考えられる。特に、カイアシ類と繊毛虫類は、ノープリウスや多毛類とは別の要因によって決定されている可能性が高いことが明らかとなった。また、新川・春日川河口干潟域の動物プランクトンの生物量と二次生産量も、過去に報告された一般的な瀬戸内海沿岸の動物プランクトンのものと異なり、繊毛虫による寄与がカイアシ類よりも大きいことが分かった。動物プランクトン全体の生物量・生産量は、他の富栄養海域と同程度かそれ以上であり、

浮遊一次生産から二次生産に至る転送効率(17%)は一般的な沿岸の値と同程度であった。ただし、今回得られた転送効率は、瀬戸内海全域と比較してかなり低いことが示唆された。この理由としては、アサリのような過食性二枚貝と植食性動物プランクトンとの競争の結果、見た目の転送効率が低く抑えられている可能性が考えられた。このような食物網構造および転送効率が河口干潟で広く一般的な現象なのかを確かめるためには、他の河口干潟域や、異なる性質の干潟(前浜干潟や潟湖干潟)において調査をおこなう必要がある。

## 謝辞

本研究を遂行するに当たって、香川大学農学部浅海生産環境学研究室、生物・化学海洋学研究室のみなさまに大変お世話になりました。また本稿の作成にあたって、御助言頂いた山口聖氏、山道真人氏、時田紘一郎氏に深く感謝します。

## References

- 安楽正照(1986): 沿岸環境調査マニュアル(底質・生物篇)日本海洋学会編, 恒星社厚生閣, 東京, pp. 177-216.
- Ara, K. (2004): Temporal variability and production of the planktonic copepod community in the Canaëia lagoon estuarine system São Paulo, Brazil. *Zool. Studies.*, **43**, 179-186.
- 朝日俊雄, 竹本沙紀, 一見和彦, 山口一岩, 多田邦尚, (2014): 新川・春日川河口干潟(瀬戸内海備讃瀬戸)における懸濁粒子中のリンの挙動, 海の研究, **23**, 29-44.
- Baird, D., and R. E. Ulanowicz (1989): The seasonal dynamics of the Chesapeake Bay ecosystem. *Ecol. Monographs.*, **59**, 329-364.
- Barnes, R. S. F., and R. N. Hughes (1988): *An Introduction to Marine Ecology*; 2nd edn. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 339 pp.
- Calbet, A., and E. Saiz (2005): The ciliate-copepod link in marine ecosystems. *Aquat. Microb. Ecol.*, **38**, 157-167.
- Capriulo, G. M., Gold, M., and A. Okubo (1981): Evolution of the lorica in tintinnids: a possible selective advantage. *Annales de l'Institut Oceanographique*, **58**, 319-324.
- Crawford, D. W., and D. A. Purdie (1992): Evidence for avoidance of flushing from an estuary by a planktonic, phototrophic ciliate. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **79**, 259-265.
- Dolan, J. R., and D. W. Coats (1990): Seasonal abundances of planktonic ciliates and microflagellates in mesohaline Chesapeake Bay waters. *Estuar. Coast. Shelf S.*, **31**, 157-175.
- Dolan, J. R., and C. L. Gallegos (2001): Estuarine diversity of tintinnids (planktonic ciliates). *J. Plankton Res.*, **23**, 1009-1027.
- Dolan, J. R., D. J. Montagnes, S. Agatha, D. W. Coats, and D. K. Stoecker (2012): *The biology and ecology of tintinnid ciliates: models for marine plankton*. John Wiley and Sons, Chichester, 296 pp.
- Escaravage, V., and K. Soetaert (1995): Secondary production of the brackish copepod communities and their contribution to the carbon fluxes in the Westerschelde estuary (The Netherlands). *Hydrobiologia*, **311**, 103-114.
- Gaughan, D. J., and I. C. Potter (1995): Composition, distribution and seasonal abundance of zooplankton in a shallow, seasonally closed estuary in temperate Australia. *Estuar. Coast. Shelf S.*, **41**, 117-135.
- Godhantaraman, N., and S. Uye (2001): Geographical variations in abundance, biomass and trophodynamic role of microzooplankton across an inshore-offshore gradient in the Inland Sea of Japan and adjacent Pacific Ocean. *Plankton Biol. Ecol.*, **48**, 19-27.
- Godhantaraman, N., and S. Uye (2003): Geographical and seasonal variations in taxonomic composition, abundance and biomass of microzooplankton across a brackish-water lagoonal system of Japan. *J. Plankton Res.*, **25**, 465-482.
- 日比野学, 太田太郎, 木下泉, 田中克, (2002): 有明海湾奥部の干潟汀線域に出現する仔稚魚, 魚類学雑誌, **49**, 109-120.
- Holm-Hansen, O., C. J. Lorezen, R. W. Holms, and J. D. H. Stickland (1965): Fluorometric determination of chlorophyll. *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mar.*, **30**, 3-15.
- Huntley, M., and C. Boyd (1984): Food-limited growth of marine zooplankton. *Am. Nat.*, **124**, 455-478.
- 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.
- 一見和彦, 濱口佳奈子, 山本昭憲, 多田邦尚, 門谷茂, (2011a): 新川・春日川河口干潟域(瀬戸内海備讃瀬戸)におけるリンの取支, 沿岸海洋研究, **48**, 167-178.
- 一見和彦, 住元宏榮, 中山浩登, 多田邦尚, (2011b): 人手と干潟の生物環境—干潟底生生物の現存量と種多様性に与えられる人間活動の影響—, 沿岸海洋研究, **48**, 109-116.
- Ichimi, K., T. Kawamura, A. Yamamoto, K. Tada, and P. J. Harrison (2012): Extremely high growth rate of the small diatom *Chaetoceros salsgineum* isolated from an estuary the eastern Seto Inland Sea, Japan. *J. Phycol.*, **48**, 1284-1288.
- 一見和彦, 山本昭憲, 多田邦尚, (2013): 微細藻類の生活史に関わる再懸濁作用—冠水および再懸濁が干潟微細藻類の増殖に与える効果—, 沿岸海洋研究, **51**, 29-34.
- Ihaka, R., and R. Gentleman (1996): R: A language for data analysis and graphics. *J. Comp. Graph. Stat.*, **5**, 299-314.
- Ikeda, T., and S. Motoda (1978): Estimated zooplankton production and their ammonia excretion in the Kuroshio and adjacent seas. *Fish. Bull.*, **76**, 357-367.
- Inoue, T., and S. Yamamuro (2000): Respiration and ingestion rates of the filter-feeding bivalve *Musculista senhousia*: implications for water-quality control. *J. Mar. Syst.*, **26**, 183-192.
- Kamiyama, T. (1994): The impact of grazing by microzooplankton in northern Hiroshima Bay, the Seto Inland Sea, Japan. *Mar. Biol.*, **119**, 77-88.
- Kamiyama, T., S. Arima, and M. Tsujino (2003): Characteristics of the distribution of bacteria, heterotrophic nanoflagellates and ciliates in Hiroshima Bay in summer. *Fish. Sci.*, **69**, 755-766.

- Kazama, T., and J. Urabe (2015): Relative importance of physical and biological factors regulating tintinnid populations: a field study with frequent samplings in Sendai Bay, Japan. *Mar. Freshwater Res.*, DOI: 10.1071/MF14256.
- Kimmerer, W. J. (2002): Physical, biological, and management responses to variable freshwater flow into San Francisco Estuary. *Estuaries*, **25**, 1275–1290.
- Kjørboe, T., and T. G. Nielsen (1994): Regulation of zooplankton biomass and production in a temperate, coastal ecosystem. I. Copepods. *Limnol. Oceanogr.*, **39**, 493–507.
- Laprise, R., and J. J. Dodson (1994): Environmental variability as a factor controlling spatial patterns in distribution and species diversity of zooplankton in the St. Lawrence Estuary. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **107**, 67–81.
- Leakey, R. J. G., P. H. Burkill, and M. A. Sleight (1992): Planktonic ciliates in Southampton water: abundance, biomass, production, and role in pelagic carbon flow. *Mar. Biol.*, **114**, 67–83.
- Lee, W. Y., and B. J. McAlice (1979): Sampling variability of marine zooplankton in a tidal estuary. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, **8**, 565–582.
- Levin, L. A. (1984): Life history and dispersal patterns in a dense infaunal polychaete assemblage: community structure and response to disturbance. *Ecology*, **65**, 1185–1200.
- Madariaga, de I., L. González-Azpiri, L. Villate, and E. Olive (1992): Plankton responses to hydrological changes induced by freshets in a shallow mesotidal estuary. *Estuar. Coast. Shelf. S.*, **35**, 425–434.
- Montagnes, D. J. S., D. H. Lynn, J. C. Roff, and W. D. Taylor (1988): The annual cycle of heterotrophic planktonic ciliates in the waters surrounding the Isles of Shoals, Gulf of Maine: an assessment of their trophic role. *Mar. Biol.*, **99**, 21–30.
- Nielsen, T. G., and T. Kjørboe (1994): Regulation of zooplankton biomass and production in a temperate, coastal ecosystem. 2. Ciliates. *Limnol. Oceanogr.*, **39**, 508–519.
- 太田尚志 (2008): 3-1 微小動物プランクトンの増殖と摂食について, p.83–108. 海洋プランクトン生態学—微小生物の海—(谷口 旭 教授 退官記念事業会編), 成山堂, 東京.
- Odum, E. P. (1971): *Fundamentals of Ecology*. W. B. Sanders Co, Philadelphia, 573 pp.
- Peharda, M., D. Ezgeta-Balić, J. Davenport, N. Bojanić, O. Vidjak, and O. Ninčević-Gladan (2012): Differential ingestion of zooplankton by four species of bivalves (Mollusca) in Mali Ston Bay, Croatia. *Mar. Biol.*, **159**, 881–895.
- Pérez, M. T., R. J. Dolan, and E. Fukai (1997): Planktonic oligotrich ciliates in the NW Mediterranean: growth rates and consumption by copepods. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **155**, 89–101.
- Putt, M., and D. K. Stoecker (1989): An experimentally determinate carbon: volume ratio for marine “oligotrichous” ciliates from estuarine and coastal waters. *Limnol. Oceanogr.*, **34**, 1097–1130.
- Quinlan, E. L., C. H. Jett, and E. J. Philips (2009): Microzooplankton grazing and the control of phytoplankton biomass in the Suwannee River estuary, USA. *Hydrobiologia*, **632**, 127–137.
- R Developmental Core Team (2015): R: A Language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria. Download at: <https://www.r-project.org/>
- Reck, E. M. (1988): Lorica-splitting by the Tintinnina. *Naturwissenschaften*, **75**, 45–47.
- Redfield, A. (1958): The biological control of chemical factors in the environment. *Am. Sci.*, **46**, 205–221.
- Revelante, N., and M. Gilmartin (1987): Seasonal cycle of the ciliated protozoan and micrometazoan biomass in a Gulf of Maine estuary. *Estuar. Coast. Shelf S.*, **25**, 581–598.
- Ritzrau, W., and G. Graf (1992): Increase of microbial biomass in the benthic turbidity zone of Kiel Bight after resuspension by a storm event. *Limnol. Oceanogr.*, **37**, 1081–1086.
- Sipura, J., E. Lores, and R. A. Snyder (2003): Effect of copepods on estuarine microbial plankton in short-term microcosms. *Aquat. Microb. Ecol.*, **33**, 181–190.
- Soetaert K., and P. van Rijswijk (1993): Spatial and temporal patterns in Westerschelde zooplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **97**, 47–59.
- Sommer, U., T. Hansen, O. Blum, N. Holzner, O. Vadstein, and H. Stibor (2005): Copepod and microzooplankton grazing in mesocosms fertilised with different Si:N ratios: no overlap between food spectra and Si:N influence on zooplankton trophic level. *Oecologia*, **142**, 274–283.
- Sorokin, Y. I., and O. Giovanardi (1995): Trophic characteristics of the Manila clam (*T. philippinarum* Adams and Reeve, 1850). *ICES J. Mar. Sci.*, **53**, 853–862.
- Stoecker, D. K., L. H. Davis, and A. Provan (1983): Growth of *Favella* sp. (Ciliata: Tintinnina) and other microzooplankton in cages incubated *in situ* and comparison to growth *in vitro*. *Mar. Biol.*, **75**, 293–302.
- Stoecker, D. K., and J. M. Capuzzo (1990): Predation on Protozoa: its importance to zooplankton. *J. Plankton Res.*, **12**, 891–908.
- Suzuki, T., and A. Taniguchi (1998): Standing crops and vertical distribution of four groups of marine planktonic ciliates in relation to phytoplankton chlorophyll *a*. *Mar. Biol.*, **132**, 375–382.
- Tada, K., K. Monaka, M. Morishita, and T. Hashimoto (1998): Standing stocks and production rates of phytoplankton and abundance of bacteria in the Seto Inland Sea, Japan. *J. Oceanogr.*, **54**, 2855–295.
- Underwood, G. J. C., and J. Kromkamp (1999): Primary production by phytoplankton and microphytobenthos in estuary. *Advances Ecol. Res.*, **29**, 93–153.
- Uye, S. (1982): Length-Weight relationships of important zooplankton from the Inland Sea of Japan. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **38**, 158–164.
- Uye, S., H. Kuwata, and T. Endo (1987): Standing stocks and production rates of phytoplankton and planktonic copepods in the Inland Sea of Japan. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **42**, 421–434.
- Uye, S., N. Nagano, and H. Tamaki (1996): Geographical and seasonal variations in abundance, biomass and estimated production rates of microzooplankton in the Inland Sea of Japan. *J. Oceanogr.*, **52**, 689–703.
- Uye, S., and T. Shimazu (1997): Geographical and seasonal variations in abundance, biomass and estimated production rates of meso- and macrozooplankton in the Inland Sea of Japan. *J. Oceanogr.*, **53**, 529–538.
- Uye, S., N. Nagano, and T. Shimazu (1998): Biomass, production and trophic roles of micro- and net-zooplankton in Dokai Inlet, a heavily eutrophic inlet, in summer. *Plankton Biol. Ecol.*, **45**, 171–182.
- Verity, P. G., and C. Langdon (1984): Relationships between lorica volume, carbon, nitrogen, and ATP content of tintinnids in Narragansett Bay. *J. Plankton Res.*, **66**, 859–868.
- Verity, P. G. (1987): Abundance, community composition, size distribution, and production rates of tintinnids in Narragansett Bay, Rhode

- land. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **24**, 671–690.
- Ward, J. (1963): Hierarchical grouping to optimize an objective function. *J. Amer. Stat. Assoc.*, **58**, 236–244.
- Wetsteyn, L. J., and J. C. Kromkamp (1994): Turbidity, nutrients and phytoplankton primary production in the Oosterschelde (the Netherlands) before, during and after a large-scale coastal engineering project (1980–1990). *Hydrobiologia*, **282–283**, 61–78.
- 山本 民次 (2011): 水産から見た「里海」のあり方. 沿岸海洋研究, **48**, 125–130.
- Yamamuro, M., N. Oka, and J. Hirastuka (1998): Predation by diving ducks on the biofouling mussel *Musculista senhousia* in a eutrophic estuarine lagoon. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **174**, 101–106.
- Yamamuro, M., J. Hiratsuka, and Y. Ishitobi (2000): Seasonal change in a filter-feeding bivalve *Musculista senhousia* population of a eutrophic estuarine lagoon. *J. Mar. Syst.*, **26**, 117–126.
- 屋良由美子, 柳 哲雄, 門谷 茂, (2006): 干潟底生生態系の季節変動に関する数値モデル. 海の研究, **15**, 53–65.
- Zöllner, E., H. G. Hoppe, U. Sommer, and K. Jürgens (2009): Effect of zooplankton-mediated trophic cascades on marine microbial food web components (bacteria, nanoflagellates, ciliates). *Limnol. Oceanogr.*, **54**, 262–275.



## Seasonal variation, horizontal distribution and productivity of the zooplankton community during flooding tides in estuarine tidal flat in Bisan Seto

Takehiro Kazama<sup>1,3\*</sup>, Kuninao Tada<sup>1</sup> and Kazuhiko Ichimi<sup>2</sup>

### Abstract

We investigated the seasonal variations and horizontal distributions of the zooplankton community of Shinkawa-Kasugagawa, a well-studied estuarine tidal flat in the eastern part of the Seto Inland Sea, to clarify planktonic productivity during a flooding tide. We estimated carbon flux, including benthic and planktonic primary producers, copepods, nauplii, tintinnids and naked ciliates, considering each trophic level. We also evaluated the trophic transfer efficiency of the tidal flat in this area. The annual averages of total zooplankton biomass were 17.6, 11.7 and 9.0 mg C m<sup>-3</sup> in the upper, lower and subtidal zones, respectively; these zones were defined based on environmental factors. The horizontal distribution and community compositions differed among the three tidal areas, especially for tintinnids and naked ciliates in the summer. The annual averages of total zooplankton production were estimated as 18.3, 19.6 and 11.0 mg C m<sup>-3</sup> d<sup>-1</sup> in the upper, lower and subtidal zones, respectively. Ciliate biomass contributed greatly to total zooplankton biomass, especially on the tidal flat during the summer. Our results suggest that transfer efficiency is 17% for planktonic primary to secondary production and 2.1% for planktonic secondary to tertiary production. The former is lower than the values of the entire Seto Inland Sea, which were estimated in a previous study. Our results also suggest that only 1.4% of benthic and planktonic primary production is transferred to planktonic secondary production on this tidal flat. These facts imply that the zooplankton production mechanism is different between the tidal flat and offshore water, and the apparent lower efficiency of the former may be caused by the existence of strong competitive grazers, such as bivalves.

**Key words** : estuary, trophic cascade, community composition, principal component analysis

(Corresponding author's e-mail address : takehiro.kazama.c2@tohoku.ac.jp)

(Received 30 November 2015 ; accepted 3 March 2016)

(Copyright by the Oceanographic Society of Japan, 2016)

---

1 Faculty of Agriculture, Kagawa University, Miki, Kita, Kagawa 761-0795, Japan

2 Marine Environment Research Station, Faculty of Agriculture, Kagawa University, Kamano, Aji, Takamatsu, Kagawa 761-0130, Japan

3 Present affiliation : Graduate School of Life Sciences, Tohoku University 6-3 Aoba, Aramaki, Aoba-ku Sendai, Miyagi 980-8578, Japan

\* Corresponding author : Takehiro Kazama

TEL / FAX : +81227956686

e-mail : takehiro.kazama.c2@tohoku.ac.jp