

博士論文

土佐湾の基礎生産に寄与する
栄養塩供給に関する研究

平成 30 年 3 月

高知大学大学院総合人間自然科学研究科
黒潮圏総合科学専攻
和 吾郎

土佐湾の基礎生産に寄与する
栄養塩供給に関する研究

Study on nutrient supply contributing to primary
production in Tosa Bay

和 吾郎

Goro Nigi

2018

目次

Summary.....	1
緒言.....	7
I 四万十川の環境特性と栄養塩変動.....	10
1. 材料と方法.....	10
1) 流域の環境特性に関わる資料収集.....	10
2) 気象及び流況資料の収集.....	10
3) 濁度の測定.....	11
4) 栄養塩の測定.....	12
2. 結果.....	13
1) 流域の環境特性.....	13
2) 降水量と流況.....	14
3) 水温と濁度.....	17
4) 栄養塩の季節変化と比率.....	18
5) 年間の栄養塩供給量.....	20
3. 考察.....	22
1) 濁りの特性.....	22
2) 栄養塩の特性.....	23
II 四万十川河口域における栄養塩変動と大型緑藻スジアオノリの生育状態.....	25
1. 材料と方法.....	25
1) 試料の採取時期と採取地点.....	25
2) 現地観測及び試料の採取, 分析方法.....	27
3) 栄養塩供給量の算出.....	28
2. 結果.....	28
1) スジアオノリ場の環境条件.....	28
2) 流入河川からの栄養塩供給量.....	30
3) スジアオノリ生育域の栄養塩濃度.....	31
4) スジアオノリ藻体内 N 及び P 含有量.....	33
5) 藻体長とクロロフィル <i>a</i> 含有量.....	36
3. 考察.....	37
1) 環境条件.....	37
2) 四万十川汽水域の栄養塩濃度の変化.....	38
3) 栄養塩と藻体内 N 及び P 含有量との関係.....	39
4) 藻体内 N 及び P 含有量と藻体長, クロロフィル <i>a</i> 含有量との関係.....	40
III 土佐湾西部浅海域の栄養塩濃度と植物プランクトン量の季節変化.....	41
1. 材料と方法.....	41
1) 試料の採取時期と採取地点.....	41
2) 現地観測及び試料の採取, 分析方法.....	42
3) 四万十川の栄養塩供給量の算出.....	43

2. 結果	43
1) 環境条件	43
2) 四万十川からの栄養塩供給量の季節変化	47
3) 土佐湾西部浅海域の栄養塩, クロロフィル <i>a</i> 濃度の水平分布の季節変化	48
4) 循環期と成層期の栄養塩濃度とクロロフィル <i>a</i> 濃度の比較	56
5) 土佐湾西部浅海域の栄養塩, クロロフィル <i>a</i> 濃度の鉛直分布の季節変化	60
3. 考察	62
1) 四万十川からの栄養塩供給	62
2) 土佐湾西部浅海域における栄養塩濃度	63
3) 四万十川が浅海域の栄養塩の分布に及ぼす影響	64
4) 制限因子の推定	64
5) 鉛直方向への影響	67
IV 土佐湾西部湾口部における栄養塩と植物プランクトン量の鉛直変化	68
1. 材料と方法	68
1) 試料の採取時期と採取地点	68
2) 現地観測及び試料の採取, 分析方法	68
3) 湧昇発生の条件に関連する情報収集	69
2. 結果	70
1) 水温と塩分の鉛直分布	70
2) 栄養塩の鉛直分布	71
3) クロロフィル <i>a</i> の鉛直分布	72
4) 風向風速と黒潮流路	73
3. 考察	74
1) 栄養塩濃度とクロロフィル <i>a</i> 量	74
2) 湧昇発生の有無と効果	75
V 総合考察	80
1. 四万十川から供給される栄養塩が河口域から浅海域の基礎生産に及ぼす影響	80
2. 土佐湾西部真光層への河川と湧昇による栄養塩供給	82
3. 土佐湾西部真光層の生物生産に河川と湧昇が果たす役割	84
要約	87
謝辞	91
参考文献	92

Figures 1-46

Tables 1-4

Summary

Study on nutrient supply contributing to primary production in Tosa Bay

Goro Nigi

Tosa Bay plays an important role in supporting fisheries in Japan as a site of reproduction. A branch of the Kuroshio Current, which flows to the east on the south side of Tosa Bay, enters the bay, influencing the oceanic conditions as the Kuroshio Current axis moves. Since primary production in Tosa Bay is potentially low due to the strong influence of the oligotrophic Kuroshio Current, nutrients supply is considered to be indispensable to enhancing primary production in the bay, which offers vital support for biological production. The Shimanto River, which has the greatest discharge volume of the rivers in the area of Tosa Bay, flows into the western part of the bay. Further, Shimanto Canyon, which causes upwelling, runs from the continental slope to the continental shelf in the mouth of western Tosa Bay around Cape Ashizuri. However, reports on the phenomenon of euphotic zones in coastal waters receiving contributions to the nutrient supply from both rivers and the sea bottom layer are few not only for Tosa Bay but also for bays all over the world. To clarify the mechanisms of nutrient supply from the Shimanto River and by upwelling in Shimanto Canyon and contributions to primary production in Tosa Bay, the spatial distributions of nutrient and the response of primary production in the western part of the bay and in the Shimanto River estuary were investigated in this study.

1. Fluctuations in nutrient concentrations in the Shimanto River

Monthly dissolved inorganic nitrogen (DIN), dissolved inorganic phosphorus (DIP), and dissolved silicon (DSi) concentrations in the lower Shimanto, Niyodo, and Monobe rivers in 2005-2006 were compared to examine fluctuations of these nutrients in the Shimanto River. The 2-year average concentrations of DIN, DIP, and DSi in the Shimanto River were 15, 0.14, and 164 μM , respectively. In comparison, 2-year average DIN and DIP were higher in the Niyodo River (24 and 0.26 μM , respectively) and in the Monobe River (22 and 0.21 μM , respectively). However, the 2-year average DSi was lower in the Niyodo and Monobe rivers at 134 and 115 μM , respectively. The nutrient levels

and ratio (DIN:DIP:DSi of 108:1:1180) in the Shimanto River were similar to those in a typical mountain stream, indicating the negligible human impact on this natural environment. Considering the cellular chemical composition of marine diatoms, which are the major primary producers in Tosa Bay, is typically an N:P:Si ratio of 16:1:15 (*e.g.*, Redfield *et al.*, 1963), the contributions of DIN and particularly DSi from the Shimanto River are considered to be in excess of the nutrient requirements of marine diatoms.

2. Fluctuations in nutrient concentrations and growth state of *Ulva prolifera* in the Shimanto River estuary

To understand the effects of nutrient fluctuations on the growth state of *Ulva prolifera* at three survey stations in the brackish waters of the Shimanto River estuary, concentrations of DIN and DIP in the water column and tissue nitrogen (N) and phosphorus (P) content, length, and pigment (chlorophyll *a*) content of the thallus were investigated at intervals of 2 weeks during the growth periods of 2009-2011. Although 3-year average water column DIN concentrations at each survey station (upper, 8.5 μM ; middle, 8.4 μM ; and lower, 6.5 μM) showed no significant differences, 3-year average water column DIP at the upper station (0.081 μM) was poorer than at the lower two stations (0.13 μM at both stations). The 3-year average concentrations of nutrients in this study over the three stations (DIN, 7.6 μM ; DIP, 0.11 μM) were much lower than those in the 1980s (DIN, 28 μM ; DIP, 1 μM) when the yield of *U. prolifera* had been high. The DIP concentration in this study had decreased to 10% of the level 30 years previous. Although the tissue N content at the lower station was steady at 3-4 % over the duration of the survey, that at the upper station was lower (2%) since 2010. Tissue P content at the upper station was always less than 0.2 %, which was lower than at the other stations. DIP concentration showed a significant correlation not only with tissue P content but also with tissue N content, despite there being sufficient DIN. Therefore, nutrient uptake by *U. prolifera* was thought to be limited by the decrease in DIP concentration in the Shimanto River estuary. The water column DIN:DIP ratio at the three stations over the period of the survey fluctuated over a wide range (daily average DIN:DIP ratios of 12-288 and was found to be proportional to the tissue N:P ratio. However, fluctuation of tissue N:P ratio was over a smaller range than the DIN:DIP ratio, and the rate of increase in tissue N:P ratio was smaller as the DIN:DIP ratio became higher, mainly at the upper station. This divergence between DIN:DIP ratio and tissue N:P ratio indicates

that DIN uptake by the thallus was regulated in order to maintain a balanced tissue N:P ratio when the DIN:DIP ratio became high. Thallus size showed no relationship to both tissue N and P content, whereas the chlorophyll *a* content was found to be proportional to both tissue N and P content, indicating that fluctuation in nutrients in the Shimanto River estuary has an influence on the coloration of the thallus. The chlorophyll *a* content in this study was less than that reported in other estuaries, suggesting that DIP levels in the Shimanto River estuary in recent years have not been sufficient to meet the phosphorus demand of *U. prolifera*.

3. Seasonal fluctuations in nutrient and phytoplankton biomass levels in waters off the coast of western Tosa Bay

Horizontal distributions of DIN, DIP, DSi and chlorophyll *a* concentrations in surface waters of western Tosa Bay, along with nutrients fluxes from the Shimanto River were investigated monthly from January 2005 to December 2006 in order to understand the effect of nutrients inputs from the river on phytoplankton biomass in the coastal waters. The annual nutrient fluxes from the river in 2005 were less than those in 2006 owing to a drought between April and August in 2005. DIN concentrations at each survey station during the circulation period (Nov.-Apr.) in 2005 were in the range of 2-3 μM and considerably higher than those during the stratification period (May-Oct.) at all stations except for the station nearest to the mouth of the Shimanto River. DIP concentrations at all stations during the circulation period in 2005 were 0.1-0.3 μM and were also high compared to those during the stratification period. The monthly DSi concentrations at the station nearest the river mouth in 2005 were in the range of 3.5-44 μM and were usually higher than those at other stations, which were relatively higher during the circulation period as were DIN and DIP. Seasonal fluctuation in chlorophyll *a* concentrations in 2005 at all stations showed a similar trend as the other nutrients described here. At the station nearest the river mouth, chlorophyll *a* concentration was 0.6-1.4 $\mu\text{g L}^{-1}$ with the exception of September and was consistently higher than levels at other stations (0.1-0.5 $\mu\text{g L}^{-1}$) and almost equal to levels during the circulation period. The DIN:DIP ratio at all stations during the circulation period in 2005 was in the range of 10-22 and was similar to the typical cellular chemical composition of marine diatoms. The DIN:DIP ratio at the station nearest to the river mouth during the stratification period was 10, whereas those at the other stations were less than 10. Therefore, marine diatom growth in the survey area was likely to have been limited by nitrogen. In

2006, nutrient levels at all stations were similarly high during the circulation period as in 2005. On the other hand, some stations had a wider range of DIN:DIP ratios that exceeded 10 during the stratification period in 2006 than in 2005. All of the nutrient concentrations showed a decreasing tendency with increasing distance from the river mouth, and the spatial distribution of chlorophyll *a* concentration was similar to that of the nutrients. The monthly fluctuations in DIN and DSi at the station nearest to the river mouth were found to be proportional to the fluxes of these nutrients from the Shimanto River. This suggests that nutrients, especially DIN which is most likely to be a limiting factor for phytoplankton growth in western Tosa Bay, supplied from the Shimanto River contribute to enhance primary production in the coastal waters within the Shimanto River plume during the stratification period.

4. Vertical distribution of nutrients and phytoplankton biomass in the mouth of western Tosa Bay

To ascertain the occurrence of upwelling in Shimanto Canyon, which is within the range of submarine canyons and which runs from outside to inside of western Tosa Bay, the response of primary production in the upper euphotic zone and the relationships between upwelling occurrence and environmental conditions such as movement of the Kuroshio Current path, the vertical distributions of DIN, DIP, DSi, and chlorophyll *a* in the mouth of western Tosa Bay were investigated seasonally in 2010. For all survey dates, the maximum concentration for each nutrient was observed at the bottom layer (depth, *ca.* 300 m) in Shimanto Canyon and the annual average concentrations of DIN, DIP, and DSi were 22, 1.67, and 41 μM , respectively. In a comparison of nutrient concentrations among survey dates, each nutrient at depths of 0-50 m had a relatively high average concentration in January at all stations (DIN, 2.6 μM ; DIP, 0.25 μM ; and DSi, 3.2 μM). On the other hand, the average nutrient concentrations for the other survey dates at depths of 0-50 m were <1 μM for DIN, <0.1 μM for DIP, and <3 μM for DSi. At depths of 100-300 m, the vertical distribution was different for each nutrient in August compared to at other survey dates, showing that nutrient-rich deep water around the sea bottom extended to the upper layers at the August survey. Since the distribution of nutrients higher in the water column in August corresponded with the rise of the cold water mass (16.5-18 $^{\circ}\text{C}$), it is thought that upwelling had occurred. Each maximum concentration of chlorophyll *a* in January, May, and November was in the range of 0.5-0.6 $\mu\text{g L}^{-1}$, whereas a sharp chlorophyll *a* maximum

layer in August appeared around a depth of 50 m, which is below the thermocline, and the location of the highest annual concentration of $3.2 \mu\text{g L}^{-1}$. A comparison of the annual average concentration of nutrients at a depth of 300 m in Shimanto Canyon and the annual average concentrations in the Shimanto River in 2005, which supplies most of the freshwater discharge to western Tosa Bay, indicated that the nutrients other than silicate were present in the submarine canyon in higher quantities than in the river. That is, the DIN concentration, which was thought to be the limiting nutrient in this study area, was approximately 1.5 times higher and the DIP concentration was 19 times higher than those in the Shimanto River. This indicates that upwelling from the submarine canyon is an important source of nutrients for enhancing primary production in western Tosa Bay. The Kuroshio Current axis only flowed near the shore at a distance of 15 nautical miles from Cape Ashizuri in August when the upwelling occurred. Although only one occurrence of upwelling was confirmed in this study, this analysis suggests that movement of the Kuroshio Current path is related to upwelling in Shimanto Canyon and that it occurs when the Kuroshio Current flow path moves onshore.

5. General discussion

Since the Shimanto River had characteristics of high DIN:DIP ratio, nutrient uptake by *U. prolifera* growing at the upper reaches of the brackish waters was likely limited by DIP. Consequently, it is thought that a decrease in DIP caused a decrease in chlorophyll *a* content of the thallus. On the other hand, as DIN tended to be depleted earlier than DIP during a stratification period in western Tosa Bay and to be a limiting factor for phytoplankton growth, inflow of the Shimanto River into Tosa Bay plays an important role in the relief of nitrogen limitation for phytoplankton growth in the bay. Although the nutrients supplied from the Shimanto River were not diffused over a wide area in the coastal waters, the continuous supply is advantageous for supporting high primary production. This ecosystem supports one of the most important shirasu (chiefly clupeoid larvae and juveniles) fishery grounds in Japan. Further studies are needed to elucidate the fate of nutrients originating in the river basin by investigating the relationship between nutrient fluctuations and changes in populations of attached algae, which are major primary producers in the river.

Nutrients supplied by upwelling from the sea bottom to the euphotic zone were found in Shimanto Canyon, which runs around the mouth of western Tosa Bay, with a sharp increase in chlorophyll *a*

concentration at the subsurface layer of adjacent waters. Although differences in nutrient supplies between the river and sea bottom by upwelling could not be evaluated quantitatively in this study, comparison between the chlorophyll *a* concentration within the river plume and that at the subsurface where the upwelling occurred indicates that upwelling contributes greatly to enhancing primary production in western Tosa. However, since upwelling occurs intermittently, frequent upwelling events will be indispensable for the growth of a diversity of fishes and large mammals such as Bryde's whale. Further detailed investigations in future studies are necessary to elucidate the mechanism of upwelling in this area.

緒言

黒潮はフィリピン東方に端を発して北上し、足摺岬沖で東向きに進路を変え、日本列島の南岸を $30,000,000 \sim 50,000,000 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ で流れる世界最大級の海流で、南方から膨大な熱量と大量の水蒸気を本邦にもたらす (宇田, 1969) . そのため、南太平洋岸は温暖で降水量が多い気候となり、特に四国南部はその特徴が明瞭に顕れる (総務省統計局ウェブサイト統計でみる都道府県のすがた, <http://www.e-stat.go.jp/SG1/estat/eStatTopPortal.do>) . 黒潮の強い流れは南方の卵仔稚魚を含む魚類を輸送し、本邦近海における水産資源及び生物多様性を確保する上で重要な役割を果たしている (松浦・瀬能, 2012) . その一方で、黒潮そのものは貧栄養で、潜在的にはその基礎生産性は低いことが良く知られ、太平洋岸の黒潮域の平均的なクロロフィル *a* 濃度は $0.1 \sim 0.3 \mu\text{gL}^{-1}$ 程度であり、栄養塩に富む親潮域のクロロフィル *a* 濃度 ($0.3 \sim 0.5 \mu\text{gL}^{-1}$) に比べて低水準である (Saijo and Ichimura, 1960) .

土佐湾は足摺岬と室戸岬を結んだ線の北側に位置する開放的な湾で、黒潮の分岐流が貫入し、その海況は黒潮の流軸変動の強い影響を受けている (藤本, 1987 ; 斉藤, 1994) . そのため、土佐湾で確認された魚類は黒潮との関わりが深い南方系魚種が高い割合を占め、本邦有数の多様な魚種が出現する水域となっている (岡村, 1991) . 土佐湾では魚類の初期生活史の解明に関わる研究について多くの知見が報告されてきた (e.g. 木下, 1984) . その出現種数に注目すると、土佐湾中央部浦ノ内湾湾口沖において 2000~2001 年の間 (計 7 回) に 328 種以上が (鐘, 2006) , また土佐湾西部海域を含む足摺岬周辺海域では 2002~2003 年の 1 年間 (計 12 回) で 318 種以上が採取され、これらは他水域との比較において多い (岡ら, 2008) . さらに、本邦有数のシラス漁場が形成され (河尻, 1988) , カタクチイワシ, ウルメイワシ, マイワシの 3 種が同時に出現することがある希少な水域であるとともに (木下, 2006) , 本邦でマイワシの産卵場が唯一、継続して形成される水域でもある (石田, 2006) . 以上のことから、土佐湾は本邦における魚類の再生産の場及び仔稚魚の成育場として重要な役割を果たし、本邦の水産資源の動向を左右する水域と位置づけられる. さらに、イワシ類等を捕食する鯨類が頻繁に出現し、このうち回遊性と考えられていたニタリクジラはその一生を土佐湾西部海域周辺で送る可能性が報告されている (加藤, 2005; 木白, 2008) . しかし、貧栄養な黒潮の強い影響下にある土佐湾の基礎生産性は潜在的に低いと考えられるため、魚類及び鯨類の成育を支えるためには湾内の基礎生産を向上させる栄養塩供給の仕組みが不可欠である.

Yanagi (1987) は沿岸域に形成されるフロントのタイプを分類し、松田ら (1995) はそれらフロント域では栄養塩の供給によって植物プランクトンが増殖し易く、その主要な供給源として河川と湧昇の役割を述べている。河川の場合、陸から海への栄養塩輸送は、開放性水域の肥沃化に対する供給源としての視点と、閉鎖性内湾の富栄養化に対する負荷源としての視点に大別され、本邦では古くから瀬戸内海や三大都市圏の内湾を中心に富栄養化に伴う赤潮発生等について数多く報告されてきた (e.g. 門谷, 2006)。富栄養化に対しては社会問題として排水規制がかかり、その結果、近年では貧栄養化による漁業生産量の減少が生じる事態に変化し (山本, 2005)、さらにダム等河川横断構造物による陸水での栄養塩の滞留も沿岸海域の貧栄養化を促進する可能性が指摘されている (山本, 2007)。以上のように、沿岸海域の環境は様々な陸域の人為的影響を受けて変化する中で、近年、森林を主体とする自然環境の保全が沿岸生態系の維持・向上に果たす役割が注目され、その因果関係の解明に向けた研究が展開されるようになった (田中, 2008)。ただし、現状ではようやくデータが蓄積されてきたに過ぎない (山下ら, 2017)。実際にこれまでの河川由来の栄養塩と沿岸海域の基礎生産との関係を示した調査研究は、沿岸海域における塩分をもとに解析 (e.g. 長田, 1994) した事例が多く、その他淡水供給量からの解析事例 (e.g. 芳村・工藤, 2003) もあるものの、河川と沿岸海域の両者の栄養塩測定からその関係性を検討した事例はほとんどない。

もう一方の真光層への主要な栄養塩の供給源となる湧昇について、その発生要因は風成による上層水の沖合輸送 (エクマン輸送) (Parsons *et al.*, 1984)、海流変動がもたらす渦流形成 (Lee *et al.*, 1981)、島嶼や岬のような海岸地形の効果による渦流形成及び凹凸のある海底地形の効果による励起や擾乱 (Lafond and Lafond, 1971) などがある。このうち海底地形については、海底谷の存在が湧昇を促すことがモデル試験で実証されており (Uda and Ishino, 1958; Kishi and Suginoara, 1975)、実際に世界各地で海底谷による湧昇の促進効果が報告されている (Allen and Madron, 2009)。局所的な地形性湧昇は本邦の沿岸海域でも確認されており (續・中尾, 1986)、黒潮域では、1980年代より伊豆諸島周辺 (Takahashi *et al.*, 1980; Takahashi and Kishi, 1984; 才野, 1989; Toda, 1989) や八丈島周辺 (Kanda *et al.*, 1985; Furuya *et al.*, 1986)、日向灘・豊後水道 (橋本ら, 1985; Rajendran *et al.*, 1991; 兼田ら, 1996; 西村・武岡, 1999; 速水ら, 2006)、熊野灘・紀伊水道 (笠井ら, 2001; 竹内, 2001)、伊勢湾 (寛ら, 2004; 寛・藤原, 2007) 等で報告されている。

同じく黒潮の影響下にある土佐湾では、市川・広田 (2004) による湾中央部の観測におい

て、成層が発達する時期においても黒潮流軸の変動に伴う断続的な湧昇発生と基礎生産の向上が報告され、深見・宇野 (1995) も同じく湾奥部で湧昇による真光層への栄養塩供給を確認している。さらに Hirota *et al.* (2017) は、湧昇が生じている期間の動物プランクトンへの影響として、カイアシ類の種組成が変化することを示した。一方、河川による土佐湾への基礎生産への影響については、兪・中田 (2002) により、塩分、透明度、及び土佐湾に注ぐ主要 3 河川 (四万十川、仁淀川、物部川) の流量データから、河川が土佐湾の基礎生産量の変動要因となっている可能性が示された。ただし、基礎生産と深い関わりを持つ栄養塩について、河川もしくは海域での測定は行われていない。

土佐湾西部沿岸に流れ込む四万十川は土佐湾に注ぐ流域面積が最大の河川であり、当海域に対して大きな影響力を持つと考えられる。四万十川河口域では多種の海産仔稚魚の進入が確認され (藤田, 2004; 布部, 2005) , そこに分布するコアマモ群落が成育場として利用されるなど (藤田, 2004) , 土佐湾の魚類資源を幼魚期で支える重要な水域となっている。また河口域には四万十川水と土佐湾水の混合による汽水環境が形成され、水産資源として有用な大型緑藻のスジアオノリが生育し、本邦の主要産地となっている。しかし、スジアオノリについては、近年、その生産量が減少し (平岡ら, 2012) , 深刻な問題となっている。一方、土佐湾西部湾口部の足摺岬周辺の大陸斜面上には、足摺海底谷、四万十海底谷など複数の海底谷が刻まれ、四国南岸沖の中で相対的に急峻で複雑な海底地形が形成されている。さらに当海域は、足摺半島及び足摺岬による海岸地形の形成と、黒潮が離接岸を繰り返す海流変動が生じることから、湧昇が発生し易い条件にあると考えられる。以上より、土佐湾西部沿岸海域は、河川及び湧昇によって栄養塩が供給され、生物生産が維持されている可能性が高いものの、栄養塩と基礎生産との関係について調査・研究は行われてこなかった。また一水域における河川と湧昇による基礎生産への寄与についての研究は、海外でも僅かな事例があるに過ぎない (*e. g.* Howard *et al.*, 2014) .

著者らはこれまで、本邦の魚類再生産の場、水産資源供給の場として重要な水域と位置づけられる四万十川河口域、その河口地先など土佐湾西部浅海域、さらに足摺岬周辺の土佐湾湾口部において、栄養塩と基礎生産の調査を継続してきた。本研究では、それぞれの水域における栄養塩の分布と基礎生産との関連性について整理し、その上で四万十川河口域から土佐湾湾口部までを包括的に捉え、河川及び沿岸湧昇による沿岸海域への栄養塩供給がその基礎生産の維持・向上に果たす役割について明らかにすることを目的とした。

Ⅰ 四万十川の環境特性と栄養塩変動

四万十川河口域及び土佐湾西部沿岸海域の基礎生産に対して、河川の影響を検討するためには、河川流域の環境特性や淡水域下流部の水質特性を知ることが重要となる。本章では、四万十川の地勢、流況、降水量等の基礎的な情報を整理するとともに、淡水域下流部における栄養塩の変動特性及び組成比に注目した。また、河口域の基礎生産を阻害する要素となる濁りにも注目し、長期的な濁度観測の結果も併せて整理した。これらの環境条件について、栄養塩供給に関わる四万十川の特性を明確にするため、同じく土佐湾に注ぐ仁淀川と物部川の情報も収集し、3河川を比較した。

1. 材料と方法

1) 流域の環境特性に関わる資料収集

対象河川である四万十川及びその比較対照となる仁淀川と物部川について、栄養塩供給に関する自然及び社会環境特性の基礎的な情報を収集、整理した。自然環境特性は国土交通省四国地方整備局ウェブサイト（四国管内河川紹介，<http://www.skr.mlit.go.jp/kasen/syoukai/kasennsyoukai.html>）を参照し、流域面積、幹川流路延長、地形を調べたほか、国土交通省政策局ウェブサイト（土地分類調査・水調査，<http://nr-www.mlit.go.jp/kokjo/inspect/inspect.html>）より地質構造、環境省自然環境局ウェブサイト（自然環境保全基礎調査，http://www.biodic.go.jp/kiso/fnd_list_h.html）より植生分布を調べた。社会環境特性は前述の国土交通省四国地方整備局ウェブサイト（四国管内河川紹介）より、流域の人口密度を調べた。さらにダムについては日本ダム協会ウェブサイト（ダム便覧，<http://www.damnet.or.jp/Dambinran/binran/TopIndex.html>）を参照し、設置基数、位置を整理した。

2) 気象及び流況資料の収集

対象3河川及びその流域の降水量と流量についての資料を収集、整理した。収集期間は後述する四万十川の濁度観測期間に合わせて、2001～2011年の11ヶ年とした。降水量は気象庁ウェブサイト（過去の気象データ検索，<http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/index.php>）から、対象期間中に継続して観測が行われ

ていた観測所の測定値を収集した。四万十川流域では計 6 ヶ所 (船戸, 梶原, 窪川, 大正, 江川崎, 中村), 仁淀川流域では計 3 ヶ所 (久万, 池川, 佐川), 物部川流域では 1 ヶ所 (大栃) が該当し, 仁淀川流域と物部川流域に関しては流域全体を網羅できるよう国土交通省ウェブサイト (水文水質データベース, <http://www1.river.go.jp/>) より, 仁淀川流域で計 2 ヶ所 (川口, 弘岡), 物部川流域で計 3 ヶ所 (市宇, 香北, 佐敷) の観測所を補った。これら各観測所の日降水量について流域別に平均し, 日流域平均降水量を算出した。流量は国土交通省ウェブサイト (水文水質データベース) より, 四万十川は具同第二観測所, 仁淀川は伊野観測所, 物部川は深淵観測所における 2001~2011 年の日平均流量を整理した (Fig. 1)。

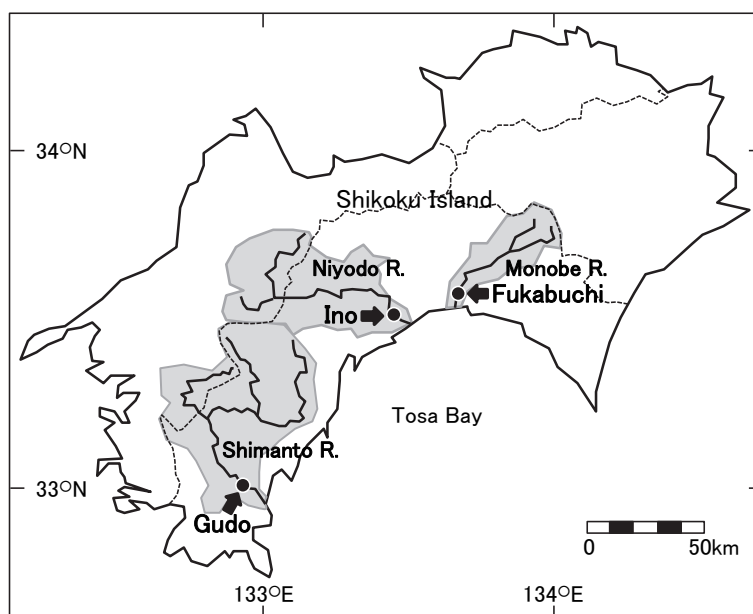


Fig. 1. Map showing gauging and sampling stations (●) located in the Shimanto (Gudo), Niyodo (Ino), and Monobe (Fukabuchi) rivers. Parts in gray color represent the river basins.

3) 濁度の測定

四万十川と物部川の 2 河川を対象として濁度観測を行った。観測は 2001 年 1 月から 2011 年 12 月の間に, 前述した国土交通省の水位流量観測所 (四万十川下流部: 具同第二観測所, 物部川下流部: 深淵観測所) の近傍で行った (Fig. 1)。四万十川では主に 12:00~13:00 の間に, 物部川では主に 7:00~8:00 の間に, 水温測定とともに河川水を直接ポリエチレンボトルに採取し, 濁度の測定に供した。試料は日本工業規格 JIS K 0101 に従って, 精製カオリンを標準液とし, 積分球式濁度計 (東京電色社製, TC-2600ADX 型) により測定した。

濁度の測定頻度は、四万十川では各年の測定日数が 243～314 日の範囲で、各月とも概ね 20 日以上であり、物部川では 11 ヶ年のうち 2002 年の計 2 日の欠測を除いた連日である。

4) 栄養塩の測定

時期

2005 年 1 月から 2006 年 12 月の間に、原則として各河川につき各月 1 回の頻度 (計 24 回/地点) で採水した。2005 年の四万十川における採水は、「III 土佐湾西部浅海域における栄養塩濃度と植物プランクトン量の季節変化」の海域の採水時に合わせて行った。仁淀川と物部川の採水は、原則として四万十川の採水の前後 1 週間以内に行った。

地点

採水地点は 3 河川とも海水の混入しない下流部とし、それぞれ Fig. 1 に示した流量観測所付近に設定した (四万十川：河口から約 10 km, 仁淀川：河口から約 13 km, 物部川：河口から約 4 km)。3 河川の各採水時の流量は各年の平水流量以下が 50 %以上であった。

方法

試水は、河川内に入って表層水を直接ポリエチレンボトルに採取し、分析まで冷蔵保存した。12 時間以内に Whatman GF/C フィルターを用いてろ過し、ろ液を各栄養塩分析に供した。ろ過後、速やかに Parsons *et al.* (1984) に従って硝酸塩+亜硝酸塩 (銅カドミウム還元ナフチルエチレンジアミン法)、リン酸塩 (モリブデン青法)、ケイ酸塩 (モリブデン青法) をそれぞれ比色定量した。

年間栄養塩供給量の推定

3 河川の沿岸海域への栄養塩供給量を比較するため、各栄養塩の年間供給量を、一般に汚濁負荷量の推定に広く用いられる L-Q 法により推定した (武田, 1993)。各河川につき各栄養塩で得られた 2 ヶ年分の 24 データを使用して、採水時の日平均流量 (Q) とそれに各栄養塩の濃度を乗じた日供給量 (L) を算出し、両者の関係を示した L-Q 式 (曲線型 $L=a \cdot Q^b$, a と b は定数) を作成した。L-Q 式の相関係数は全て $r>0.88$ となる有意な正の高い相関性が得られたことを確認した上 (Table 1), これら L-Q 式に 1 年間の日平均流量を代入して毎日の日供給量を求め、2005 年と 2006 年の年間供給量をそれぞれ積上げた。

Table 1. L-Q equations and correlation coefficients between the daily average discharge and the daily average nutrients fluxes in the Shimanto, Niyodo, and Monobe rivers during 2005 to 2006.

Nutrients	River	L-Q equation	correlation coefficient (r)
Nitrate+Nitrite	Shimanto	$L=0.662 \cdot Q^{1.15}$	$r=0.884$ (n=24, p<0.001)
	Niyodo	$L=1.54 \cdot Q^{1.07}$	$r=0.981$ (n=24, p<0.001)
	Monobe	$L=1.69 \cdot Q^{1.02}$	$r=0.973$ (n=24, p<0.001)
Phosphate	Shimanto	$L=0.00150 \cdot Q^{1.51}$	$r=0.912$ (n=24, p<0.001)
	Niyodo	$L=0.0119 \cdot Q^{1.15}$	$r=0.939$ (n=24, p<0.001)
	Monobe	$L=0.0106 \cdot Q^{1.16}$	$r=0.981$ (n=24, p<0.001)
Silicate	Shimanto	$L=11.8 \cdot Q^{1.05}$	$r=0.995$ (n=24, p<0.001)
	Niyodo	$L=10.3 \cdot Q^{1.03}$	$r=0.995$ (n=24, p<0.001)
	Monobe	$L=8.58 \cdot Q^{1.07}$	$r=0.998$ (n=24, p<0.001)

2. 結果

1) 流域の環境特性

高知県南西部を流れる四万十川は、流域面積 2,186 km²、幹川流路延長 196 km を有し、流域面積、幹川流路延長とも土佐湾に注ぐ河川の中で最大で その支川数は 300 を超える。高知県中央部の西側を流れる仁淀川と東側を流れる物部川の流域面積 (仁淀川 1,560 km²、物部川 508 km²) と幹川流路延長 (仁淀川 124 km、物部川 71 km) は、土佐湾に注ぐ河川の中でそれぞれ第 2 位と第 3 位で、四万十川に次ぐ規模の河川である。四万十川の河床勾配は上流部で約 1/100~1/650 程度、中流部で約 1/380~1/1,300 程度、下流部で約 1/1,200~1/2,200 程度であり、仁淀川及び物部川と比べると緩勾配である。四万十川流域の地質構造は大部分が四万十帯に属するのに対し、仁淀川流域は主に三波川帯と秩父帯、物部川流域は主に秩父帯と四万十帯が大半を占める。流域の土地利用形態は四万十川流域と仁淀川流域の山林率が 90%以上で物部川流域よりもやや高く、四万十川流域の植生はスギ・ヒノキ人工林が高い割合 (約 70%) を占める特徴を有す。社会環境について、四万十川流域の人口密度は約 40 人 km⁻² で、仁淀川流域及び物部川流域の 1/2 程度である。河川横断構造物に注目すると、四万十川の本川にはダムがなく堤高 8 m の取水堰 (家地川堰堤) が河口から約 110 km の位置に 1 基存在し、支川の梶原川と中筋川に 3 基のダムが設置されている。家地川堰堤からは発電のため、別水系の伊与木川に 1.1~3.4 m³ s⁻¹ が分流されている。仁淀川では本川と支川に各 3 基 (計 6 基)、物部川には本川に 3 基のダムが設置されており、本川では四万十川が少ない。各河川の河口部には汽水域が形成され、四万十川は河口から

6~7 km 上流の範囲に及ぶのに対し、仁淀川は河口から約 3 km、物部川は河口から 1 km に満たず、四万十川が最も広い。

2) 降水量と流況

2001 年 1 月 1 日から 2011 年 12 月 31 日の間の四万十川、仁淀川及び物部川流域における日流域平均降水量と、それら 3 河川下流部における日平均流量の推移を Fig. 2 に示し、その統計情報を Table 2 に整理した。

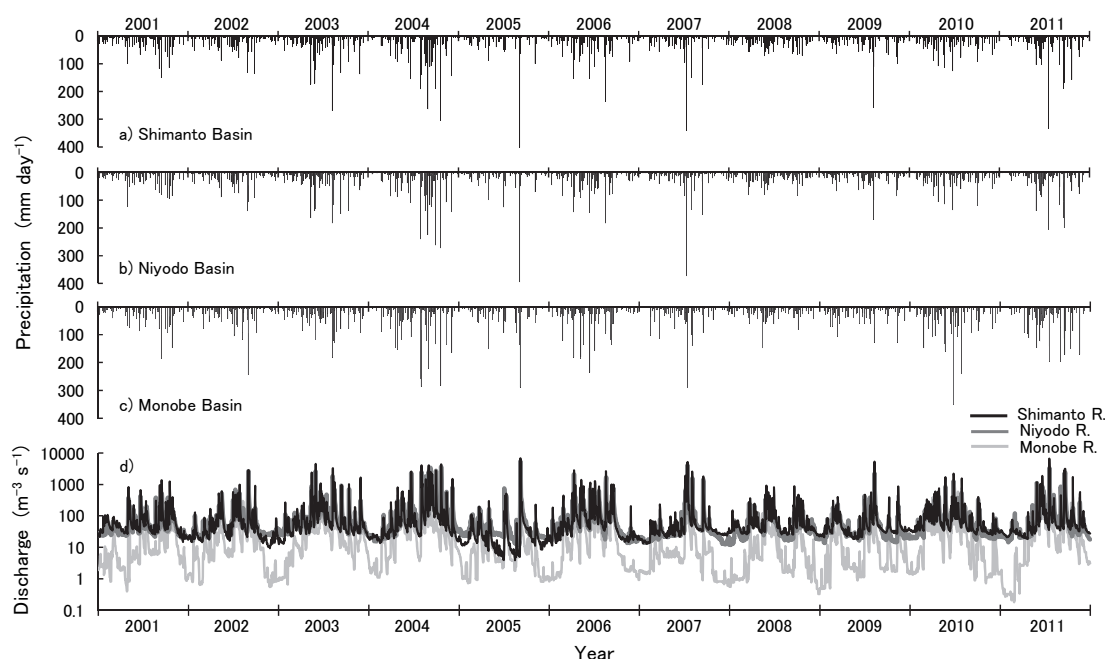


Fig. 2. Temporal changes of daily precipitation in the (a) Shimanto, (b) Niyodo, and (c) Monobe basins, (d) daily averaged discharge at gauging stations in the Shimanto, Niyodo, and Monobe rivers during 2001 to 2011 (modified Nigi *et al.*, 2014). Daily precipitation denoted average precipitation over the entire basin. Those data were cited from the website of the Japan Meteorological Agency and Ministry of Land, Infrastructure and Transport, Japan. The discharge data were cited from the website of Ministry of Land, Infrastructure and Transport, Japan.

3 流域の 11 ヶ年の年降水量はいずれも 2004 年が最大で $4,000 \text{ mm year}^{-1}$ 以上を記録し、降雨頻度が高く、降雨強度が大きかった状況が窺える。最小は 3 流域とも 2005 年で $2,000 \text{ mm year}^{-1}$ 程度に留まり、多雨の年と少雨の年では約 2 倍の降水量の差があった。2005 年は各河川下流部で栄養塩の観測を行った年であり、9 月の大規模な降雨を記録するまでの間は他年に比べて少なかった。3 河川の年降水量の 11 ヶ年平均は $2,500 \sim 3,000 \text{ mm year}^{-1}$ 程

度で、四万十川流域は仁淀川流域と物部川流域の中間的な降水量であった。なお、物部川上流域では集中的な降雨があった 2004 年と 2005 年に大規模な山腹崩壊が発生した。

3 河川の年平均流量を比べると、流域面積が最大の四万十川が 11 ヶ年のうち 2005 年を除く 10 ヶ年で最大となり、11 ヶ年の平均流量 ($119 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$) は仁淀川のそれ ($96 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$) の 1.2 倍、物部川の 4 倍 ($30 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$) で、土佐湾に最も多くの淡水を供給していた。各年の最小はいずれも物部川で、3 河川の流量の大小は流域面積に対応する結果となった。各河川の年平均流量は概ね年降水量の多寡を反映し、3 河川とも 2004 年が最大であった。降水量が少なかった 2005 年について、四万十川と仁淀川は 11 ヶ年の最大日平均流量を記録したものの、四万十川の 2005 年の年平均流量は 11 ヶ年の中で最小であり、当該年は 9 月に一時的に大規模な出水が生じたものの、渇水状態が長期に及んだ状況を示している。平常流量の目安となる平水流量を比べると、物部川が常に少なく、四万十川は仁淀川より少ない年が見られた。四万十川では各年の最大日平均流量は概ね仁淀川よりも多いものの、最小日平均流量は仁淀川のそれを下回る状況がしばしば見られ、仁淀川に比べて流量の変動幅が大きい特徴を示している。3 河川の年平均比流量を比べると、その多寡に一貫性はなく、物部川が最大となる年もあった。2005 年に続いて栄養塩観測を行った 2006 年の流量は、3 流域とも $3,000 \text{ mm year}^{-1}$ 以上の降水量を観測し、相対的に多い流況条件にあった。

Table 2. Annual statistics of 1) precipitation in the Shimanto, Niyodo, and Monobe basins, 2) discharge and unit discharge, 3) water temperature, and 4) turbidity at gauging and sampling stations in the Shimanto, Niyodo, and Monobe rivers, during 2001 to 2011 (see Figs. 2, 3). Turbidity unit is shown as milligram of kaolin per liter.

River	Year	Precipitation		Discharge				Unit Discharge	Number of Samples	Water Temperature				Turbidity			
		Annual (mm year ⁻¹)	Daily maximum (mm day ⁻¹)	Average	Daily maximum	Daily minimum	185-day*	Average		Average	Maximum	Minimum	Medean	Average	Maximum	Minimum	Medean
				(m ³ s ⁻¹)				(m ³ s ⁻¹ 100km ⁻²)	(°C)				(mg L ⁻¹)				
Shimanto R.	2001	2,490	151	92.23	1,360.74	14.84	45.88	5.11	278	17.8	30.8	6.5	17.8	2.5	61.2	0.3	1.6
	2002	2,481	135	88.56	2,826.70	9.36	31.18	4.91	277	17.5	29.5	6.8	16.9	2.5	38.9	0.3	1.6
	2003	3,485	269	153.07	1,419.83	12.71	51.90	8.49	270	17.3	30.2	6.1	18.4	2.6	103.1	0.3	1.2
	2004	4,175	303	201.72	4,350.16	13.69	49.51	11.18	285	17.8	30.4	7.5	17.8	7.0	577.0	0.3	1.0
	2005	2,140	401	67.99	6,749.55	3.89	16.21	3.77	251	18.1	30.8	6.0	19.3	2.0	88.3	0.2	0.9
	2006	3,206	238	152.26	2,792.35	11.40	48.17	8.44	243	17.9	30.2	7.2	18.6	4.4	213.2	0.3	1.3
	2007	2,499	341	114.06	5,133.12	13.03	33.27	6.32	268	18.3	31.0	9.3	18.8	2.9	157.0	0.2	1.0
	2008	2,498	72	85.49	912.39	22.31	43.20	4.74	314	17.9	31.1	7.8	18.3	1.5	31.1	0.2	1.1
	2009	2,273	259	88.05	5,303.01	18.10	36.29	4.88	281	18.5	28.7	7.5	19.3	2.7	176.0	0.2	1.1
	2010	2,824	126	109.49	2,182.26	24.54	47.50	6.07	282	17.9	30.3	7.5	17.9	2.2	67.8	0.2	1.1
	2011	3,280	332	159.69	6,582.32	18.38	41.11	8.85	291	17.6	28.9	5.8	18.3	3.3	147.1	0.2	1.0
Niyodo R.	2001	2,100	124	60.16	513.72	20.13	35.77	4.11									
	2002	2,266	139	80.88	2,635.17	16.13	35.37	5.53									
	2003	3,104	183	117.39	2,582.54	22.97	58.60	8.02									
	2004	4,127	273	195.08	3,670.38	15.42	71.67	13.33									
	2005	1,884	395	74.30	5,406.71	12.24	26.84	5.08									
	2006	3,036	184	110.29	2,113.12	13.75	49.03	7.54		no data					no data		
	2007	2,237	373	80.06	4,034.42	12.48	25.36	5.47									
	2008	2,110	83	55.91	410.73	12.00	39.98	3.82									
	2009	1,991	170	61.36	2,219.66	13.72	30.29	4.19									
	2010	2,706	135	86.73	1,240.47	17.44	54.82	5.93									
	2011	2,897	207	130.96	3,305.92	14.57	42.71	8.95									
Monobe R.	2001	2,490	186	17.38	310.20	0.40	6.13	3.71	365	15.2	28.0	3.5	15.7	3.3	57.4	0.6	2.3
	2002	2,815	244	26.73	790.17	0.55	8.48	5.71	363	14.7	24.4	5.6	14.6	4.6	177.6	0.7	2.2
	2003	3,274	181	31.42	424.34	0.66	16.87	6.71	365	14.7	26.4	4.6	15.6	4.7	120.2	0.9	2.4
	2004	4,337	286	55.67	1,298.34	1.10	26.10	11.90	366	15.1	28.1	4.9	15.4	21.0	476.0	0.6	4.9
	2005	2,202	289	17.35	1,121.91	0.72	4.94	3.71	365	15.6	29.1	4.8	16.1	10.4	786.5	0.4	2.1
	2006	3,696	235	39.78	478.95	0.82	10.64	8.50	365	15.8	30.6	5.0	16.4	14.5	213.4	0.3	3.7
	2007	2,385	291	18.87	852.82	0.60	4.97	4.03	365	16.9	31.2	6.7	17.4	6.4	277.0	0.4	1.4
	2008	2,266	148	12.95	199.34	0.33	4.02	2.77	366	16.0	30.3	4.7	15.8	2.1	28.5	0.4	1.6
	2009	2,543	127	18.02	455.54	0.46	3.51	3.85	365	15.8	27.1	4.2	16.5	4.0	109.1	0.4	1.7
	2010	3,837	351	41.11	978.58	0.72	14.47	8.78	365	15.7	30.5	4.4	15.4	9.2	158.0	0.5	2.6
	2011	3,878	197	48.84	1,085.60	0.18	14.57	10.44	365	14.7	27.4	3.4	15.8	13.6	548.0	0.7	2.7

*: The daily natural unit discharge that is likely to be equaled or exceeded on 185 days (i.e., about 50%) in any given year (Citation from the website of Japanriver "Rivers in Japan").

3) 水温と濁度

四万十川の水温と濁度は、物部川に比べて全般的に高水温、低濁度で推移した (Fig. 3) . 四万十川での測定が連日ではないことから、Table 2 に示した平均値、最大値、最小値、中央値については、物部川との比較において厳密とはいえない点があるものの、濁度は最大値の3ヶ年 (2001年, 2004年, 2008年) を除いて四万十川が低い値を示した. 特に物部川上流域で山腹崩壊が発生した2004~2005年とその翌年の2006年, 及び2011年の4ヶ年の年平均値の濁度差が大きかった. 四万十川の経年変化は、最大値は各年によって大きく変動し、最高値と最低値で約20倍の差が見られた. 平均値については最大濁度が高かった2004年がその他の観測年よりも高い値を示したものの、概ね濁度2~3度程度であり、また最低値は毎年0.2~0.3度の低水準、中央値は1度前後で安定していた.

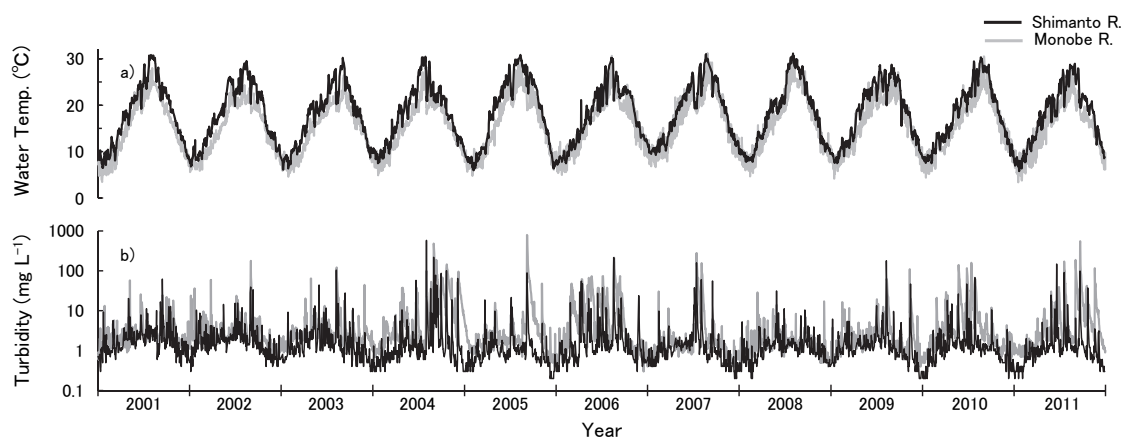


Fig. 3. Temporal changes of daily (a) water temperature and (b) turbidity in the Shimanto and Monobe rivers during 2001 to 2011 (modified Nigi *et al.*, 2014). Turbidity unit is shown as milligram of kaolin per liter.

2001~2011年の四万十川と物部川の月平均濁度を示すと (Fig. 4) , 四万十川は物部川に比べて各月とも低水準であった. 両河川の季節変化は類似し、梅雨期及び台風の接近・通過の頻度が高くなる6~9月に濁度上昇が見られ、標準偏差が大きかった. 四万十川では、スジアオノリの生長期にあたる1~3月及び11~12月の晩秋~初春の平均濁度は1度前後の水準で、かつ標準偏差も小さい特徴が見られた. アユの遡上期及び産卵期と重なる4~5月及び10月については、物部川では平均濁度10~20度であったのに対し、四万十川では各月とも3度以下であった.

水温は気温の影響を受けるため、正午付近に採水した四万十川が午前採水した物部川

に比べて高水温であった。四万十川の経年変化をみると、年平均は 17~18 °C 程度で、中央値はそれより 1 °C ほど高い水準にあった。最大値は 30 °C を超える年が多く、最低値は概ね 8 °C 以下であった。

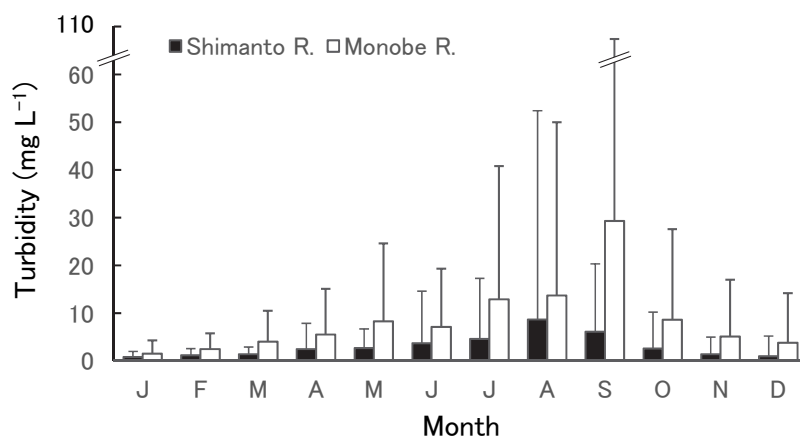


Fig. 4. The monthly average turbidity in the Shimanto and Monobe rivers between 2001 and 2011. Error bars represent standard deviation. Turbidity unit is shown as milligram of kaolin per liter.

4) 栄養塩の季節変化と比率

2005~2006 年の四万十川、仁淀川、物部川の各下流部における栄養塩の経月変化を Fig.5 に示した。2 ヶ年の四万十川下流部の栄養塩濃度は、常にケイ酸塩>硝酸塩+亜硝酸塩>リン酸塩で推移し、仁淀川と物部川も同様で同様であった。四万十川の硝酸塩+亜硝酸塩とリン酸塩は、最小値と最大値との間にそれぞれ 10 倍、25 倍の濃度差があったのに対し、ケイ酸塩のそれは 1.5 倍で安定した状態で推移した。仁淀川と物部川についても、各栄養塩の最小値と最大値の差については四万十川と異なるものの、リン酸塩の変動が大きく、ケイ酸塩が小さい点は共通していた。季節変化及び年変化をみると、四万十川では、硝酸塩+亜硝酸塩は 2 ヶ年とも冬季に高濃度を示したのに対し、ケイ酸塩は冬季に低濃度となる特徴が見られた。リン酸塩については、2005 年は硝酸塩+亜硝酸塩の増減と同調したものの、2006 年は一致せず、各年の季節変化に一貫した特徴は見られなかった。四万十川の 2005 年と 2006 年とを比べると、リン酸塩は 2005 年に比べて 2006 年が高濃度で推移し、硝酸塩+亜硝酸塩も 4~6 月の間に 2006 年が高濃度であった。ケイ酸塩については 2 ヶ年で顕著な違いは見られなかった。仁淀川と物部川の 2 ヶ年の季節変化は、ケイ酸塩について四万十川と同調したものの、硝酸塩+亜硝酸塩とリン酸塩は類似しなかった。また、年変動に

において、仁淀川、物部川ともケイ酸塩が顕著な変化がなく、リン酸塩が2006年に上昇した点で四万十川と共通していた。

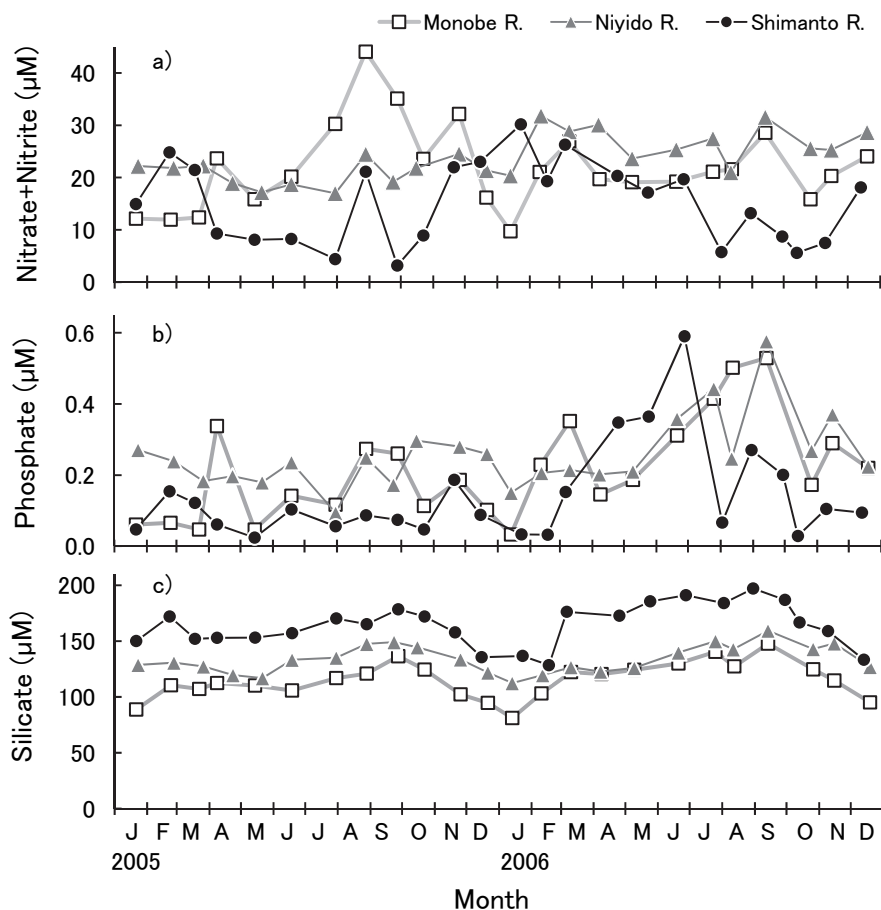


Fig. 5. Temporal changes of monthly (a) nitrate+nitrite, (b) phosphate, and (c) silicate concentrations in the Shimanto, Niyodo, and Monobe rivers during 2005 to 2006.

各栄養塩濃度について3河川を比べると、四万十川は仁淀川と物部川に比べて硝酸塩+亜硝酸塩とリン酸塩が低濃度、ケイ酸塩が高濃度で推移し、2ヶ年平均値には有意な差が認められた (ANOVA, 硝酸塩+亜硝酸塩 $p < 0.0005$, リン酸塩 $P < 0.01$, ケイ酸塩 $p < 0.00001$) (Table 3). 3河川の各栄養塩濃度の平均値を、小林 (1960) の1958-59年に測定した値と比べると (Table 3), 四万十川は硝酸塩+亜硝酸塩とリン酸塩が上昇し、ケイ酸塩が低下した。ただし、仁淀川と物部川の硝酸塩+亜硝酸塩とリン酸塩の変化に比べると小さく、近年の四万十川は50~60年前と同様に、リン酸塩に対する硝酸塩+亜硝酸塩、さらに硝酸塩+亜硝酸塩に対するケイ酸塩の比率が高い特徴を示した。四万十川の各栄養塩濃度とその比率に

ついて支川及び他河川の事例と比べると (Table 3) , 支川では流域に宅地や農地が分布する広見川や中筋川よりも、ほぼ全体を森林が占める黒尊川や山地渓流水に類似し (Kunimatsu *et al.*, 2001; 和, 2004) , 世界の大河川の中では欧米のミシシッピ川やポー川よりも北米のマッケンジー川やユーコン川に近い性質を示した (Marchetti *et al.*, 1985; Telang *et al.*, 1990; Turner and Rabalais, 1991) .

5) 年間の栄養塩供給量

L-Q 法により推定した四万十川, 仁淀川, 物部川の 2005 年及び 2006 年の土佐湾に対する各栄養塩供給量を Fig. 6 に示した. 2005 年では, 仁淀川の年平均流量は四万十川のそれよりも多かったものの (Table 2) , リン酸塩とケイ酸塩については両年とも四万十川>仁淀川>物部川と推定された. 硝酸塩+亜硝酸塩の 2005 年の供給量は, 流量が多く, また濃度も相対的に高かった仁淀川が四万十川よりも多いと推定された. 一方, 四万十川の日平均流量が多かった 2006 年は, 四万十川と仁淀川の硝酸塩+亜硝酸塩供給量は同等と推定され, 濃度差と流量差が相殺される状況にあった.

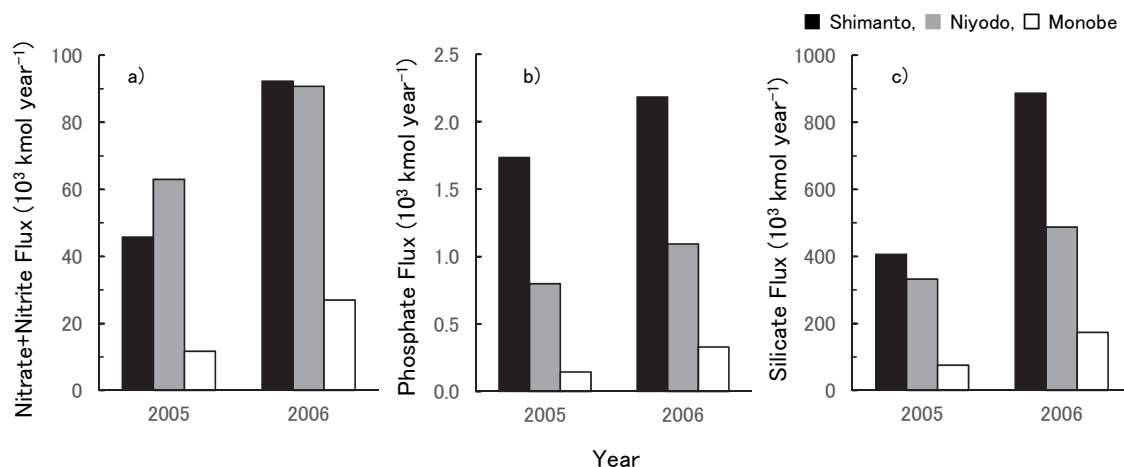


Fig. 6. Annual nutrients fluxes ((a) nitrate+nitrite, (b) phosphate, (c) silicate) from the Shimanto, Niyodo, and Monobe rivers to Tosa Bay during 2005 to 2006.

Table 3. Average concentrations and molar ratio of nitrate+nitrite, phosphate, and silicate in the Shimanto, Niyodo, Monobe, and other rivers.

River	Period	Average nutrients concentration (μM)			Molar Ratio		Reference
		Nitrate+Nitrite	Phosphate	Silicate	N:P	Si:N	
Shimanto	2005-06	15.0	0.139	164	108	11	Nigi <i>et al.</i> (2008) and this study
	1958-59	10.0	<0.1	195	>100	20	Kobayashi (1960)
Niyodo	2005-06	23.7	0.255	134	93	6	This study
	1958-59	7.1	<0.1	140	>71	20	Kobayashi (1960)
Monobe	2005-06	21.9	0.214	115	102	5	This study
	1958-59	4.3	<0.1	128	>43	30	Kobayashi (1960)
Tributaries of the Shimanto River							
Yusuhara R.	2003-04	7.3	0.067	166	110	23	Nigi (2004)
Hiromi R.	2003-04	23.8	0.463	115	51	5	Nigi (2004)
Kuroson R.	2003-04	11.5	0.154	185	75	16	Nigi (2004)
Nakasuji R.	2003-04	27.3	1.34	166	20	6	Nigi (2004)
Mountain streams							
Aburahi watershed	1989-91	21.2	0.087	242	244	11	Kunimatsu <i>et al.</i> (2001)
Myokoji watershed	1991-92	13.6	0.126	242	108	18	Kunimatsu <i>et al.</i> (2001)
Some large world Rivers							
Mackenzie	1981-83	7.1	0.190	143	37	20	Telang <i>et al.</i> (1990)
Mississippi	1981-87	114	7.7 ^{*2}	108	15	1	Turner and Rabalais (1991)
Po	1981-84	147 ^{*1}	4.6	120	32	1	Marchetti <i>et al.</i> (1984)
Yukon	1978-85	8.4	0.350	275	24	33	Telang <i>et al.</i> (1990)

*1) Nitrate

*2) Total phosphorus

3. 考察

1) 濁りの特性

四万十川流域は、仁淀川流域及び物部川流域に比べて、森林占有率の高さ、人口密度の低さ、ダム設置数の少なさ等に特徴が見られ、3 河川の中では最も人為的影響の程度が軽微と考えられる。これら自然条件、社会条件の相違は河川への濁質負荷の差として顕れる(國松, 1989)。一般に生活雑排水には懸濁物質が多く含まれたため、人口密度が低いほど河川への濁質負荷量は小さい(國松, 1989)。また、浅井(1982)によれば、土地利用に占める森林面積率が高いほど河川水中の濁度は低下すると報告されている。さらに本邦では、1950年代頃のダム建設の増加に伴って濁水長期化が顕在化し(吉川・山本, 1971)、貯水池に流入した微細土粒子の貯留がその一要因として報告されている(田辺, 1968)。そのような背景のもと、本邦では各地で選択取水設備の設置に代表される貯水池の濁水対策が展開されたものの(ダム工学会維持管理研究部会, 2002)、物部川本川に設置された3基のダムにはいずれも選択取水設備がなく、貯水池に濁質が流入した際にはダム下流に放流される濁水が長期化し易い特徴を有する。以上に示した四万十川流域と物部川流域の社会及び自然環境特性により、四万十川が物部川よりも低濁度であったと考えられる。

四万十川のアユとスジアオノリは、いずれも全国一の漁獲量を誇った当該河川を代表する水産資源であり(東, 2010; 平岡・鳶田, 2004)、両種とも濁りに対する耐性が過去に報告されている。四万十川のスジアオノリは10月の芽生えの時期から翌年の6月頃まで生育を確認でき、1~2月に最大生長を示す(Hiraoka and Higa, 2016)。Ohno and Miyanoue(1980)によると、濁度4度以下の生育地の藻体は大きく生長しており、四万十川の10~6月の月平均濁度は全て4度未満で(Fig. 4)、特に1~2月の濁度は平均0.8~1.2度で最も低下している。アユと濁りとの関係はその生活史に対して調べられており、卵生残(10~12月頃)に対しては濁度20度(林・原田, 1990)、遡上行動(3~5月頃)に対しては濁度30度(藤原, 1997)、河川定着期(6~9月頃)における摂餌行動、忌避行動、成育状態に対しては濁度13~15度(本田, 1983; 藤原, 1997)で影響が及ぶと報告されている。これらと各月の四万十川の平均濁度を対比すると、四万十川の濁度はアユ、スジアオノリの生息・生育に対して支障のない水準にある。なお、四万十川と物部川の水温差については、採水時間が異なるため、比較は困難である。

2) 栄養塩の特性

四万十川下流部の栄養塩の水準は山地渓流水や黒尊川に近く、富栄養化の程度が軽微で人為的な影響の小さい特性を示している (Table 3) . 濁度と同様に、四万十川流域と仁淀川流域及び物部川流域との人口密度、森林占有率、ダム数等の相違が、両河川よりも硝酸塩+亜硝酸塩及びリン酸塩濃度が低く、ケイ酸塩濃度が高い要因になっていると考えられる. 硝酸塩+亜硝酸塩及びリン酸塩濃度は、流域の地質、土壌、植生状態など自然的要因や、生活排水、農業排水の流入など人為的要因によって左右され (Horne and Goldman, 1994) , 森林集水域のような人為的な汚染を受けていない河川の硝酸塩+亜硝酸塩及びリン酸塩濃度はそれぞれ 4~14 μM , 0.3 μM 程度と言われている (Wetzel, 2001) . それと比べると四万十川の平均濃度は、硝酸塩+亜硝酸塩はこの上限に相当し、リン酸塩はさらに低い水準にあった (Fig. 5, Table 3) . 3 河川の小林 (1960) との比較において、仁淀川と物部川の硝酸塩+亜硝酸塩とリン酸塩の濃度増加は四万十川のそれに比べて大きく、人為的な影響の程度が強くなったことを示唆している. ただし、四万十川においても、1970 年代にはリン酸塩が 0.3 μM 程度を記録しており (伊藤, 1990) , その当時は近年よりも富栄養な状態であったと考えられる. 硝酸塩+亜硝酸塩及びリン酸塩濃度が人為的要因によって変動するのに対し、ケイ酸塩は自然の風化溶出が水域への供給の大半を占め (鹿園, 2002) , 地質がその供給量を左右する一因となっている (神尾, 2012) . 陸水域におけるケイ酸塩濃度の変動要因としては、近年、ダムや湖沼といった止水域における珪藻類の増殖との関連が指摘されており、ケイ藻類のケイ酸塩の摂取、死滅、沈降によって止水域下流側の濃度が減少することが報告されている (Humborg *et al.*, 1997; 原島, 2003; Harashima *et al.*, 2006) . 四万十川のケイ酸塩が仁淀川と物部川に比べて安定して高水準にあることは、山林が 90%以上を占める流域の環境特性のほか、地質構造の違いを反映している可能性があり、さらに大規模な河川横断構造物が存在しないことも高濃度を維持する要素と考えられる. 一方、物部川では 1950 年代に幹川に 3 基のダムが築堤されており、下流側の濃度低下の要因となった可能性がある.

硝酸塩+亜硝酸塩濃度とリン酸塩濃度の変動傾向に類似性が見られる場合には、人為的要因により濃度が変化する可能性が高く (浜端, 1989) , 2005 年の四万十川と仁淀川、両年の物部川がその特徴にある. しかし、四万十川と仁淀川の 2006 年については、両要素の季節変動は同調しなかった. 硝酸塩+亜硝酸塩の濃度変化は降雨との関連も深く、森林集水域では降雨時に硝酸塩+亜硝酸塩を高濃度に含む土壌水が河川や地下水に流出し (Edwards,

1973), 降雨前より降雨後に濃度が高くなる特徴が見られる (平田・村岡, 1988). それ故, 北東アメリカやヨーロッパでは乾燥する夏期に相対的に低濃度となる場合があるのに対し (Fichez *et al.*, 1992), 本邦では國松・須戸 (1993) や大手 (2004) が琵琶湖周辺水域の測定で示したように, 梅雨期から秋期の多雨期に高濃度となる事例がしばしば見られる. 四万十川と仁淀川における 2005 年から 2006 年への硝酸塩+亜硝酸塩濃度の上昇は, 降水量の増加といった気象条件がその変動要素に加味されたと考えられる (Fig. 2, Fig. 5). ケイ酸塩の季節変化は 2 ヶ年とも 3 河川に共通し, 高温期に上昇する特徴が見られ (Fig. 5), これは Dalai *et al.* (2002) によれば高温に伴う風化の促進が関与している. 一方, 深見ら (1994) は河川の付着藻類の増殖速度と栄養塩濃度は逆相関の関係にあり, また深見ら (2007) は栄養塩濃度の低い時に河川の付着藻類の現存量が増加する結果を示している. このことは, 付着藻類の生育状態など生物学的要因によって栄養塩濃度が変化することを示唆している. 四万十川では高温期にはケイ素を必要としないラン藻類が優占し, 低温期にはケイ藻類の構成比が高くなる特徴があり (福島ら, 1990), 河川の主要な基礎生産者である付着藻類の季節的な群集組成の変化もケイ酸塩濃度の季節変化の一因になっていると考えられる.

Justic *et al.* (1995) によれば, 富栄養化した河川の栄養塩比は, 例えばミシシッピ川で N:P:Si=15:1:14, ポー川では N:P:Si=37:1:26 となり, ケイ素に対してリンまたは窒素の値は高くなるのに対し, 四万十川や他の人為的負荷の少ない河川の N:P:Si 比はリンが少なく, ケイ素が多い特徴を占めす. これについて, 沿岸海域の主要な基礎生産者であるケイ藻プランクトンの体内元素組成を Redfield *et al.* (1963) や Libes (1992) に従って N:P:Si=16:1:15 (モル比) と考えれば, 四万十川から沿岸海域へは珪藻プランクトンの栄養塩要求に対して窒素やケイ素, 特にケイ素が豊富に供給されているといえる. 栄養塩供給量の推定より, 窒素に関しては渇水の年には四万十川よりも仁淀川の方が土佐湾への窒素供給源としては大きくなり, また降雨が増加した 2006 年には四万十川からの供給量は 2 倍に増加して仁淀川と同等となっている. このことは, 梅雨や台風の接近・通過に伴う降雨が土佐湾西部沿岸海域の栄養塩の供給に対して重要な役割を果たしていることを示している. ただし, 供給量の推定にあたり, L-Q 法を適用する場合は, 通常, 洪水時の観測も含めた広い流量範囲でのデータをもとに作成する (武田, 1993). 本章では, 高水での観測値が含まれていないため, 過小もしくは過大に見積もられている可能性がある.

II 四万十川河口域における栄養塩変動と大型緑藻スジアオノリの生育状態

大型藻類は主に河口域から海岸地先の浅所にかけて群落を形成し、河川と海との混合域(広義の汽水域)における主要な基礎生産者となり、四万十川では河口域に生育するスジアオノリが代表的である。日本のスジアオノリ *Ulva prolifera* に関する研究は主要産地である四万十川において中心的に行われ、これまでに季節的消長(大野ら, 1999; Hiraoka and Higa, 2016)、その水平分布範囲(大野・高橋, 1988)と鉛直分布範囲(大野ら, 1999)、塩分勾配に沿った形態変化(平岡・鳶田, 2004)及び生活史・生殖型の変化が報告されている(Hiraoka *et al.*, 2003; Hiraoka and Higa, 2016)。環境条件については、生産量が多い場所の濁度条件(Ohno and Miyanoue, 1980)、幼体の初期生長に対する水温と塩分の好適条件が報告されている(Soe-Htun *et al.*, 1986)。しかし、一般に大型緑藻の増殖を促す栄養塩について、四万十川では1980年代に大野・高橋(1988)によりスジアオノリ生育域における環境条件の一つとして測定値が報告されているのみで、栄養塩と生育状態との関連については明らかにされていない。本章では四万十川河口域のスジアオノリの生長と栄養塩の動態との関連を明らかにすることを目的とし、スジアオノリ生長期に生育地の栄養塩濃度の測定を行うとともに、スジアオノリ藻体中のN及びP含有量、並びにバイオマスの指標として藻体長の測定を行った。さらに本章では、水産資源としての価値を左右する色相にも注目した。アマノリ属の養殖で生じる「色落ち」した藻体ではクロロフィル *a* 含有量が低下し(Zhang *et al.*, 2004)、スジアオノリやヒトエグサといった汽水産アオサ属の等級を左右する緑色の濃淡にも藻体中のクロロフィル *a* 含有量が関係している(Ohno and Miyanoue, 1980; Ohno, 1995)。以上を踏まえ、色相の指標としてクロロフィル *a* 含有量を測定し、栄養塩変動との関係を検討した。

1. 材料と方法

1) 試料の採取時期と採取地点

四万十川のスジアオノリは1~2月に最大藻体長を示すことが報告されている(Hiraoka and Higa, 2016)。これを基に、2009~2011年の1月中旬から2月中旬の間に、隔週で年3回の採水と藻体採取を行った。スジアオノリの生育場となる汽水域は潮汐に伴う塩分変化が生じ、その影響を受けて栄養塩濃度も変動する(Head, 1985)。採水はスジアオノリ生育

域の栄養塩の変動範囲と平均的水準を明らかにするため、潮回りや潮汐を考慮し、1日の塩分変化が大きい大潮時に、水温塩分観測と合わせて1日5回(満潮時、下げ潮時、干潮時、上げ潮時、満潮時で約3時間程度の間隔)行った。合わせて、汽水域への流入河川の影響を検討するため、四万十川本川と、汽水域で本川に合流する支川のうち相対的に流域規模が大きい中筋川、後川において、スジアオノリの採水と同日に1回/日採水した。

1月の四万十川河口域におけるスジアオノリの水平分布は、河口から約7km上流の範囲に及ぶ(大野・高橋, 1988)。藻体と試水の採取地点は、その範囲内の上流側(Stn. U1)、中央部(Stn. U2)、下流側(Stn. U3)の3箇所を選定した(Fig. 7)。四万十川河口域における1~2月のスジアオノリは、鉛直方向に1.5m程度の幅で帯状に分布し、標高によって被度が変化するため(大野ら, 1999)、各地点の水温塩分観測、採水、藻体採取の位置は、各年の1回目の調査時にスジアオノリの被度を観察し、最も高被度に生育する標高で行った。四万十川、中筋川、後川の採水地点については、高知県(2008)による塩化物イオン濃度の測定結果を基に、それぞれ海水の混入しない下流部を選定した(Fig. 7)。

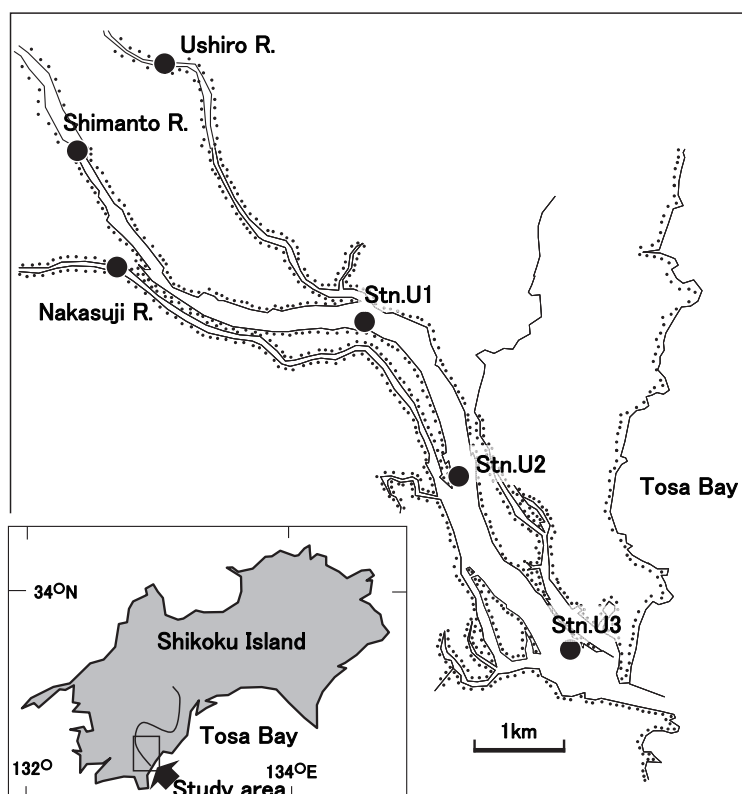


Fig. 7. Map showing sampling stations (●) located in the Shimanto River estuary (Stns. U1-U3), in the Shgimanto, Nakasuji, and Ushiro rivers (modified Nigi *et al.*, 2018).

2) 現地観測及び試料の採取, 分析方法

Stns. U1-U3 では, 各地点の藻体採取位置で, 電導度センサー (YSI ナノテック社製 model 30 型) により水温と塩分を測定した後, ハイロート採水器 (柴田科学社製) を使用して採水し, ポリエチレンボトルに移した. 水深が 0.5 m 以浅の場合は, 直接, ポリエチレンボトルで採水した. 各流入河川では, 表層水を直接ポリエチレンボトルに採取した. 試水は採取後直ちに冷蔵保存し, その日のうちに濁度を積分球式法により測定後, Whatman GF/C フィルターを用いてろ過した. ろ液は前章と同じく Parsons *et al.* (1984) に従って硝酸塩 + 亜硝酸塩, アンモニウム塩, リン酸塩をそれぞれ比色定量した.

Hiraoka and Higa (2016) は, 2004~2007 年に四万十川汽水域から採集された 5,387 個体のアオノリについて, 孢子から育てた培養形態に基づき, 96%がスジアオノリと同定している. このとき採集された別種は分枝が少ない形態を示し, 最近, *Ulva mediterranea* Alongi, Cormaci & G. Furnari と同定された (Hiraoka *et al.*, 2017). また, この種は主に外海に面した河口部に繁茂し, 本研究の藻体採取地点周辺ではほとんど観察されていない (Hiraoka and Higa, 2016). したがって, 本章では採取地で細かい分枝を多数もつ藻体をスジアオノリとみなした. 各地点でアオノリ藻体が固着している石礫を採集し, 無作為に 50 個体をピンセットで付着根から摘み取り, 藻体長を測定した. 残りの石礫に固着している藻体も削ぎ取り, 蒸留水で十分に洗浄して表面の付着物を取り除き, 暗所にて一昼夜風乾した. 藻体が恒量になったことを確認後, ミキサーで粉碎して粉末状試料とした. 試料は Buapet *et al.* (2008) に従って, ケルダール分解-インドフェノール法により N 含有量を, 硝酸・過塩素酸分解-モリブデン青法により P 含有量を測定した. なお, ケルダール分解法では藻体内中の硝酸は定量できないため, 過小評価の可能性が高くなる. ただし, Soulsby *et al.* (1985), Fong *et al.* (1994, 1996) もボウアオノリ藻体内のケルダール窒素を N 含有量とし, また, Lartigue and Sherman (2006) による *Ulva lingulata* 藻体内の N 含有量に占める硝酸態窒素量の割合は最大 3%程度と低かったため, 本研究もケルダール窒素量を N 含有量と定義した. さらに粉末状試料については, 色素含有量の代表としてクロロフィル *a* 量を 90% アセトン抽出により比色定量した (Buapet *et al.*, 2008). 藻体内の N 含有量, P 含有量, クロロフィル *a* 含有量については各地点の粉末状試料につき 3 回の測定を行い, その平均値を算出した.

3) 栄養塩供給量の算出

流入河川の各栄養塩濃度に、採水日の日平均流量をそれぞれ乗じて供給量を算出した。各河川の日平均流量は、国土交通省ウェブサイト(水文水質データベース)より、四万十川は前章と同じく具同第二観測所、中筋川は磯ノ川観測所、後川は秋田観測所における観測値を使用した。

2. 結果

1) スジアオノリ場の環境条件

Stn. U1-U3 の試料採取日における水温、塩分、濁度の変動範囲と平均値、及び河川流量を Table 4 に示した。2009～2011 年の各地点の日平均水温は 9.4～15.5 °C の範囲で変動し、3 ヶ年とも各地点の水温に有意な差は見られなかった (ANOVA, $p>0.05$)。各地点の水温の日内変動は、上流側の Stn. U1 では他の 2 地点に比べて大きな変化を示す日が多く、3 ヶ年の観測で日最低値が 6 °C 以下、日最高値が 17 °C 以上に達する状況も見られた。3 ヶ年の全観測値の塩分は 0.5～33.4 psu の範囲で変動し、淡水に近い状態からほぼ海水までの広範な塩分変化を示した。各地点の日平均塩分は各調査日における淡水供給量の多寡を反映した結果となった。四万十川の日平均流量が 20～30 $\text{m}^3 \text{s}^{-1}$ の際には各地点とも日平均塩分 20 psu 以上を記録したのに対し、日平均流量が増加した 2010 年と 2011 年の 2 月中旬では全体的に低塩分で、Stn. U1 では塩分 4～6 psu まで低下した。各地点の日平均塩分を地点間で比較すると、上流側から下流側に向かって高くなる傾向が見られた。ただし、各年とも日平均塩分に地点間の有意な差は見られなかった (ANOVA, $p>0.05$)。日平均濁度について、Stn. U1 と Stn. U2 では全観測日が濁度 2 度以下の水準にあった。Stn. U3 では 2010 年 2 月中旬と 2011 年 2 月中旬に日最大濁度 5 度以上、日平均濁度 2 度以上を記録し、2011 年にはその他 2 地点との有意な差が認められた (ANOVA, $p<0.05$)。

Table 4. Daily average values with daily minimum and maximum values of environmental conditions (water temperature, salinity, and turbidity) at three sampling stations in the Shimanto River estuary, and fresh water discharge from the three rivers (Shimanto, Ushiro, and Nakasuji rivers) to in the brackish waters on each sampling day (Nigi *et al.*, 2018) . Discharge data were cited from the website of Ministry of Land, Infrastructure and Transport, Japan. Turbidity unit is shown as milligram of kaolin per liter.

Date	Environmental conditions at sampling station				Freshwater discharge		
	Station	Water Temp. (°C)	Salinity (psu)	Turbidity (mg L ⁻¹)	River	Discharge (m ³ s ⁻¹)	
2009	Jan. 12	U1	14.0 (11.6-15.8)	24.3 (16.4-29.1)	1.1 (0.7-1.5)	Shimanto R.	26.35
		U2	14.8 (13.7-16.4)	27.1 (22.4-31.9)	0.7 (0.3-1.4)	Ushiro R.	0.51
		U3	13.9 (13.6-14.2)	28.4 (25.8-29.7)	0.9 (0.6-1.0)	Nakasuji R.	1.18
	Jan. 25	U1	10.6 (5.8-14.3)	11.8 (0.5-22.7)	1.6 (0.9-3.3)	Shimanto R.	39.60
		U2	11.4 (9.0-16.6)	14.2 (5.7-32.5)	2.0 (1.3-3.3)	Ushiro R.	0.74
		U3	11.9 (9.2-15.8)	17.7 (7.2-32.6)	0.9 (0.7-1.0)	Nakasuji R.	1.30
	Feb. 11	U1	14.6 (11.2-16.5)	18.5 (3.7-29.7)	1.1 (0.6-1.4)	Shimanto R.	32.47
		U2	13.8 (12.3-16.6)	17.2 (11.2-33.3)	1.1 (0.8-1.3)	Ushiro R.	1.18
		U3	15.5 (13.3-16.5)	24.4 (17.6-33.4)	1.4 (1.1-1.8)	Nakasuji R.	1.69
2010	Jan. 15	U1	15.0 (12.1-17.0)	22.9 (8.9-30.5)	1.1 (0.8-1.6)	Shimanto R.	32.89
		U2	15.3 (12.4-16.8)	24.6 (18.0-29.3)	1.1 (0.8-1.4)	Ushiro R.	0.13
		U3	13.2 (10.9-16.1)	21.1 (14.6-30.6)	1.5 (1.0-2.3)	Nakasuji R.	1.19
	Jan. 31	U1	12.9 (10.1-15.2)	15.4 (2.9-24.8)	1.7 (1.0-3.0)	Shimanto R.	37.52
		U2	14.2 (11.6-16.8)	20.1 (11.5-30.0)	1.8 (0.9-2.3)	Ushiro R.	0.35
		U3	13.3 (11.3-15.6)	17.9 (9.0-29.4)	1.8 (1.2-2.5)	Nakasuji R.	1.55
	Feb. 17	U1	11.0 (10.0-12.2)	4.2 (0.9-13.4)	0.9 (0.4-1.5)	Shimanto R.	47.35
		U2	12.5 (10.7-14.4)	10.3 (3.3-20.2)	1.1 (0.5-1.7)	Ushiro R.	1.13
		U3	12.2 (11.2-13.9)	14.2 (7.2-25.0)	2.1 (0.7-5.0)	Nakasuji R.	1.66
2011	Jan. 19	U1	14.0 (9.4-17.2)	22.0 (9.9-30.1)	0.8 (0.4-1.3)	Shimanto R.	25.05
		U2	14.4 (13.1-16.8)	23.7 (20.0-29.6)	1.1 (0.9-1.4)	Ushiro R.	0.41
		U3	13.6 (10.4-15.2)	22.5 (14.8-29.6)	0.9 (0.8-1.0)	Nakasuji R.	1.15
	Feb. 4	U1	13.0 (10.4-14.6)	20.8 (14.5-29.0)	0.7 (0.3-1.3)	Shimanto R.	22.03
		U2	13.0 (10.6-15.0)	22.5 (16.2-28.9)	0.8 (0.4-1.2)	Ushiro R.	0.20
		U3	13.6 (11.4-14.9)	26.0 (20.3-31.1)	1.1 (0.9-1.3)	Nakasuji R.	1.09
	Feb. 18	U1	9.4 (5.9-11.2)	6.1 (1.4-13.1)	1.1 (0.5-1.9)	Shimanto R.	72.87
		U2	12.7 (10.9-13.8)	14.4 (7.0-21.4)	1.5 (1.2-2.2)	Ushiro R.	7.66
		U3	13.2 (11.4-14.2)	16.9 (8.3-25.8)	3.0 (1.5-5.9)	Nakasuji R.	3.78

2) 流入河川からの栄養塩供給量

各栄養塩の濃度は、いずれの項目も3ヶ年の全観測日において中筋川が他2河川よりも高濃度で (Fig. 8) , 有意な差が認められた (硝酸塩+亜硝酸塩 ANOVA, $p < 0.01$; アンモニウム塩 ANOVA, $p < 0.00001$; リン酸塩 ANOVA, $p < 0.0001$) . このうちアンモニウム塩とリン酸塩の2010年と2011年では、四万十川と中筋川の間、それぞれ9~440倍及び19~230倍の顕著な差が見られた. 四万十川と後川とを比べると、DIN (硝酸塩+亜硝酸塩+アンモニウム塩) は同等であったのに対し、リン酸塩は常に四万十川<後川となり、四万十川では相対的にリン酸塩が低濃度となる特徴を示した. 地点別の動向をみると、中筋川ではDIN, DIPとも四万十川と後川に比べて変動幅が大きかった. DINの形態の構成は、四万十川と後川では、硝酸塩+亜硝酸塩がそれぞれ93%以上、85%以上の高い割合を占めた. 中筋川ではアンモニウム塩の占める割合が他の2河川に比べて高くなるものの、全採水日において硝酸塩+亜硝酸塩の方が高比率 (51~98%) であった.

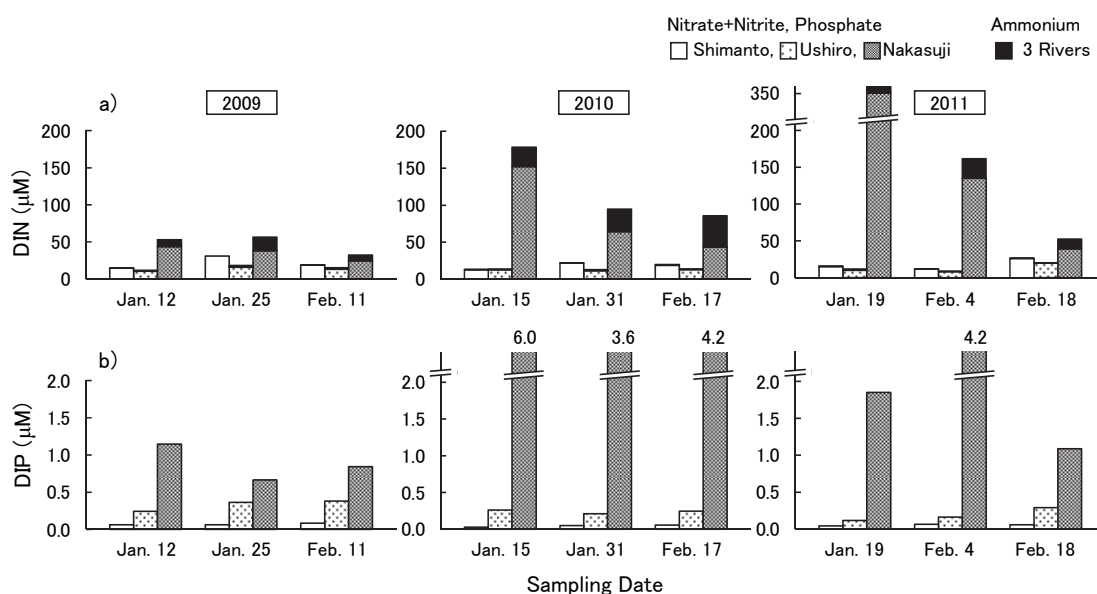


Fig. 8. (a) DIN (nitrate+nitrite+ammonium) and (b) DIP (phosphate) concentrations at sampling stations in the Shimanto, Ushiro, and Nakasuji rivers during the growing period (January to February) of *Ulva prolifera* in 2009-2011.

各採水日における各河川からのDIN供給量は、全て四万十川が最大で、流量の多寡が反映された結果となった (Fig. 9) . 特に2009~2010年では、河口域へのDIN供給量のうち、四万十川が81~91%の高い割合を占め、主要な窒素供給源となっていた. 四万十川のDIN

供給量の経年変化をみると、1月中旬～2月上旬の間は2011年が少なく、中筋川の供給量と大差ない状況にあった。DIP供給量は、2009年は四万十川、2010年と2011年は中筋川が最大となり、2010年以降は四万十川と中筋川の大きな濃度差が供給量の多寡に反映される状況が見られた (Fig. 9)。四万十川と中筋川のDIP供給量の経年動向は異なり、四万十川は2009年が最大で2010年が最小となり、中筋川では2010年が最大、2009年が最小となった。後川からの栄養塩供給量は相対的に少なく、3河川の合計のDIN及びDIP供給量のうち、後川の各年に占める割合はDIN供給量が1～5%、DIP供給量が1～12%であった。

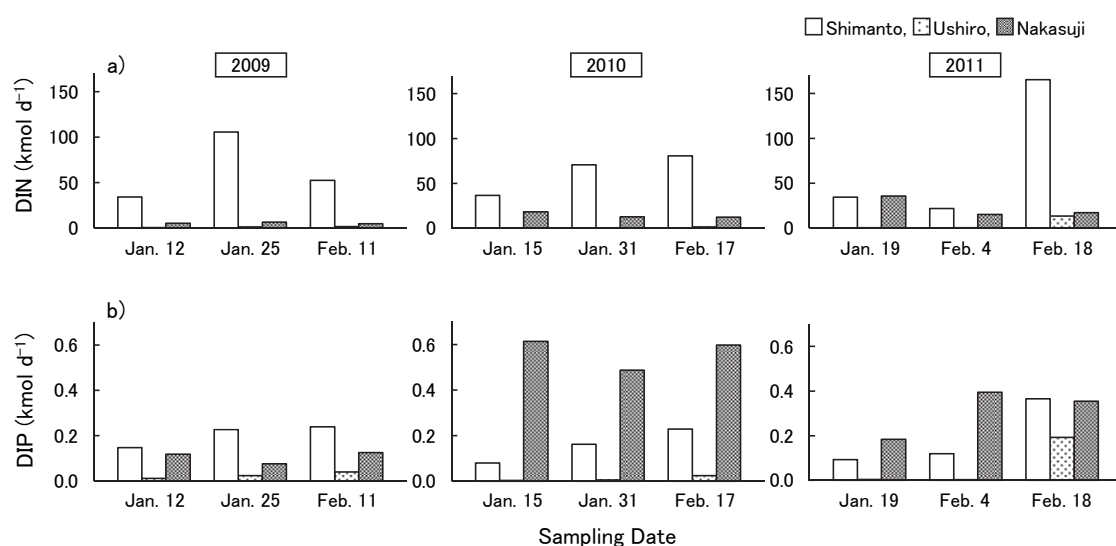


Fig. 9. (a) DIN (nitrate+nitrite+ammonium) and (b) DIP (phosphate) fluxes at sampling stations in the Shimanto, Ushiro, and Nakasuji rivers during the growing period (January to February) of *Ulva prolifera* in 2009-2011.

3) スジアオノリ生育域の栄養塩濃度

各調査日の各地点のDINとDIP、DIN:DIP比の日平均値と変動範囲をFig. 10に示した。DINは3地点とも硝酸塩+亜硝酸塩がアンモニウム塩よりも高濃度で、DINの71～99%を占めた。DINは四万十川のDIN供給量が少なかった2011年の1月中旬から2月上旬にかけて (Fig. 9a), 3地点とも低濃度となった。各地点のDINの日平均値は、2009年では常にStn. U2 > Stn. U1 > Stn. U3となる特徴を示した。ただし、3地点の平均値の差は有意ではなかった (ANOVA, $p > 0.05$)。2010年と2011年のDINは地点間の高低に一貫性はなく、差は有意ではなかった (ANOVA, $p > 0.05$)。DIPの3ヶ年の日平均値は、上流側のStn. U1

が低濃度となる状況が多く見られ、2010年では他2地点との差は有意であった (ANOVA, $p < 0.01$)。DIPの経年動向は、Stn. U1では2009年に比べて2010~2011年が低濃度となり、Stn. U2とStn. U3では2009~2010年は顕著な変化はなく、2011年の1月中旬~2月上旬の間はStn. U1と同等の水準まで低下した。3ヶ年の3地点のDIN:DIP比の日平均値は12~288の範囲にあり、大きく変動した。地点間でDIN:DIP比を比べると、Stn. U1が他2地点に対して同等以上の値を示す場合が多く、日内では最大600に達した。Stn. U2とStn. U3のDIN:DIP比の日平均値は、Stn. U3の方が低比率を示す場合が多かった。

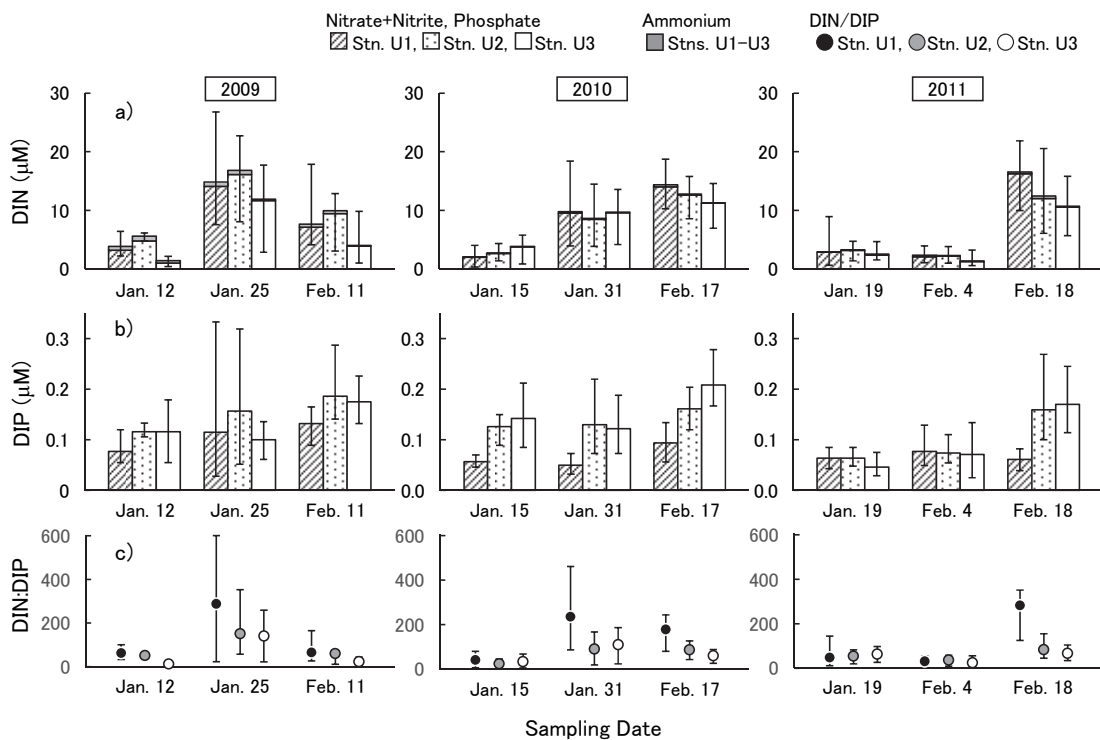


Fig. 10. Daily average (a) DIN (nitrate+nitrite+ammonium) and (b) DIP (phosphate) concentrations, and (c) DIN:DIP ratio at three sampling stations in the Shimanto River estuary during the growing period (January to February) of *Ulva prolifera* in 2009-2011 (Nigi *et al.*, 2018). Water samples were collected five times a day during the high tides of morning and evening. Error bars represent the minimum and maximum values on each sampling day.

栄養塩濃度に対する塩分の影響を検討するため、各地点の日平均塩分とDIN及びDIP濃度の日平均値との関係をFig. 11に示した。また塩分は河川流量によって変化するため、各調査日の四万十川の日平均流量も円のサイズで表した。DIN濃度は塩分の低下に伴って高くなる傾向、すなわち河川流量の増加時に上昇する特徴を示した。一方、DIPは塩分との

関係性が認められず, Stn. U1 では塩分変化に関係なく低濃度であった.

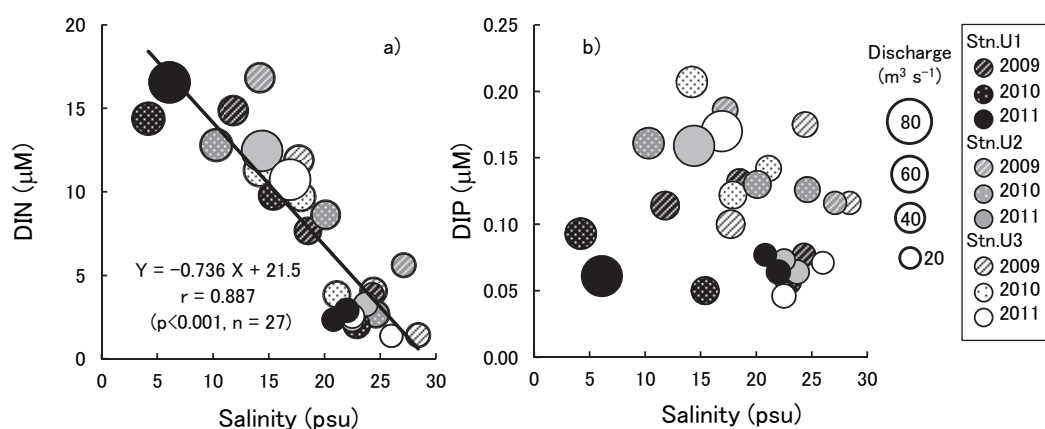


Fig. 11. Correlations between salinity and water column nutrients ((a) DIN, (b) DIP) concentrations at three sampling stations in the Shimanto River estuary (Nigi *et al.*, 2018). The salinity and nutrients concentrations represent daily average values. Size of circles is proportional to daily average discharge of the Shimanto River on each sampling day.

4) スジアオノリ藻体内 N 及び P 含有量

各調査日の各地点の藻体内 N 含有量と P 含有量, 藻体内 N:P 比を Fig. 12 に示した. 藻体内 N 含有量について, 下流側の Stn. U3 は 3 ヶ年を通じて 3~4% の水準を維持し, 2011 年では他 2 地点よりも多かった (ANOVA, $p < 0.05$). Stn. U1 と Stn. U2 の藻体内 N 含有量は, 両地点とも 2009 年が相対的に高水準で 3 地点が同等の状態にあり, Stn. U1 では 2010 年以降, Stn. U2 では 2011 年に減少した. 藻体内 P 含有量は Stn. U1 が常に 0.2% 未満の低水準で推移し, 2009~2010 年では他 2 地点より有意に少なかった (ANOVA, $p < 0.01$). Stn. U1 の藻体内 P 含有量は 2009 年に比べて 2010~2011 年が低く, 藻体内 N 含有量と同様の経年変化を示した. Stn. U2 の藻体内 P 含有量は 2009 年から 2011 年にかけて減少傾向を示し, 2011 年は Stn. U1 と同等の水準となった. Stn. U3 では経年的な変化が小さく, 2011 年は他 2 地点よりも多かった (ANOVA, $p < 0.01$). 3 ヶ年の 3 地点の藻体内 N:P 比 (モル比) は 24~85 の範囲で変動し, Stn. U1 が他 2 地点よりも高比率となる場合が多かった.

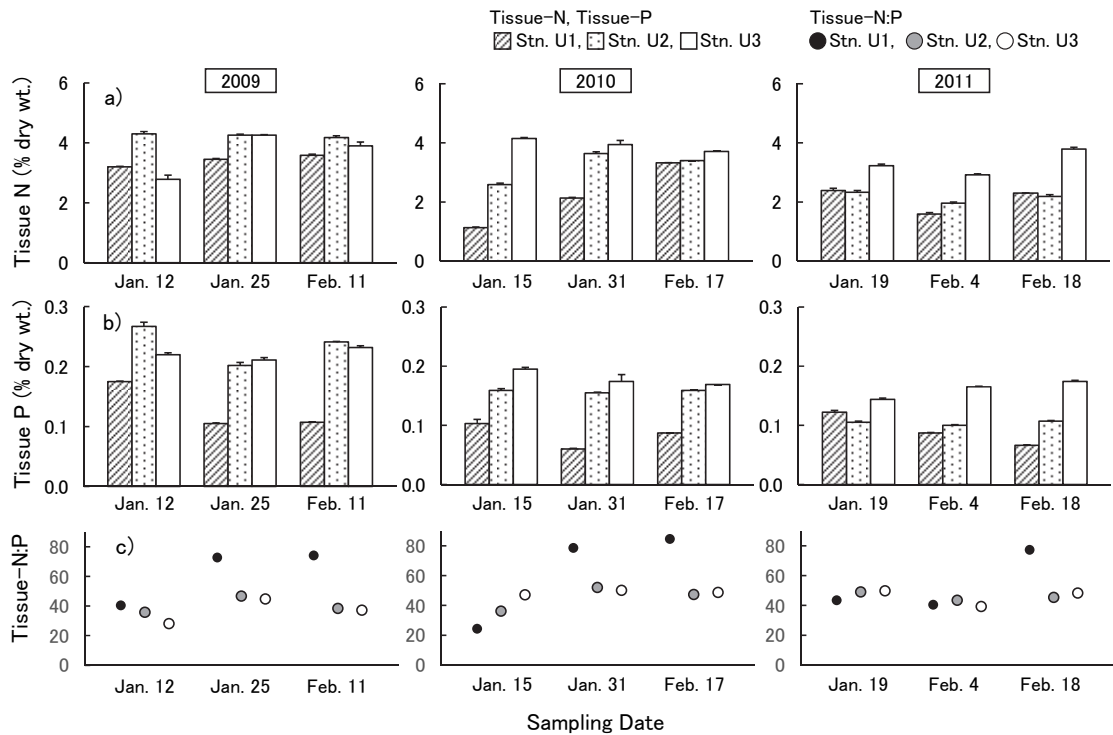


Fig. 12. Tissue- (a) N and (b) P contents, and (c) Tissue-N:P molar ratio of *Ulva prolifera* at three sampling stations in the Shimanto River estuary during the growing period (January to February) in 2009-2011 (Nigi *et al.*, 2018). Analyses of the tissue N and P contents were repeated three times at each station. Error bars represent the standard deviations.

環境水中の栄養塩濃度と藻体中への栄養塩の蓄積との関係を検討するため、各地点の DIN 及び DIP 濃度の日平均値に対する藻体内 N 及び P 含有量をそれぞれ Fig. 13 に示した。DIN 濃度と藻体内 N 含有量との間には正の相関が認められず、DIN 5 μM 以上では、濃度の増加に対して藻体内 N 含有量は 4%程度が上限となった。また Stn. U1 の 2010~2011 年、Stn. U2 の 2011 年では、DIN が 10 μM 以上の存在下で藻体内 N 含有量が 2%程度に留まることがあった。DIN 濃度は藻体内 P 含有量に対しても関係性は見られなかった。DIP 濃度の変動に対しては、藻体内 P 含有量だけでなく藻体内 N 含有量との間にも正の相関が認められた。

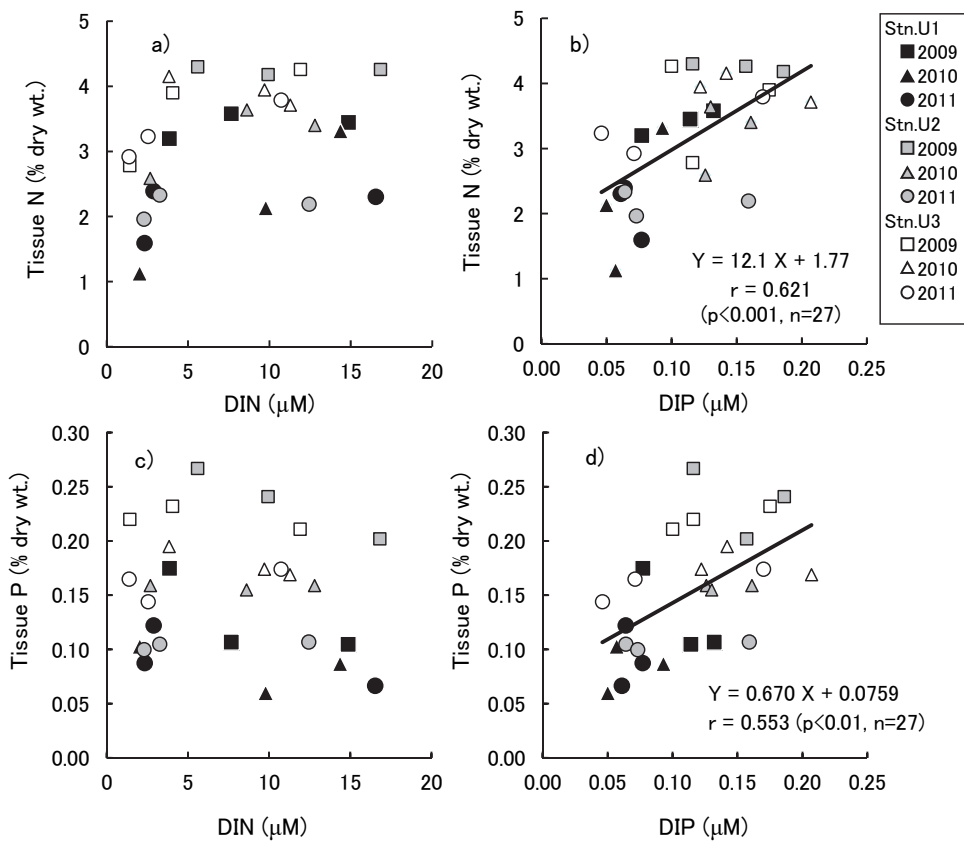


Fig. 13. Correlations between (a) water column DIN concentration and tissue N content of *Ulva prolifera*, (b) water column DIP concentration and tissue N content, (c) water column DIN concentration and tissue P content, and (d) water column DIP concentration and tissue P content at three sampling stations in the Shimanto River estuary (Nigi *et al.*, 2018). The nutrients concentrations represent daily average values.

DIN:DIP 比の日平均値と藻体内 N:P 比との間にも正の相関が認められた (Fig. 14). ただし, DIN:DIP 比の変動範囲よりも藻体内 N:P 比の変動範囲は小さく, DIN:DIP 比が高比率となるにつれて藻体内 N:P 比の上昇は鈍化する特徴が見られた.

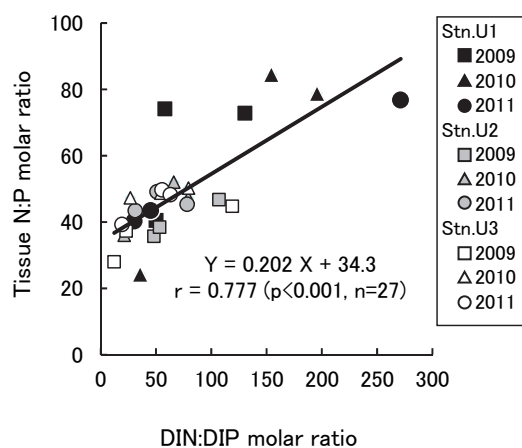


Fig. 14. Correlation between water column DIN:DIP molar ratio and tissue N:P molar ratio at three sampling stations in the Shimanto River estuary (Nigi *et al.*, 2018). The DIN:DIP molar ratio represents daily average values.

5) 藻体長とクロロフィル *a* 含有量

各調査日の各地点の藻体長とクロロフィル *a* 量を Fig. 15 に示した。2009 年の各調査日の平均藻体長は、2 月中旬の Stn. U2 を除いて 200 mm 程度で地点間の差は有意ではなかった (ANOVA, $p > 0.05$)。Stn. U1 では 2010 年も 2009 年と同等の藻体長を示したのに対し、Stn. U2 と Stn. U3 では前年よりも短く、Stn. U1 との差は有意であった (ANOVA, $p < 0.01$)。2011 年は 3 地点とも 2009 年に比べて藻体長が短く、地点間差は有意ではなかった (ANOVA, $p > 0.05$)。クロロフィル *a* 含有量は Stn. U1 が 3 ヶ年を通じて相対的に少なく、2010 年では他 2 地点より有意に少なかった (ANOVA, $p < 0.01$)。Stn. U1 のクロロフィル *a* 含有量の経年変化は 2009 年に比べて 2010~2011 年が少なく、Stn. U2 では 2011 年に Stn. U1 と同等の水準まで減少した。Stn. U3 のクロロフィル *a* 含有量は相対的に変動が小さく、2011 年は他 2 地点よりも多かった (ANOVA, $p < 0.01$)。

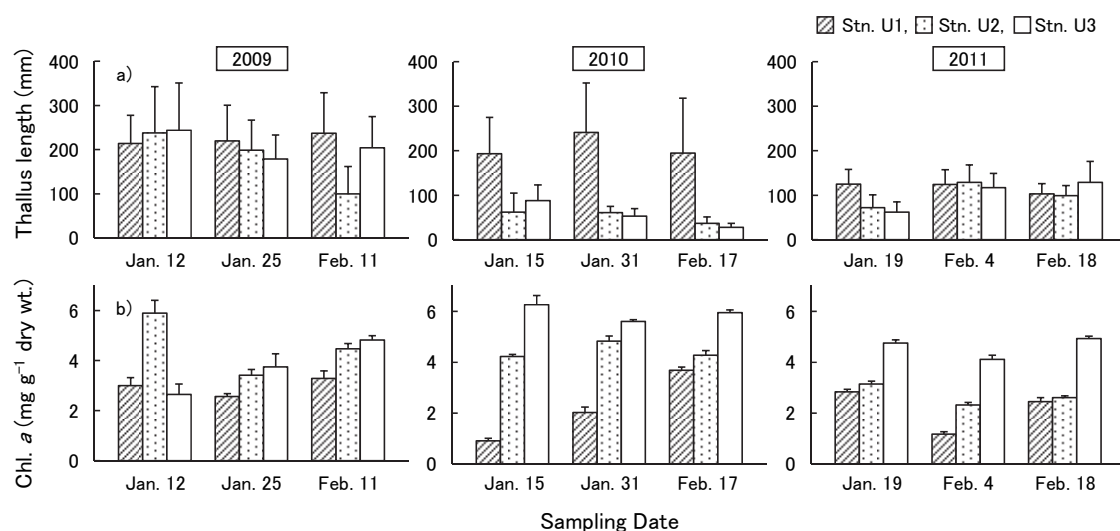


Fig. 15. Average (a) thallus length and (b) tissue Chl. *a* content of *Ulva prolifera* at three sampling stations in the Shimanto River estuary during the growing period (January to February) in 2009-2011 (Nigi *et al.*, 2018). Measurements of the thallus length were made using 50 individuals at each station. Analyses of the tissue Chl. *a* content were repeated three times at each station. Error bars represent the standard deviations.

藻体長及びクロロフィル *a* 含有量と藻体内 N 及び P 含有量との関係は、藻体長については藻体内 N 及び P 含有量とも一定の関係性は認められなかったのに対し (Fig. 16a, b), クロロフィル *a* 含有量は両要素と正の相関が認められた (Fig. 16c, d)。

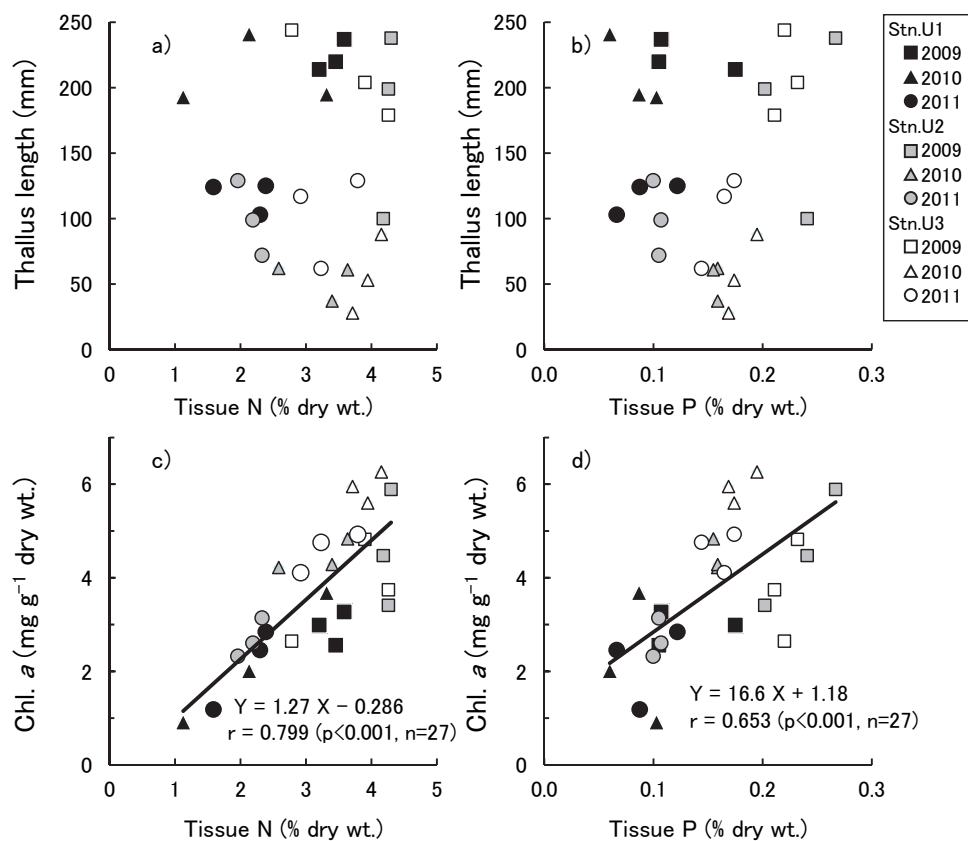


Fig. 16. Correlations between (a) tissue N content and thallus length, (b) tissue P content and thallus length, (c) tissue N content and Chl. *a* content, and (d) tissue P content and Chl. *a* content of *Ulva prolifera* at three sampling stations in the Shimanto River estuary (Nigi *et al.*, 2018).

3. 考察

1) 環境条件

調査期に観測された水温、塩分、濁度の条件はスジアオノリの生長に適していた。平岡ら (1999) による異なる水温条件でのスジアオノリの培養実験によると、藻体の生長速度は水温上昇に伴い高くなるが、水温が 20 °C 以上になると成熟 (胞子放出) が頻繁に起こり、短い藻体長での伸長停滞もしくは減少が報告されている。3 ヶ年の各地点の採水時はほぼ 10~15 °C の範囲で変動し、成熟を促す水温 20 °C 以上は観測されなかった。スジアオノリの生長と塩分との関係を調べた培養実験によると、Ogata and Matsui (1965) では塩分 1~35 psu, Soe-Htun *et al.* (1986) では塩分 5~56 psu, 牧野ら (2003) では塩分 2~44 psu で伸長が認められている。本研究における各地点の日平均塩分は、Ogata and Matsui (1965) と牧野

ら (2003) の生長条件の範囲内にあった。また藻体長が大きかった 2009 年の各地点と 2010 年の Stn. U1 の日平均塩分の変動 (塩分 4~28 psu) は、藻体長が小さかった時の変動 (塩分 6~26 psu) よりも広範であったため、各調査日の塩分は藻体の生育に支障がなかったと考えられる。濁りがスジアオノリの生育に及ぼす影響について、Ohno and Miyanou (1980) による四万十川の調査では、藻体が伸長した場所の濁度は 1.5~2.9 度であった。本研究の日平均濁度は 0.7~3.0 度で、Ohno and Miyanou (1980) の上限値を超えたのは 1 回のみであり、またその大半が濁度 2 度以下の水準であったため、藻体の生育を阻害する濁りは生じていなかったと考えられる。

2) 四万十川汽水域の栄養塩濃度の変化

1986 年にスジアオノリ収穫量は 20 t 以上に達し (平岡ら, 2012) , その時のスジアオノリ繁茂期における栄養塩濃度の平均は NO_3+NO_2 15 μM , NH_4 13 μM , DIP 1 μM で (大野・高橋, 1988) , スジアオノリが大増殖した黄海の栄養塩濃度と近かった (Huo *et al.*, 2015; Xing *et al.*, 2015) . これらと本研究の測定値 (3 地点の 3 ヶ年平均で NO_3+NO_2 7.3 μM , NH_4 0.29 μM , DIP 0.11 μM) とを比べると、四万十川汽水域では約 30 年間で NH_4 と DIP が大きく減少し、貧栄養化した状況が窺える。 NH_4 の観測結果はないものの、2005 年に観測した土佐湾西部海域の冬季の NO_3+NO_2 濃度と DIP 濃度はそれぞれ 2~3 μM , 0.1~0.3 μM で (和ら, 2008) , 1982 年の同時期の観測もこれらと同等であったため (山中, 1985) , 汽水域の貧栄養化は河川の栄養塩濃度の低下が主要因と考えられる。その原因については特定し難い点があるものの、排水の高度処理など生活排水対策の推進、離農に伴う肥料投入量の減少等が関与した可能性がある。

本研究で DIN の主体であった NO_3+NO_2 濃度も 30 年前に比べて減少し、近年の観測でも四万十川下流の淡水域 (平均 14 μM) の方が大差をもって土佐湾よりも高濃度であることが報告されている (和ら, 2008) . 本研究における DIN は、その濃度差によって塩分と高い負の相関を示したと考えられる。塩分との相関が見られなかった DIP については、他水域では河川水の方が海水よりも高濃度となる事例が多い (e.g. Goldberg, 1971) . しかし、近年の四万十川の場合、冬季の DIP は土佐湾の同等以下であるため (和ら, 2008) , 四万十川による淡水供給は必ずしもスジアオノリ生育場に対する主要な DIP 供給源ではないと考えられる。河口域への栄養塩供給量は、DIN では四万十川が最大となったその一方で、DIP については四万十川本川の濃度が低く、Stn. U1 の下流側で合流する中筋川の供給量が最大

となる状況が見られた。それが Stns. U2, U3 の DIP 濃度が Stn. U1 よりも高い一因となった可能性が高く、四万十川河口域における DIP 供給源としての中筋川の寄与は小さくないと考えられる。

3) 栄養塩と藻体内 N 及び P 含有量との関係

本章で得られた藻体内 N 及び P 含有量と栄養塩との関係は、DIP の低下により、藻体の P 摂取のみならず、N 摂取も抑制された状況を示している。スジアオノリは他のアオサ属の種に比べて、DIN の低濃度下の栄養塩吸収能を示す V_{\max}/K_s (最大摂取速度/半飽和定数) が高い特徴を有しており (Rees, 2003; Luo *et al.*, 2012) , O'Brien and Wheeler (1987) によれば、藻体内 N 含有量 2.7 % のスジアオノリ藻体の K_s は 2.3 μM の低濃度であった。また、O'Brien and Wheeler (1987) では、藻体内 N 含有量 3.7 % の藻体は培地の NO_3 濃度が 20 μM 以上存在しても NO_3 を吸収せず、これはスジアオノリの藻体内 N 含有量が 4 % 程度で飽和状態に達したことを示唆している。実際に Lin *et al.* (2007) では、窒素負荷の大きい水域で採集されたスジアオノリ藻体の N 含有量は 3.6 % と報告されている。本章の藻体内 N 含有量の最大値は 4.3 % で、その時の DIN 濃度は 5 μM 程度であったため、DIN が低濃度の環境下において藻体は N 飽和量に達した可能性がある。その一方で、DIN が 10 μM 以上存在しても、藻体内 N 含有量が 2~3 % 程度しか含まれない状況は、他の要因によって DIN 摂取が抑制された可能性を示している。本章では、DIP 低下時に藻体内 P 含有量のみならず N 含有量も減少したため、DIP が制限因子となって藻体の DIN 摂取を抑制したと考えられる。この現象は、O'Brien (1987) による培養実験において、DIP が低濃度の際に DIP 摂取速度と DIN 摂取速度が遅くなった状況と一致する。

藻体による DIN 摂取の抑制について、栄養塩比の観点から、Fan *et al.* (2014) では DIN:DIP 比が 136 となる高い値の時に、DIN 摂取速度が低下した。また近縁のボウアオノリでも、環境水の DIN:DIP 比の上昇時に藻体は藻体内 N:P 比のバランスを維持するため、DIN 摂取が抑制された (Björnsäter and Wheeler, 1990) 。本研究における DIN:DIP 比が高比率となった時の藻体内 N:P 比との乖離は、生育地の DIP が不足した時に DIN:DIP 比が上昇することによって、藻体が体内 N:P 比のバランスを維持しようとし、DIN の摂取を抑制したことを示唆している。

4) 藻体内 N 及び P 含有量と藻体長, クロロフィル *a* 含有量との関係

本章では藻体内 N 及び P 含有量の多寡に応じて藻体長が変化する状況は見られず, 栄養塩とバイオマスとの関係は明らかにならなかった. 四万十川汽水域におけるスジアオノリの冬季の藻体長は, 通常, 200 mm 以上に達する (大野・高橋, 1988; 大野ら, 1999; Hiraoka and Higa, 2016). それと比べて本研究の藻体長は, 2010 年の Stn. U1 を除く 2 地点, 2011 年の全地点で短い状態にあった. O'Brien (1987) によれば, 藻体の生長を維持するのに必要な藻体内 N 含有量 (C_N) 及び P 含有量 (C_P) はそれぞれ 2%, 0.2% と報告されている. 2010 年の Stn. U1 の藻体内 N 及び P 含有量は C_N 及び C_P 以下まで減少したにもかかわらず, 2009 年と同等の藻体長であったため, 栄養塩以外の要因がバイオマスに関与したと考えられる. なお Kamer and Fong (2001) によれば, 藻体内 N 及び P 含有量は藻体の伸長に伴って希釈される可能性を指摘している. しかし本章では, 藻体長と藻体内 N 及び P 含有量との間に負の相関はなく, また 2009 年の Stns. U2, U3 のように長い藻体でも N 及び P 含有量が高い場合があり, 伸長に伴う希釈が生じたとは考えられない.

藻体内のクロロフィル *a* 含有量について, 本章では藻体内 N 及び P 含有量との増減が一致し, これは当該水域における栄養塩変動が藻体の色相に影響を及ぼすことを示している. 本章で得られたクロロフィル *a* 含有量 ($0.91\sim 6.3\text{ mg g}^{-1}$) は, Pandey and Ohno (1985) による四国南部の浦ノ内湾に生育するスジアオノリの事例 ($6\sim 13\text{ mg g}^{-1}$) と比べて全般的に少なく, 近年の貧栄養化の影響を示唆している. 通常, 藻体のクロロフィル *a* 含有量は直接的には窒素と関係が深いものの (e.g. Fan *et al.*, 2014), 東京湾等のアマノリ養殖では DIP 不足によって「色落ち」が生じたことが指摘されている (e.g. 石井ら, 2008). 本章で示した四万十川の DIN:DIP 比は $180\sim 470$ の高い比率を示したため, 上流側を中心に DIP が不足して藻体による栄養塩吸収が抑制され, クロロフィル *a* 含有量が減少したと考えられる.

III 土佐湾西部浅海域の栄養塩濃度と植物プランクトン量の季節変化

前章では四万十川河川水と土佐湾内水が混合する四万十川河口域内において、栄養塩が大型藻類のスジアオノリの生育に及ぼす影響を検討した。本章では、土佐湾湾奥部の海岸線に近い浅海域の植物プランクトン生産と河川から供給される栄養塩との関係に注目した。高知県(2001)によれば、四万十川が注ぐ土佐湾西部沿岸海域(東端を興津岬、西端を足摺岬と定義)には20河川が流入し、その全流域面積に占める四万十川流域の割合は88%に達する。したがって、土佐湾西部浅海域に河川が及ぼす影響の大半は四万十川によるものと判断できる。また、その周辺海域である土佐湾外の足摺岬西側海域(足摺岬から西側へ千尋岬までの範囲)の主要3河川(浦尻川、加久見川、益野川)の流域面積は四万十川流域の1%に過ぎず(高知県, 2001)、四万十川と比較し得る影響力を持つ河川の流入はない。本章では、2005~2007年の3ヶ年に亘って土佐湾西部浅海域の栄養塩濃度及びクロロフィルa濃度の季節変化、並びに四万十川からの栄養塩供給量の季節変化を調べた結果をもとに、四万十川が土佐湾西部浅海域の植物プランクトン生産に及ぼす影響について検討した。2005年は土佐湾西部浅海域から足摺岬西側海域までを対象として、湾内と湾外の栄養塩濃度とクロロフィルa濃度を比較した。2006年は四万十川河口地先周辺に複数の観測地点を設定し、四万十川河口から土佐湾に向かって、栄養塩の平面的な拡散状況を調べた。また2007年は四万十川河口地先の一定点で栄養塩の鉛直分布を調べ、四万十川の影響が及ぶ深度にも注目した。

1. 材料と方法

1) 試料の採取時期と採取地点

2005年の採水は、土佐湾西部海域から足摺半島西側にかけての海岸線に沿った土佐湾内4地点(Stns. A4-A7)と湾外3地点(Stns. A1-A3)の計7地点について(Fig. 17)、1月から12月まで月1回の頻度で計12回行った。土佐湾内と足摺半島突端の各地点における四万十川河口からの距離は、Stn. A3は29 km, Stn. A4は19 km, Stn. A5は10 km, Stn. A6は3 km, Stn. A7は10 kmほどである。

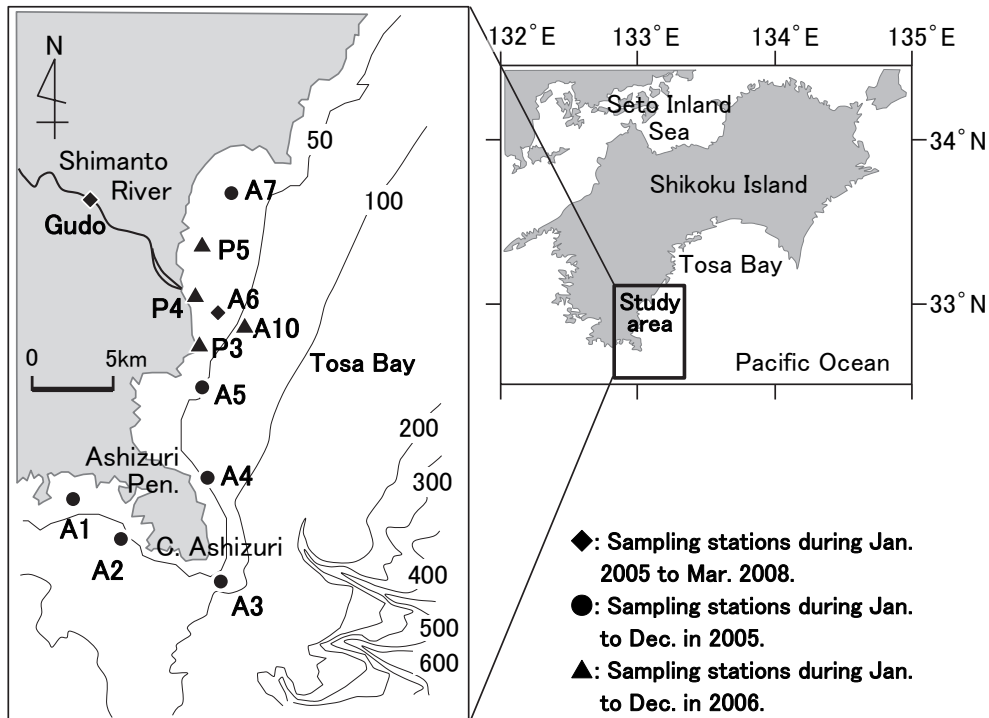


Fig. 17. Map showing sampling stations located in the Shimanto River (Stn Gudo), in western Tosa Bay (Stns. A4-A7, A10, P3-P5) and outside of the bay (Stns. A1-

2006年は前述の Stns. A5-A7 の3地点に、Stns. P3-P5 の3地点と Stn. A10 を新たに加えた計7地点で、1月から12月の間に月1回の頻度で計12回採水した (Fig. 17) . Stns. P3-P5 の3地点は、それぞれ Stns. A5-A7 の3地点と四万十川河口を結ぶ直線の中に位置する。Stn. A10 は四万十川河口から Stn. A6 を結ぶ延長線上に位置し、河口からの距離は Stn. A6 までの距離の約2倍である。

2007年4月～2008年3月の間の各月 (2007年9月は欠測したため計11回) では、Stn. A6において、0m層、1m層、2m層、5m層、10m層、20m層、30m層の計7層で採水した。また、3ヶ年とも、海域の採水時に合わせて四万十川本川下流部 (具同地点)で採水した。2005～2006年の四万十川の採水については、「I 四万十川の環境特性と栄養塩変動」で前述したとおりである。

2) 現地観測及び試料の採取、分析方法

2005年と2006年の現地ではCTDセンサー (Alec電子製, AST500-P)により水温、塩分を測定し、試水は河川水の影響をみるためにバケツで表層水を採取した。2007～2008

年では、多筒採水器付き CTD センサー (JFE アドバンテック社製) を使用し、水温と塩分を表層から海底面まで 1m 間隔で測定するとともに、所定の水深で採水した。

試水は洗浄済みのポリエチレンボトルに移して調査終了まで冷蔵保存し、採取後 12 時間以内に Whatman GF/C フィルターを用いてろ過した。ろ液は栄養塩分析 (硝酸塩+亜硝酸塩, リン酸塩, ケイ酸塩) に、ろ紙はクロロフィル *a* の分析にそれぞれ供した。ろ過後、速やかに Parsons *et al.* (1984) に従って硝酸塩+亜硝酸塩 (銅カドミウム還元ナフチルエチレンジアミン法), リン酸塩 (モリブデン青法), ケイ酸塩 (モリブデン青法) をそれぞれ比色定量した。クロロフィル *a* は 90% アセトン溶液で抽出後、三波長測定法により測定した。

3) 四万十川の栄養塩供給量の算出

四万十川から供給される栄養塩が沿岸海域に与える影響をみるために、各栄養塩の日供給量を算出した。2005 年と 2006 年の栄養塩の年間供給量の推定にあたり、「I 四万十川の環境特性と栄養塩変動」では L-Q 法を適用した。しかし、同法は、最終的に流量のみに依存した関数となり、推定した栄養塩供給量の増減は流量の増減と一致するため、各栄養塩濃度の季節変化の特性など水文以外の条件は反映されない短所を有する (武田, 2001)。本章では、各月の海域の栄養塩濃度と河川からの栄養塩供給量との関係を検討するため、河川の栄養塩濃度の季節変化も考慮する必要があると考え、各月の栄養塩の測定値をその月間の栄養塩濃度とみなし (Fig. 5), それに Fig. 2 に示した日河川流量を乗じて四万十川からの日栄養塩供給量を算出した。

2. 結果

1) 環境条件

河川流量

Fig. 18 に 2005~2007 年の各年の各月平均流量と 2001~2010 年の 10 ヶ年の月平均流量を示した。2005 年の年平均流量は $68 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ で、この値は 2001~2010 年の 10 ヶ年平均値 $115 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ の 59% であった (Table 2)。2005 年の各月の平均流量は $7 \sim 504 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ の範囲にあり、9 月が最大、6 月が最小で、8 月も 6 月と同等で少なかった。2005 年の月平均流量を 2001~2010 年の 10 ヶ年の各月平均流量と比べると、2005 年は 9 月のみ多く、9 月を除く

4~10月の各月では10ヶ年平均の5~44%と特に少なかった。通常、四国では6~10月の間は梅雨~台風接近に伴って多雨となり、10ヶ年の月平均流量も5~9月に増加する状況が見られるのに対し、前述した2005年の流況は近年に類のない夏季渇水の特徴を示している。その一方で、2006年の年平均流量は $152 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ で、2001~2010年の各年の年平均流量の中では2004年に次いで多い状況にあった (Table 2)。2006年の月平均流量は、4~9月の間は各月の10ヶ年平均を上回る $200 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ 以上で推移し、2005年と異なる特徴を示した。2007年の年平均流量は $113 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ で、2001~2010年の10ヶ年平均と同等であった (Table 2)。2007年は7月に月平均流量で $700 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ 近くに達し、当該月に相対的な大きな出水があったことを示している。その他の月は10ヶ年平均に対して少ない特徴を示し、特に4~6月の春から梅雨期にかけては10ヶ年平均の30%以下の流量で、2005年の状況と類似していた。

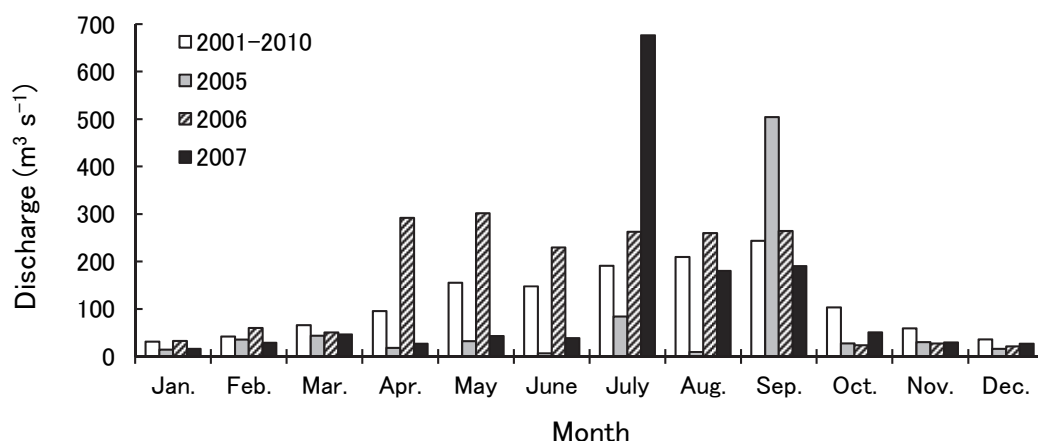


Fig. 18. The monthly average discharge from the Shimanto River into Tosa Bay in 2005, 2006, 2007, and 2001-2010. The discharge data were cited from the website of Ministry of Land, Infrastructure and Transport Japan.

水温と塩分

2005年の土佐湾西部海域 (Stns. A4-A7) と足摺半島西側海域 (Stns. A1-A3) の表層水温を比べると (Fig. 19a), 1~4月, 11~12月の秋季~冬季にかけて平均的に足摺半島西側海域の方が高水温となった。土佐湾内では四万十川河口に最も近い Stn. A6 の1~3月における水温低下が大きく、その北側の Stn. A7 も同調した。高水温期では Stns. A1-A5 の5地点が8月に年最高値を観測したのに対し、Stns. A6, A7 の8月は7月及び9月よりも低水温で、前述したその他5地点と異なる経月変化を示した。2005年の各地点の塩分は

30.4~34.8 psu の範囲にあり，四万十川河口の延長線上にある Stn. A6 が相対的に低い値で推移し，他地点よりも河川水の影響を強く受けていた (Fig. 19b) . Stn. A6 以外では，四万十川河口の南側の Stn. A5 において 3 月と 7 月に低い塩分を観測し，それを除くと土佐湾内水と湾外水は良く似た季節変化を示しており，塩分 34~35 psu の範囲で推移した。

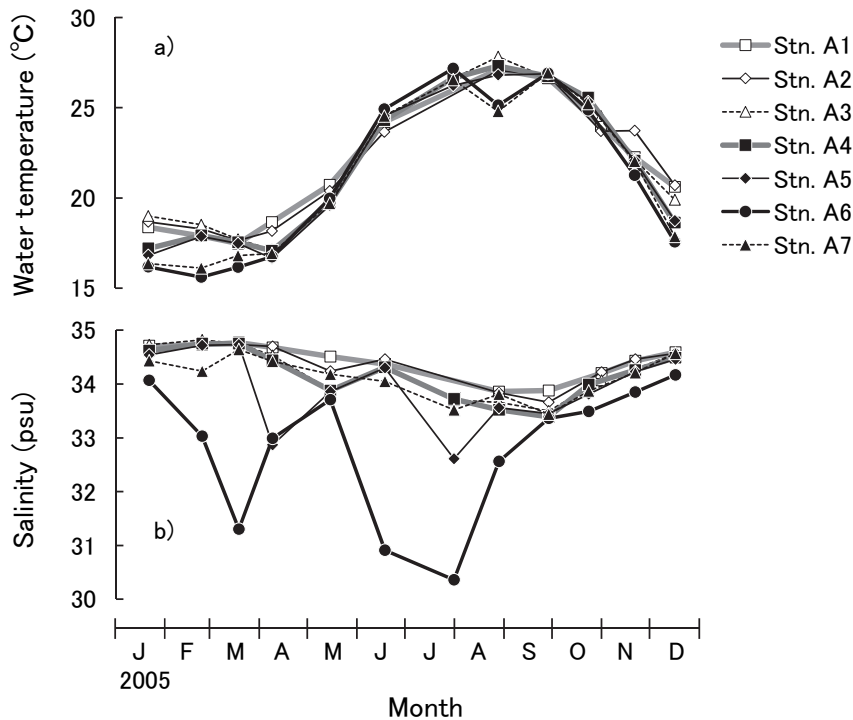


Fig. 19. Seasonal change of surface (a) water temperature and (b) salinity at Stns. A1-A7 in 2005.

2006 年の各地点の表層水温は 1~3 月と 6 月に地点間差が大きくなり，いずれも四万十川河口沖の Stn. P4 が各月の最低水温を記録し，1 月と 3 月は 15 °C 以下まで低下した (Fig. 20a) . 四万十川河口から Stn. P4 を結ぶ延長線上に位置する Stn. A6 の 1~3 月の水温は Stn. P4 に次いで低く，前述した 2005 年の冬季と同等の 15 °C 台まで低下した．各地点の最高水温はいずれも 8 月下旬に観測し，28~29 °C の範囲にあり，冬季に比べて地点間差は小さかった．表層塩分は Stn. P4 で大きく変動しながら推移する状況が見られ (Fig. 20b) ，他地点との水温差が大きかった 6 月には淡水に近い状態まで低下し，一方，非出水期の 11~12 月で当該地点の最高値となる塩分 33 psu 以上を記録した．Stn. A6 と Stn. P3 の塩分は Stn. P4 に次いで低くなる状況が見られた．Stn. A6 では，2005 年の観測において塩分 30 psu 以下となることはなかったものの，2006 年は 3 月，5~6 月，8 月で塩分

25～29 psu まで低下し、両年の流量差を反映した状況となった。四万十川河口の北側の 2 地点 (Stns. P5, A7) は相対的に変動が小さく、塩分 33～34 psu 程度の安定した状態で推移した。

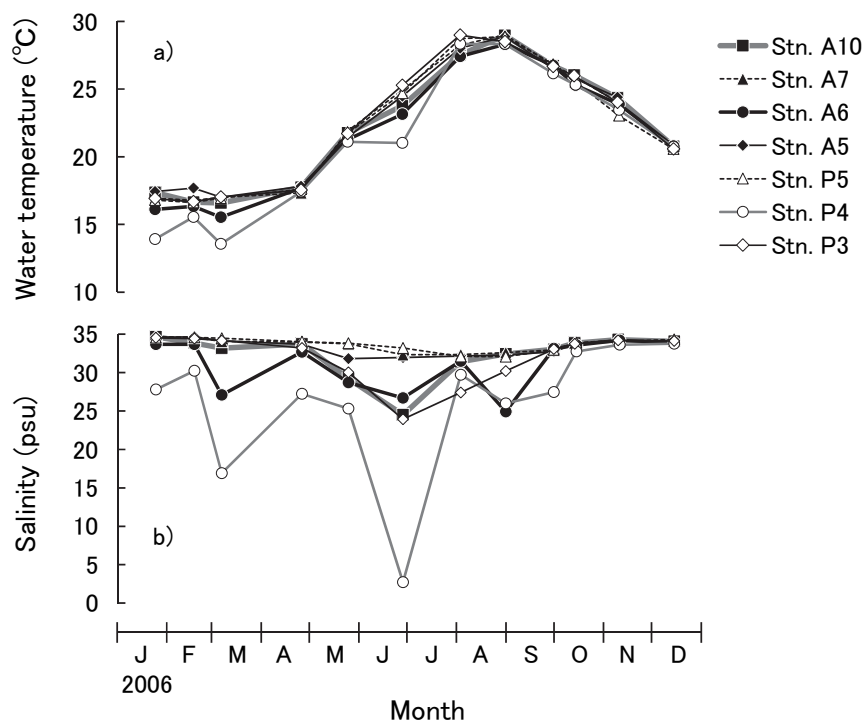


Fig. 20. Seasonal change of surface (a) water temperature and (b) salinity at Stns. A5-A7, A10, and P3-P5 in 2006.

2007 年から 2008 年にかけての Stn. A6 における鉛直観測では、明瞭な水温躍層の形成は見られず、10 月から 2 月の間は鉛直的にほぼ一樣の水温となった (Fig. 21a) . 表層水温は 16.2～28.4 °C で推移し、3 月に最低値、8 月に最高値を観測した。3 月の観測では、水深 5～10 m の層の水温が表層よりも高く、10 m 以深で再び水温が低下する状況が見られた。各月の鉛直的な水温差は表層で高水温を記録した 8 月よりも 5 月の観測が大きく、5 月には底層付近に 18 °C 以下の水塊が分布した。塩分は河川流量が増加した 7 月の観測で、0～5 m の浅い水深帯で低くなり、表層では塩分 25 まで低下した (Fig. 21b) . 11～2 月の間は表層から底層まで塩分 34 psu 以上を観測し、8 月以外のその他の月も表層付近を除いて塩分 34 psu 以上となった。

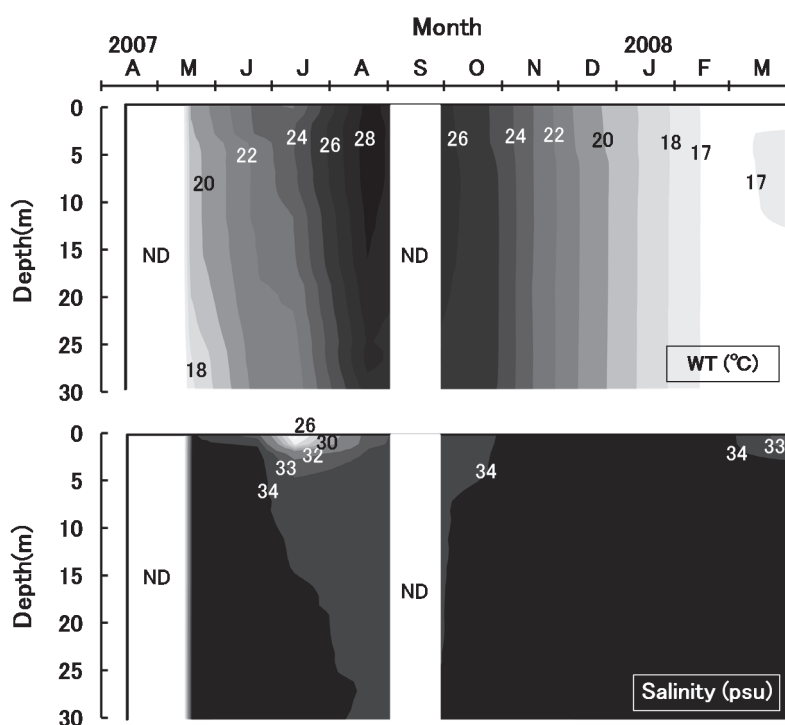


Fig. 21. Vertical distribution of water temperature and salinity at Stn. A6 from May 2007 to March 2008. ND: No Data.

2) 四万十川からの栄養塩供給量の季節変化

四万十川下流部における栄養塩濃度は、「I 四万十川の環境特性と栄養塩変動」で示した2005～2006年、及び2007年以降も含めてケイ酸塩 > 硝酸塩+亜硝酸塩 > リン酸塩の特徴を示した (Fig. 22)。硝酸塩+亜硝酸塩濃度とリン酸塩濃度の季節変化に一貫性はなく、ケイ酸塩濃度は3ヶ年とも冬季よりも夏季に高濃度となった。

2005年1月から2008年3月までの四万十川から沿岸海域への各栄養塩の日供給量をみると (Fig. 22)、各項目とも大規模な出水があった際に急増し (Fig. 2, Fig. 18)、硝酸塩+亜硝酸塩とリン酸塩は2007年7月に、ケイ酸塩は2005年9月に最大値を示した。ただし、全般的な特徴としては、各年の流量の多寡を反映し、各栄養塩とも2006年の4～9月の間が相対的に供給量が多かったと推定された。通常の出水期にあたる5～10月の栄養塩供給量について、2006年と2007年は概ね非出水期のそれよりも多かったのに対し、2005年の硝酸塩+亜硝酸塩とリン酸塩では、9月を除くと非出水期の方が多かった。

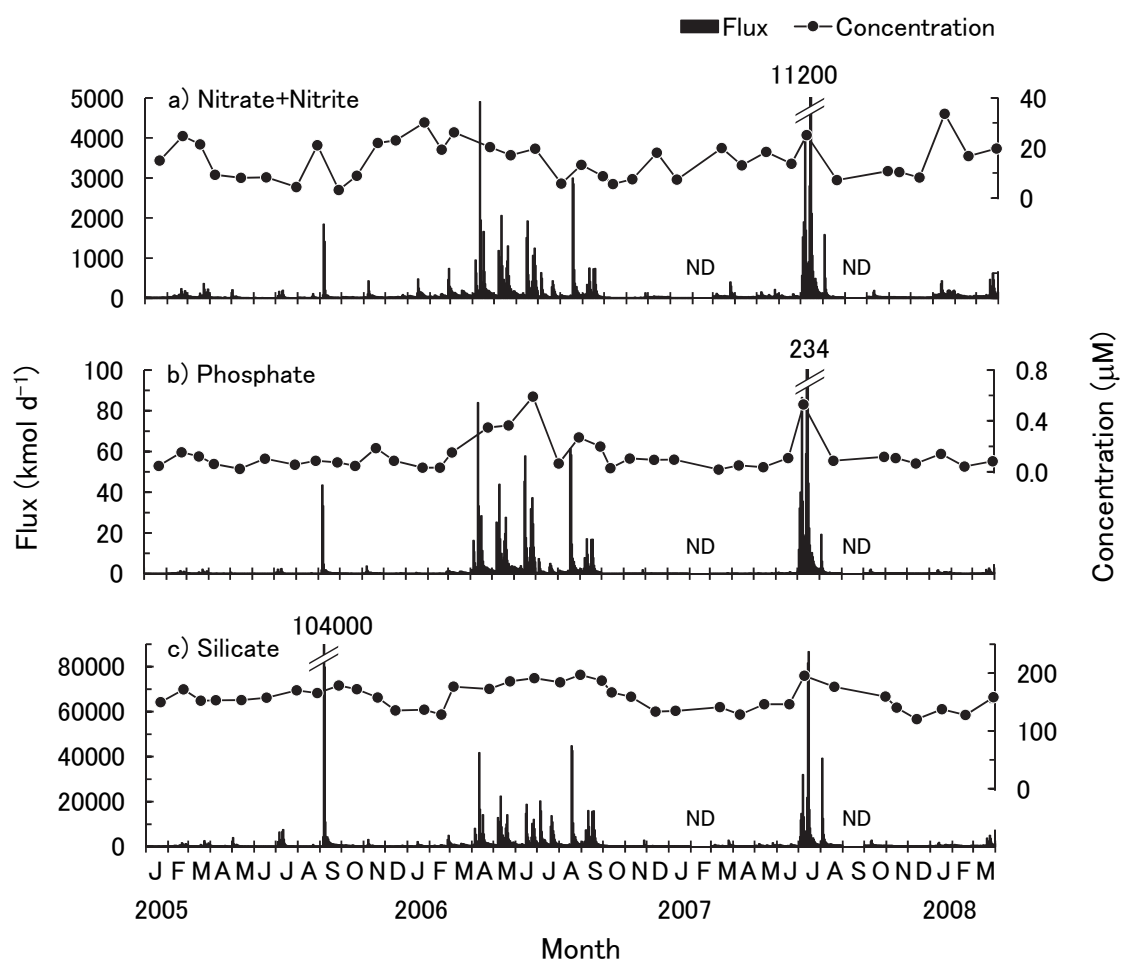


Fig. 22. Seasonal change of nutrients concentrations at Stn. Gudo and nutrients fluxes of the Shimanto River into Tosa Bay during Jan. 2005 to Mar. 2008 (modified Nigi *et al.*, 2008). The nutrients concentrations data during Jan. 2005 to Dec. 2006 are same as in Fig. 5. ND: No Data.

3) 土佐湾西部浅海域の栄養塩、クロロフィル *a* 濃度の水平分布の季節変化

2005 年

足摺半島西側から土佐湾西部沿岸海域にかけての硝酸塩+亜硝酸塩，リン酸塩，ケイ酸塩及びクロロフィル *a* 濃度の各地点における経月変化を Fig. 23 に示した。

各地点の硝酸塩+亜硝酸塩濃度の季節変化は，全体的に 1～3 月，12 月の冬季に高濃度となり，2～3 μM 程度存在した。5～10 月の硝酸塩+亜硝酸塩濃度は各地点とも明瞭に減少した。この期間の最高値は 5 月観測時の四万十川河口に近い Stn. A6 における 1.28 μM であり，また，Stn. A6 では他地点よりも相対的に高い水準で推移した。5～10 月の Stn. A6 を除いた土佐湾内 (Stns. A4, A5 及び A7) と湾外の足摺半島西部側 (Stns. A1-A3) を比べると，両水域に明瞭な差は見られず，各地点ともほぼ 0.5 μM 以下であった。両水域で明らかな違

いが見られたのは4月であり, Stn. A6を除く土佐湾内は湾外よりも低濃度であった.

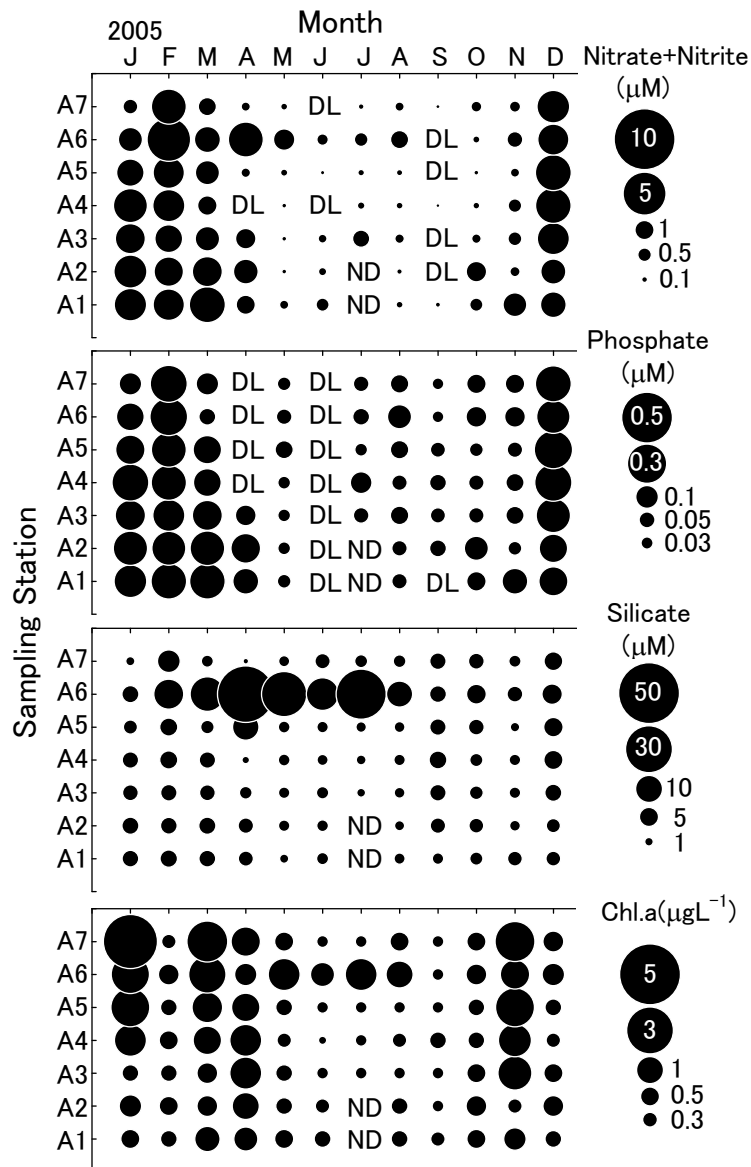


Fig. 23. Seasonal change of surface water nutrients and Chl.a concentrations at Stns. A1-A7 from Jan. to Dec. in 2005 (Nigi *et al.*, 2008). DL: below the Detection Limit, ND: No Data.

リン酸塩濃度の全体的な傾向も硝酸塩+亜硝酸塩と同様に1~3月と12月に相対的に高く, 0.1~0.3 µM程度存在した. この期間は地点間に明瞭な濃度差は見られなかった. 5~10月は硝酸塩+亜硝酸塩と同様にリン酸塩濃度も相対的に低い状態で推移し, Stn. A6についても他地点との差は見られなかった. 土佐湾内と湾外を比べると, 硝酸塩+亜硝酸塩と同じく4月に明瞭な濃度差が見られ, 湾外では0.1 µM程度存在したものの, 土佐湾内は枯渇

もしくはそれに近い状態 ($<0.03 \mu\text{M}$) であった.

ケイ酸塩濃度は, Stn. A6 では $3.51\sim 43.5 \mu\text{M}$ の範囲で変動し, 年間を通して他地点よりも高い水準で推移した. Stn. A6 をみると, 4~7月に相対的に高くなる季節変化を示し, 硝酸塩やリン酸塩と異なる傾向が見られた. 他の地点は硝酸塩やリン酸塩と同様に 1~3月, 12月に相対的に高くなった. Stn. A6 を除いた土佐湾内と湾外とを比べると, 両水域に差は見られず, 1~3月, 12月は平均的に $3\sim 5 \mu\text{M}$ 程度が存在し, 5~8月には概ね $2 \mu\text{M}$ 以下まで低下した.

クロロフィル *a* 濃度は, Stn. A6 を除くと 1~4月, 11~12月に相対的に高く, 5~10月に低下し, その季節的消長は概ね栄養塩と同様の傾向を示した. 栄養塩が多く存在した 1~3月, 12月の土佐湾内と湾外とを比べると, 2月と12月では大差がないものの, 1月と3月は土佐湾内が高い水準にあり, 四万十川河口北側の Stn. A7 の1月で最高値となる $4.0 \mu\text{g L}^{-1}$ を観測した. 5~10月にかけては, Stn. A6 を除く土佐湾内でのクロロフィル *a* 濃度は $0.1\sim 0.5 \mu\text{g L}^{-1}$, 湾外では $0.2\sim 0.6 \mu\text{g L}^{-1}$ の範囲で変動し, 両水域は同等の水準で推移した. Stn. A6 に注目すると, 1~4月, 11~12月では他の土佐湾内の地点と同等であったものの, 他地点のクロロフィル *a* 量が減少した 5~10月では, 9月を除くと $0.6\sim 1.4 \mu\text{g L}^{-1}$ の範囲にあり, 1~3月, 12月の水準より大きく低下する状況は見られなかった.

2006年

土佐湾西部沿岸海域の四万十川河口沖における硝酸塩+亜硝酸塩, リン酸塩, ケイ酸塩及びクロロフィル *a* 濃度の水平分布の経月変化を, それぞれ Figs. 24-27 に示した.

各地点の硝酸塩+亜硝酸塩濃度の季節変化は, 四万十川河口に最も近い Stn. P4 が1年を通じて他地点よりも高濃度で推移した. Stn. P4 における濃度は $0.495\sim 18.1 \mu\text{M}$ (平均 $7.59 \mu\text{M}$) で大きく変動し, 10月に最低値, 塩分が大きく低下した6月に最高値を観測した. 同地点の季節変化は冬季の1~3月, 夏季の6~8月に高水準となり, 秋季の10~11月に低下した. その他の地点は, Stn. P4 と同様に全体的に1~3月が高濃度, 10~11月が低濃度となる季節変化を示した. 1~3月では, Stn. P4 以外の各地点の濃度は同等であり ($2\sim 4 \mu\text{M}$ 程度), 2005年と同様に湾内全体として高い水準にあった. 一方, 4~9月の間は, 四万十川から土佐湾への流出 (東) 方向 (Stns. P4, A6, and A10) と河口から南側 (Stns. P3, A5) において, 河口からの距離の増加に伴い濃度が減少する傾向が見られた. 塩分が相

対的に高かった河口から北側に位置する Stns. P5, A7 では、1～3 月以外は低い水準にあった。

リン酸塩は、5～9 月の間は硝酸塩+亜硝酸塩と同様に Stn. P4 が概ね高濃度で推移したものの、1 年を通じて高水準となる状況は見られなかった。他地点については、硝酸塩+亜硝酸塩と同様に、また 2005 年と同様に 1～3 月が全体的に高濃度で、2 月の観測では Stn. P4 が最低値を示した。5～9 月の観測では、硝酸塩+亜硝酸塩に比べて明瞭ではないものの、四万十川河口からの距離が大きくなるにつれて濃度が低下する傾向が見られ、河口から遠い地点では枯渇もしくはそれに近い状態 ($<0.03 \mu\text{M}$) となる場合も認められた。

ケイ酸塩の水平分布とその季節変化は、硝酸塩+亜硝酸塩と良く類似した。Stn. P4 では 1 年を通じて高濃度で推移し、1～3 月と 5～8 月が高濃度で、6 月の塩分低下時には $188 \mu\text{M}$ を観測した。その他の地点も 1～3 月は地点間の差が小さく全体的に高濃度で、5～8 月の間は四万十川河口から東側及び南側に向かって、河口からの距離の増加に伴い濃度が低下する傾向が見られた。河口北側では河口に近い Stn. P5 においても相対的に低い水準にあった。

クロロフィル *a* 濃度は 3 月が平均的に高濃度で、5 地点で $1 \mu\text{g L}^{-1}$ 以上を観測した。2 月も土佐湾全体として相対的に高濃度で、特に四万十川河口北側の 2 地点では $1.9\sim 2.2 \mu\text{g L}^{-1}$ となり、Stn. P5 で年最高値を観測した。2～3 月の各月の最低値は、いずれも各栄養塩濃度が高濃度であった Stn. P4 であった。それに対して、8 月の 2 回の観測では、Stn. P4 が両月とも最高値を観測し、 $1.1\sim 1.8 \mu\text{g L}^{-1}$ の高い水準にあった。この際には、四万十川河口からの距離の増加に伴ってクロロフィル *a* 濃度も減少し、栄養塩濃度と良く類似した水平分布を示した。また 8 月ほど明瞭ではないものの、9 月と 10 月も四万十川河口から遠い地点でクロロフィル *a* 濃度が低下する傾向が見られた。その他の月は、地点間に顕著な差が見られなかった。

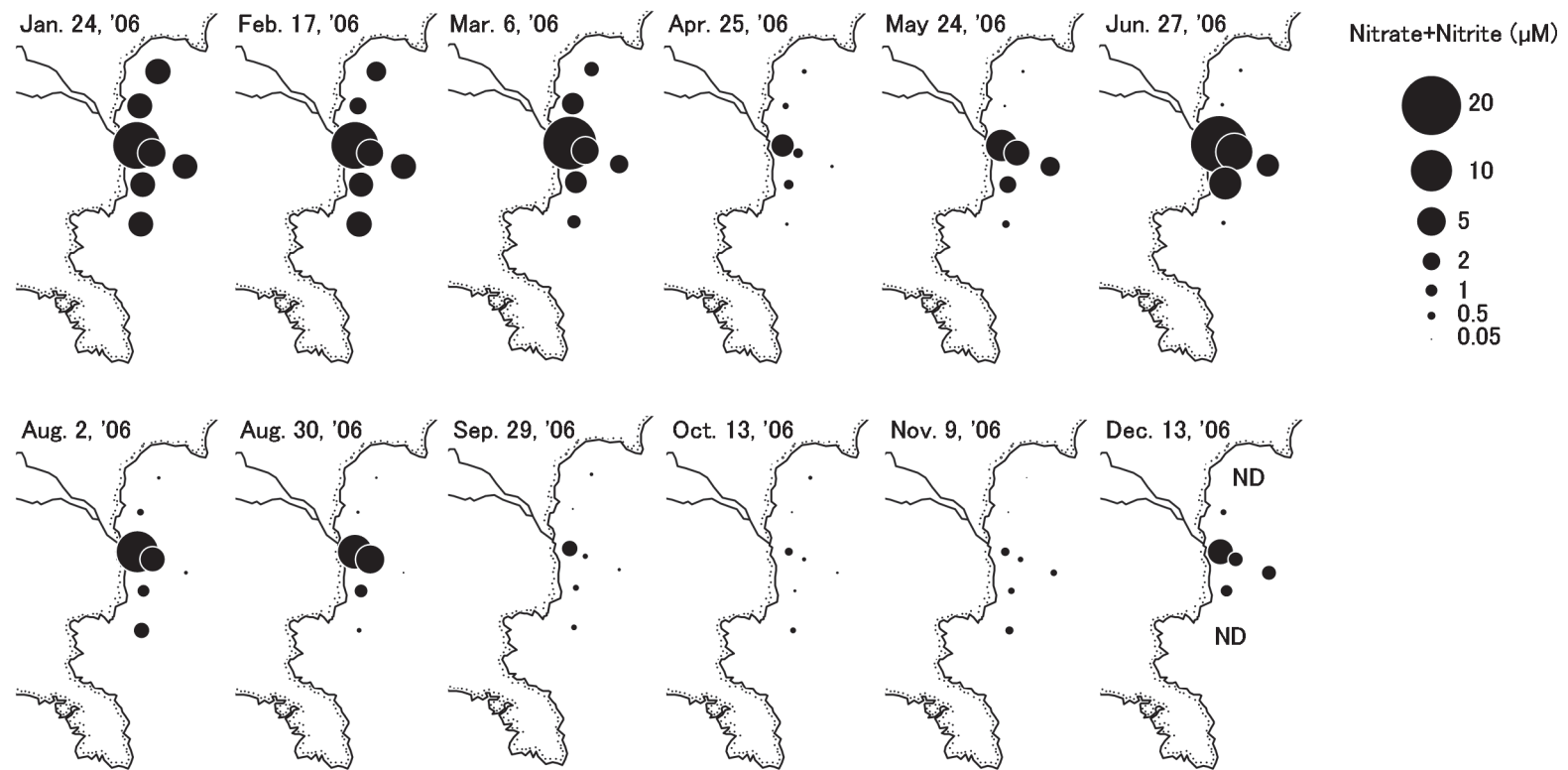


Fig. 24. Horizontal distribution of surface nitrate+nitrite concentrations at Stns. A5-A7, A10, and P3-P5 from Jan. to Dec. in 2006.
 ND: No Data.

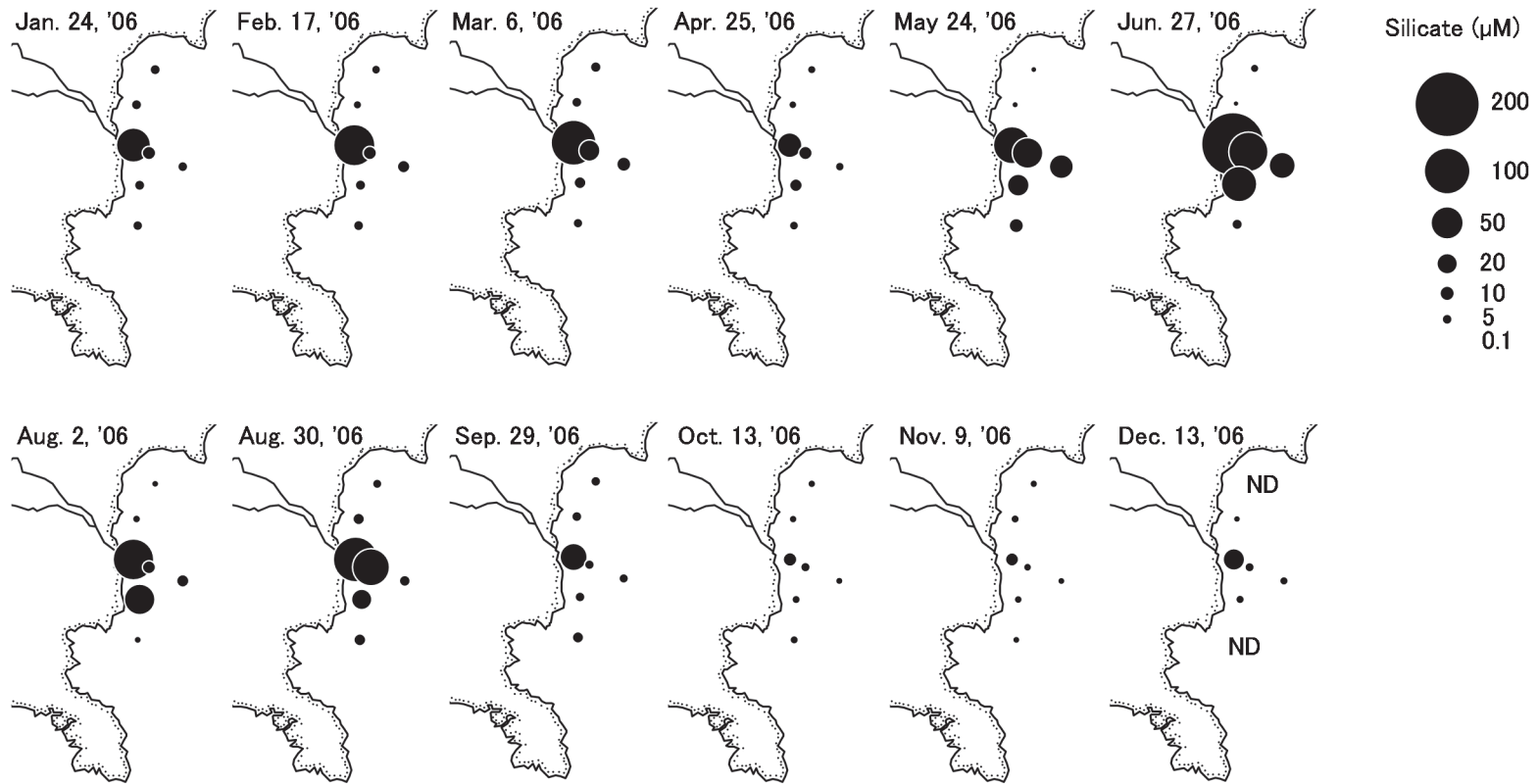


Fig. 26. Horizontal distribution of surface silicate concentrations at Stns. A5-A7, A10, and P3-P5 from Jan. to Dec. in 2006.
 ND: No Data.

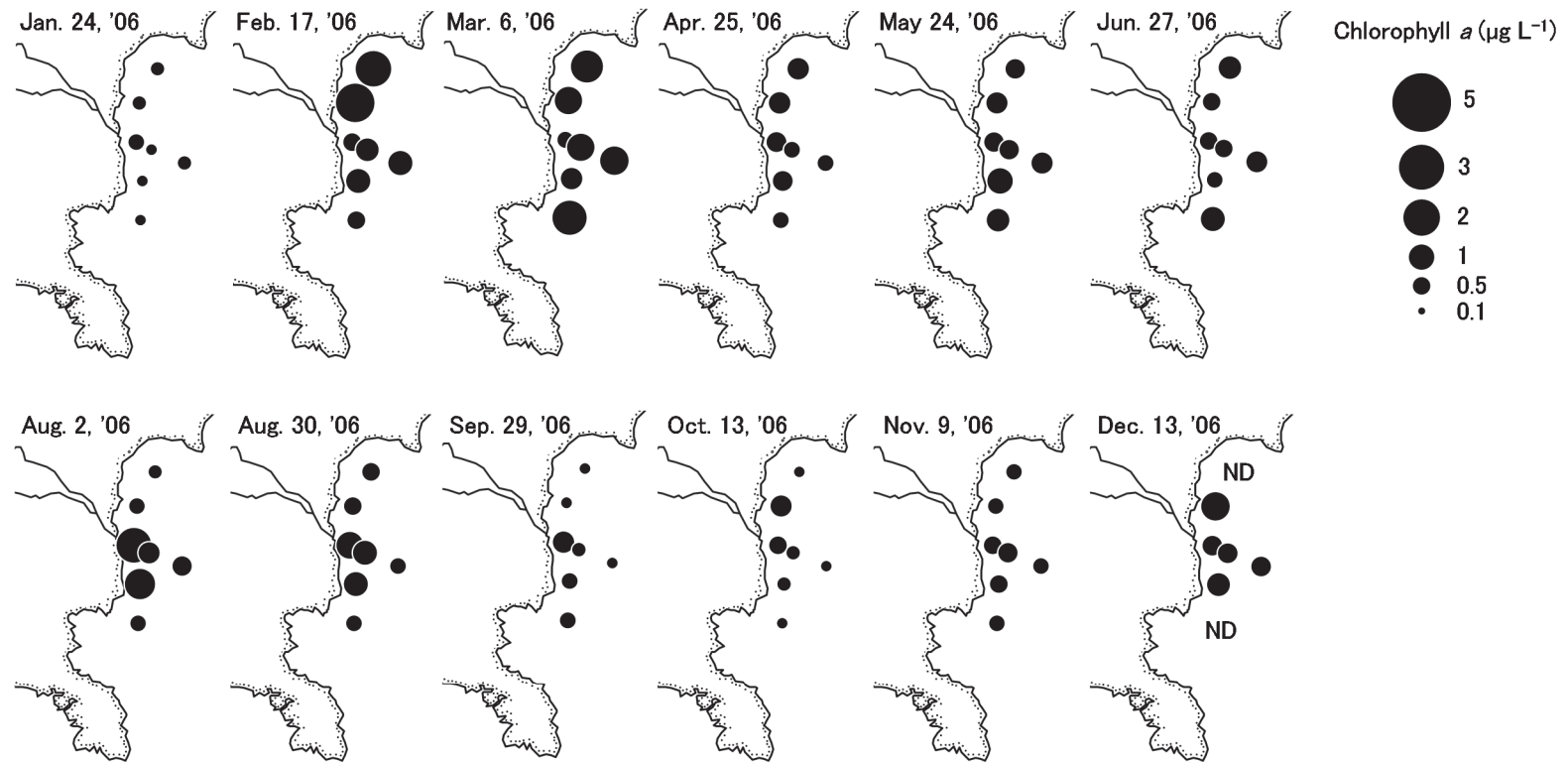


Fig. 27. Horizontal distribution of surface chlorophyll *a* concentrations at Stns. A5-A7, A10, and P3-P5 from Jan. to Dec. in 2006.
 ND: No Data.

4) 循環期と成層期の栄養塩濃度とクロロフィル *a* 濃度の比較

沿岸海域の海洋構造は大きく循環期と成層期に大別できる。本章では便宜的に 11~4 月を循環期, 5~10 月を成層期として, 2005 年と 2006 年の各地点における栄養塩濃度とクロロフィル *a* 濃度の平均値を算出し, 各期における地点間比較を行った。各地点における各期の平均値は, 2005 年は Fig. 28 に, 2006 年は Fig. 29 にそれぞれ示した。なお, 海域で栄養塩濃度の高低を季節的, 空間的に比較する場合, 植物プランクトンに摂取された栄養塩は含まれないため, それを加味する必要がある。ここでは, 広田ら (2002) に基づいて土佐湾の植物プランクトン群集の主体をケイ藻類と想定し, 栄養塩と合わせて測定されたクロロフィル *a* 濃度より, Eppley (1968) の C:クロロフィル *a* 比 (グラム質量比), Redfield *et al.* (1963) 及び Libes (1992) の C:N:P:Si 比 (モル比) から, ケイ藻プランクトンに吸収された栄養塩を推定した (Fig. 22)。Eppley (1968) は栄養塩が豊富な状態の C:クロロフィル *a* 比を 30, 枯渇に近い状態であれば C:クロロフィル *a* 比を 90 としており, 栄養塩が豊富な循環期を前者, 栄養塩が減少した成層期を後者に適用させた。C:N:P:Si 比は 106:16:1:15 として計算した。平均値を求める際, 検出限界を下回っていた場合は枯渇状態とみなし, 0 μM として計算した。また, Justic *et al.* (1995) は過去の調査例を参考に, 各栄養塩がケイ藻プランクトンの増殖を制限する水準について無機態窒素 1 μM , リン酸塩 0.1 μM , ケイ酸塩 2 μM としており, それらをケイ藻プランクトンの増殖の目安として, Figs. 28, 29 に併せて示した。

2005 年の実測値をみると, 循環期では硝酸塩+亜硝酸塩濃度は Stn. A6 が他地点より僅かに高く, その他の地点間では明瞭な違いは見られなかった。リン酸塩濃度については全ての地点で大きな差はなかった。ケイ酸塩については Stn. A6 が有意に高く (ANOVA, $p < 0.05$), その他の地点間には他の 2 項目と同様に違いは見られなかった。各地点の循環期における栄養塩の実測値の平均濃度は, 最低値が硝酸塩+亜硝酸塩は 1.4 μM , リン酸塩は 0.13 μM , ケイ酸塩は 3 μM で, Justic *et al.* (1995) による増殖制限の目安を上回り, 各地点とも各栄養塩についてケイ藻プランクトンによる摂取分よりも水中に存在する栄養塩が高濃度と推定された。同年の成層期をみると, 硝酸塩+亜硝酸塩とリン酸塩について, 実測値の平均では各地点とも硝酸塩+亜硝酸塩濃度は 1 μM 以下, リン酸塩濃度は 0.1 μM 以下となった。これにケイ藻プランクトンに摂取された窒素とリンを加えると, Stn. A6 のみが 1 μM , 0.1 μM 以上の水準となった。ケイ酸塩濃度については, Stn. A6 では実測値のみで 15 μM を超えるのに対して他地点は実測値が 2 μM 程度であり, これに摂取分を加えると

3 μM に近い値を示した. クロロフィル *a* 濃度は各地点とも循環期が成層期に比べて多く, Stn. A6 のみ同程度の水準を維持していた. これに対して他地点での成層期のクロロフィル *a* 濃度は循環期の 20~60% しかなく, 特に土佐湾内における低下が著しかった. 成層期では Stn. A6 と他地点のクロロフィル *a* 濃度には 2~3 倍程度の有意な濃度差が生じており (ANOVA, $p < 0.01$), 栄養塩濃度の多寡を反映した結果となった.

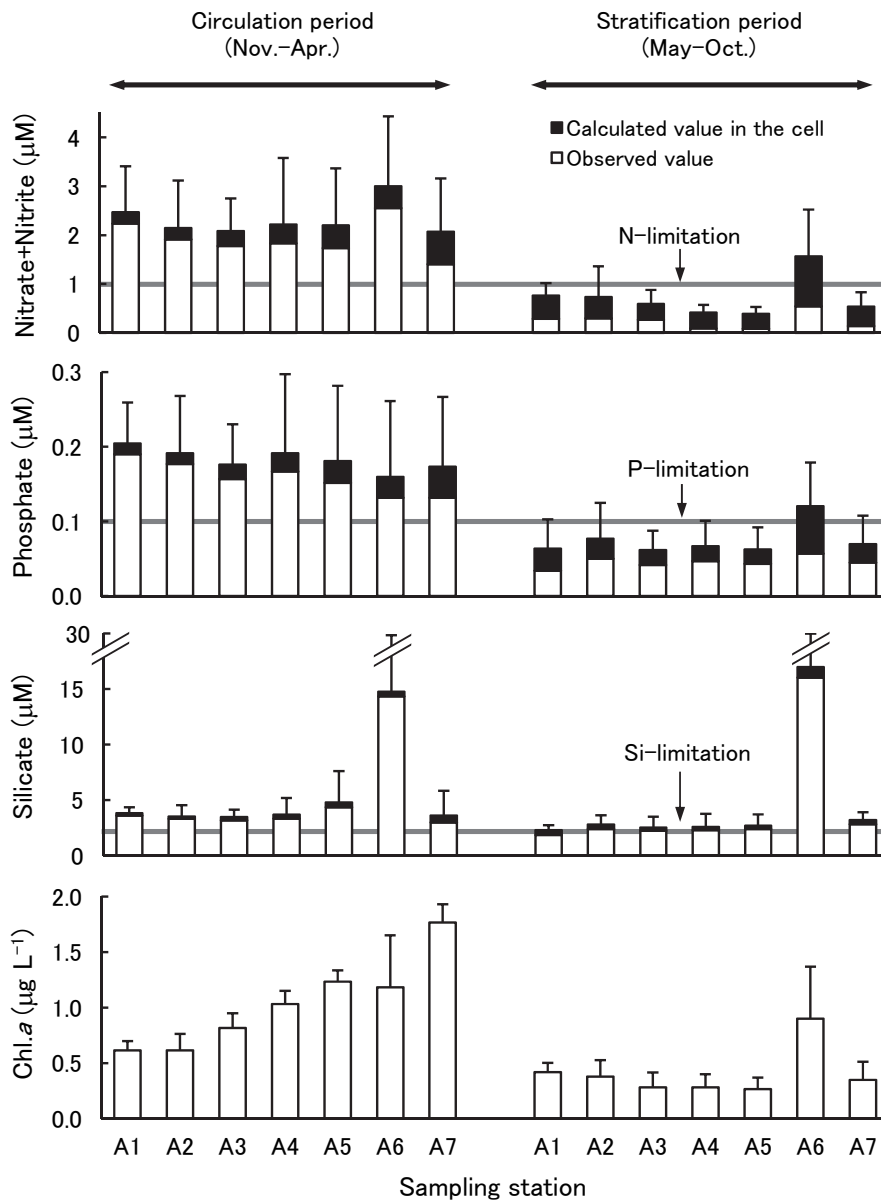


Fig. 28. Average nutrients and Chl. *a* concentrations in surface waters at Stns. A1-A7 during the circulation period (Nov.-Apr.) and stratification period (May-Oct.) in 2005 (Nigi *et al.*, 2008). The Solid lines represent potential for nutrients limitation level of diatoms growth (Justic *et al.*, 1995). Calculated values in the cell (■) are defined as nutrients concentrations taken up by diatoms, and obtained from Chl. *a* concentrations by using C:Chl. *a* (g/g) ratio (Eppley, 1968) and C:N:P:Si molar ratio (Redfield *et al.*, 1963 and Libes, 1992). Error bars represent standard deviation.

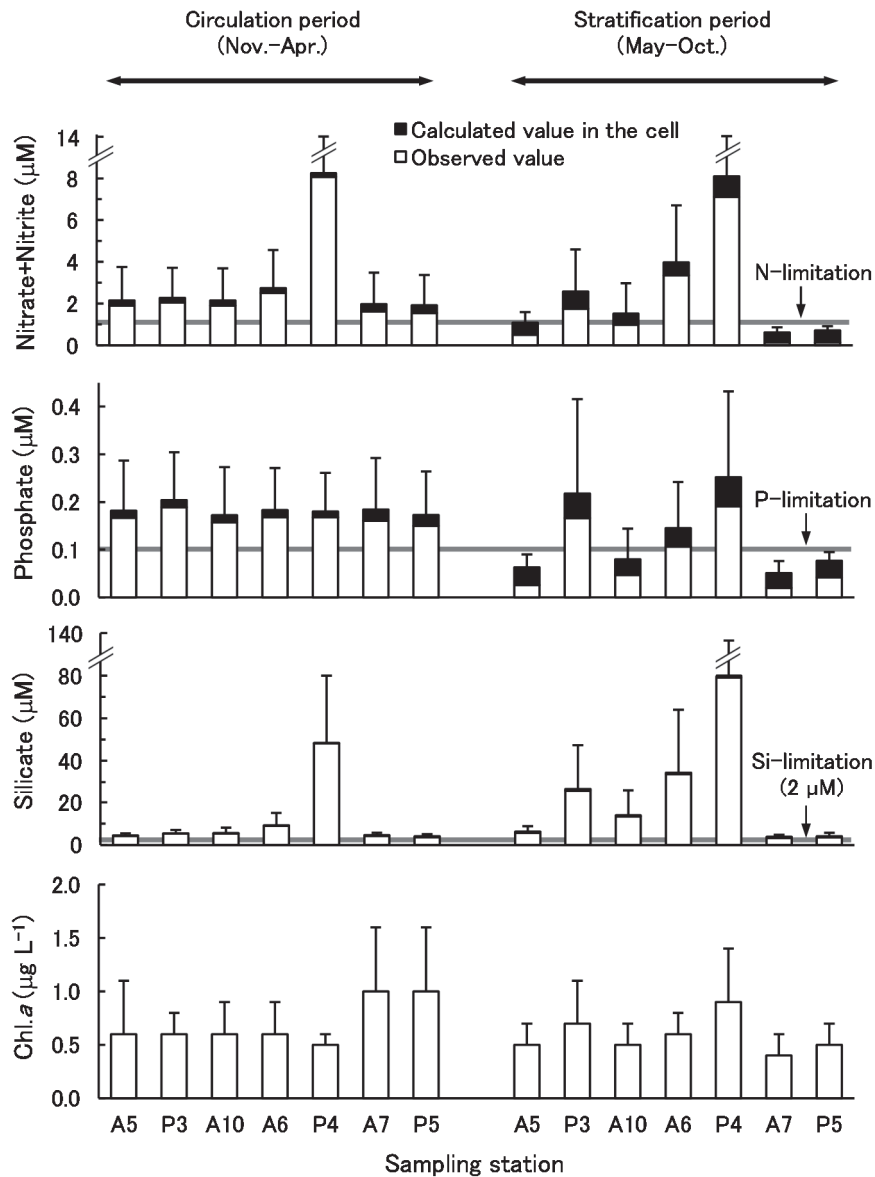


Fig. 29. Average nutrients and Chl. *a* concentrations in surface waters at Stns. A5-A7, A10, and P3-P5 during the circulation period (Nov.-Apr.) and stratification period (May-Oct.) in 2006. The Solid lines represent potential for nutrients limitation level of diatoms growth (Justic *et al.*, 1995). Calculated values in the cell (■) are defined as nutrients concentrations taken up by diatoms, and obtained from Chl. *a* concentrations by using C:Chl. *a* (g/g) ratio (Eppley, 1968) and C:N:P:Si molar ratio (Redfield *et al.*, 1963 and Libes, 1992). Error bars represent standard deviation.

2006年の循環期も、2005年と同様に各地点が各栄養塩の実測値のみで増殖制限の目安以上の値を示し、ケイ藻プランクトンによる摂取分よりも高濃度と推定された。実測値について地点間で比べると、リン酸塩は全地点が同等の水準にあったのに対し、硝酸塩+亜

硝酸塩及びケイ酸塩は四万十川河口に近い Stn. P4 が有意に高かった (ANOVA, $p < 0.01$) . Stn. A6 では硝酸塩+亜硝酸塩及びケイ酸が実測値及び推定値とも Stn. P4 に次いで高濃度であったものの、他地点との有意な差はなかった (ANOVA, $p > 0.05$) . 2006 年の成層期では、各栄養塩とも Stn. P4 が実測値及び推定値とも最高値を示し、硝酸塩+亜硝酸塩及びケイ酸塩については循環期と同じく他地点との有意な差が認められ (ANOVA, $p < 0.01$) , リン酸塩については Stn. P5 も Stn. P4 と同等の水準にあった. 2005 年から継続して観測が行われている Stn. A6 では、硝酸塩+亜硝酸塩及びケイ酸塩は Stn. P4 に次いで高濃度、リン酸塩は Stn. P4, Stn. P3 に次いで高濃度であり、各栄養塩とも 2005 年に比べて実測値及び推定値とも高い値を示した. これら四万十川河口に近い Stn. P3, Stn. P4, Stn. A6 の 3 地点は、実測値のみで増殖制限の目安以上の値を示した. その他の地点について、ケイ酸塩はいずれも実測値のみで増殖制限 ($2 \mu\text{M}$) 以上の水準にあったものの、硝酸塩+亜硝酸塩とリン酸塩は、実測値では各地点とも増殖制限 ($1 \mu\text{M}$, $0.1 \mu\text{M}$) に満たず、ケイ藻プランクトンによる摂取分を加味した場合、Stn. A10 と Stn. A5 の硝酸塩+亜硝酸塩について $1 \mu\text{M}$ 以上と推定された. クロロフィル *a* 濃度について、各地点の循環期の平均値は $0.5 \sim 1.0 \mu\text{g L}^{-1}$ の範囲で、Stn. P4 が最低値、Stn. P5 と Stn. A7 が最高値を示した. 一方、成層期は $0.4 \sim 0.9 \mu\text{g L}^{-1}$ の範囲にあり、Stn. A7 が最低値、Stn. P4 が最高値となり、地点間の高低は季節によって異なる特徴を示した. 期別に各栄養塩の推定値とクロロフィル *a* 濃度との関係を示すと (Fig. 30) , 循環期では両者の間に有意な関係性は認められなかったのに対し、成層期では栄養塩の増減に伴ってクロロフィル *a* 濃度が変動する正の相関性が得られた.

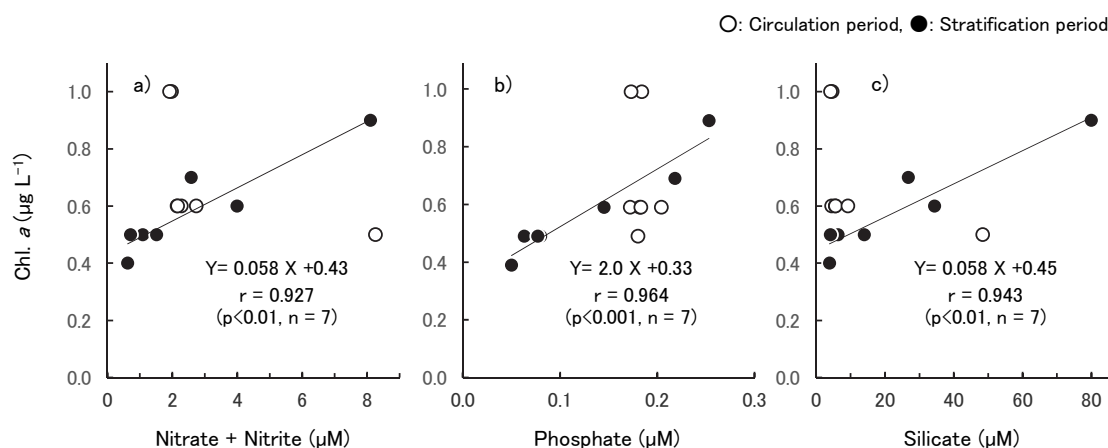


Fig. 30. Correlations between nutrients concentrations ((a) nitrate+nitrite, (b) phosphate, and (c) silicate) and chlorophyll *a* concentration at sampling stations in western Tosa Bay during the circulation period (Nov. – Apr.) and stratification period (May – Oct.) . Nutrients concentrations at sampling stations represent observed values plus calculated values in the cell (see Fig. 29 and text).

5) 土佐湾西部浅海域の栄養塩、クロロフィル *a* 濃度の鉛直分布の季節変化

2007年4月から2008年3月の間の Stn. A6 における栄養塩濃度とクロロフィル濃度の鉛直分布を Fig. 31 に示した。表層付近の栄養塩濃度は、河川からの栄養塩供給量が増大した7月に高い値を示し (Fig. 22) , 硝酸塩+亜硝酸塩とケイ酸塩はそれぞれ年最高値 (それぞれ $9.5 \mu\text{M}$, $72 \mu\text{M}$) を観測した。しかし、高濃度の分布範囲は表層付近に限定され、硝酸塩+亜硝酸塩は2 m 以深、リン酸塩は1 m 以深、ケイ酸塩は5 m 以深で、それぞれケイ藻プランクトンの増殖制限の目安となる $1 \mu\text{M}$, $0.1 \mu\text{M}$, $2 \mu\text{M}$ を下回った (Justic *et al.*, 1995) 。10~11月の間は各栄養塩とも全層で低い水準にあり、水温が 20°C 以下まで低下した12~3月では、表層から底層まで相対的に高濃度となった。その他、5月と3月の観測では底層付近を中心に、一時的に高濃度の栄養塩 (硝酸塩+亜硝酸塩 $6.9\sim 7.0 \mu\text{M}$, リン酸塩 $0.49\sim 0.53 \mu\text{M}$, ケイ酸塩 $9.4\sim 9.8 \mu\text{M}$) が検出された。クロロフィル *a* 濃度は4月の底層で年最高値 $4.1 \mu\text{g L}^{-1}$ を観測し、その際には底層から表層に向かって濃度が低下する傾向が見られた。2月の低水温期には全層で $2.5\sim 3.0 \mu\text{g L}^{-1}$ の高水準のクロロフィル *a* が観測された。表層付近では栄養塩が増大した7月においてクロロフィル *a* 濃度の上昇 ($1.5 \mu\text{g L}^{-1}$) が見られたものの、前述の4月底層、2月の全層と比べて低濃度であった。全層で栄養塩濃度が低かった10月は、クロロフィル *a* も相対的に低濃度であった。

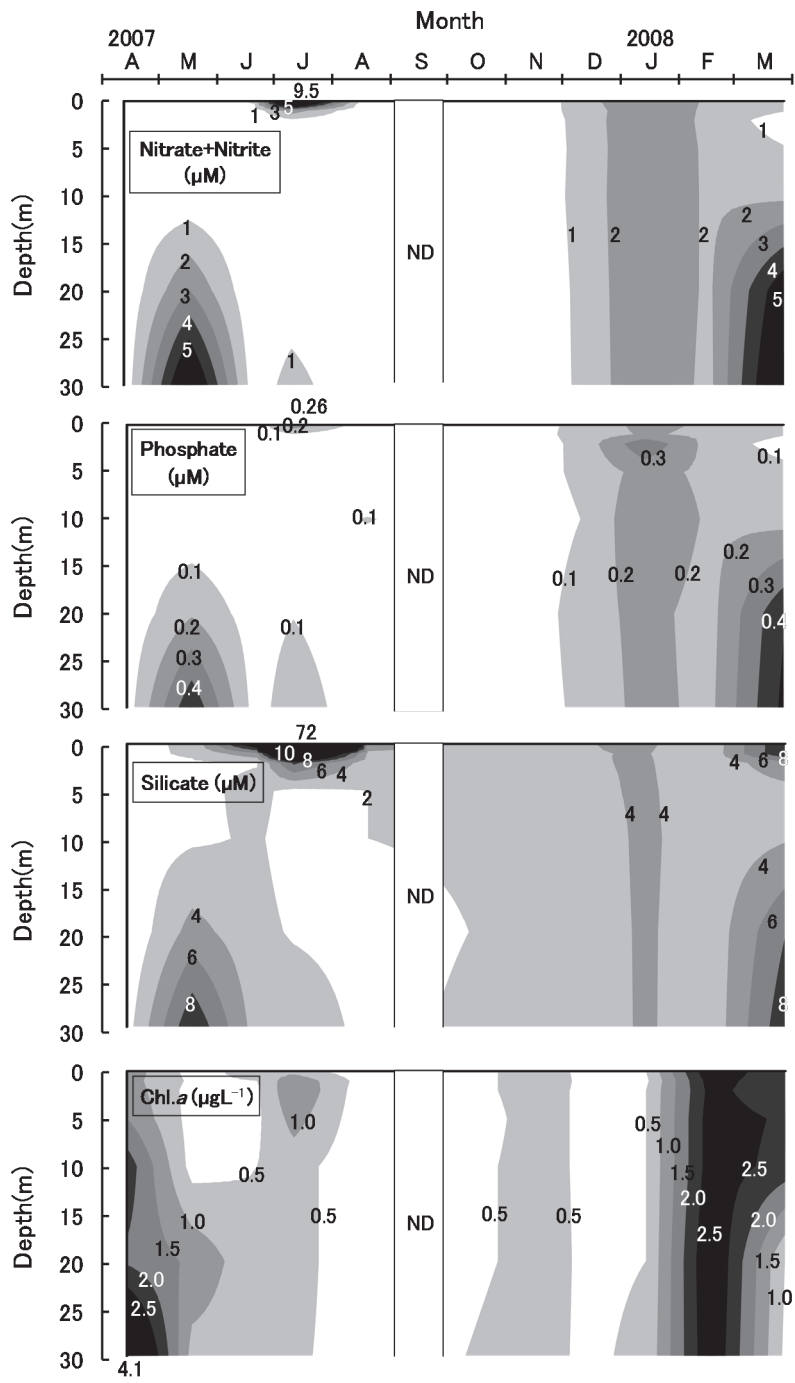


Fig. 31. Vertical distribution of nutrients and chlorophyll *a* concentrations at Stn. A6 from May 2007 to March 2008. ND: No Data.

3. 考察

1) 四万十川からの栄養塩供給

四万十川下流部の各栄養塩の年平均値の N:P:Si 比は、2005 年が 160:1:1820, 2006 年が 84:1:880, 2007 年が 11:0:1:1220, 3 ヶ年平均で 110:1:1190 となり、沿岸海域のケイ藻プランクトンの良く知られる体内元素組成 N:P:Si=16:1:15 (Redfield *et al.*, 1963; Libes, 1992) に対して窒素やケイ素の比率が高い特徴を示した。特にケイ素が比率的には豊富に供給されていることが示され、人為的負荷要素が少ない四万十川流域の環境特性が顕れていると考えられる。2005 年 1 月から 2008 年 3 月の間の各栄養塩の最大日供給量は、ケイ酸塩は 2005 年 9 月の出水時であったのに対し、硝酸塩+亜硝酸塩リン酸塩は 2007 年 7 月の出水時で異なった。日平均流量は 2005 年 9 月が多く、夏季に高濃度となるケイ酸塩については流量差が供給量の差に反映されているといえる。それに対して硝酸塩+亜硝酸塩とリン酸塩は、2005 年 9 月よりも 2007 年 7 月の濃度が 7~8 倍高く、濃度差によって 2007 年 7 月の供給量が多くなったといえる。ただし、全般的には各栄養塩とも出水時に増大する点で共通し、降雨が沿岸海域へより多くの栄養塩を供給する役割を果たしていると考えられる。供給量を左右する降雨に注目すると、本章における栄養塩供給量の見積もりには不確かな点が残されている。「I 四万十川の環境特性と栄養塩変動」で述べたとおり、栄養塩濃度は降雨に伴って変動する。前述したとおり、各月の採水は概ね晴天時で実施しており、その測定値を月間濃度として供給量を見積もったため、Fig. 22 で示した栄養塩供給量には降雨時における濃度変化が反映されていない。四万十川流域の場合、森林が流域の大半を占めるために、降雨に伴う各栄養塩濃度の変動は森林集水域での流出特性を反映すると考えられる。硝酸塩+亜硝酸塩濃度の森林集水域における動態は、降雨後に濃度が上昇する事例が相対的に多く見られ (*e.g.* 平田・村岡, 1988), それに従えば、四万十川からの硝酸塩+亜硝酸塩の供給量は過小評価をしている可能性が高い。ケイ酸塩の降雨時流出特性は、流量ピーク時に減少する事例が複数報告されており (*e.g.* 勝山ら, 1998), それによれば四万十川からのケイ酸塩供給量は降雨時について過大評価をしている可能性がある。リン酸塩については、平田・村岡 (1988) や駒井 (2004) は降雨時の流出特性に明瞭な特徴は見出し難いとしている。また、それら既往文献では、硝酸塩+亜硝酸塩はリン酸塩やケイ酸塩に比べて降雨に伴う濃度変化が大きく、降雨前の状態への回復も遅い傾向が見られ、3 者の中で最も見積もり誤差が大きいと考えられる。河川が沿岸海域に及ぼす

影響を明らかにするためには、当然のことながら精度の高い供給量の見積もりが必要であり、降雨時の動態を把握することが重要な課題となる。

2) 土佐湾西部浅海域における栄養塩濃度

市川・広田 (2004) によると、土佐湾の湾央では1~2月の鉛直混合が活発となる時期に表層から底層まで一様に各栄養塩濃度は高くなり、その後、表層では栄養塩濃度が低下し始め、4~10月には枯渇もしくはそれに近い低濃度となったことが報告されている。2005年のStn. A6を除く地点、2006年の四万十川河口から北側の地点の栄養塩濃度の季節変化をみると (Figs. 23-26) , 概ね土佐湾湾央の季節変動と同調し、かつ、その表層濃度もほぼ同程度の水準にあった。土佐湾湾央の地点は河川水の影響がなく、その表層部の濃度は鉛直混合や成層化といった水温に起因した海水の流動に支配されているため (市川・広田, 2004) , 2005~2006年の成層期に低水準となった地点の表層濃度の変動特性は、土佐湾における河川水の影響が及ばない水域の特徴を反映した結果といえる。

このように、貧栄養な黒潮影響下にある当水域では、海水の循環期には土佐湾湾央部での観測事例と同様に栄養塩供給があり、Justic *et al.* (1995) によるケイ藻プランクトンの栄養塩要求に対して不足はなかったと考えられる。一方、成層期には全体的に表層部で栄養塩が減少し、海岸から2~3 km程度の距離であっても、2005年のような渇水年にはStn. A6を除く各地点で基礎生産活動が抑制され易い状態にあり、その栄養塩要求に対して窒素、リンが不足していたと考えられる。ケイ酸塩濃度についても、成層期にはStn. A6を除くいずれの地点も珪藻プランクトンの増殖を制限する水準まで低下しており、十分な量が存在していたわけではない。四万十川流量が増加した2006年における成層期では、2005年と共通する3地点 (Stns. A5-A7) の年間比較において、2地点 (Stns. A5, A6) で栄養塩濃度が上昇し、河川流量が栄養塩の拡散範囲を左右する主因であることを示している。なお、2006年の栄養塩の水平分布は、四万十川河口の北側に比べて東側及び南側で高濃度となる特徴を示した (Figs. 24-26). 通常、河川水の流出パターンは北半球ではコリオリ力によって右側に流れる傾向があり (杉本, 1982) , 2006年の四万十川河口沖の水平分布の特徴もそれと一致する。

3) 四万十川が浅海域の栄養塩の分布に及ぼす影響

継続的な観測が行われている Stn. A6 において、栄養塩が枯渇し易い成層期においても相対的に高濃度の栄養塩及びクロロフィル *a* 量が維持された状況について、四万十川の関係の有無を検証した。Fig. 32 に、2005 年 1 月から 2008 年 3 月の間の採水日における四万十川からの各栄養塩の日供給量と Stn. A6 における栄養塩濃度との関係を示した。Stn. A6 の栄養塩濃度は、実測値にケイ藻プランクトンの摂取分を加味した推定値を使用した。両者の関係をみると、Stn. A6 の硝酸塩+亜硝酸塩とケイ酸塩は概ね四万十川からの指数関数的な供給量の増加に対して上昇する傾向を示し、四万十川に依存して濃度が決定している状況が見られる。一方、リン酸塩については両者の間に明瞭な関連は得られず、本結果からは河川起源のリン供給の効果は見られなかった。これら各栄養塩における河川からの供給と浅海域の濃度との関係は、前に述べたようにリン酸塩に対して硝酸塩+亜硝酸塩やケイ酸塩が高い比率で存在する四万十川の水質特性が反映されている。

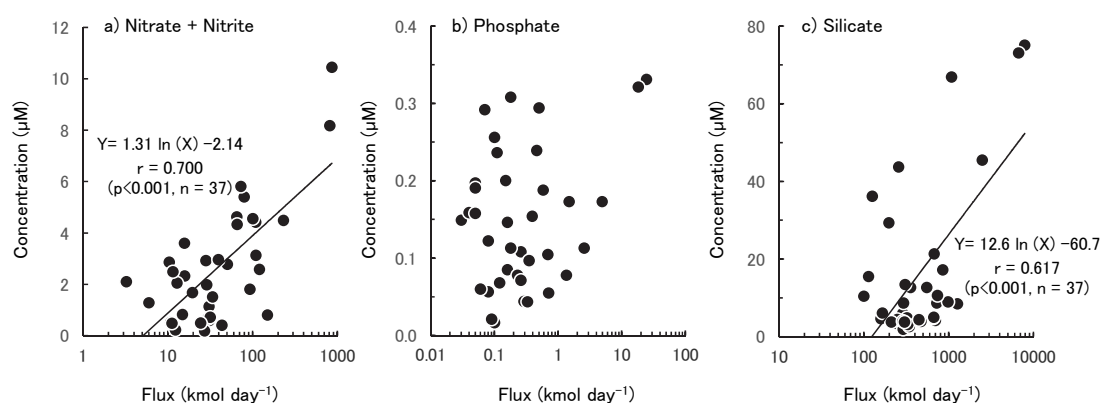


Fig. 32. Monthly correlations between nutrients fluxes of the Shimanto River and surface water nutrients concentrations at Stn. A6 during Jan. 2005 to Mar. 2008. Nutrients fluxes of the Shimanto River represent the fluxes on sampling dates. Nutrients concentrations at Stn. A6 represent observed values plus calculated values in the cell (see Figs. 28, 29 and text).

4) 制限因子の推定

各栄養塩のうち基礎生産を制限する要因を推定するため、Del Amo *et al.* (1997) 及び今井ら (2000) を参考にして、N:P 比と Si:N 比の散布図から検証した (Figs. 33, 34)。ここでも循環期と成層期の二期に大別し、2005 年と 2006 年の地点毎に Figs. 28, 29 に示した両時期における実測平均値の N:P 比と Si:N 比を求めた。栄養塩比から制限因子を判断する基準

は, Justic *et al.* (1995) より, $N:P > 22$, $Si:P > 22$ であればリン制限, $N:P < 10$, $Si:N > 1$ であれば窒素制限, $Si:P < 10$, $Si:N < 1$ であればケイ素制限とした.

2005年の循環期をみると (Fig. 33), 各地点とも $N:P$ 比は 10~22 の範囲にあり, ケイ藻プランクトンの体内組成とほぼ近い値をとっている. また $Si:N$ 比をみると, Stn. A6 は相対的に高い値を示し, 他の地点は 2 前後であったことから, いずれの地点においてもケイ酸塩は豊富に存在していたといえる. ただし, Kudo and Matsunaga (1999) や原島 (2003) によると, ケイ酸塩の要求は窒素の 1~3 倍程度であることを示しており, それらによれば, Stn. A6 を除く他の地点のケイ酸塩は過剰とはいえない. 成層期では $Si:N$ 比は 6~30, $Si:P$ 比は > 22 となり, 硝酸塩+亜硝酸塩とリン酸塩に対してケイ酸塩が豊富に存在し, ケイ酸塩は当水域では制限因子になり難いと判断で

きる. $N:P$ 比に注目すると, Stn. A6 では $N:P$ 比 10 程度であるものの, 他地点は $N:P$ 比 < 10 となって循環期に比べて低くなり, 特に土佐湾内の低下が著しい. 一般に海域の基礎生産はリンよりも窒素が制限的に作用し易い (Howarth, 1988). 日本近海においても, 広島湾のように相対的に窒素負荷の強まった閉鎖性内湾ではリン制限となる場合があるものの (山本ら, 2002), 黒潮影響下にある駿河湾 (鎌谷ら, 2000) や対馬暖流水の影響下にあり信濃川や阿賀野川が注ぐ新潟沿岸 (長田, 1994), さらに閉鎖性の強い矢野湾 (今井ら, 2000) などでも窒素が制限因子と考えられる事例が報告されている. 土佐湾西部浅海域及び足摺半島周辺海域も 6 月など一時的にリン制限下にあった可能性はあるものの (Fig. 23), 成層期では潜在的に窒素が制限因子となる環境下にあると考えられる.

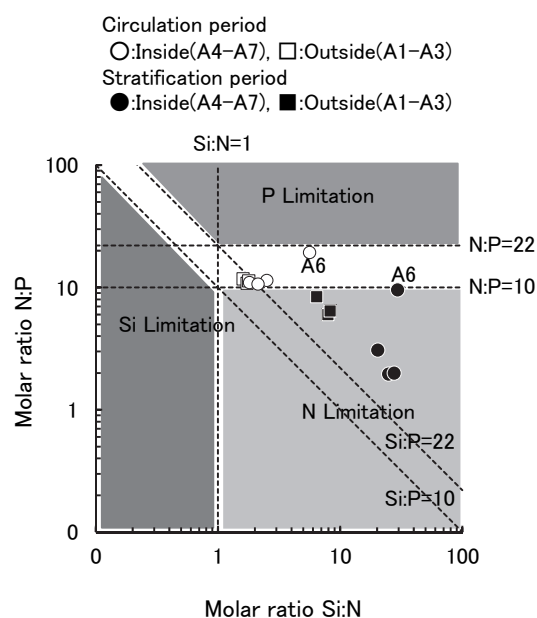


Fig. 33. Scatter diagram of average nutrient molar ratios in surface waters at sampling stations during the circulation period (Nov.-Apr.) and stratification period (May-Oct.) in 2005 (Nigi *et al.*, 2008). Each shaded areas represent the potential limiting nutrients based on the following criteria: P Limitation, if $Si:P > 22$ and $N:P > 22$; N Limitation, if $N:P < 10$ and $Si:N > 1$; Si Limitation, if $Si:P < 10$ and $Si:N < 1$ (Justic *et al.*, 1995). N, P and Si denote nitrate+nitrite, phosphate and silicate, respectively.

2006 年の場合 (Fig. 34), 循環期では Stn. P4 で高い N:P 比を示しており, その他の地点は全て N:P 比 10~22 の範囲にあった. 成層期に注目すると, 四万十川河口から東方向に位置する 3 地点 (Stns. P4, A6, A10) は N:P 比 22 以上となり, リンが不足し易い状況と推測される. その他の地点をみると, 河口の北側では, 2005 年と同様に N:P 比が低く窒素制限下にあると考えられ, 河口の南側の地点では N:P 比は 10~22 の範囲にあり, Stn. A5 では 2005 年に見られた窒素制限が解除されている状況を示した. 以上のように, 四万十川の流量が増加した場合には, N:P 比が高い四万十川水の影響の及ぶ範囲が拡大し, その河川プルーム内において土佐湾の潜在的な窒素制限を解消すると考えられる. また, 河口に近い水域においては, N:P 比が 22 を超えるものの, Fig. 29 に示したように, 植物プランクトンの増殖を制限しない栄養塩が存在するため, 基礎生産性は維持されると考えられる.

芳村・工藤 (2003) は噴火湾の春季珪藻ブルーム終焉後の融雪期において, 高い N:P 比と高濃度のケイ酸塩を含む河川が湾内へ注ぎ込み, それが噴火湾の新生産に関与していることを示している. 本章における土佐湾西部浅海域においても, 四万十川が有する高い N:P 比や高濃度のケイ酸塩の供給は, 土佐湾の春季ブルームが終焉したと考えられる 4 月以降の新生産に関与している可能性が示唆される. 2006 年には四万十川から供給される栄養塩が 2005 年よりも広範囲に及び, このことは土佐湾において梅雨以降の降雨に伴う栄養塩の供給が, 潜在的に貧栄養な当水域の新生産を促す機能を果たしていることを示唆するものである.

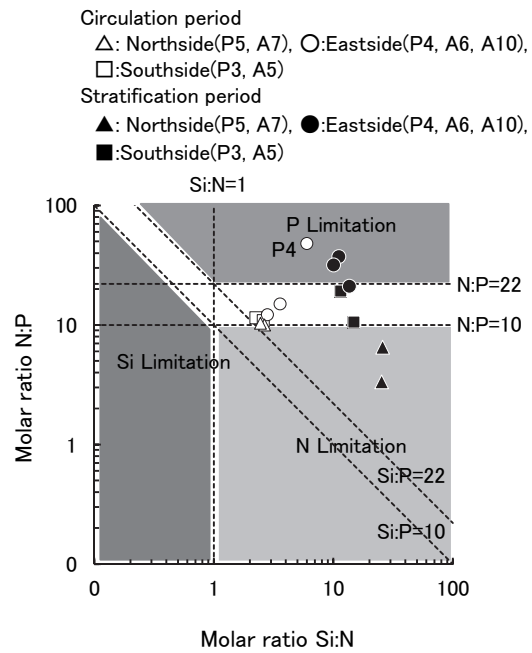


Fig. 34. Scatter diagram of average nutrient molar ratios in surface waters at sampling stations during the circulation period (Nov.-Apr.) and stratification period (May-Oct.) in 2006. Each shaded areas represent the potential limiting nutrients based on the following criteria: P Limitation, if $Si:P > 22$ and $N:P > 22$; N Limitation, if $N:P < 10$ and $Si:N > 1$; Si Limitation, if $Si:P < 10$ and $Si:N < 1$ (Justic *et al.*, 1995). N, P and Si denote nitrate+nitrite, phosphate and silicate, respectively.

5) 鉛直方向への影響

Stn. A6における栄養塩の鉛直分布は (Fig. 31) , 河川起源の栄養塩の鉛直的に及ぶ範囲が表層付近に限定され, また河川起源とは異なる真光層への栄養塩供給が生じていることを示唆している. 鉛直分布を観測した 2007 年 4 月から 2008 年 3 月の間では, 2007 年 7 月の栄養塩供給量が多く, 硝酸塩+亜硝酸塩とリン酸塩については 2005 年からの約 3 ヶ年に亘る観測の中でも最多と推定され, またその時の表層塩分からも相対的に河川水の影響が強い状況下での観測であったと考えられる. そのような状況下で硝酸塩+亜硝酸塩, リン酸塩とも河川起源と想定される濃度の上昇は表層付近に限定され, リン酸塩では水深 1 m 以深, 硝酸塩+亜硝酸塩では水深 2 m 以深で, Justic *et al.* (1995) によるケイ藻プランクトンの増殖に対して不十分と考えられる水準まで急激に濃度が低下している .

底層付近に注目すると, クロロフィル *a* は概ね $0.5 \mu\text{g L}^{-1}$ 以上で, $2.5 \mu\text{g L}^{-1}$ 以上に達する状況も見られることから, 当該地点では海底面まで基礎生産に必要な光量が得られていると判断できる. 従って, 2007 年 5 月と 2008 年 3 月の観測において, 底層で高濃度に検出された栄養塩は, 当該地点における分解によって再生産されたものではない. 土佐湾周辺の日向灘・豊後水道及び紀伊水道では, 大陸斜面から大陸棚に向かって低水温の栄養塩に富んだ水塊が底層を進入する状況が確認されている (松田ら, 1995; 笠井ら, 2001; 速水ら, 2006) . Stn. A6 では底層から上層に向かって濃度が低下しているため, 底層に存在した栄養塩は河川起源とは考え難く, 沖合から進入した可能性が高く, 沿岸湧昇の発生を示唆している.

IV 土佐湾西部湾口部における栄養塩と植物プランクトン量の鉛直変化

前章では、成層期の土佐湾西部浅海域において、四万十川の影響の有無により、植物プランクトン量に差が生じる状況が確認された。しかし、植物プランクトン量が増加したのは四万十川河口に近い水域の表層付近に留まり、広範囲に及ぶ状況は認められなかった。この結果は河川だけの栄養塩供給では当該水域の生物生産を支えるには不十分であることを示しており、その一方で、常時ではないものの栄養塩が豊富な水塊が底層付近に確認された。足摺岬周辺の海底には、足摺岬沖を南下する当該水域最大規模の足摺海底谷をはじめ、合計 10 本の海底谷が刻まれており、湧昇が発生する可能性が高い水域と考えられる。本章では、それら海底谷群のうち最も沿岸部まで刻み込む四万十海底谷に注目し、海底谷周辺の栄養塩濃度とクロロフィル *a* 量の鉛直分布を調べ、湧昇発生の有無と基礎生産の応答、さらに風向風速及び黒潮流路といった湧昇発生条件について検討した。

1. 材料と方法

1) 試料の採取時期と採取地点

現地海洋観測と採水は、四万十海底谷内 (Stn. A16, 水深約 300m)、海底谷先端部 (Stn. A15, 水深約 200m)、海底谷と四万十川河口を結んだ線上の陸棚域 (Stn. A14, 水深約 100m) の計 3 地点で (Fig. 35)、2010 年の四季 (1 月, 5 月, 8 月, 11 月) を対象として計 4 回行なった。各地点の採水層は表層, 水深 10m 層, 50m 層, 100m 層, 200m 層 (Stn. A15 と Stn. A16)、300m 層 (Stn. A16) で、Stn. A14 は 4 層, Stn. A15 は 5 層, Stn. A16 は 6 層とした。

2) 現地観測及び試料の採取, 分析方法

現地観測は多筒採水器付き CTD センサー (JFE アドバンテック社製) により水温, 塩分, クロロフィル *a* について, 表層から海底面まで 1m 間隔で測定した。採水作業は前述の多筒採水器付き CTD センサーを使用し, 所定の水深で現地観測と同時に 1 L 採水した。試水は洗浄済みのポリエチレンボトルに集め, 調査終了まで冷蔵保存した。分析項目は硝酸塩+亜硝酸塩, リン酸塩, ケイ酸塩の各栄養塩とした。試水は採取後 12 時間以内に Whatman GF/C フィルターを用いてろ過し, ろ液を栄養塩分析に供した。前章までと同様に, ろ過後, 速やかに Parsons *et al.* (1984a) に従って, 硝酸塩+亜硝酸塩, リン酸塩, ケイ酸塩をそれぞれ

れ比色定量した.

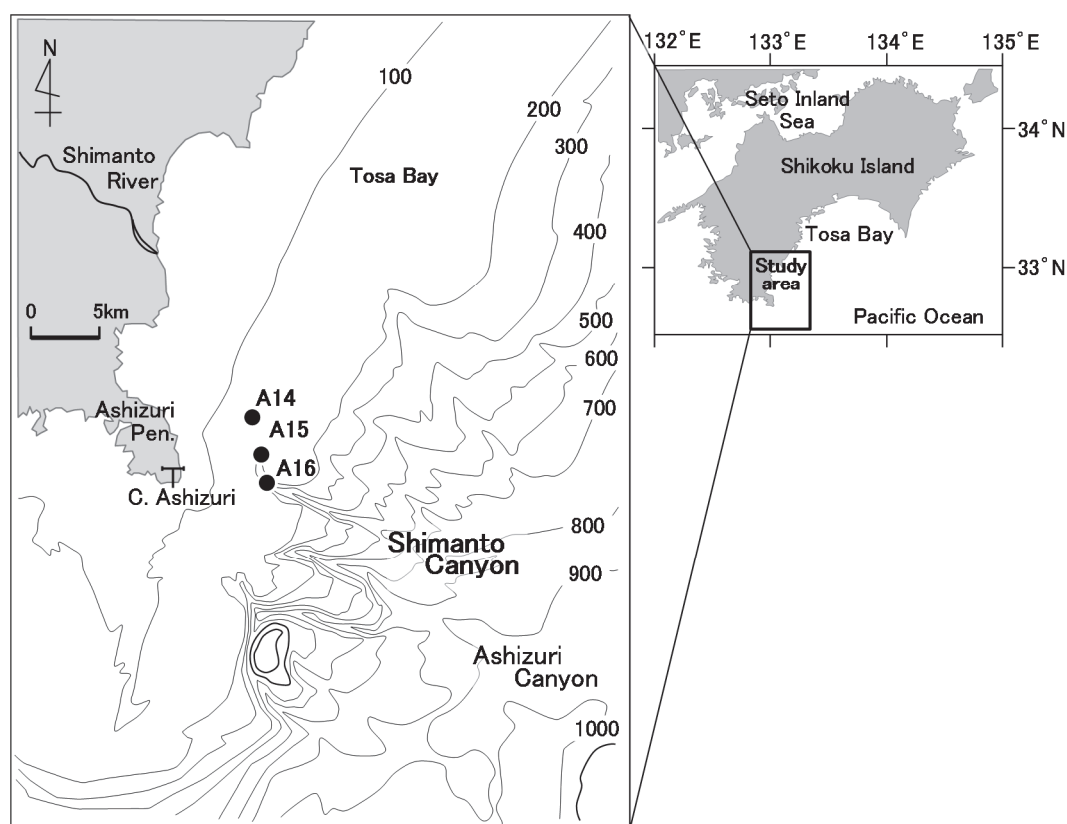


Fig. 35. Location of survey stations (Stns. A14–A16: closed circles) in western Tosa Bay with bottom topography. Inset shows the location of the main map relative to Shikoku Island and Tosa Bay (Nigi *et al.*, 2016). Solid lines are bathymetric contours and numbers show the depth in meters. Map symbol at C. Ashizuri denotes meteorological station.

3) 湧昇発生に関連する情報収集

湧昇発生に対する風成効果を検討するため、気象庁ウェブサイト 気象統計情報 (<http://www.jma.go.jp/jma/index.html>) より調査地点近傍の足摺岬観測所における毎時の風向風速データを収集した。伊豆諸島 (Takahashi and Kishi, 1984) や伊予灘 (Yanagi, 1985) では、即日～5 日程度の短期間でエクマン輸送が生じる方位の風が 2 日間ほど連吹した際に湧昇が発生しており、本章におけるデータの解析期間は、それらの事例を参考として観測日前 5 日間 (観測日含む) とした。さらに黒潮流路による湧昇発生への関与を検討するため、海上保安庁ウェブサイト 海洋速報&海流推測図 (<http://www1.kaiho.mlit.go.jp/jhd.html>) を参照し、各観測時における黒潮流路及び黒潮流軸までの距離を調べた。

2. 結果

1) 水温と塩分の鉛直分布

各地点の各季における水温と塩分の鉛直分布を Fig. 36 に示した. 各地点の表層付近の水温は 8 月が相対的に高温で, 各地点の水面 (水深 0m) の水温は 27.2~28.6 °C に達した. 8 月の各地点では表層から水深 70m 層の範囲で 7.5~9.3 °C の水温差を示し, 水温躍層が形成されていた. 1 月は鉛直混合が活発で, 各地点とも表層から水深 110m 層までほぼ一様水温 (17.0~17.9 °C) を示した. 最深部となる Stn. A16 の 300m 層における各季節の水温は 9.0~9.6 °C の範囲で, 各観測時の最低水温を示した. 各季節の水深 100 m 以深の水温分布を比べると, 8 月の Stn. A16 では相対的に底層の冷水塊 (9~18 °C 程度) の分布範囲が上層側へ拡大している状況が認められた. それにより, Stn. A16 の水深 80 m 層の水温は 1 月と同等 (18.0 °C) であり, 水温躍層下まで相対的に低水温帯が分布する状況が見られた. 1 月, 5 月, 11 月の塩分は 34.5 psu 前後 (34.3~34.6 psu) で変動し, 明瞭な鉛直変化は見られなかった. 一方, 8 月の塩分は 50~300 m の間では他季と大差ない状態にあったものの, それ以浅の塩分は相対的に低く (31.9~34.5 psu), 塩分躍層の形成も見られた.

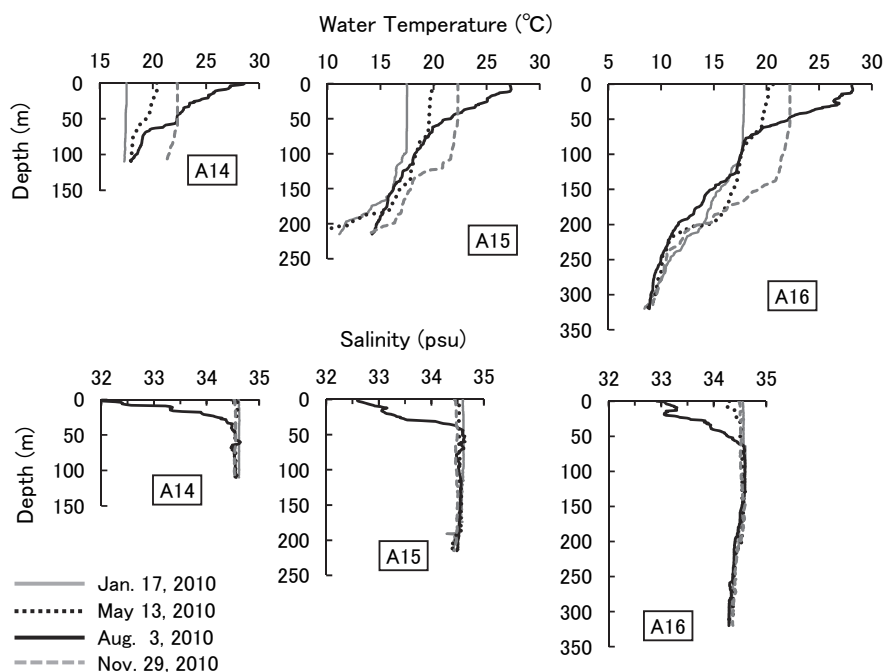


Fig. 36. Vertical distribution of water temperature (top) and salinity (bottom) at Stns. A14–A16 in western Tosa Bay in Jan., May, Aug. and Nov. 2010 (Nigi *et al.*, 2016). Water temperature and salinity were measured at 1 m intervals from the surface to the bottom layer at each station using a CTD

2) 栄養塩の鉛直分布

各地点における各栄養塩濃度の鉛直分布は、各季節とも水深 0~50 m の間で相対的に低濃度であり、100m 層から濃度上昇が見られ、深度が増すとともに高濃度となる傾向を示した (Fig. 37) .

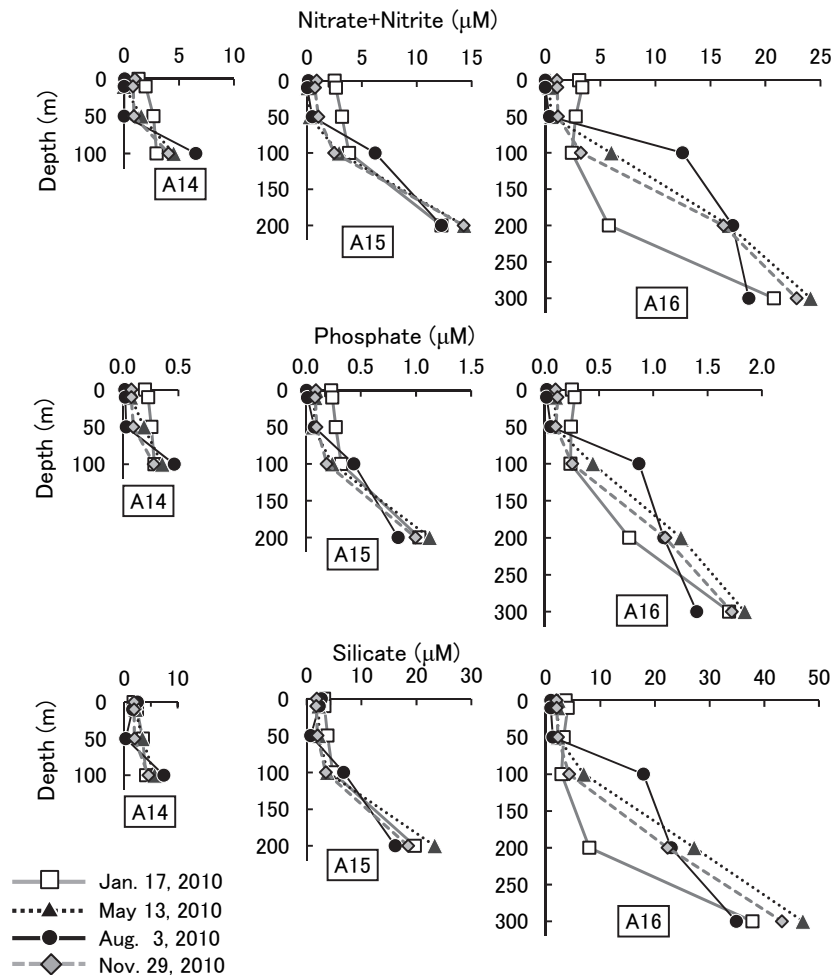


Fig. 37. Vertical distribution of nitrate + nitrite (top), phosphate (center), and silicate (bottom) concentrations at Stns. A14–A16 in western Tosa Bay in Jan., May, Aug., and Nov. 2010 (Nigi *et al.*, 2016) .

各栄養塩の最高値は各季節とも Stn. A16 の水深 300m 層で観測し、硝酸塩+亜硝酸塩濃度は 18.5~24.1 μM (年平均 21.5 μM)、リン酸塩濃度は 1.40~1.84 μM (年平均 1.67 μM)、ケイ酸塩濃度は 34.9~47.1 μM (年平均 40.8 μM) の範囲で変動した。栄養塩濃度を季節間で比べると、0~50 m 層では各栄養塩とも 1 月が相対的に高濃度であり、硝酸塩+亜硝酸塩濃度は 2~3 μM (Stns. A14-A16 の 0~50m 層の平均 2.61 μM)、リン酸塩濃度は 0.2~0.3 μM (同平均 0.245 μM)、ケイ酸塩濃度は 3~4 μM (同平均 3.21 μM) の範囲で存在した。

他の三季の0~50 m層では、概ね硝酸塩+亜硝酸塩濃度が1 μM 以下、リン酸塩濃度が0.1 μM 以下、ケイ酸塩濃度が3 μM 以下の水準となり、8月に最も低下した。特に硝酸塩+亜硝酸塩濃度では、枯渇状態（検出限界以下）にある地点も見られた。100~300 m層では各栄養塩とも8月の分布が他季と異なり、海底付近の高濃度層の分布が上層側に拡大している状況を示した。特に海底谷が位置する Stn. A16 の100m層の濃度は相対的に高く、それぞれ他の季節の2~5倍（硝酸塩+亜硝酸塩）、2~4倍（リン酸塩）、3~6倍（ケイ酸塩）存在した。これら8月の栄養塩の鉛直分布は前述した水温の冷水塊（9~18 $^{\circ}\text{C}$ 程度）の上昇に対応し（Fig. 26）、高濃度の栄養塩が躍層下まで分布した状況を示している。

3) クロロフィル *a* の鉛直分布

各季節のクロロフィル *a* 量は水深70~100 m以深で低下する傾向が見られ（Fig. 38）、当水域の真光層はそれ以浅となっていた。各季節のクロロフィル *a* 量は、11月を除いて各地点とも亜表層で相対的に高濃度となる傾向が見られ、1月は30 m層、5月は35~55 m層、8月は45~60 m層に各地点の極大層が出現した。1月、5月、11月の真光層の最大クロロフィル *a* 量は、それぞれ0.6 $\mu\text{g L}^{-1}$ (Stn. A16)、0.7 $\mu\text{g L}^{-1}$ (Stn. A14 及び Stn. A15)、0.5 $\mu\text{g L}^{-1}$ (Stn. A14) であった。一方、8月のクロロフィル *a* 量をみると、0~40 m層は他の季節と同程度（0.1~0.8 $\mu\text{g L}^{-1}$ ）であったものの、水温躍層下の50 m層付近のクロロフィル極大層では、Stn. A15 の水深50 mで年最高値となる3.2 $\mu\text{g L}^{-1}$ を観測した。

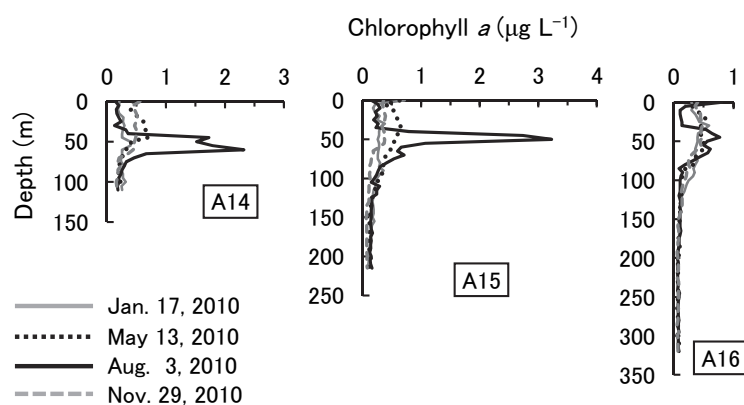


Fig. 38. Vertical distribution of chlorophyll *a* concentrations at Stns. A14–A16 in western Tosa Bay in Jan., May, Aug. and Nov., 2010 (Nigi *et al.*, 2016). Chlorophyll *a* concentrations were measured at 1 m depth intervals from the surface to the bottom layer at each station using a CTD profiler.

4) 風向風速と黒潮流路

調査地点近傍の足摺岬における各観測日前 5 日間 (観測日含む) の風向及び風速をみると (Fig. 39) , 1 月は風速 $2\sim 6\text{ m s}^{-1}$ の N~NW 風, 5 月は風速 $2\sim 9\text{ m s}^{-1}$ の NE~E 風, 8 月は調査日における一時的な NNW 風を除くと風速 $2\sim 7\text{ m s}^{-1}$ の WSW~W 風, 11 月は $1\sim 3\text{ m s}^{-1}$ の N 風が卓越し, 連吹していた.

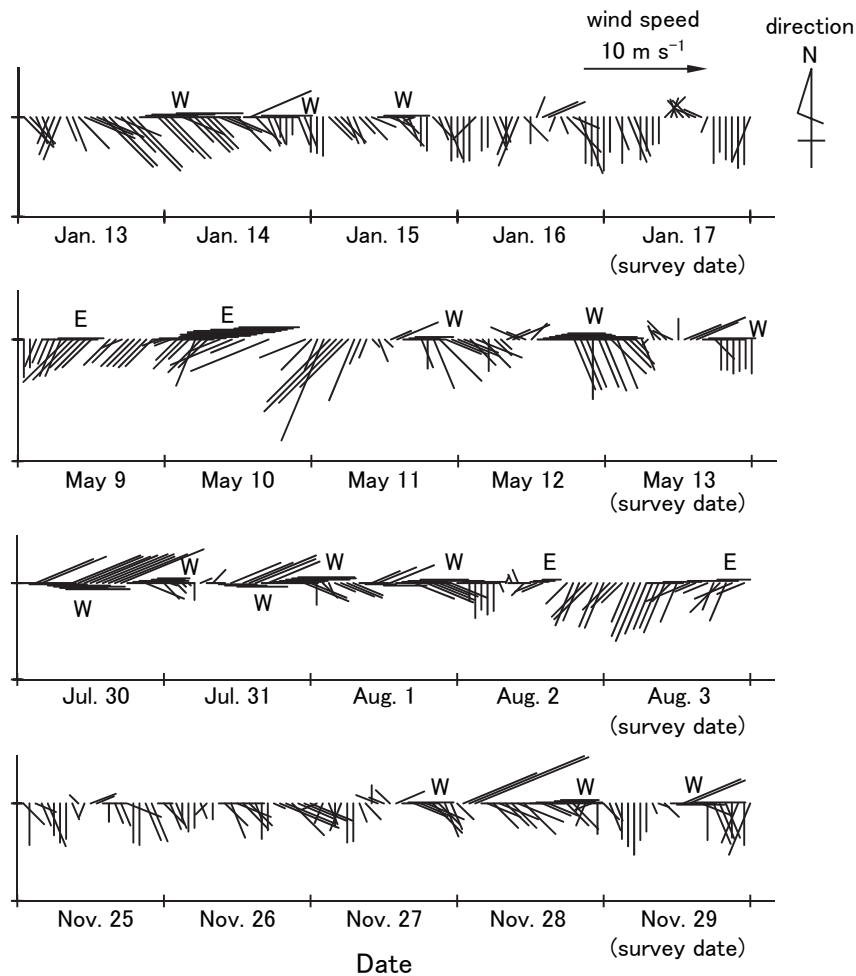


Fig. 39. Time series of hourly wind vectors observed at Cape Ashizuri for 4 days prior to and on the day of each survey (Nigi *et al.*, 2016) . Wind direction and velocity data at Cape Ashizuri was obtained from the cited website of the Japan Meteorological Agency. E and W denote easterly and westerly wind direction, respectively.

各観測時における黒潮流路及び黒潮流軸までの距離を示すと (Fig. 40) , 1月, 5月, 11月の黒潮流軸は足摺岬から 30~35 海里の距離にあり離岸していた. 一方, 8月の黒潮流軸は足摺岬から 15 海里の距離で接岸しており, 他の三季の流路と異なる状況にあった.

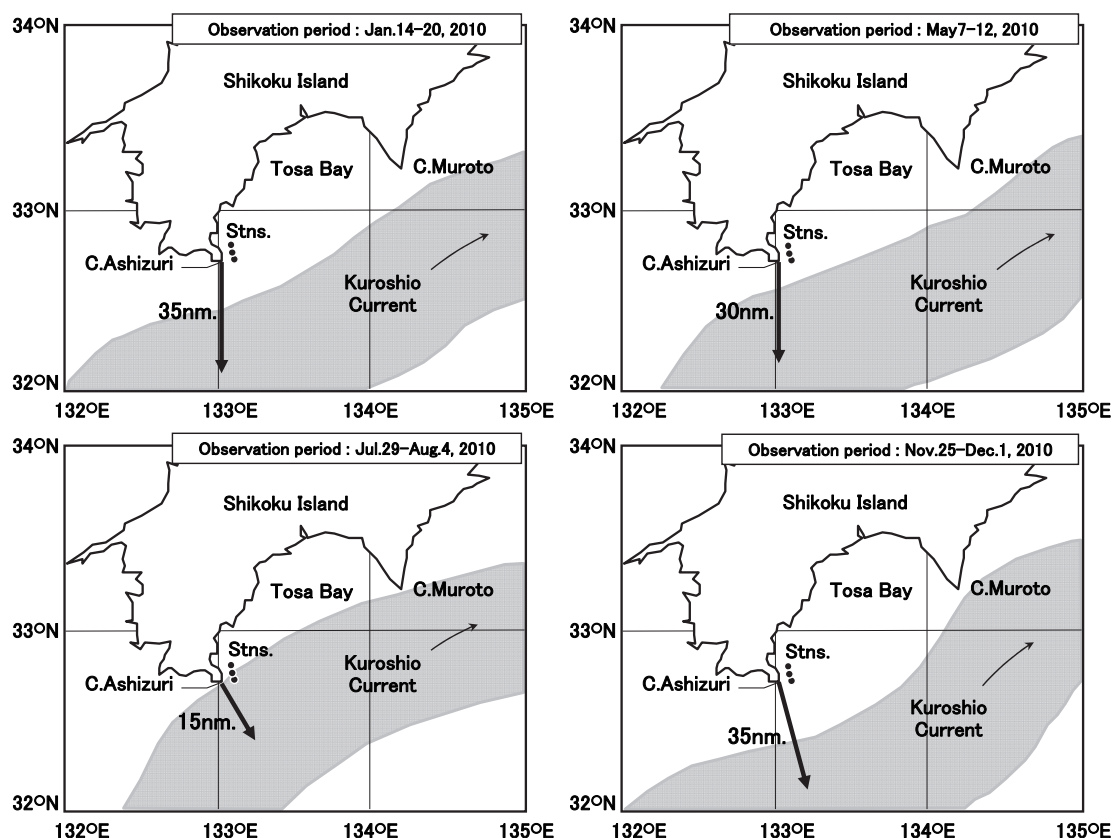


Fig. 40. The Kuroshio Current path off Shikoku Island and the distance (nautical miles abbreviated as nm.) from Cape Ashizuri to the Kuroshio Current axis around each survey (Nigi *et al.*, 2016). The position of the Kuroshio Current was obtained from the cited website of the 5th Regional Coast Guard Headquarters, Japan Coast Guard.

3. 考察

1) 栄養塩濃度とクロロフィル *a* 量

真光層と考えられる 0~50 m 層の各観測地点の栄養塩濃度は, 各栄養塩とも 1 月が相対的に高濃度であった. 水温の鉛直分布より (Fig. 36) , 1 月は 0~100 m 層で鉛直混合が生じており, 無光層で再生産された栄養塩が冬期鉛直混合によって上層側へ拡散されたと考えられる. 前章で示したように, Justic *et al.* (1995) より, 珪藻プランクトンの増殖を制

限する栄養塩の水準について、無機態窒素 $1 \mu\text{M}$ 、リン酸塩 $0.1 \mu\text{M}$ 、ケイ酸塩 $2 \mu\text{M}$ を目安とすると、1月の0~50 m層の各栄養塩濃度はその指標値よりも高濃度であり、増殖可能な栄養塩濃度が存在していたと判断できる。一方、他の三季の各地点の0~50 m層における栄養塩濃度は概ね Justic *et al.* (1995) が示した水準以下の値を示し、特に8月では貧栄養な状態になっていた (Fig. 37)。8月の Stns. A14 - A16 における0~50 m層の各栄養塩の平均値の存在比は N:P:Si = 4:1:48 となり、相対的に窒素が不足し (Justic *et al.*, 1995)、前章の浅海域と同様に窒素が制限因子として作用していたと判断できる。ただし、8月の50 m層の栄養塩は、同一深度でクロロフィル *a* 極大が見られたため (Fig. 38)、植物プランクトンによる栄養塩吸収によって低濃度となっていたと判断できる。

本章におけるクロロフィル *a* 量の最大値は表層部の栄養塩が低水準であった8月の Stn. A15 の亜表層 (50m 層) における $3.2 \mu\text{g L}^{-1}$ であり (Fig. 38)、Takahashi *et al.* (1985) による足摺岬沖のクロロフィル *a* 量の観測値 ($0.2\sim 0.4 \mu\text{g L}^{-1}$) に比べて明瞭に高い値を示した。また前章では、2005年に観測した成層期 (5~10月) における四万十川河口沖 3 km 地点の表層 (塩分 30.4~33.7) のクロロフィル *a* 量は、四万十川の影響が最も強く及んだ際に (塩分 30.4)、栄養塩濃度の上昇を伴って最大値 $1.4 \mu\text{g L}^{-1}$ を観測した。観測時期や頻度、観測場所の観点から厳密な比較は困難なものの、本調査における8月観測時の亜表層の最大値は前章の最大値の2倍以上高濃度、また Takahashi *et al.* (1985) による足摺岬周辺のクロロフィル *a* 量に対しても8倍以上高濃度で、過去の当該水域周辺の水準と比べて高い値を示し、特別な栄養塩供給があったことを示唆している。

2) 湧昇発生の有無と効果

本章における8月の表層付近の栄養塩濃度は低く、またクロロフィル *a* 量も決して高値ではなかったことから、四万十川のような土佐湾に注ぐ河川からの栄養塩供給によって亜表層のクロロフィル *a* 量が上昇したとは考え難く、湧昇が発生していた可能性が考えられる。8月の Stn. A16 における100~300 m層の各栄養塩濃度の鉛直分布をみると、他の三季に比べて水深による濃度差が小さく、かつ100 m層の濃度は高い水準にあった。ここで8月の水温分布をみると、底層の300 m層付近から130 m層まで他の3季に比べて低水温 ($9.0\sim 16.5 \text{ }^{\circ}\text{C}$) であり、それより上層も真光層と考えられる80 m付近まで冬季の1月とほぼ同水温 ($16.5\sim 18.0 \text{ }^{\circ}\text{C}$) であった。市川・広田 (2004) が土佐湾中部において夏季に湧昇を検出した際の水温も、 $18 \text{ }^{\circ}\text{C}$ を上限とする水塊が亜表層まで上昇しており、

このような水温分布から8月は湧昇によって下層から栄養塩が真光層にもたらされたと考えられる。

土佐湾西部海域の真光層に供給される栄養塩の起源として海底と河川に注目し、海底谷底層 (Stn. A16 の 300 m 層) の栄養塩の年平均値について、土佐湾に最大の淡水量を供給する四万十川の下流部における栄養塩濃度の観測結果 (2005 年 1~12 月の年平均値) と比べると (Fig. 41), ケイ酸塩は四万十川の 1/3 程度であったものの、当該海域の制限因子と考えられる硝酸塩+亜硝酸塩は 1.5 倍, リン酸塩は 19 倍ほど高濃度であり、海底谷内のケイ酸塩を除く栄養塩は河川水以上に豊富に存在していた。その海底谷底層の栄養塩濃度の年平均値の存在比は N:P:Si=13:1:24 であり、この比は良く知られるケイ藻プランクトンの体内組成に類似した (Redfield *et al.*, 1963 ; Libes, 1992) 。 広田ら (2002) によれば土佐湾の植物プランクトン相はケイ藻類が中心であったことから、以上のことは、海底谷からの湧昇が土佐湾西部海域の基礎生産を向上させる栄養塩供給のメカニズムとして、重要な役割を果たしていることを示している。

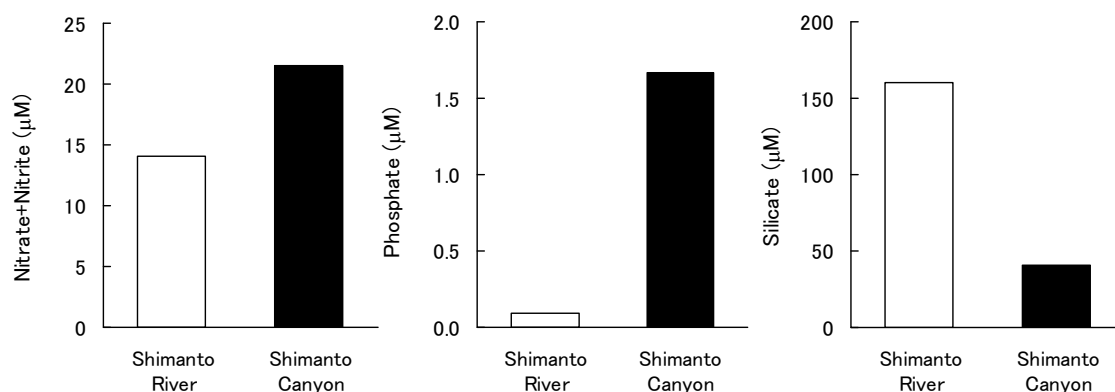


Fig. 41. Comparison of annual average of nutrient concentrations between Shimanto Canyon at a depth of 300 m and the lower reaches of the Shimanto River (Nigi *et al.*, 2016) . Nutrient concentrations at the lower Shimanto River were investigated monthly in 2005 (NIGI *et al.*,

前述の8月に観測されたクロロフィル *a* 量の最大値は、80 m 以深で低水温化が観測された Stn. A16 ではなく Stn. A15 の垂表層であり、当該地点の 80~200 m 以深の水温 (14.7~19.2 °C) は Stn. A16 の同水深の水温 (11.6~18.0 °C) に比べて高かった。Takahashi *et al.* (1980) 及び才野 (1989) による伊豆諸島周辺海域の湧昇の観測事例によると、湧昇が生じている水域では低水温、高栄養塩、低クロロフィル *a* となり、そこから離れた場所に周囲との水温勾配が小さい高クロロフィル *a* 水塊が存在している。この高クロロフィル *a*

水域は古い湧昇水塊と考えられ、湧昇発生後、時間の経過とともに移流し、その間に植物プランクトンの増殖応答が生じた状況を示している。通常、植物プランクトン群集が2倍に増殖するのに1日以上時間を要し (Parsons *et al.*, 1984b) , 伊豆諸島の事例では湧昇発生から植物プランクトンのブルームが形成されたのは3日後と報告されている (Furuya *et al.*, 1986; 古谷, 1989) . 以上のことを踏まえると、本調査における Stn. A15 の高クロロフィル *a* 分布域も数日前の湧昇水塊が移流したものと推測される。

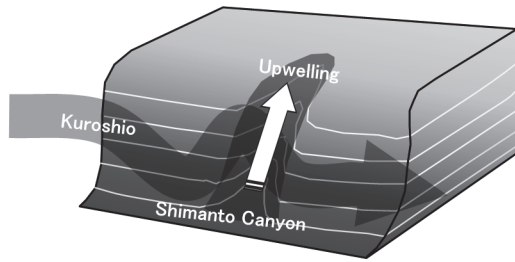
3) 湧昇発生メカニズム

湧昇の主要な成因としては風成効果と地形性効果が良く知られ、日本周辺海域でも両者を要因とする局地性湧昇が報告されている (續・中野, 1986) . 当対象水域には足摺岬や海底谷が存在することから、海岸及び海底地形による地形性湧昇が生じやすい環境にあるといえる。ただし、本章では常時、当水域で湧昇が発生していたわけではないため、風や流況など変動する環境要素の条件が整った際に、地形との複合効果により湧昇が生じると推測される。本章の対象水域である足摺半島の土佐湾西部海域側の海岸線はほぼ N-S 向きに走向し、湧昇が発生する沖へのエクマン輸送 (表層水の E 向きへの輸送) が作用する風の方向は S 風が卓越した場合と考えられる。調査地点近傍の足摺岬における観測日前5日間 (観測日含む) の風速及び風向より、8月に S 風が卓越する状況は見られなかった (Fig. 39) . 従って、湧昇が発生した8月では風成効果によって湧昇が誘発された可能性は低い。

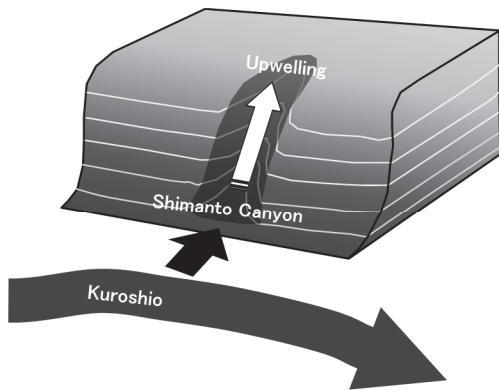
過去の土佐湾及びその周辺海域における湧昇の発生では、例えば土佐湾中央部における黒潮接岸時の左旋環流の発達 (市川・広田, 2004) , 豊後水道における黒潮接岸時の陸棚下層水の押し上げ (兼田ら, 1996) , 紀伊水道における黒潮離岸時の陸棚下層水の侵入 (笠井ら, 2001) のように黒潮流動との関連が示唆されている事例が多い。Fig. 40 に示した各観測時における黒潮流路及び黒潮流軸までの距離をみると、湧昇が認められた8月のみ黒潮流軸は足摺岬から15海里的距離で接岸していた。本調査における黒潮接岸時の観測が8月の1回のみであり再現性の点で課題が残るものの、前述の現象は黒潮流路変動が四万十海底谷の湧昇の発生に関与し、接岸時に生じる可能性を示唆するものである。

以上のことを踏まえ、本水域で発生した湧昇及び栄養塩供給のメカニズムとして3つのパターンを推測した (Fig. 42) .

i) Strong flow passing over Shimanto Canyon creates turbulence and vertical motion of the water.



ii) Bottom waters in Shimanto Canyon are forced to rise along the steep-sided slope.



iii) Strong flow to the east produces an eddy in the lee side of Cape Ashizuri, where Shimanto Canyon is located on the sea bottom.

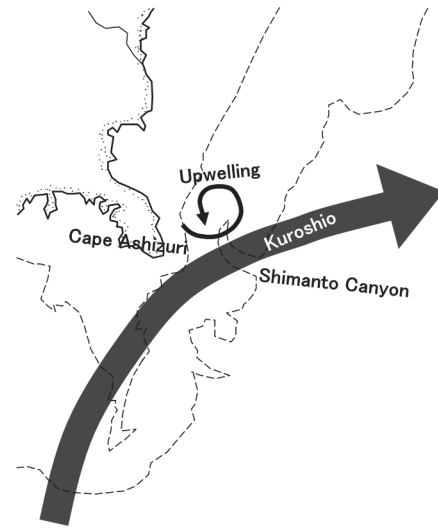


Fig. 42. Hypotheses of upwelling system in Shimanto Canyon with the movement of the Kuroshio Current to the shore. Sketch of submarine canyon drawn in pattern i) and ii) is based on Allen *et al.* (2001).

- i) 黒潮接岸時には四万十海底谷が刻まれている大陸棚外縁付近の流れが強くなり、大きな水塊の擾乱を誘発したため、湧昇した。
- ii) 黒潮が接岸する際に海底谷内の水塊が陸側方向への圧力を受け、急斜面上を押し上げられた。
- iii) 黒潮接岸時に足摺岬先端で東向き強い流れが生じ、流れの下流側にあたる土佐湾西部湾口の四万十海底谷付近で渦流が発生し、湧昇した。

以上に示したように、i)とii)の場合は海底谷の存在が湧昇の発生を促したと考えられ、一方、iii)の場合は海岸地形効果が湧昇の主要因となり、その結果として海底谷内の豊富な栄養塩が真光層に供給されたと考えられる。

海底谷の存在が湧昇に関与している場合、当該調査水域周辺には四万十海底谷を含めて少なくとも10本の海底谷が刻まれ、黒潮接岸時の黒潮流路はこの近辺を通過すること

から、接岸時には複数の海底谷から多量の栄養塩が真光層に添加される可能性がある。四万十海底谷の南南西側（すなわち黒潮流路における下流側）には当該水域における最大規模の海底谷である足摺海底谷が存在していることから、前述した四万十海底谷先端部 (Stn. A15) の高クロロフィル *a* 水塊は四万十海底谷由来ではなく、足摺海底谷で湧昇し、黒潮の強い流れによって運ばれてきた水塊である可能性も考えられる。

V 総合考察

1. 四万十川から供給される栄養塩が河口域から浅海域の基礎生産に及ぼす影響

外洋域の基礎生産は主に窒素が制限的に作用し (Howarth, 1988), 日本近海の開放性が高い水域でも窒素が基礎生産を左右する事例が報告されている (e.g. 長田, 1994). その一方で, 本邦では DIN:DIP 比が高い河川が多く, リンが基礎生産に対して制限的に作用する場合もある (藤原・駒井, 2009). 陸水の影響を受ける閉鎖性水域で養殖されるアマノリ属の場合は, 河川の栄養塩特性や養殖地の地理的条件等によって, 窒素が制限的に作用する場合とリンが制限的に作用する場合に分かれる (藤原・駒井, 2009). 四万十川河口域に生育するスジアオノリは, 本研究によって生育地の上流側と下流側で藻体内 N:P 比が異なる結果が得られ, 上流側は四万十川, 下流側は土佐湾の栄養塩比の影響を受けていた. スジアオノリが最大藻体長を示す冬季の土佐湾は, 鉛直混合によって植物 (ケイ藻) プランクトンの増殖に足る濃度の栄養塩が, DIN:DIP 比 10~20 程度で表層まで分布し, 河口域に浸入する. それに対して, 冬季の四万十川では DIP が土佐湾よりも低濃度で, DIN:DIP 比 (180~470) が高比率の水が河口域に供給される. このため上流側では DIP が制限因子となって DIN の吸収にも影響を及ぼし, DIP 濃度の低下時にはクロロフィル *a* 含有量が大きく減少する淡緑色化を招く可能性が考えられた. その一方で, 成層期の土佐湾は DIN の方が枯渇し易く, それが植物プランクトン生産を制限するため, 四万十川の高い DIN:DIP 比は成層期の土佐湾西部沿岸域に対して, 窒素制限を解除する役割を果たしている (Fig. 33a). さらに四万十川には硝酸塩+亜硝酸塩に対して 10 倍のケイ酸塩が存在し, 土佐湾の基礎生産の主体となるケイ藻プランクトンの栄養塩要求に対して, 十分量のケイ酸塩を供給している. ただし, 四万十川の河川プルームは広範ではなく, 特に本研究で示した 2005 年の夏季渇水のような状況では, 栄養塩の供給は河口地先に限定されると考えられる.

本研究では対象としなかったものの, 河川淡水域の基礎生産に注目すると, その主体は河床礫に付着するケイ藻類とラン藻類で, これらは本邦を代表する河川の水産重要種のアユの主餌料となるなど河川の生物生産を支えている. 付着藻類生産と栄養塩との関係は, 前述したとおり, 深見ら (1994) 及び深見ら (2007) によって, 増殖速度と濃度もしくは現存量と濃度が逆相関にあることが示されている. これは付着藻類の生育状況によって河川の栄養塩濃度が変化することを示しており, 河口域及び沿岸海域の基礎生産者は河川で吸

収されなかった残余分を利用すると考えて良い。四万十川の場合，夏季はラン藻類が優占することから，流域で発生したケイ酸塩は河川では多くは吸収されず，成層化によって栄養塩が乏しい状態にある沿岸海域に供給され，ケイ藻プランクトンに利用される (Fig. 43a) . 一方，冬季は河川において付着ケイ藻の占める割合が高くなり，河川内でのケイ酸塩吸収量が増加するため，沿岸海域への供給量は減少する。ただし，冬季の土佐湾は，鉛直循環によってケイ藻プランクトンの増殖に必要な栄養塩は補給されると考えられる (Fig. 43b) . このように四万十川流域で発生する栄養塩は，河川域，河口域，沿岸海域へと流下する過程において，各水域の基礎生産の季節的消長と関係しながら，沿岸海域を含む流域圏に分配されていると考えられる。本研究で対象としなかった付着藻類については，アユ資源の減少が著しい四万十川では (東, 2010) ，栄養塩との相互関係の解明が重要な課題となる。

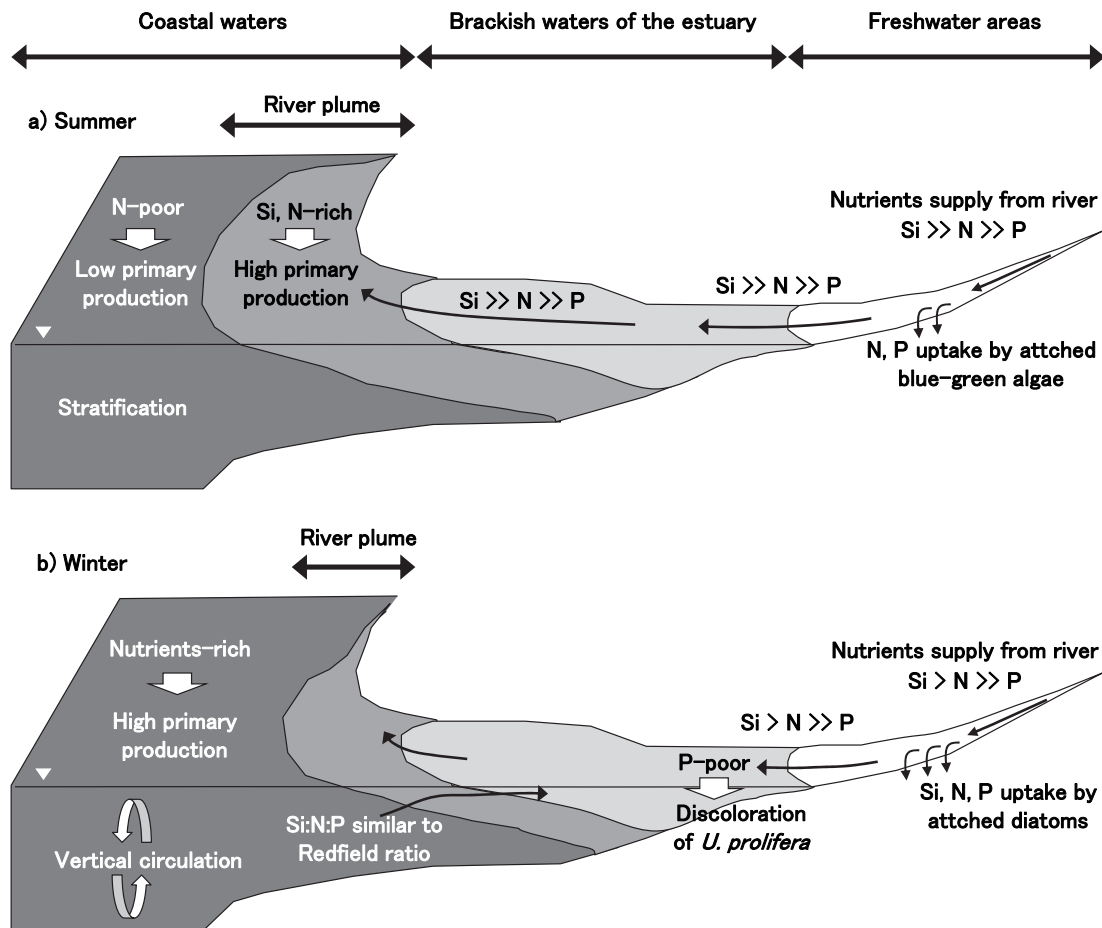


Fig. 43. Schematic chart of nutrients flow from the Shimanto River to the coastal waters in (a) summer and (b) winter. Sketch of estuary and the adjacent area drawn in pattern a) and b) is based on Fujiwara (2007).

四万十川河口域上流側のスジアオノリに対する DIP 不足について、2009 年の淡緑色化は顕著ではなく、2010 年、2011 年に見られた DIP 供給量の僅かな減少が、その発現に関与した可能性を示唆している。本邦におけるアマノリ養殖場では、閉鎖性水域で生じた富栄養化対策として排水規制が強化された結果、現在では貧栄養化し、色落ち現象が発生する事態となった(工藤・柳, 2014)。海域の貧栄養化は魚介類全体の生産量の減少にも影響を及ぼしたと考えられ、排水規制の緩和やダム放流の調整、施肥等の対策が部分的に実行されている(山本, 2014)。しかし、四万十川は「日本最後の清流」としての観光資源としての価値が高いことを踏まえると、人為的負荷を与える排水規制の緩和や施肥等の対策は望ましいとは言えず、例えば、遠藤ら(2011)が提案している内水面の水産資源の確保を見据えたダム・堰堤の水利用調整等について検討する価値があると考ええる。さらに深見ら(2007)は、仁淀川流域において降水、森林直下の湧水、及びその近隣の河川水の栄養塩濃度を測定し、森林土壌を通過した湧水の DIP が高濃度であったことを報告している。四万十川流域は人工針葉樹林が 70% の高い割合を占め、また Zhang *et al.* (2008) によれば、針葉樹林帯の方が広葉樹林帯よりも水域への DIP 供給量が少ないことが報告されている。樹林地からの単位面積あたりの DIP 供給量は農地や市街地に比べて顕著に低濃度ではあるものの(福島・張, 2008)、人工針葉樹林からの天然広葉樹林への樹種転換とそれによる土壌形成の促進は、四万十川流域に適したリンの補給対策と考える。

2. 土佐湾西部真光層への河川と湧昇による栄養塩供給

本研究における足摺半島西側から土佐湾西部浅海域における栄養塩の分布と季節変動から、海水の循環期には対象水域全域に表層部へ栄養塩が供給され、相対的に高いクロロフィル *a* 濃度が維持されていた。一方、成層期には四万十川河口地先を除いて基礎生産が抑制され、四万十川は潜在的に窒素制限にある当該水域への窒素供給源として機能していることが示された。ただし、その及ぶ範囲は広範ではなく、土佐湾西部沿岸海域の生物生産を支えるには不十分と考えられる。一方で、土佐湾西部海域の湾口部に形成されている四万十海底谷において、黒潮接岸時に湧昇による海底から真光層への栄養塩供給を確認し、亜表層におけるクロロフィル *a* 極大層が出現した。Fig. 31 に示したように四万十海底谷内と四万十川の栄養塩濃度は、ケイ酸塩を除いて海底谷内が高濃度で、特にリン酸塩の差は大きかった。

河川起源と湧昇による海底起源の栄養塩の供給量を比較した南カリフォルニア湾の事例によると、湧昇による DIN 供給は河川のその 180 倍であったことが報告されている (Howard, 2014) . また本邦では、湧昇との比較ではないものの、閉鎖性水域における窒素とリンについて陸起源と外洋起源の比率が推定されている。陸からの窒素及びリン負荷量が大きく、かつ閉鎖性が強い東京湾では陸起源の窒素とリンがそれぞれ 81%, 79% の高い割合を占めるものの (柳, 2016) , 瀬戸内海の場合, Yanagi and Ishii (2004) によれば外洋起源が窒素 72%, リン 81%, 速水ら (2004) も外洋起源が窒素 64%, リン 64% で、いずれも外洋起源が高い割合を占めることが示された。本研究では河川起源と海底起源の定量的な評価はできていないものの、四万十海底谷と四万十川の栄養塩濃度、及び湧昇時における亜表層のクロロフィル *a* 量と河川プルーム内のクロロフィル *a* 量の最大値の比較、土佐湾の開放性、さらに土佐湾よりも閉鎖性が強い瀬戸内海と、南カリフォルニア湾の河川起源と海起源の供給量の比較事例から、土佐湾西部沿岸海域においてバイオマスを高めるのは生物生産量への寄与は湧昇による栄養塩供給の寄与が大きいと考えられる。

本研究でも示したように、当該水域における湧昇は常に発生しているわけではない。従って、生物生産の維持・向上には、湧昇発生の頻度や持続期間が重要な要素となる。また、本研究で捉えられなかった冬季循環期に湧昇が生じた場合は、高濃度の栄養塩が表層付近まで拡散する可能性があり、春季ブルームのきっかけとなり得る。本研究で確認されたように黒潮接岸時を湧昇が生じる条件と考え、観測を行った 2010 年の足摺岬から黒潮流軸

までの距離を海上保安庁ウェブサイト (海洋速報&海流推測図) より整理すると (Fig. 44) , 公表された 243 日のうち流軸が 15 海里まで接岸したのは 8 日間に過ぎなかった。しかし、次いで近い 20 海里の距離は 65 日に及び、最も頻度が高かった。20 海里で湧昇が生じるとなれば 1 年の 1/4~1/3 が該当し、真光層への栄養塩供給に大きな役割を果たしていることになる。

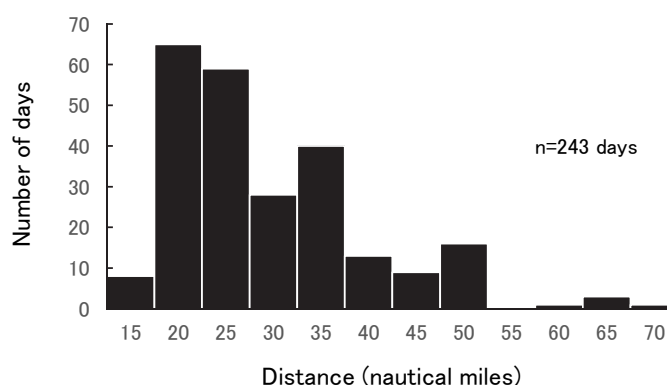


Fig. 44. Annual number of days of distance at 5 nautical miles intervals from Cape Ashizuri to the Kuroshio Current axis. The distance data was obtained from the cited website of the Japan Coast Guard.

一方、湧昇は風成効果によるエクマン輸送によっても生じるため、気象庁ウェブサイト(気象統計情報)をもとに2010年の日最大風速を示した風向の頻度を整理すると(Fig. 45), 365日の観測のうち最頻値は西南西の106日であった。当該水域で湧昇が発生すると考えられる南の風は0日で、南南西と南南東を合わせても8日間であった。他の年でも南南東～南南西の風が卓越する頻度は低く(気象庁ウェブサイト 気象統計情報), このことは当該水域における湧昇の発生は風成効果よりも黒潮の動きが重要であることを示唆するものである。

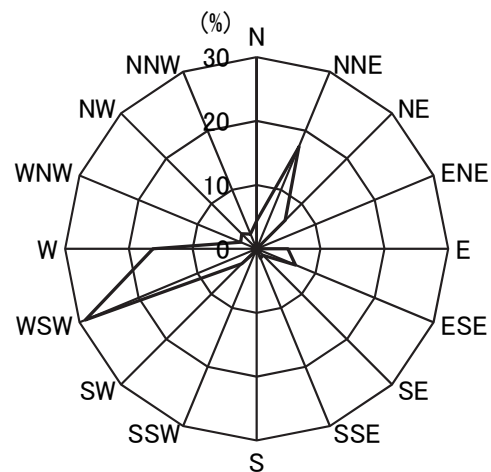


Fig. 45. Frequency distribution of direction of daily maximum wind speed observed at Cape Ashizuri in 2010. Wind direction data at Cape Ashizuri was obtained from the cited website of the Japan Meteorological Agency.

本研究における湧昇は1回の発生を捉えたもので、その詳細なメカニズム、発生頻度、持続期間は未解明であり、今後、黒潮離接岸との関係の再現性を四万十海底谷以外の海底谷も含めて確認する必要がある。また、地形の影響に関しても海底谷効果と岬効果との区別ができていないため、海底谷近傍の大陸斜面での観測も実施し、海底谷内との比較が重要となる。さらに、風成効果の有無についてもより明確にするため、海底谷上の表層付近の流向・流速の観測が望まれる。これらの検証によって、当水域における湧昇のメカニズムを明らかにできれば、潜在的に貧栄養な土佐湾の生物生産構造の解明にも近づくと考えられる。

3. 土佐湾西部真光層の生物生産に河川と湧昇が果たす役割

Ryther (1969) が示した湧昇域の生物生産量の推定によると、世界の全海域の年間の総基礎生産量 ($20 \times 10^{12} \text{ kg year}^{-1}$) のうち、その80%は外洋域が占め、湧昇域は全体の0.5%に満たない。しかし、湧昇域の単位面積あたりの基礎生産量は外洋域の6倍と推定され、さらに湧昇域の場合は上位捕食者への炭素量換算の転換効率が高いため、全世界の総魚類及び鯨類生産量 ($24 \times 10^{10} \text{ kg year}^{-1}$) に占める湧昇域の割合は50%に達し、外洋域はその1/100と推定されている。また一般に湧昇域の生態系上位者は、大量の餌料を必要とする大型の

魚食性魚類や鯨類となることが良く知られる (Lalli and Parsons, 1993) . 本研究の対象域である土佐湾西部海域はニタリクジラが定住していると考えられる水域で、特に本種は沿岸から 15 海里くらいまでの黒潮縁辺部に良く出現し (Kato *et al.*, 1996) , そこでは大量の餌料生物の生産,あるいは蝟集が生じることを示している. 本研究で確認された四万十海底谷の湧昇は黒潮の動きによって誘発されたと考えられ, このことはその周辺の海底谷でも同時に湧昇が発生していた可能性を示唆するものであり, 湧昇構造が土佐湾西部沿岸海域のバイオマスの維持・向上に対して重要な役割を果たしていると考えられる.

一方,前節で述べたように湧昇による栄養塩供給量に比べて河川からの供給量は少なく,当該水域の基礎生産バイオマスに対しては湧昇の寄与が大きいと推測される. また沖合における魚類の個体発生初期には大量の減耗が生じ,飢餓がその一因となることから (Houde, 1987) , 湧昇に伴う基礎生産の向上は初期減耗の抑制に重要な役割を果たしている可能性がある. その一方で, Djumanto *et al.* (2004) は仁淀川河口域におけるマイワシ,カタクチイワシ,ウルメイワシの仔稚魚の分布調査において,それぞれある特定の時期に河口から 1 km 以内の河川プルーム (塩分 30 前後) に集積する状況を示した. またイワシ類仔稚魚の集積場所は多様な仔稚魚の集積も見られる重要な水域となっている (木下,2006) . これら集積地はシラス漁場として漁が盛んな場所であり,土佐湾では主に四万十川,仁淀川,物部川及びそれらに次ぐ規模の東部河川群の河口周辺において形成される (柳川・梶, 2013) . 河口近くへの仔稚魚の集積には不明な点があるものの,本研究で示したとおり,成層期にも絶えず河川由来の栄養塩供給があり,周囲の高塩分域に比べて高い基礎生産が維持されていたことから,仔稚魚の生残,成育にとって有利な条件を備えていると考えられる (田中,1991) . ニタリクジラの中で,土佐湾西部海域を主な生息地とするような沿岸性群はイワシ類を主餌料としている (加藤,2000) . このことは,供給量は少なくとも連続的に栄養塩を供給する河川と,断続的でありながらも大量の栄養塩を真光層まで運ぶ湧昇が,ある種の魚類の生活史の上で,また魚類生産,鯨類生産が成立する過程において関連があり,いずれも不可欠であることを示唆している (Fig. 46) .

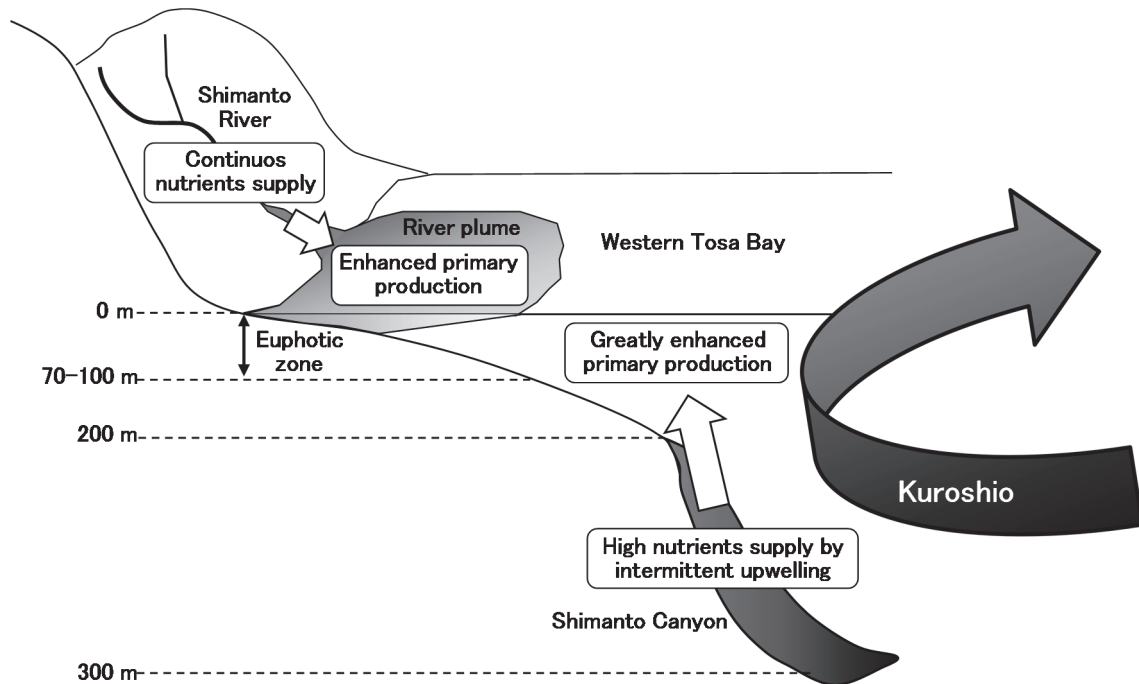


Fig. 46. Schematic chart of nutrients supply from the Shimanto River and by upwelling from Shimanto Canyon to the euphotic zone of western Tosa Bay.

本研究で示した内容は、本邦の魚類再生産の場として、また鯨類の生息地として重要な土佐湾の栄養塩供給機構についての一部を明らかにしたものである。しかし、ここまで述べてきたように、生物生産機構に対する役割や貢献度等については推測の域を出ない点が数多く残されている。これらの解明に当たっては、物理海洋学、化学海洋学、生物海洋学といった学祭的な研究が必要不可欠と考える。

要約

本邦の魚類再生産の場として重要な水域と位置づけられている土佐湾は、黒潮の分岐流が貫入し、その海況は黒潮の流軸変動の強い影響を受けている。貧栄養な黒潮の影響下にある土佐湾では、その生物生産を支えるための基礎生産を向上させる栄養塩供給が不可欠となる。土佐湾西部沿岸域には湾への流入河川の中で最大規模の四万十川が注ぎ、また湾口部の足摺岬周辺には湧昇発生の要因となる四万十海底谷が形成されている。しかし、河川起源と海底起源の双方の視点から栄養塩供給の検討を行った事例は、土佐湾のみならずほとんどない。本研究では四万十川河口域を含む沿岸域を対象に、河川及び湧昇による栄養塩供給機構とその基礎生産への寄与について明らかにすることを目的とした。

1. 四万十川における栄養塩変動の特徴

2005～2006年の各月に、四万十川、仁淀川及び物部川の各河川下流部で栄養塩濃度 (dissolved inorganic nitrogen: DIN, dissolved inorganic phosphorus: DIP, dissolved silicon: DSi) を測定し、3河川を比較した。四万十川の2ヶ年平均値は、それぞれ DIN 15 μM , DIP 0.14 μM , DSi 164 μM で、仁淀川 (2ヶ年平均: DIN 24 μM , DIP 0.26 μM , DSi 134 μM) と物部川 (2ヶ年平均: DIN 22 μM , DIP 0.21 μM , DSi 115 μM) に比べて DIN と DIP が低濃度、DSi が高濃度で推移した。四万十川の各栄養塩濃度とその比率 (DIN:DIP:DSi = 108:1:1180) は山地渓流水に類似し、富栄養化の程度が軽微で人為的な影響の小さい特性を示した。沿岸海域の主要な基礎生産者であるケイ藻プランクトンの体内元素組成を N:P:Si = 16:1:15 と考えれば (e.g. Redfield *et al.*, 1963), 四万十川から土佐湾へは珪藻プランクトンの栄養塩要求に対して窒素やケイ素、特にケイ素が豊富に供給されている。

2. 四万十川河口域における栄養塩変動と大型緑藻スジアオノリの生育状態

四万十川河口域のスジアオノリ生育地で、2009～2011年の藻体生長期 (1～2月) に栄養塩濃度 (DIN, DIP) の測定を行うとともに、スジアオノリ藻体中の窒素 (N) 及びリン (P) 含有量、並びに藻体長及びクロロフィル *a* 含有量を測定した。環境水中の DIN (3ヶ年平均: 上流側 8.5 μM , 中央部 8.4 μM , 下流側 6.5 μM) は生育地の上流側から下流側の範囲で有意な差はなく、DIP は上流側 (3ヶ年平均 0.081 μM) がその下流側の2地点 (3ヶ年平均: 中央部及び下流側とも 0.13 μM) に比べて低濃度であった。本水域全体の栄養塩の水準

(3 地点の 3 ヶ年平均: DIN 7.6 μM , DIP 0.11 μM) は, スジアオノリ収穫量が多かった 30 年前 (DIN 28 μM , DIP 1 μM) と比べて大きく低下し, DIP では約 10 倍の差が見られた. 藻体内 N 含有量について, 下流側では 3 ヶ年を通じて 3~4 %の水準を維持したものの, 上流側では 2010 年以降に 2 %程度に減少した. 藻体内 P 含有量は上流側が常に 0.2 %未満の低水準で推移し, 他 2 地点より少なかった. DIP と藻体内 P 含有量との間には正の相関が認められ, DIP の低下時には藻体内 P 含有量だけでなく N 含有量も減少した. このことから, 本水域では DIP が制限因子となって, 藻体による P 及び N 摂取が抑制されたと考えられる. 3 ヶ年の 3 地点の環境水中の DIN:DIP 比 (12~288) は大きく変動し, 藻体内 N:P 比との間に正の相関が認められた. ただし, 藻体内 N:P 比の変動範囲は DIN:DIP 比の変動範囲よりも小さく, 主に上流側で DIN:DIP 比が高比率となるにつれて藻体内 N:P 比の上昇は鈍化する特徴が見られた. この DIN:DIP 比と藻体内 N:P 比との乖離は, 環境水中の DIN:DIP 比が上昇した時に, 藻体が体内 N:P 比のバランスを維持しようとし, DIN の摂取を抑制したことを示唆している. 藻体長の大きさは藻体内 N 及び P 含有量との関係性は見られなかったのに対し, 藻体内のクロロフィル *a* 含有量の変動は藻体内 N 及び P 含有量との増減が一致した. これは当該水域における栄養塩変動が藻体の色相に影響を及ぼすことを示している. 本研究で得られたクロロフィル *a* 含有量 (0.91~6.3 mg g^{-1}) は, 他水域のそれと比べて少なく, 近年の DIP 不足による影響を示している.

3. 土佐湾西部浅海域の栄養塩濃度と植物プランクトン量の季節変化

2005~2006 年の各月に土佐湾西部浅海域の表層の栄養塩濃度 (DIN, DIP, DSi) 及びクロロフィル *a* 濃度の水平分布と季節変化, 並びに四万十川からの栄養塩供給量の季節変化を調べ, 四万十川が土佐湾西部浅海域の植物プランクトン生産に及ぼす影響について検討した. 2005 年と 2006 年の四万十川からの栄養塩供給量は, 両年の流量差を反映し, 2006 年が多かった. 2005 年の各地点の DIN の季節変化は, 全体的に冬季循環期 (11~4 月) に高濃度となり, 2~3 μM 程度存在した. 成層期 (5~10 月) の DIN は四万十川河口沖の地点を除いて明瞭に減少した. DIP も, DIN と同様に循環期に相対的に高く (0.1~0.3 μM), 成層期に減少した. DSi は, 四万十川河口沖の地点では年間を通して他地点よりも高い水準 (3.5~44 μM) で推移し, 他の地点は DIN や DIP と同様に循環期に相対的に高くなった. 各地点のクロロフィル *a* の季節的消長は栄養塩と同様の傾向を示し, 成層期の四万十川河口沖では他地点のクロロフィル *a* 量 (0.1~0.5 $\mu\text{g L}^{-1}$) に比べて高い水準 (9 月を除いて 0.6

～1.4 $\mu\text{g L}^{-1}$) にあり，循環期の水準より大きく低下する状況は見られなかった．栄養塩比について，循環期は各地点とも DIN:DIP 比が 10～22 の範囲にあり，ケイ藻プランクトンの体内組成比と類似した．成層期の DIN:DIP 比は，四万十川河口沖では DIN:DIP 比が 10 程度であったのに対し，その他の地点は DIN:DIP 比が 10 以下となり，窒素が制限因子として作用していると推定された．2006 年は，循環期では流量が少なかった 2005 年と同様に地点間差が小さく，全体的に栄養塩が豊富な状況となった．一方，成層期は 2005 年に比べて DIN:DIP 比が 10 以上を示す範囲が拡大し，また河口からの距離が遠くなるに連れて栄養塩濃度が低下する傾向が見られ，クロロフィル *a* 量も栄養塩と同様の分布を示した．2 ヶ年の四万十川河口に近い定点の DIN と DSi は，四万十川からの DIN 及び DSi 供給量と正の相関が見られた．このことは，土佐湾西部浅海域では，四万十川の影響が及ぶ範囲において窒素制限が解除され，基礎生産が維持されることを示している．

4. 土佐湾西部湾口部における栄養塩と植物プランクトン量の鉛直変化

足摺岬周辺に存在する海底谷群のうち，最も沿岸部まで刻み込む四万十海底谷に注目し，2010 年の四季に海底谷周辺の栄養塩濃度 (DIN, DIP, DSi) 及びクロロフィル *a* 濃度の鉛直分布を調べ，湧昇発生の有無と基礎生産の応答，さらに黒潮流路と湧昇発生との関係について検討した．各栄養塩の最高値は各季節とも海底谷内の底層 (水深 300m 層) で観測し，年平均値はそれぞれ DIN 22 μM , DIP 1.7 μM , DSi 41 μM であった．栄養塩濃度を季節間で比べると，0～50 m 層では各栄養塩とも 1 月が相対的に高濃度 (全地点平均 DIN 2.6 μM , DIP 0.25 μM , DSi 3.2 μM) であり，他の三季の 0～50 m 層では，概ね DIN が 1 μM 以下，DIP が 0.1 μM 以下，DSi が 3 μM 以下の水準となった．100～300 m 層では各栄養塩とも 8 月の分布が他季と異なり，海底付近の高濃度層の分布が上層側に拡大している状況を示し，湧昇の発生が認められた．1 月，5 月，11 月の真光層の最大クロロフィル *a* 量は，それぞれ 0.5～0.6 $\mu\text{g L}^{-1}$ であったのに対し，湧昇が発生していた 8 月のクロロフィル *a* 量は，水温躍層下の 50 m 層付近で年最高値となる 3.2 $\mu\text{g L}^{-1}$ を観測した．海底谷内 300 m 層の栄養塩の年平均値の水準は土佐湾西部海域に最大の淡水量を供給する四万十川下流部における栄養塩濃度 (2005 年の年平均値) と比べて，DSi は四万十川の 1/3 程度であったものの，当水域の制限因子と考えられる DIN は 1.5 倍，DIP は 19 倍ほど高濃度で，海底谷内の DSi を除く栄養塩は河川水以上に豊富に存在していた．このことは，海底谷からの湧昇が土佐湾西部海域の基礎生産を向上させる栄養塩供給のメカニズムとして，重要な役割を

果たしていることを示している。各観測時における黒潮流路は湧昇が認められた8月のみ接岸していたことから、本章で確認された現象は、黒潮流路変動が四万十海底谷の湧昇の発生に関与し、接岸時に湧昇が生じる可能性が高いことを示している。

5. 総合考察

四万十川の DIN:DIP 比 は高比率で、汽水域上流側に生育するスジアオノリに対しては DIP が制限因子として作用し易く、DIP 低下時にクロロフィル *a* 含有量が減少すると考えられた。その一方で、成層期の土佐湾西部海域は DIN の方が枯渇し易く、それが植物プランクトン生産を抑制するため、四万十川の流入は土佐湾西部沿岸域に対しては窒素制限を解除する役割を果たしている。四万十川から供給される栄養塩は広範囲に拡散される状況は見られなかったものの連続的に供給される利点があり、それによって河口近くの浅海域では高い基礎生産が維持され、シラス漁場の形成に貢献している可能性がある。今後は、河川の主要な基礎生産者である付着藻類と栄養塩との関係についても注目し、河川流域で発生した栄養塩の行方について検討する必要がある。土佐湾西部海域の湾口部に形成されている四万十海底谷では、黒潮接岸時に湧昇による海底から真光層への栄養塩供給が確認され、亜表層におけるクロロフィル *a* 極大層が出現した。本研究では河川起源と海底起源の定量的な評価はできていないものの、湧昇時における亜表層と河川プルーム内のクロロフィル *a* 量の比較から、土佐湾西部沿岸海域の基礎生産に対しては湧昇による栄養塩供給の寄与が大きいと考えられる。しかし、湧昇の発生は断続的であるため、ニタリクジラのような大型鯨類の成育も支える当該水域の生物生産の維持・向上には、高頻度の湧昇発生が重要な条件となり、今後、湧昇のメカニズムを解明することが求められる。

謝辞

本論文は筆者が株式会社西日本科学技術研究所に在籍中の研究成果をまとめたものである。高知大学海洋生物教育研究センター教授の木下泉博士には、本研究の端緒から終始懇切なご指導を頂いた。ここに深謝の意を表す。本論文をとりまとめるにあたり、多くのご助言をいただいた高知大学農林海洋科学部教授の深見公雄博士、高知大学海洋生物教育研究センター准教授の平岡雅規博士に深謝の意を表す。本論文の主要な部分を構成している各章の研究論文を投稿するにあたり、有益なご助言をいただいた高知大学名誉教授依光良三博士、同名誉教授の大野正夫博士、愛媛大学名誉教授の故伊福誠博士に心から御礼申し上げる。

本研究を進めるにあたり、様々な形で長期に亘ってご支援いただくとともに励ましの言葉をいただいた株式会社西日本科学技術研究所前所長 故福留脩文博士、同代表取締役社長 福留いく子氏、同代表取締役専務 福留康智氏に心より感謝申し上げます。また長きに亘り、各章の試料の採集等に惜しみないご協力をいただくとともに有益なご助言をいただいた株式会社西日本科学技術研究所の藤田真二博士、東健作博士、平賀洋之氏、たかはし河川生物事務所所長 高橋勇夫博士に心から感謝申し上げます。

田井野清也氏 (現高知県庁)、岡慎一郎氏 (現美ら海水族館)、藤田美代子氏、小島絵美氏、四万十川下流漁協組合の山崎清実氏、和詩賀子氏 (現マリン・ワーク・ジャパン)、茨城裕佳氏 (現グリーン鉱業) はじめ高知大学海洋施設木下研究室の方々には試料の採取にご協力いただいた。西村ゆかり氏 (現愛知県庁) はじめ株式会社西日本科学技術研究所水環境研究室の分析室員諸氏の方々には試料の分析にご協力いただいた。ここに感謝の意を表す。

参考文献

【緒言】

- Allen, S. E. and X. D. Madron (2009): A review of the role of submarine canyons in deep-ocean exchange with the shelf. *Ocean Sci.*, 5, 607-620.
- 藤本實 (1987): 土佐湾に出現する海水流動の型と流れの安定度. *海と空*, 62, 127-140.
- 藤田真二 (2004): 四万十川河口域におけるスズキ属, ヘダイ亜科仔稚魚の生態学的研究. 高知大学海洋生物教育研究センター研究報告, 23, 1-57.
- 深見公雄・宇野潔 (1995): 土佐湾の沿岸フロントおよび黒潮フロント海域における細菌ならびに細菌捕食性鞭毛虫の分布と変動. *沿岸海洋研究*, 33, 29-38.
- Furuya, K., M. Takahashi and T. Nemoto (1986): Summer phytoplankton community structure and growth in a regional upwelling area off Hachijo Island, Japan. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 96, 43-55.
- 橋本俊也・松田治・武岡英隆・山本民次・横関恵介 (1995): 豊後水道における高栄養底層水の陸棚湧昇. *生物生産学研究*, 34, 161-165.
- 速水祐一・兼田淳史・小濱剛・中野伸一・武岡英隆 (2006): 豊後水道における外洋起源栄養塩の供給機構とその生態系への影響. *沿岸海洋研究*, 43, 143-149.
- 平岡雅規・田中幸記・田井野清也・蜂谷潤 (2012): 温暖化最前線の藻場変動と対応策. *海洋と生物*, 34, 314-318.
- Hirota, Y., H. Itoh, H. Morimoto, T. Ichikawa and H. Horikawa (2017): Comparison of copepod communities during upwelling and non-upwelling in the summer from 1992 to 2010 in Tosa Bay, western Japan. *Plankton Benthos Res.*, 12, 1-11.
- Howard, M. D. A., M. Sutula, D. A. Caron, Y. Chao, J. D. Farrara, H. Frenzel, B. Jones, G. Robertson, K. McLaughlin and A. Sengupta (2014): Anthropogenic nutrient sources rival natural sources on small scales in the coastal waters of the Southern California Bight. *Limnol. Oceanogr.*, 59, 285-297.
- 市川忠史・広田祐一 (2004): 土佐湾における基礎生産の季節変動. *海の研究*, 13, 259-269.
- 石田実 (2006): 日本太平洋岸のマイワシ産卵量の急減と土佐湾に継続する産卵場の特性. *水産海洋研究*, 70, 170-175.
- 笥茂穂・藤原建紀 (2007): 伊勢湾の栄養塩動態. *海の研究*, 16, 437-453.

- 笥茂穂・藤原建紀・杉山陽一 (2004): 伊勢湾底層への間欠的な外海水の進入とそれに伴う湧昇. 海の研究, 13, 537-551.
- Kanda, J., T. Saino and A. Hattori (1985): Variation of carbon and nitrogen uptake capacity in a regional upwelling area around Hachijo Island. *J. Oceanogr. Soc. Jpn.*, 41, 373-380.
- 兼田淳史・武岡英隆・小泉喜嗣 (1996): 1993 年夏季の豊後水道の低温化現象. 沿岸海洋研究, 34, 71-78.
- 笠井亮秀・藤原建紀・多田光男 (2001): 紀伊水道の海洋構造と栄養塩輸送. 海岸工学論文集, 48, 436-440.
- 加藤秀弘 (2005): 土佐の鯨溜まり. 海洋と生物, 27, 627-631.
- 河尻正博 (1988): シラス漁場の現状と展望. 水産海洋研究会報, 52, 230-235.
- 木下泉 (1984): 土佐湾の砕波帯における稚仔魚の出現. 海洋と生物, 6, 409-415.
- 木下泉 (2006): 浮魚資源・生態研究におけるシラス漁場調査の重要性. 黒潮の資源海洋研究, 7, 3-12.
- Kishi, M. J. and N. Suginozawa (1975): Effects of longshore variation of coastline geometry and bottom topography on coastal upwelling in a two-layer model. *J. Oceanogr. Soc. Jpn.*, 31, 48-50.
- 木白俊哉 (2008): 日本の沿岸性鯨類 沿岸に根付くニタリクジラ, p. 51-74. 日本の哺乳類学 3 水生哺乳類, 加藤秀弘編, 東京大学出版会, 東京.
- Lafond, E. C. and K. G. Lafond (1971): Oceanography and its relation to marine organic production, p.241-265. In *Fertility of the sea, volume 1*, edited by Costlow, J. D., Gordon and Breach Science, New York.
- Lee, T. N., L. P. Atkinson and R. Legeckis (1981): Observations of a Gulf Stream frontal eddy on the Georgia continental shelf, April 1977. *Deep Sea Res.*, 28, 347-378.
- 松田治・山本民次・橋本俊也 (1995): 沿岸フロントと栄養塩の供給機構. 沿岸海洋研究, 33, 9-18.
- 松浦啓一・瀬能宏 (2012): 黒潮と魚たち, p. 3-16. 黒潮の魚たち, 松浦啓一編, 東海大学出版会, 東京.
- 門谷茂 (2006): 瀬戸内海の生物生産に果たす陸起源のリン・窒素の役割. 沿岸海洋研究, 43, 151-155.

- 長田宏 (1994): 新潟沿岸域における河川水起源の栄養塩分布の季節変動. 水産海洋研究, 58, 1-9.
- 西村芳夫・武岡英隆 (1999): 豊後水道沿岸域の小規模渦. 沿岸海洋研究, 37, 41-47.
- 布部淳一 (2005): 沿岸魚仔魚の海から四万十川河口域への進入様式. 海洋と生物, 27, 30-38.
- 岡慎一郎・平賀洋之・木下泉 (2008): 黒潮の接岸する足摺岬周辺海域に出現する浮遊期仔魚. 2008 年度日本魚類学会講演要旨, 61.
- 岡村収 (1991): 多い南方系の魚類, p. 110-111. 黒潮のナゾを追う, 高知大学黒潮圏研究所編, 高知新聞社, 高知.
- Parsons, T. R., M. Takahashi and B. Hargrave (1984): *Biological Oceanographic Processes*, Third Edition. Pergamon Press, Oxford.
- Rajendran, N., E. Fujiyoshi, and O. Matsuda (1991): Fatty acids and fatty alcohols of zooplankton from coastal upwelling area of Hyuga Nada, Japan. 日本水産学会誌, 57, 2277-2284.
- Saijo, Y. and S. Ichimura (1960): Primary production in the Northwestern Pacific Ocean. *Journ. Oceanogr. Soc. Japan*, 16, 29-35.
- 才野敏郎 (1989): 局地性湧昇域内外における懸濁態有機物と栄養塩類. 海洋, 21, 574-578.
- 斉藤勉 (1994): 黒潮が土佐湾の流況に及ぼす影響. 海洋, 26, 715-719.
- Takahashi, M. and M. J. Kishi (1984): Phytoplankton growth response to wind induced regional upwelling occurring around the Izu Islands off Japan. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, 40, 221-229.
- Takahashi, M. and I. Koike, T. Ishimaru, T. Saino, K. Furuya, Y. Fujita, A. Hattori and S. Ichimura (1980): Upwelling plumes in Sagami Bay and adjacent water around the Izu Islands, Japan. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, 36, 209-216.
- 竹内淳一 (2001): 紀伊水道における底層冷水とプランクトン量の経年変動特性. 海と空, 77, 91-98.
- 田中克 (2008): 森里海連環学への道. 旬報社, 東京.
- Toda, H. (1989): Surface distributions of copepods in relation to regional upwellings around the Izu Islands in Summer of 1988. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, 45, 251-257.
- 續辰之介・中尾徹 (1986): 天然湧昇域の海洋環境特性について. 水産土木, 22, 41-58.
- 宇田道隆 (1969): 海. 岩波書店, 東京.
- Uda, M. and M. Ishino (1958): Enrichment pattern resulting from eddy systems in relation to fishing grounds. *J. Tokyo Univ. Fish.*, 44, 105-129.

- 山本民次 (2005): 瀬戸内海が経験した富栄養化と貧栄養化 ―フィールドは巨大な実験系―. 海洋と生物, 27, 203-210.
- 山本民次 (2007): ダム建設によるエスチュアリーでの貧栄養化と植物プランクトン相の変化. 日本水産学会誌, 73, 80-84.
- 山下洋・笠井亮秀・白岩孝行・白山義久 (2017): 森川里海のつまがりを科学で説明できるか? 日本水産学会誌, 83, 1008.
- Yanagi, T. (1987): Classification of “shioime”, streaks and fronts. J. Oceanogr. Soc. Japan, 45, 149-158.
- 兪俊宅・中田英昭 (2002): 黒潮の離接岸変動が沿岸の動植物プランクトン生物量に及ぼす影響. 水産海洋研究, 66, 224-231.
- 芳村毅・工藤勲 (2003): 噴火湾における河川からの栄養塩負荷量およびそれらが湾内の基礎生産に与える影響. 海の研究, 12, 185-193.
- 鐘俊生 (2006): 成育場となる内湾への仔魚の侵入機構に関する研究. 高知大学海洋生物教育研究センター研究報告, 24, 71-137.

【第I章】

- 浅井敬三 (1982): 河川水の汚濁と林地の関係についての実態解析に関する研究. 林野時報, 29, 52-55.
- 東健作 (2010): 四万十川におけるアユの長期的な漁獲変動と近年の特徴. 水産増殖, 58, 401-410.
- ダム工学会維持管理研究部会 (2002): ダム貯水池の堆砂および濁水に関する調査報告(IV). ダム工学, 12, 218-235.
- Dalai, T. K., S. Krishnaswami and M. M. Sarin (2002): Major ion chemistry in the headwaters of the Yamuna river system; Chemical weathering, its temperature dependence and CO₂ consumption in the Himalaya. Geochim. Cosmochim. Ac., 66, 3397-3416.
- Edwards, A. M. C. (1973): The variation of dissolved constituents with discharge in some Norfolk Rivers. J. Hydrol., 18, 219-242.
- Fichez, R., T. D. Jickells and H. M. Edmonds (1992): Algal blooms in high turbidity, a result of the conflicting consequences of turbulence on nutrient cycling in a shallow water estuary. Estuar. Const. Shelf. Sci., 35, 577-592.

- 藤原公一 (1997): 濁水が琵琶湖やその周辺河川に生息する魚類へ及ぼす影響. 滋賀県水産試験場研究報告, 46, 9-37.
- 深見公雄・水成隆之・久保田浩・西島敏隆 (1994): 高知県下の二河川における付着藻類の増殖速度およびアユによる藻類消費速度の見積り. 水産増殖, 42, 199-206.
- 深見公雄・玉置寛・和吾郎 (2007): 高知県仁淀川における森林土壌からの栄養塩供給および微細藻類へのその影響. 黒潮圏科学, 1, 96-104.
- 福島博・小林艶子・大塚晴江 (1990): 四万十川の植物, p. 103-130. 四万十川 ーしぜん・いきものー, 伊藤 猛夫編, 高知市民図書館, 高知.
- 浜端悦治 (1989): 流域・水質評価モデル, p.185-193. 河川汚濁のモデル解析, 國松孝雄・村岡浩爾編, 技報堂, 東京.
- 原島省 (2003): 陸水域におけるシリカ欠損と海域生態系の変質. 水環境学会誌, 26, 621-625.
- Harashima, A., T. Kimoto, T. Wakabayashi and T. Toshiyasu (2006): Verification of the silica deficiency hypothesis based on biogeochemical trends in the aquatic continuum of Lake Biwa-Yodo River- Seto Island Sea, Japan. *Ambio*, 35, 36-42.
- 林茂之・原田増造 (1990): アユ卵発生に及ぼす濁りの影響 II. 三重県水産技術センター事業報告, 1989, 95-97.
- Hiraoka, M and M. Higa (2016): Novel distribution pattern between coexisting sexual and obligate asexual variants of the true estuarine macroalga *Ulva prolifera*. *Ecol. Evol.*, 6, 3658-3671.
- 平岡雅規・寫田智 (2004): 四万十川の特産品スジアオノリの生物学. 海洋と生物, 26, 508-515.
- 平田建正・村岡浩爾 (1988): 森林域における物質循環特性の渓流水質に及ぼす影響. 土木学会論文集, 399/II-10, 131-140.
- 本田晴朗 (1983): アユの遡河行動におよぼす濁りおよび水温低下の影響. 海洋科学, 15, 223-225.
- Horne, A. J. and J. R. Goldman (1994): *Limnology*. McGraw-Hill College, New York.
- Humborg, C., V. Ittekkot, A. Cociasu and B. V. Bodungen (1997): Effect of Danube River dam on Black Sea biogeochemistry and ecosystem structure. *Nature*, 386, 385-388.
- 伊藤猛夫 (1990): 四万十川の自然環境, p.25-102. 四万十川 ーしぜん・いきものー, 伊藤 猛夫編, 高知市民図書館, 高知.

- Justic, D., N. N. Rabalais, R. E. Turner and Q. Dortch (1995): Changes in nutrient structure of river-dominated coastal waters: Stoichiometric nutrient balance and its consequences. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 40, 339-356.
- 神尾重雄 (2012): ケイ酸溶出ポテンシャル, p. 115-126. ケイ酸 その由来と行方, 古米弘明・山本晃一・佐藤和明編, 技報堂出版, 東京.
- 吉川秀夫・山本晃一 (1971): 貯水池の水の挙動に関する研究. 土木学会論文報告集, 186, 39-54.
- 小林純 (1960): 日本の河川の平均水質とその特徴に関する研究. 農学研究, 48, 63-106.
- 國松孝男 (1989): 汚濁負荷の発生・排出機構, p. 2-11. 河川汚濁のモデル解析, 國松孝男・村岡浩爾編, 技報堂出版, 東京.
- Kunimatsu, T., E. Hamabata, M. Sudo and Y. Hida (2001): Comparison of nutrient budgets between three forested mountain watersheds on granite bedrock. *Water Sci. Technol.*, 44, 129-140.
- 國松孝男・須戸幹 (1993): 山地河川の窒素・リン・CODの濃度とその変動特性 —森林(油日岳実験流域)からの汚濁負荷流出機構(I)—. 農業土木学会論文集, 166, 37-44.
- Libes, S. M. (1992): An introduction to marine biogeochemistry. John Wiley & Sons Inc., New York.
- Marchetti, R., G. Pachetti and A. Provini (1985): Tendenze evolutive della qualita delle acque del Po. *Nova Thalassia*, 7, 311-340.
- 和吾郎 (2004): 四万十川流域の栄養塩類 —源流域から沿岸域まで—. 海洋と生物, 26, 501-507.
- 和吾郎・藤田真二・東健作・平賀洋之 (2014): 高知県物部川の大規模山腹崩壊に伴う濁質の流出特性の変化. 陸水学雑誌, 75, 13-26.
- 和吾郎・木下泉・深見公雄 (2008): 四万十川から供給される栄養塩が土佐湾西部沿岸海域の栄養塩分布と基礎生産の季節変化に及ぼす影響. 海の研究, 17, 357-369.
- Ohno, M. and K. Miyanoue (1980): The ecology of the food alga *Enteromorpha prolifera*. *Rep. Usa Mar. Biol. Inst., Kochi Univ.*, 2, 11-17.
- 大手信人 (2004): 森林流域における水質の形成 —炭素・窒素の流出メカニズムを中心に—. 水環境学会誌, 27, 584-590.
- Parsons, T. R., Y. Maita and C. M. Lalli (1984): A manual of chemical and biological methods for seawater analysis. Pergamon Press, Oxford.

- Redfield, A. C., B. H. Ketchum and F. A. Richards (1963): The influence of organisms on the composition of seawater, 26-77. In *The sea*, Vol. 2, edited by M. N. Hill, Wiley Interscience, New York.
- 鹿園直建 (2002): 化学的風化作用の河川水水質, 特に溶存シリカ濃度に与える影響. *地学雑誌*, 111, 55-65.
- 武田育郎 (1993): 水質環境解析(その3) -非定常汚濁負荷量の推定-. *農業土木学会誌*, 61, 1153-1158.
- 田辺邦美 (1968): ダムが洪水後下流河水の濁度に及ぼす影響について. *水利科学*, 12, 1-24.
- Telang, S. A., R. Pocklington, A. S. Nidu, E. A. Romankevich, I. I. Gitelson and M. I. Gladyshev (1990): Carbon and mineral transport in major North American, Russian, Arctic, and Siberian Rivers: the Stlawrence, the Mackenjje, the Yukon, the Arctic Alaskan Rivers, the Arctic Basin Rivers in the Soviet Union, and the Yenisei, p. 75-104. In *Biogeography of major world rivers*, edited by Degens, E. T., S. Kempe and J. E. Richney, John Wiley, Chichester.
- Turner, R. E. and N. N. Rabalais (1991): Changes in Mississippi River water quality this century – implications for coastal food web. *Bioscience*, 41, 140-147.
- Wetzel, W. G. (2001): *Limnology : Lake and river ecosystems*. Academic Press, San Diego.

【第二章】

- Björnsäter, B. R. and P. A. Wheeler (1990): Effect of nitrogen and phosphorus supply on growth and tissue composition of *Ulva fenestrata* and *Enteromorpha intestinalis* (Ulvales, Chlorophyta). *J. Phycol.*, 26, 603-611.
- Buapet, P., R. Hiranpan, R. J. Ritchie and A. Prathep (2008): Effect of nutrient inputs on growth, chlorophyll, and tissue nutrient concentration of *Ulva reticulata* from a tropical habitat. *Sci. Asia*, 34, 245-252.
- Fan, X., D. Xu, Y. Wang, X. Zhang, S. Cao, S. Mou and N. Ye (2014): The effect of nutrient concentrations, nutrient ratios and temperature on photosynthesis and nutrient uptake by *Ulva prolifera*: implications for the explosion in green tides. *J. Appl. Phycol.*, 26, 537-544.
- Fong, P., K. E. Boyer, J. S. Desmond and J. B. Zedler (1996): Salinity stress, nitrogen competition, and facilitation: what controls seasonal succession of two opportunistic green macroalgae? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 206, 203-221.

- Fong, P., K. R. M. Donohoe and J. B. Zedler (1994): Nutrient concentration in tissue of the macroalga *Enteromorpha* as a function of nutrient history: an experimental evaluation using field microcosms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 106, 273-281.
- Goldberg, E. D. (1971): River-ocean interactions, p. 143-156. In *Fertility of the sea volume 1*, edited by J. D. Costlow, Gordon and Breach Science Publishers, New York.
- Head, P. C. (1985): Data presentation and interpretation, p. 278-330. In *Practical estuarine chemistry*, edited by P. C. Head, Cambridge University Press, New York.
- 平岡雅規・團昭紀・萩平将・大野正夫 (1999): 異なる温度条件下におけるスジアオノリのクローン藻体の成長と成熟. *日本水産学会誌*, 65, 302-303.
- Hiraoka, M., A. Dan, S. Shimada, M. Hagihira, M. Migita and M. Ohno (2003): Different life histories of *Enteromorpha prolifera* (Ulvales, Chlorophyta) from four rivers on shikoku Island, Japan. *Phycologia*, 42, 275-284.
- Hiraoka, M and M. Higa (2016): Novel distribution pattern between coexisting sexual and obligate asexual variants of the true estuarine macroalga *Ulva prolifera*. *Ecol. Evol.*, 6, 3658-3671.
- Hiraoka, M., K. Ichihara, W. Zhu, S. Shimada, N. Oka, J. Cui, S. Tsubaki and P. He (2017): Examination of species delimitation of ambiguous DNA-based *Ulva* (Ulvothyxales, Chlorophyta) clades by culturing and hybridisation. *Phycologia*, 56, 517-532.
- 平岡雅規・寫田智 (2004): 四万十川の特産品スジアオノリの生物学. *海洋と生物*, 26, 508-515.
- 平岡雅規・田中幸記・田井野清也・蜂谷潤 (2012): 温暖化最前線の藻場変動と対応策. *海洋と生物*, 34, 314-318.
- Huo, Y., H. Han, H. Shi, H. Wu, J. Zhang, K. Yu, R. Xu, C. Liu, Z. Zhang, K. Liu, P. He and D. Ding (2015): Changes to the biomass and species composition of *Ulva* sp. on *Porphyra* aquaculture rafts, along the coastal radial sandbank of the Southern Yellow Sea. *Mar. Poll. Bull.*, 93, 210-216.
- 石井光廣・長谷川健一・松山幸彦 (2008): 東京湾のノリ生産に影響を及ぼす環境要因：栄養塩の長期変動および最近の珪藻赤潮発生. *水産海洋研究*, 72(1), 22-29.
- Kamer, K. and P. Fong (2001): Nitrogen enrichment ameliorates the negative effects of reduced salinity on the green macroalga *Enteromorpha intestinalis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 218, 87-93.

- 高知県 (2008): 平成 18 年度 公共用水域及び地下水の水質測定結果. 高知県文化環境部清流・環境課, 高知.
- Lartigue, J. and T. D. Sherman (2006): A field study of nitrogen storage and nitrate reductase activity in the estuarine macroalgae *Enteromorpha lingulata* (Chlorophyceae) and *Gelidium pusillum* (Rhodophyceae). *Estur. Coast.*, 29, 699-708.
- Lin, H., C. Wu, S. Kao, W. Kao and P. Meng (2007): Mapping anthropogenic nitrogen through point source in coral reefs using $\delta^{15}\text{N}$ in macroalgae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 335, 95-109.
- Luo, M. B., F. Liu and Z. L. Xu (2012): Growth and nutrient uptake capacity of two co-occurring species, *Ulva prolifera* and *Ulva linza*. *Aquat. Bot.*, 100, 18-24.
- 牧野賢治・團昭紀・廣澤晃 (2003): 異なる塩分濃度条件におけるスジアオノリの初期成長. 徳島県立農林水産総合技術センター水産研究所研究報告, 2, 45-46.
- 和吾郎・木下泉・深見公雄 (2008): 四万十川から供給される栄養塩が土佐湾西部沿岸海域の栄養塩分布と基礎生産の季節変化に及ぼす影響. *海の研究*, 17, 357-369.
- 和吾郎・木下泉・平岡雅規・東健作 (2018): 四万十川河口域の栄養塩変動がスジアオノリの藻体長と色素含有量に及ぼす影響. *藻類*, 66, 7-16.
- O'Brien M. C. (1987): Nitrogen and phosphorus uptake by *Enteromorpha prolifera* (Mull.) J. Ag. M. S. thesis, Oregon State University, Corvallis.
- O'Brien, M. C. and P. A. Wheeler (1987): Short term uptake of nutrients by *Enteromorpha prolifera* (Chlorophyceae). *J. Phycol.*, 23, 547-556.
- Ogata, E. and T. Matsui (1965): Photosynthesis in several marine plants of Japan was affected by salinity, drying and pH, with attention to their growth habitats. *Bot. Mar.*, 8, 199-217.
- Ohno, M. 1995. Cultivation of *Monostroma nitidum* (Chlorophyta) in a river estuary, southern Japan. *J. Appl. Phycol.*, 7, 207-213.
- Ohno, M. and K. Miyanoue (1980): The ecology of the food alga *Enteromorpha prolifera*. *Rep. Usa Mar. Biol. Inst., Kochi Univ.*, 2, 11-17.
- 大野正夫・水谷里香・田井野清也・高橋勇夫 (1999): 四万十川に生育するスジアオノリの生態. *Bull. Mar. Sci. Fish., Kochi Univ.*, 19, 27-35.
- 大野正夫・高橋勇夫 (1988): 高知県下・四万十川に生育するスジアオノリの分布域について. *Rep. Usa Mar. Biol. Inst., Kochi Univ.*, 10, 45-54.

- Pandey, R. S. & Ohno, M. (1985): An ecological study of cultivated *Enteromorpha*. Rep. Usa Mar. Biol. Inst., Kochi Univ., 7, 21-31.
- Parsons, T. R., Y. Maita and C. M. Lalli (1984): A manual of chemical and biological methods for seawater analysis. Pergamon Press, Oxford.
- Rees, T. A. V. (2003): Safety factors and nutrient uptake by seaweeds. Mar. Ecol. Prog. Ser., 263, 29-42.
- Soe-Htun, U., M. Ohno and S. Mizuta (1986): Effects of salinity and temperature on the growth of the green alga, *Enteromorpha prolifera*, in culture. Rep. Usa Mar. Biol. Inst., Kochi Univ., 8, 9-13.
- Soulsby, P. G., D. Lowthion, M. Houston and H. A. C. Montgomery (1985): The role of sewage effluent in the accumulation of macroalgal mats on internal mudflats in two basins in southern England. Neth. J. Sea Res., 19, 257-263.
- Xing, Q., L. Tosi, F. Braga, X. Gao and M. Gao (2015): Interpreting the progressive eutrophication behind the world's largest macroalgal blooms with water quality and ocean color data. Nat. Hazards, 78, 7-21.
- 山中弘雄 (1985): 土佐湾 化学, p. 736-740. 日本全国沿岸海洋誌, 日本海洋学会沿岸海洋研究部会編, 東海大学出版会, 東京.
- Zhang, J., T. Nagahama, H. Ohwaki, Y. Ishibashi, Y. Fujita and S. Yamazaki (2004): Analytical Approach to the Discoloration of Edible Laver "Nori" in the Ariake Sea. Anal. Sci., 20, 37-43.

【第 III 章】

- Del Amo, Y., O. Le Page, P. Tregure, B. Queguiner, A. Menesguen and A. Aminot (1997): Impacts of high nitrate freshwater inputs on macrotidal ecosystems. I. Seasonal evolution of nutrient limitation for the diatom-dominated phytoplankton of the Bay of Brest (France). Mar. Ecol. Prog. Ser., 161, 213-224.
- Eppley, R. W. (1968): An incubation method for estimating the carbon content of phytoplankton in natural samples. Limnol. Oceanogr., 13, 574-582.
- 原島省 (2003): 陸水域におけるシリカ欠損と海域生態系の変質. 水環境学会誌, 26, 621-625.
- 速水祐一・兼田淳史・小濱剛・中野伸一・武岡英隆 (2006): 豊後水道における外洋起源栄養塩の供給機構とその生態系への影響. 沿岸海洋研究, 43, 143-149.

- 平田建正・村岡浩爾 (1988): 森林域における物質循環特性の渓流水質に及ぼす影響. 土木学会論文集, 399/II-10, 131-140.
- 広田祐一・市川忠史・森本晴之・坂本久雄 (2002): 土佐湾における夏季の植物プランクトンの一時的増加. 黒潮の資源海洋研究, 3, 35-46.
- Howarth, R. W. (1988): Nutrient limitation of net primary production in marine ecosystems. *Ann. Rev. Ecol.*, 19, 89-110.
- 市川忠史・広田祐一 (2004): 土佐湾における基礎生産の季節変動. *海の研究*, 13, 259-269.
- 今井直・谷村篤・太原英生・河村章人 (2000): 河川水の流入が的矢湾の植物プランクトン現存量に及ぼす影響. *水産海洋研究*, 64, 215-223.
- Justic, D., N. N. Rabalais, R. E. Turner and Q. Dortch (1995): Changes in nutrient structure of river-dominated coastal waters: Stoichiometric nutrient balance and its consequences. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 40, 339-356.
- 鎌谷明善・奥修・辻久恵・前田勝・山田 佳昭 (2000): 相模湾における栄養塩類の分布と消長. *日本水産学会誌*, 66, 70-79.
- 笠井亮秀・藤原建紀・多田光男 (2001): 紀伊水道の海洋構造と栄養塩輸送. *海岸工学論文集*, 48, 436-440.
- 勝山正則・大手信人・浅野友子・小橋 澄治 (1998): 森林流域からの流出水質に降雨イベントが影響を与えるメカニズム. *京都大学農学部演習林報告*, 69, 26-37.
- 高知県 (2001): 河川調書. 高知県土木部河川課, 高知.
- 駒井幸雄 (2004): 森林集水域におけるリンの収支と流出特性. *水環境学会誌*, 27, 591-594.
- Kudo, I. And K. Matsunaga (1999): Environmental factors affecting the occurrence and production of the spring phytoplankton bloom in Funaka Bay, Japan. *J. Oceanogr.*, 55, 505-513.
- Libes, S. M. (1992): *An introduction to marine biogeochemistry*. John Wiley & Sons Inc., New York.
- 松田治・山本民次・橋本俊也 (1995): 沿岸フロントと栄養塩の供給機構. *沿岸海洋研究*, 33, 9-18.
- 長田宏 (1994): 新潟沿岸域における河川水起源の栄養塩分布の季節変動. *水産海洋研究*, 58, 1-9.
- 和吾郎・木下泉・深見公雄 (2008): 四万十川から供給される栄養塩が土佐湾西部沿岸海域の栄養塩分布と基礎生産の季節変化に及ぼす影響. *海の研究*, 17, 357-369.

Parsons, T. R., Y. Maita and C. M. Lalli (1984): A manual of chemical and biological methods for seawater analysis. Pergamon Press, Oxford.

Redfield, A. C., B. H. Ketchum and F. A. Richards (1963): The influence of organisms on the composition of seawater, 26-77. In *The sea*, Vol. 2, edited by M. N. Hill, Wiley Interscience, New York.

杉本隆成 (1982): 開放型沿岸海洋の物理的諸問題. 沿岸海洋研究ノート, 19, 121-130.

武田育郎 (2001): 水と水質環境の基礎知識. オーム社, 東京.

山本民次・石田愛美・清水徹 (2002): 太田川河川水中のリンおよび窒素濃度の長期変動 — 植物プランクトン種の変化を引き起こす主要因として —. 水産海洋研究, 66, 102-109.

芳村毅・工藤勲 (2003): 噴火湾における河川からの栄養塩負荷量およびそれらが湾内の基礎生産に与える影響. 海の研究, 12, 185-193.

【第 IV 章】

Allen, S. E., C. Vindeirinho, R. E. Thomson, M. G. G. Foreman and D. L. Mackas (2001): Physical and biological processes over a submarine canyon during an upwelling event. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 58, 671-684.

古谷研 (1989): 伊豆近海局地性湧昇域における植物プランクトンの群集動態. 海洋, 21, 579-583.

Furuya, K., M. Takahashi and T. Nemoto (1986): Summer phytoplankton community structure and growth in a regional upwelling area off Hachijo Island, Japan. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 96, 43-55.

市川忠史・広田祐一 (2004): 土佐湾における基礎生産の季節変動. 海の研究, 13, 259-269.

Justic, D., N. N. Rabalais, R. E. Turner and Q. Dortch (1995): Changes in nutrient structure of river-dominated coastal waters: Stoichiometric nutrient balance and its consequences. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 40, 339-356.

兼田淳史・武岡英隆・小泉喜嗣 (1996): 1993 年夏季の豊後水道の低温化現象. 沿岸海洋研究, 34, 71-78.

笠井亮秀・藤原建紀・多田光男 (2001): 紀伊水道の海洋構造と栄養塩輸送. 海岸工学論文集, 48, 436-440.

- Libes, S. M. (1992): An introduction to marine biogeochemistry. John Wiley & Sons Inc., New York.
- Parsons, T. R., Y. Maita and C. M. Lalli (1984a): A manual of chemical and biological methods for seawater analysis. Pergamon Press, Oxford.
- Parsons, T. R., M. Takahashi and B. Hargrave (1984b): Biological Oceanographic Processes, Third Edition. Pergamon Press, Oxford.
- Nigi, G., I. Kinoshita and Y. S. Ibaraki (2016): Nutrients supplied by upwelling from Shimanto Canyon to the euphotic zone of western Tosa Bay, Japan. *La mer*, 54, 73-84.
- Redfield, A. C., B. H. Ketchum and F. A. Richards (1963): The influence of organisms on the composition of seawater, 26-77. In *The sea*, Vol. 2, edited by M. N. Hill, Wiley Interscience, New York.
- 才野敏郎 (1989): 局地性湧昇域内外における懸濁態有機物と栄養塩類. *海洋*, 21, 574-578.
- Takahashi, M. and M. J. Kishi (1984): Phytoplankton growth response to wind induced regional upwelling occurring around the Izu Islands off Japan. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, 40, 221-229.
- Takahashi, M. and I. Koike, T. Ishimaru, T. Saino, K. Furuya, Y. Fujita, A. Hattori and S. Ichimura (1980): Upwelling plumes in Sagami Bay and adjacent water around the Izu Islands, Japan. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, 36, 209-216.
- Takahashi, M., T. Nakai, T. Ishimaru, H. Hasumoto and Y. Fujita (1985): Distribution of the surface chlorophyll maximum and its nutrient-light environment in and around the Kuroshio off Japan. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, 41, 73-80.
- 續辰之介・中尾徹 (1986): 天然湧昇域の海洋環境特性について. *水産土木*, 22, 41-58.
- Yanagi, T. (1985): Coastal upwelling and downwelling events in the Seto Inland Sea. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, 41, 435-440.

【第V章】

- 東健作 (2010): 四万十川におけるアユの長期的な漁獲変動と近年の特徴. *水産増殖*, 58, 401-410.
- Djumanto, I. Kinoshita and C. Bito (2004): Seasonal abundance of three clupeoid larvae and juveniles occurring in the shirasu fishery ground in Tosa Bay, Japan. *Lamer*, 42, 83-94.
- 遠藤愛子・眞岩一幸・河津静花・寺島紘士 (2011): 森川海の一体的管理に関する調査研究. *日本海水学会誌*, 65, 210-222.

- 藤原建紀 (2007): 河口域および内湾域におけるエスチュアリー循環流. 沿岸海洋研究, 44, 95-106.
- 藤原建紀・駒井幸雄 (2009): 沿岸海域の栄養塩動態. 海洋と生物, 31, 134-140.
- 深見公雄・水成隆之・久保田浩・西島敏隆 (1994): 高知県下の二河川における付着藻類の増殖速度およびアユによる藻類消費速度の見積り. 水産増殖, 42, 199-206.
- 深見公雄・玉置寛・和吾郎 (2007): 高知県仁淀川における森林土壌からの栄養塩供給および微細藻類へのその影響. 黒潮圏科学, 1, 96-104.
- 福島武彦・張朝 (2008): 森林の種類による栄養塩流出の違い, p. 100-109. 人工林荒廃と水・土砂流出の実態, 恩田裕一編, 岩波書店, 東京.
- 速水祐一・碓井澄子・武岡英隆 (2004): 瀬戸内海における窒素・リンの存在量とその長期変動. 海と空, 80, 75-78.
- Houde, E. D. (1987): Fish early life dynamics and recruitment variability. *Am. Fish. Soc. Symp.*, 2, 17-29.
- Howarth, R. W. (1988): Nutrient limitation of net primary production in marine ecosystems. *Ann. Rev. Ecol.*, 19, 89-110.
- Howard, M. D. A., M. Sutula, D. A. Caron, Y. Chao, J. D. Farrara, H. Frenzel, B. Jones, G. Robertson, K. McLaughlin and A. Sengupta (2014): Anthropogenic nutrient sources rival natural sources on small scales in the coastal waters of the Southern California Bight. *Limnol. Oceanogr.*, 59, 285-297.
- 加藤秀弘 (2000): ニタリクジラの自然誌 土佐湾にすむ日本の鯨. 平凡社, 東京.
- Kato, H., E. Shinohara, T. Kishiro and S. Noji (1996): Distribution of Bryde's whales off Kochi, Southwest Japan, from the 1994/95 sighting survey. *Rep. int. whal. Commn.*, 46, 429-436.
- 木下泉 (2006): 浮魚資源・生態研究におけるシラス漁場調査の重要性. 黒潮の資源海洋研究, 7, 3-12.
- 工藤勲・柳哲雄 (2014): シンポジウム「海域の貧栄養化」のまとめ. 沿岸海洋研究, 52, 1.
- Lalli, C. M. and T. R. Parsons (1993): *Biological oceanography: an introduction*. Pergamon, Exeter.
- 長田宏 (1994): 新潟沿岸域における河川水起源の栄養塩分布の季節変動. 水産海洋研究, 58, 1-9.
- Ryther, J. H. (1969): Photosynthesis and fish production in the sea. *Science*, 166, 72-76.

- 田中克 (1991): 接岸回遊の機構とその意義, p. 119-132. 魚類の初期発育, 田中克編, 恒星社
厚生閣, 東京.
- 山本民次 (2014): 瀬戸内海西部海域における貧栄養化. 沿岸海洋研究, 52, 49-58.
- 柳川晋一・梶達也 (2013): 土佐湾におけるシラスの種組成と漁況の経年変化. 黒潮の資源
海洋研究, 14, 25-28.
- 柳哲雄 (2016): シンポジウム「沿岸海域に存在する外洋起源のリン・窒素のまとめ」. 沿岸
海洋研究, 43, 101-103.
- Yanagi, T. And D. Ishii (2004): Open ocean originated phosphorus and nitrogen in the Seto Inland
Sea, Japan. *J. Oceanogr.*, 60, 1001-1005.
- Zhang, Z., T. Fukushima, P. Shi, F. Tao, Y. Onda, T. Gomi, S. Mizugaki, Y. Asano, K. Kosugi, S.
Hiramatsu, H. Kitahara, K. Kuraji, T. Terajima and K. Matsushige (2008): Baseflow
concentrations of nitrogen and phosphorus in forested headwaters in Japan. *Sci. Total Environ.*,
402, 112-122.