

独立行政法人港湾空港技術研究所

# 港湾空港技術研究所 報告

---

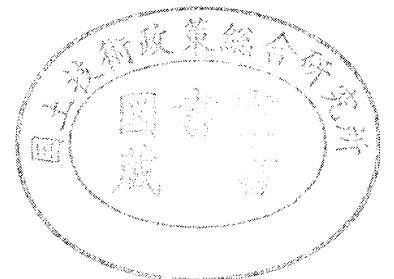
REPORT OF  
THE PORT AND AIRPORT RESEARCH  
INSTITUTE

---

VOL.43    NO.1    March 2004

NAGASE, YOKOSUKA, JAPAN

INDEPENDENT ADMINISTRATIVE INSTITUTION,  
PORT AND AIRPORT RESEARCH INSTITUTE



# 港湾空港技術研究所報告 (REPORT OF PARI)

第 43 巻 第 1 号 (Vol. 43, No. 1), 2004 年 3 月 (March 2004)

## 目 次 (CONTENTS)

1. 浜名湖今切口周辺海岸の地形変化と土量変化  
……………栗山 善昭・内山 雄介・中村 聡志・山脇 秀仁・橋本孝治 …… 3  
(Morphological Variation and Sediment Volume Change at Imagireguchi Inlet in Hamana Lake  
…………… Yoshiaki KURIYAMA, Yusuke UCHIYAMA, Satoshi NAKAMURA, Syuji YAMAWAKI, and Koji HASHIMOTO)
2. 干潟再生の可能性と干潟生態系の環境変化に対する応答  
— 干潟実験施設を用いた長期実験 —  
……………桑江 朝比呂・三好 英一・小沼 晋・井上 徹教・中村 由行 …… 21  
(Feasibility of the Restoration and Creation of Intertidal Flat Ecosystems  
— Long-Term Experiments Using Intertidal Flat Experimental Facility —  
…………… Tomohiro KUWAE, Eiichi MIYOSHI, Susumu KONUMA, Tetsunori INOUE, and Yoshiyuki NAKAMURA)
3. 袋型根固め材を用いた混成堤マウンド被覆材の耐波安定性と耐久性  
…下迫 健一郎・久保田 真一・松本 朗・半沢 稔 篠村 幸廣・尾池 宣佳 …… 49  
池谷 毅・秋山 真吾 ……  
(Stability and Durability of Filter Unit Covering Rubble Mound of Composite Breakwater  
… Ken-ichiro SHIMOSAKO, Shin-ichi KUBOTA, Akira MATSUMOTO, Minoru HANZAWA,  
Yukihiro SHINOMURA, Nobuyoshi OIKE, Tsuyoshi IKEYA, Shingo AKIYAMA)

## 干潟再生の可能性と干潟生態系の環境変化に対する応答 —干潟実験施設を用いた長期実験—

桑江 朝比呂\*・三好 英一\*・小沼 晋\*・井上 徹教\*・中村 由行\*\*

### 要 旨

大型水槽(メソコスム)内に微生物から二枚貝・ゴカイなどの大型底生生物まで生息可能な干潟環境を再現し、時間の経過とともに生物が自然に定着して生態系が発達していく様子を追跡することに成功した。さらに、その生態系の構造や諸機能が自律安定していることを確認した。環境条件が適切であれば、干潟生態系の創造が技術的に不可能でないことを実証したこの成果は、「人工干潟の成功事例はない」といわれていた干潟造成技術への不信感に対し、意識改革を迫るものである。造成干潟における生態系の構造および機能の特性を明らかにするために、メソコスムに再現された干潟を造成干潟のモデルケースとし、メソコスムにおける生息生物相や物質循環を自然干潟と比較した。その結果、メソコスムでは、(1)バクテリアや底生微細藻類などの微生物が多く、無機栄養塩の除去能力が優れていること、(2)大型生物の個体数および種類数が少なく、短命の種が卓越すること、などが明らかとなった。次に、干潟が造成されてから生物相が安定するまでに要する時間を明らかにするため、生態系創出後の底生生物群集の変遷を6年間にわたってモニタリングし、時間経過に伴う底生生物群集の変化を調べた。その結果、底生動物の種類数については6年が経過してもなお増加傾向にあり、生態系がまだまだ発達段階にあることがはじめて定量的に明らかとなった。この知見は、干潟造成後の事後モニタリングを長期間実施する必要があることを示唆している。さらに、生態系全体の環境条件を制御しながら比較実験が行えるというメソコスムのメリットを生かし、実験の途中でメソコスムの環境条件を変化させ、底生生物群集の環境変化に対する応答について調べた。その結果、(1)干出時間が長くなると、個体数や種類数が減少し、優占種も変化すること、(2)干潟堆積物が攪拌されると、個体数および種類数は初めのうち激減するが、約半年で回復すること、などの現象について、現地観測では困難であった因果関係の明確化ができた。現場の造成干潟において大きな地形変化(外力による堆積物の移動や、地盤高の変化による干出時間の変化)が頻発している状況のなか、これらの知見は地形変化に対する生物群集の応答を実測および予測しつつ対策を講じる、順応的管理(adaptive management)を実施するうえで有用である。

キーワード：干潟メソコスム、盤洲干潟、生態系の発達・遷移、環境創造、自然再生

\* 海洋・水工部 主任研究官

\*\* 海洋・水工部 沿岸生態研究室長

〒239-0826 横須賀市長瀬3-1-1 独立行政法人 港湾空港技術研究所

Phone: +81-468-44-5046, Fax: +81-468-44-1274, E-mail: kuwae@ipc.pari.go.jp

## **Feasibility of the Restoration and Creation of Intertidal Flat Ecosystems —Long-Term Experiments Using Intertidal Flat Experimental Facility—**

**Tomohiro KUWAE<sup>\*</sup>, Eiichi MIYOSHI<sup>\*</sup>, Susumu KONUMA<sup>\*</sup>,  
Tetsunori INOUE<sup>\*</sup>, and Yoshiyuki NAKAMURA<sup>\*\*</sup>**

### **Synopsis**

Benthic communities in intertidal flats play vital roles in bioproductivity and nutrient removal from coastal areas. Lost benthic habitat is increasingly restored to take these functions. Similarity of food web structure and ecological functions to natural ecosystems may be the most fundamental requirement for establishing success criteria in restoration efforts. Mesocosm experiments were conducted over six years using the Intertidal Flat Experimental Facility (IFEFF) to examine the succession of macrofaunal communities inhabited the newly created habitat and to investigate the response of intertidal flat ecosystems to ecological impacts. Benthic organisms at the various trophic levels of intertidal flat ecosystems colonized the experimental pools within one year, resulting in the formation of food web structure and ecological functions. There was a statistically significant increase in macrofaunal species richness during six years although the total number of macrofauna did not show a monotonous increase, indicating that long-term monitoring is necessary to determine whether created ecosystems have been self-stabilized and whether they resemble natural ecosystems. Prolonged emersion caused a decrease in the total number and species richness of macrofauna.

**Key Words:** tidal flat mesocosms, Banzu intertidal flat, development and succession of ecosystems, natural habitats, restoration efforts

---

<sup>\*</sup> Senior Researcher, Marine Environment and Engineering Department, Port and Airport Research Institute

<sup>\*\*</sup> Head, Coastal Ecosystems Division, Marine Environment and Engineering Department, Port and Airport Research Institute  
Corresponding author: Tomohiro Kuwae. Mailing address: 3-1-1, Nagase, Yokosuka 239-0826, Japan; Phone: +81-468-44-5046; Fax: +81-468-44-1274; E-mail: kuwae@ipc.pari.go.jp

## 目 次

|                                                          |    |
|----------------------------------------------------------|----|
| 要旨 .....                                                 | 21 |
| 1. まえがき .....                                            | 25 |
| 1.1 造成干潟に関する研究の背景 .....                                  | 25 |
| 1.2 メソコスム実験という研究手法と干潟実験施設を用いたこれまでの研究 .....               | 25 |
| 1.3 本研究の目的 .....                                         | 26 |
| 2. 干潟メソコスムの特性と限界 .....                                   | 26 |
| 2.1 干潟メソコスムの概要 .....                                     | 26 |
| 2.2 比較対象とした自然干潟—盤洲干潟— .....                              | 28 |
| 2.3 干潟メソコスムおよび盤洲干潟における環境条件の比較 .....                      | 29 |
| 3. 干潟メソコスムに形成された生態系における機能発揮および盤洲干潟との類似性Ⅰ. 生物生息機能 .....   | 30 |
| 3.1 まえがき .....                                           | 30 |
| 3.2 生物試料の採取と分析方法 .....                                   | 30 |
| 3.3 生息生物量の比較結果 .....                                     | 31 |
| 3.4 考察 .....                                             | 32 |
| 3.5 あとがき .....                                           | 32 |
| 4. 干潟メソコスムに形成された生態系における機能発揮および盤洲干潟との類似性Ⅱ. 栄養物質除去機能 ..... | 33 |
| 4.1 まえがき .....                                           | 33 |
| 4.2 堆積物—直上水間の物質フラックスおよび脱窒速度の測定方法 .....                   | 33 |
| 4.3 栄養物質除去速度の比較結果 .....                                  | 35 |
| 4.4 考察 .....                                             | 37 |
| 4.5 あとがき .....                                           | 37 |
| 5. 干潟メソコスムに形成された生態系における自律安定性と環境変化に対する応答 .....            | 37 |
| 5.1 まえがき .....                                           | 37 |
| 5.2 実験方法 .....                                           | 38 |
| 5.3 実験結果 .....                                           | 38 |
| 5.4 考察Ⅰ. 時間経過に伴う群集構造の変遷 .....                            | 39 |
| 5.5 考察Ⅱ. 環境変化に対する群集構造の応答 .....                           | 42 |
| 5.6 あとがき .....                                           | 44 |
| 6. あとがき .....                                            | 45 |
| 謝辞 .....                                                 | 45 |
| 参考文献 .....                                               | 46 |

表－１ 造成干潟の到達レベル<sup>a</sup>

|         |                                                                                                                                                                              |
|---------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Level 1 | Do benthic organisms at the various trophic levels of intertidal flat ecosystems colonize the newly created habitat and the newly created habitat form a food web structure? |
| Level 2 | Does the created ecosystem exhibit ecological functions?                                                                                                                     |
| Level 3 | Is the created ecosystem self-stabilized?                                                                                                                                    |
| Level 4 | Do the food web structure and ecological functions of the created ecosystem resemble those of the natural ecosystems?                                                        |

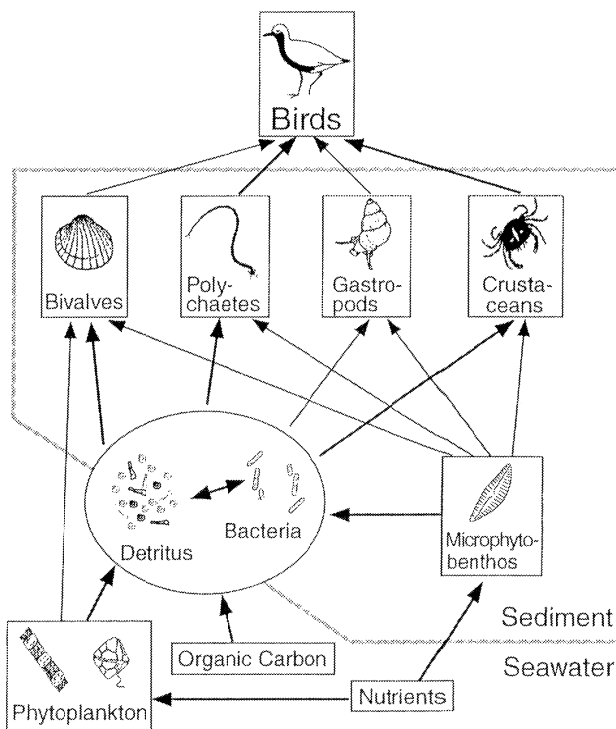
<sup>a</sup>listed in order of the levels which seems to be attained readily (original conception of the first author, T. Kuwae).

## 1. まえがき

### 1.1 造成干潟に関する研究の背景

2001年の「環の国」構想を受けて「自然再生型公共事業」が推進され、「自然再生推進法」が施行された今日、沿岸域においては干潟や藻場などの再生(保全、修復、そして創造)が強く求められている。干潟の保全・修復・創造技術の確立のためには、再生された干潟における生物や物質循環の変動特性とそのメカニズムを、自然干潟のそれと比較しつつ理解することが必要である。本研究が開始された1995年の時点では、造成された干潟生態系の構造や機能に関する研究が数例存在したが(例えば今村ら, 1993)、記載的な内容にとどまっており、そのメカニズムに関する検討はなされていなかった。また、生態系の構造や機能に関して、自然干潟と造成干潟とを比較した研究例はなかった。さらに当時の干潟再生に対する世の中の認識は、その重要性が指摘されはじめたものの、再生技術に対する不信がいまだ根強かった。

再生された干潟生態系の理想の姿は、自然干潟となるべく似ていること、つまり、再生された干潟における生態系の構造や機能が、自然干潟のそれと類似していることであると思われる。しかしながら、一朝一夕に再生された干潟生態系が自然生態系に似ることはありえないと思われる。そこで、造成干潟の到達レベルについて、達成が容易と思われる順に整理してみた(表－１)。レベル1に掲げられている「様々な生物が定着し、生態系としての構造が成立しているか?」という項目に対しては、これまでの干潟実験施設を用いた研究において検討されている(細川・桑江, 1997a; 桑江ら, 1997)。細川・桑江(1997a)は、バクテリアや藻類といった微生物から、貝類や多毛類といった底生動物までの出現を、実験生態系創出の後1年以内に確認している。つまり、図－1に示した干潟生態系を構成する主要生物(生産者・分解者・一次消費者・二次消費者など)のうち、鳥類以外の生物について実験生態系においても定着しうることを示している。また、レベル2「その生態系では、機能が発揮されているか?」という項目についても、全国の造成干潟において生物生産機能や水質浄化機能という観点から数多くの調査がなされている(後述参照)。しかしながら、レベル3「その生態系は破綻せず、自律安定しているか?」、そして、レベル4「その生態系の構造や機能は、自然の生態系のそれと類似しているか?」にという項目に対する定量的な検証はいまだなされていない。



図－１ 干潟における食物連鎖

### 1.2 メソコスム実験という研究手法と干潟実験施設を用いたこれまでの研究

干潟生態系の動態を把握するために従来取られてきた手法には、野外調査と室内実験とがある。野外調査では、各々の調査時における生態系の構造や動態を把握できるが、複雑な相互作用により作り出される生態系のメカニ

ズムを取り出して解析することができない。一方、室内実験では個々のメカニズムを決定づける要因について、1対1の因果関係を見つけ出すことができるが、それが自然の系で実際に作用しているのかを確認することができない。そこで、両手法を補うため、メソコスムという手法が注目されはじめている（例えばShort et al., 1995; 細川ら, 1996a）。メソコスムとは、「中規模の宇宙(空間)」という意味であり、生態系の実験においては、自然に近い環境を人工的に作り出した場のことを指し示す。メソコスムを利用する最大の長所は、自然に近い生態系を作り出すことが可能であり、なおかつ生物や環境を目的に応じてコントロールしつつ比較実験を行える点である（西條・坂本, 1993）。

干潟メソコスムを用いたこれまでの研究内容は以下のとおりである。細川ら(1996a)では、メソコスムの設備概要、水槽壁面が底生生物の分布におよぼす影響、そして物質収支実験による水質浄化の実態について記述されている。細川・桑江(1997a)および細川・桑江(1997b)では、干潟の研究課題を抽出するとともに、メソコスムを用いた実験の方法論について検討されている。桑江ら(1997)、Kuwaie and Hosokawa(2000)、そしてHosokawa and Kuwaie(2001)では、干潟メソコスムに生態系を創出してから2年間までの底生生物の動態についてモニタリングし、波や流れといった外力と生物相との関係、海水交換の頻度と生物相との関係について検討されている。桑江ら(2000a)では、干潟メソコスムと盤洲干潟における生物生息機能について、また桑江ら(2000b)では、干潟メソコスムと盤洲干潟における水質浄化機能について、それぞれ定量的な比較がなされている。さらに、桑江ら(2002a)では、干潟メソコスムにおける底生動物群集の6年間にわたる動態と、環境変化に対する応答について記述されている。

### 1.3 本研究の目的

本研究では、表一1に示されている「造成干潟の到達レベル」という独自の視点から、これまでの干潟メソコスムにおける研究成果をとらえなおしてみる。具体的には、干潟生態系再生の可能性を検証するために、大型水槽(メソコスム)内に微生物から二枚貝・ゴカイなどの大型底生生物まで生息可能な干潟環境を再現し、時間の経過とともに生物が自然に定着して生態系が発達していく様子を追跡する。まず第3章において、干潟メソコスムにおける生物生息機能を定量化し盤洲干潟と比較する。また、第4章において、干潟メソコスムにおける栄養物質除去機能を定量化し盤洲干潟と比較する。これらの結

果をもとに、レベル2「その生態系では、機能が発揮されているか？」とレベル4「その生態系の構造や機能は、自然の生態系のそれと類似しているか？」について検討する。この目的を達成するためには、メソコスムで再現された干潟生態系の諸元を定量化し、自然干潟のそれと比較することにより、干潟メソコスムの特性や限界を把握することが必要である。したがって、第2章において、干潟メソコスムと盤洲干潟の環境条件を比較し、メソコスムに再現された実験生態系の特性や限界について述べる。さらに、レベル3「その生態系は破綻せず、自律安定しているか？」について、第5章で検討する。

次に、生態系全体の環境条件を制御しながら比較実験が行えるというメソコスムのメリットを生かし、実験の途中でメソコスムの環境条件を変化させ、底生生物群集の環境変化に対する応答について第5章で検討する。

## 2. 干潟メソコスムの特性と限界

### 2.1 干潟メソコスムの概要

本研究ではメソスケールの干潟実験生態系として、独立行政法人港湾空港技術研究所(旧運輸省港湾技術研究所)にある干潟実験施設を利用した。干潟実験施設の外観を図一2、実験水槽の平面図と実験海水のフローを図一3、そして実験水槽の断面図を図一4に示す。また、実験開始当初(1994年12月-1998年2月)における実験水槽の制御条件を表一2に示す。千葉県木更津市盤洲干潟において採取した堆積物を各実験水槽へ深さ50 cmになるように投入した。この堆積物は、投入前に天日で20日間乾燥させてあるため、成体の底生生物は初期条件として含まれていない。1994年12月22日に実験水槽へ海水を導入し、潮汐を与えて実験生態系を創出した。1週間に1-3回の頻度で水槽中の海水と久里浜湾からポンプで汲み上げた未処理海水とを交換した。波や流れによって堆積物への物理的攪乱を与えた。実験生態系の創出から現在まで、実験水槽へ生物を一切人為的に投入しなかった。すなわち、実験水槽に加入したすべての生物は、久里浜湾の海水(例えば卵・孢子・幼生・種子など)由来である。なお、1998年3月より、各水槽の実験条件を変更した(詳細は第5章の第2節参照)。以下に干潟実験施設の設備に関する詳細を示す。

#### (1) 上屋

上屋の床面積は376 m<sup>2</sup>、高さは最高部で8.3 mである。自然光を取り入れるため、上屋の全面が基本的にガラス張りになっている(図一2)。天井部分と側面の一部には赤外線カットフィルターのガラスを使用し、温室効果を軽減している。1997年の時点では、野外の光合成利用可能放

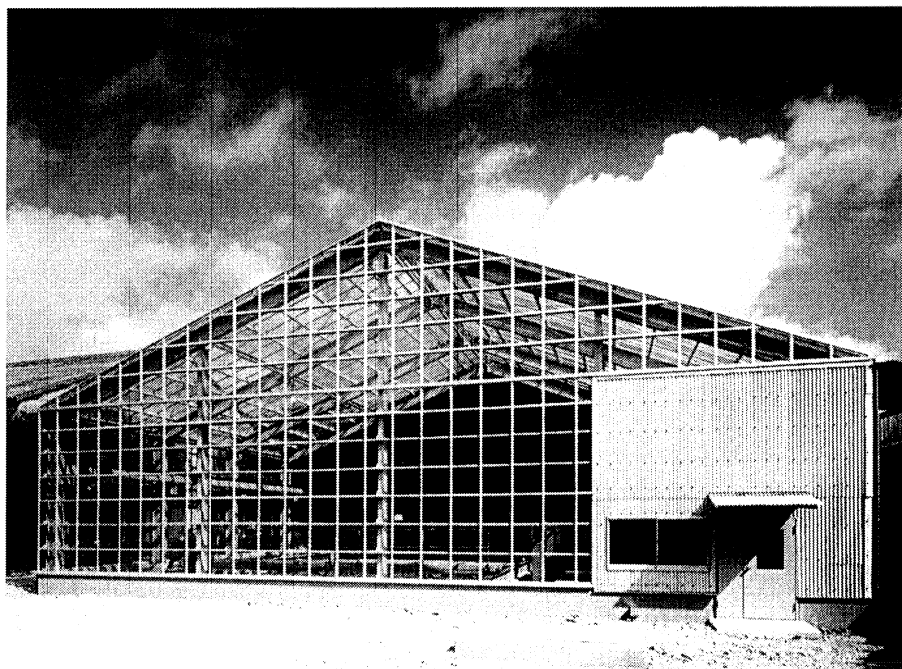


図-2 干潟実験施設の外観

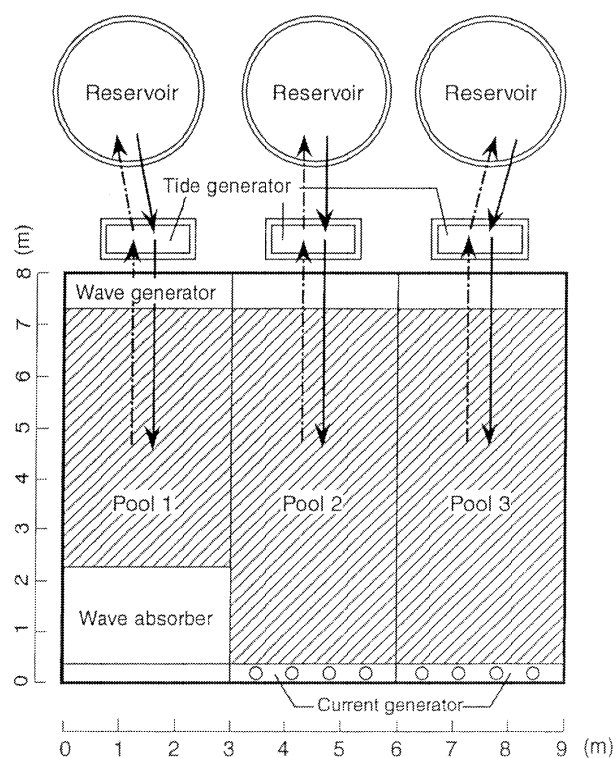


図-3 実験水槽の平面図と実験海水のフロー、実線が上げ潮、破線が下げ潮を示す。

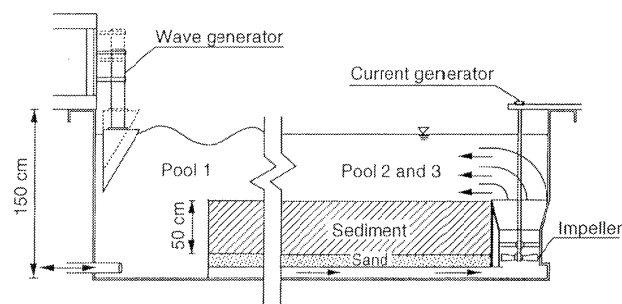


図-4 実験水槽の断面図

射量 (PAR) の 63% が実験水槽内に入射していた (桑江ら, 1997)。

## (2) 実験水槽

長さ 8 m, 幅 9 m, 深さ 1.5 m の FRP 製の実験水槽を 3 分割 (8 m × 3 m × 1.5 m) にして使用している (図-3)。夏期の異常な堆積物温度の上昇を防止するため、実験水槽を地下埋め込み式にし、実験水槽の外側全面に発泡ウレタンを貼りつけている。

## (3) 貯水槽・潮汐発生装置

FRP 製の円形水槽 (18 m<sup>3</sup>) が貯水槽として各実験水槽に連結している。貯水槽には、水質を均一にするための攪拌器と曝気装置が設置されている。潮汐発生装置は、潮汐発生水槽 (1.5 m × 0.5 m × 2 m)、循環ポンプ、オー



表一 実験開始当初（1994 年 12 月 - 1998 年 2 月）における  
干潟メソコスムの制御条件

|                             |                                                             |
|-----------------------------|-------------------------------------------------------------|
| Temperature                 | Not controlled                                              |
| Light <sup>a</sup>          | Not controlled                                              |
| Sediments <sup>b</sup>      | Taken from an natural tidal flat in Tokyo Bay               |
| Seawater                    | Pumped up from Kurihama Bay                                 |
| Tidal cycle                 | ca. 10.5 h                                                  |
| Organisms <sup>c</sup>      | Never added to the pools artificially                       |
| Sedimentary area            | Pool 1: 15 m <sup>2</sup> , Pool 2 and 3: 24 m <sup>2</sup> |
| Water level at flood        | ca. +20 cm                                                  |
| Water level at ebb          | ca. -30 cm                                                  |
| Emersion time               | ca. 4.5 h tide <sup>-1</sup>                                |
| Physical disturbances       | Pool 1: wave, Pool 2 and 3: current                         |
| Frequency of water exchange | 1-3 times wk <sup>-1</sup>                                  |

<sup>a</sup>Infrared ray cutting glasses were used for portion of the roof and walls to reduce the greenhouse effect.

<sup>b</sup>Prior to the experiments, sediments were dried under sunlight.

<sup>c</sup>All the organisms colonized in the experimental pools originated as larvae from the natural seawater.

オーバーフロー装置の 3 つから構成されている。オーバーフロー装置が上昇すると、貯水槽から潮汐発生水槽、実験水槽へと海水が流入する。また、オーバーフロー装置が下降すると、サイホンで実験水槽から潮汐発生水槽へ海水が流出する。

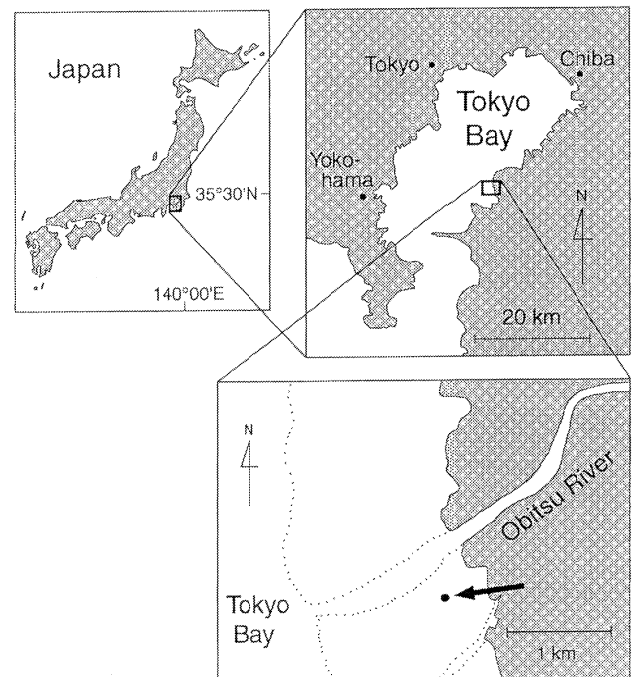
#### （4）造波装置・潮流発生装置

堆積物へ作用させる外力として、水槽 1 にはブランジャー式の造波装置を設置し（図一 4）、波によるじょう乱を与えている。この造波装置は、現場の干潟と同程度の周期 0.5-2.0 s、波高 0-10 cm までの波を再現できる。規則波が与えられるように、消波工を水槽 1 に設置している。

水槽 2 と水槽 3 には、インペラ式の潮流発生装置を設置し、流れによるじょう乱を与えている（図一 4）。シャフトが回転することにより発生した水流は、干潟堆積物の表面を流れた後、堆積物の下の空間を通過して循環している。流速は 0-10 cm s<sup>-1</sup> で調整可能である。造波装置と潮流発生装置は、潮位が堆積物表面高さ + 10 cm 程度になると自動的に始動・停止する。

#### 2.2 比較対象とした自然干潟—盤洲干潟—

干潟メソコスムにおける環境条件と自然干潟のそれとを比較するための調査地として、東京湾の東岸に位置する自然干潟（盤洲干潟：千葉県木更津市地先）を選定し



図一 5 盤洲干潟の調査地点

た（図一 5）。前述のように、干潟メソコスムに投入した堆積物は、盤洲干潟から採取している。盤洲干潟の地形勾配は、岸沖方向で 1/1500-1/1000 と非常に緩い。潮差

表一 3 干潟メソコスム (IFEF) (3つの水槽の平均±標準誤差,  $n=27$ ) および盤洲干潟 (Banzu) (平均±標準誤差,  $n=3$ ) における底質 (堆積物深さ 0-2 cm) の比較.  
桑江ら (2000b) より引用.

|       | Median diameter<br>( $\mu\text{m}$ ) | Silt and mud<br>(%) | TOC<br>( $\text{mg g}^{-1}$ ) | TN<br>( $\text{mg g}^{-1}$ ) |
|-------|--------------------------------------|---------------------|-------------------------------|------------------------------|
| IFEF  | $177 \pm 2$                          | $15.8 \pm 0.8$      | $2.56 \pm 0.19$               | $0.33 \pm 0.02$              |
| Banzu | $175 \pm 5$                          | $2.6 \pm 0.6$       | $0.94 \pm 0.03$               | $0.14 \pm 0.01$              |

は大潮時で約 1.6 m, 小潮時で約 0.5 m である. 設置した定点は岸側に位置し, およそ年平均水位より 20 cm 高い場所にあるため, 堆積物は毎度の潮汐周期に連動して干出および冠水する. この定点付近に生息する二枚貝の個体密度は沖側と同程度であるが, 個体の大きさは沖側より小さい (小沼ら, 2002). 小櫃川の流域面積は  $267 \text{ km}^2$  で, 平常時の流量は  $2.5\text{--}3.0 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  である. 定点付近には植生はない.

## 2.3 干潟メソコスムおよび盤洲干潟における環境条件の比較

### (1) 水理・水文環境

干潟メソコスムは屋内にあるため, 降雨を経験しない点が大きく盤洲干潟の環境条件と異なっている. また, 干潟水槽が直接海とつながっておらず, 海水が地先 (久里浜湾) からポンプで汲み上げることによって供給されていること, そして海水が 1 週間に 1-3 回の頻度で交換されていることも, 盤洲干潟における海水流動と異なっている点である.

### (2) 水質・底質

干潟メソコスムにおいて観測された値の変動幅は, 水温について  $4.9\text{--}32.0^\circ\text{C}$  (平均  $18.7^\circ\text{C}$ ), 堆積物温度について  $6.5\text{--}36.1^\circ\text{C}$ , そして塩分について  $26.3\text{--}36.0$  (平均  $32.1$ ) であり (桑江ら, 1997), いずれも盤洲干潟で観測された変動幅の範囲内である. しかし, 東京湾の湾内に位置し, 小櫃川河口測定の盤洲干潟における塩分は, 平均値と比較すると久里浜湾の海水を導入している干潟メソコスムより低い傾向がみられる.

1998年に測定された干潟メソコスムおよび盤洲干潟における堆積物の粒度・全有機物量 (TOC)・全窒素 (TN) の分析結果を表一 3 に示す (桑江ら, 2000b). 実験水槽の堆積物は盤洲干潟から搬入されているため, 中央粒径については両干潟に差はみられないが, シルト・粘土分は干潟メソコスムの方が 10% 以上盤洲干潟より高い値を示している. シルト・粘土分については, 1996年7月の

時点ですでにすべての実験水槽において約 15% となっており, 実験開始時 (約 3%) より増加していた. それ以降は 1999 年 3 月まで 13-18% と比較的一定であった. TOC および TN については, いずれも干潟メソコスムの方が盤洲干潟より高い値を示している.

### (3) 大型生物

干潟メソコスムの上屋の存在により, 鳥類の飛来はない. さらに, 海水の取水口にはポンプの保護のためネットがかけられており, 魚類および成体のマクロベントスの移入もほとんどない.

### (4) 考察

メソコスムの仕様上, 環境条件の変更が不可能な部分, つまり, 自然干潟と違った環境条件となることが避けられない部分については, 実験結果の解釈に注意が必要である. 上屋によって台風などの大きなじょう乱を経験しないメソコスムの堆積物粒子は, 自然干潟と比較し安定である. このことは, シルト・粘土分の増加 (表一 3), 圧密の促進 (堆積物の硬化), 堆積物-直上水間の物質移動の低下などの可能性を示唆している.

メソコスムにおいて成体のマクロベントスの移入が起こらないことにも注意が必要である. 例えば自然干潟では, 荒天などによる生物量の一時的な減少後の再定着過程において, 周辺からの成体の移入の寄与は大きいと考えられる. 幼生や卵の加入以外では生物の加入が起きないメソコスムでは, 自然干潟と比較して定着の速度が遅くなると予想される.

以上に整理されたように, 干潟メソコスムは室内に再現された生態系であるため, 現場の造成干潟と異なる特性や限界が存在する. 本研究では, これらの特性や限界を踏まえつつも, 干潟メソコスムを「造成干潟のモデルケース」としてとらえ, 以下の章において, 造成干潟における機能発揮, 造成干潟の自律安定, 造成干潟と自然干潟における構造や機能の類似性, について検討する.

### 3. 干潟メソコスムに形成された生態系における機能 発揮および盤洲干潟との類似性 I. 生物生息機能

#### 3.1 まえがき

干潟の環境条件は、潮汐により周期的に空気中への露出と冠水を繰り返すという点において独特かつ過酷である。しかし、干潟ではそのような環境に適応した生物が高い生産性を保ちつつ生息している。このように、干潟が生物の生息場を提供する機能を「生物生息機能」と定義する。

これまで、自然干潟の生物生息に関して様々な観測例がある（例えば木村ら，1997；Magni and Montani, 1997；大坪ら，1997）。しかし、自然干潟と造成干潟における生物の現存量を比較した例は非常に少ない（川上ら，2003）。ここでは、干潟メソコスムおよび盤洲干潟に生息するバクテリア・底生微細藻類・メイオベントス・マクロベントスの現存量を調査し、干潟生態系の構造を決定する生産者・分解者・消費者の現存量を比較する。また、マクロベントスの種類数および種構成を比較し、造成干潟の生物生息機能の特性について検討する。本章において検討に用いるデータは、桑江ら（2000a）と同一である。

#### 3.2 生物試料の採取と分析方法

##### （1）底生バクテリア

底生バクテリアを計数するために、二重染色法を用いた（Kuwaie and Hosokawa, 1999）。各調査日に、深さ1 cmまでの堆積物を内径2.5 cmのポリカーボネイトパイプを用いて、干潟メソコスムの各水槽から1試料ずつ計3試料（ $n=3$ ）、また、盤洲干潟の図-5に示した地点から3試料採取した（ $n=3$ ）。四ホウ酸ナトリウムを添加して（最終濃度35.1 g l<sup>-1</sup>）中性化したホルマリンを現場海水に加え（最終濃度10%）、孔径0.22  $\mu$ mのメンブレンフィルター（GS type; Millipore）で二度吸引濾過し、濾過滅菌固定液を作成した。固定液を5 ml分注した試験管に、堆積物試料約0.3 gを入れ4°Cに保たれた暗所に保存し、堆積物中のバクテリアを固定した。

分散処理前に、界面活性剤（Tween 80）を試料に加え（最終濃度1 mg l<sup>-1</sup>）、最低15分以上静置した。この界面活性剤は、バクテリアを堆積物からより効率よく分散させるために用いられている（Epstein and Rossel, 1995）。超音波ホモジェナイザー（GE-100; Biomic）に先端径3 mmのチタン製プローブを取り付け、出力を40-Wに設定し、試験管内の試料に対し5分間分散処理を施した。過熱による核酸の変性を防ぐため、分散処理の間、試験管

を氷水で冷やし続けた（Epstein and Rossel, 1995）。

分散処理後の試料を固定液で50-250倍（最終希釈倍率830-4,160倍）に希釈した。試料中のシルト・粘土が多い場合には希釈倍率を高くし、検鏡時に計数しやすくなるよう配慮した。希釈試料にDAPI（4',6-diamidino-2-phenylindole）（最終濃度5  $\mu$ g ml<sup>-1</sup>）（Schallenberg et al., 1989）およびAO（acridine orange）（最終濃度1 mg ml<sup>-1</sup>）を加え、二重染色を施した。30分以上染色処理した後、試料0.5-2.0 mlを孔径0.2  $\mu$ mのポリカーボネイト製黒色メンブレンフィルターを用いて低圧で吸引濾過した。フィルターをスライドガラスに載せ、無蛍光イマルジョンオイルを滴下した後カバーガラスで覆った。分散処理後24時間以内に、100倍の油浸対物レンズを装着した落射蛍光顕微鏡（BX-FLA-3; Olympus）を用いてUV励起光下にてフィルター上のバクテリアを計数した。試料中のバクテリアはDAPIにより青色に発光し、堆積物やデトリタスはAOにより赤色に発光したため、容易に両者を区別することができた。フィルター1試料につき、形状が明瞭なバクテリアを20回視野以上変え合計200細胞以上計数した。

##### （2）底生微細藻類

底生微細藻類量をクロロフィルa量として評価した。各調査日に、深さ1 cmまでの堆積物を内径2.5 cmのポリカーボネイトパイプを用いて、干潟メソコスムの各水槽から1試料ずつ計3試料（ $n=3$ ）、また、盤洲干潟の図-5に示した地点から3試料採取した（ $n=3$ ）。超純水で希釈した90%アセトン溶液を5 ml分注した試験管に、採取した堆積物約1 gを入れ、4°Cに保たれた暗所に一晚置き、クロロフィルaを抽出した。翌日、試験管を3,500 rpmで10分間遠心し（1,780  $\times$  g）、上澄を得た。Lorenzen（1967）の方法に従い、分光光度計（U-3200; Hitachi）を用いて上澄の吸光度を分析することにより、クロロフィルa濃度を算出した。

##### （3）メイオベントス

各調査日に、深さ10 cmまでの堆積物を内径5 cmのアクリルパイプを用いて、干潟メソコスムの各水槽から1試料ずつ計3試料（ $n=3$ ）、また、盤洲干潟の図-5に示した地点から3試料採取した（ $n=3$ ）。四ホウ酸ナトリウムを添加して（最終濃度35.1 g l<sup>-1</sup>）中性化したホルマリンを採取した堆積物に加え（最終濃度10%）、メイオベントスを固定した。試料を1 mmおよび40  $\mu$ mの目合いのふるいにかけ、1 mmの目合いのふるいを通過し、40  $\mu$ mの目合いのふるいに残った試料をメイオベントスの画分として用いた。分画した試料にRose Bengal液を加え、メイオベントスの生体を赤色に染色した後、同定・計数

した。ただし、原生生物および同定不能の卵は除外した。

#### (4) マクロベントス

各調査日に、50 cm 四方の方形枠内の堆積物（深さ 20 cm）を、干潟メソコスムの各水槽から 1 試料ずつ計 3 試料 ( $n=3$ )、また、盤洲干潟の図-5 に示した地点から 3 試料採取した ( $n=3$ )。試料を 1 mm の目合いのふるいにかかけ、ふるいに残った試料を用いた。四ホウ酸ナトリウムを添加して（最終濃度 35.1 g/l）中性化したホルマリンをふるい後の試料に加え（最終濃度 10%）、マクロベントスを固定し生体湿重量を測定した。ただし、有殻の二枚貝および腹足類については、殻付き湿重量の 13%（未発表データ）を生体湿重量（むき身部分）と仮定した。

### 3.3 生息生物量の比較結果

#### (1) バクテリア・底生微細藻類・メイオベントス

干潟メソコスムおよび盤洲干潟におけるバクテリアの細胞数・クロロフィル *a* 濃度・メイオベントス数の測定結果を図-6 に示す。干潟メソコスムにおけるバクテリア数とクロロフィル *a* 濃度は、1996 年の夏季以降、盤洲干潟のそれを上回っている。メイオベントスの個体数については、両干潟で大きな違いがみられていない。干潟メソコスムにおけるメイオベントスの個体数は、時間の経過とともに増加している。

#### (2) マクロベントスの現存量と種類数

干潟メソコスムおよび盤洲干潟におけるマクロベントスの生体湿重量とマクロベントスの種類数の経時変化を図-7 に示す。盤洲干潟のマクロベントス量は夏季に高い値を示しているため、調査期間中の平均値でみると干潟メソコスムのそれを上回っている。盤洲干潟と比較し、干潟メソコスムのマクロベントス量は安定しているものの、時間の経過とともに若干減少している。干潟メソコスムにおけるマクロベントスの種類数は、常に盤洲干潟のそれを下回っている。

#### (2) マクロベントスの種構成

生体湿重量でみた両干潟におけるマクロベントスの種構成を図-8 に示す。両干潟の生物相は全く異なっている。1996 年の夏季と 1997 年の夏季に高い現存量を示した盤洲干潟では、それぞれホソウミニナ (*Batillaria cumingii*)、アサリ (*Ruditapes philippinarum*) が優占している。両干潟において優占種が時間とともに交代している。例えば干潟メソコスムにおいては、コケゴカイ (*Ceratonereis erythraeensis*)、ホトトギスガイ (*Musculista senhousia*)、ブドウガイ (*Halio japonica*) の順に優占種の交代が起きている。盤洲干潟においては、1996 年には *B. cumingii*、オサガニ (*Macrophthalmus abbreviatus*) が優占し、その

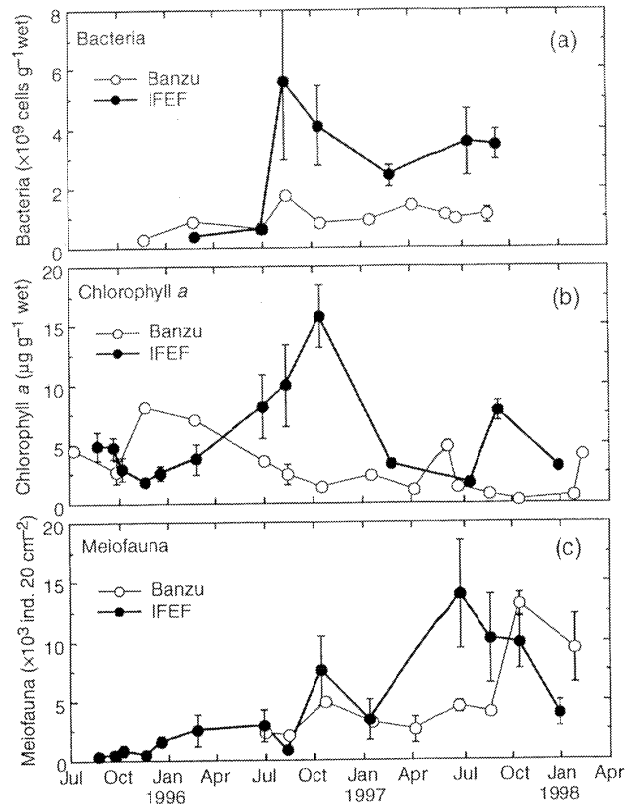


図-6 干潟メソコスム（3つの水槽の平均値）（●）および盤洲干潟（○）におけるバクテリア数（a）、クロロフィル *a* 濃度（b）、およびメイオベントス数（c）の経時変化。Error bar は標準誤差（ $n=3$ ）。

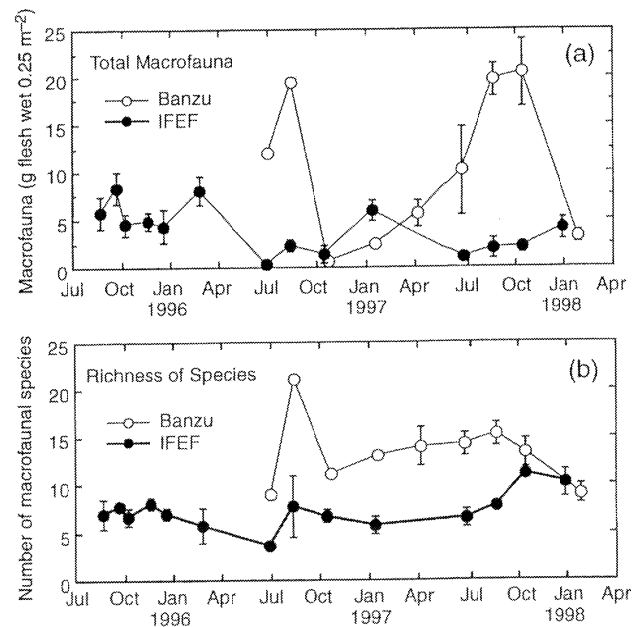


図-7 干潟メソコスム（3つの水槽の平均値）（●）および盤洲干潟（○）におけるマクロベントスの生体湿重量（a）および種類数（b）の経時変化。Error bar は標準誤差（ $n=3$ ）。

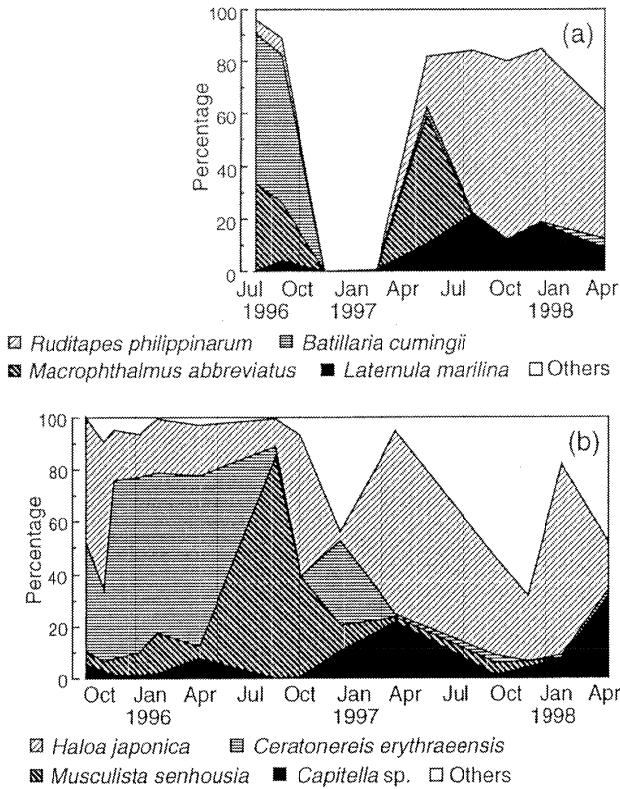


図-8 盤洲干潟 (a) および干潟メソコスム (3つの水槽の平均値) (b) における生体湿重量の種構成の経時変化

後 *R. philippinarum*, ソトオリガイ (*Laternula marilina*) に交代している。干潟メソコスムにおいては、日和見種であるイトゴカイ (*Capitella sp.*) がみられている。

### 3.4 考察

#### (1) 干潟の成熟度と生物相との関係

干潟メソコスムにおいては、バクテリアや底生微細藻類といった微生物が多い。干潟メソコスムにおいてバクテリア数が多かった理由としては、捕食者である堆積物食性のマクロベントスが少ないこと (Fenchel, 1984)、シルト・粘土分が多いことによる堆積物の単位体積当たりの表面積が広いこと (表-3)、すなわちバクテリアの生息可能面積が広いこと (Deflaun and Mayer, 1983; Schmidt et al., 1998)、が考えられる。

一方、干潟メソコスムにおいては、大型のマクロベントスが少ない。この事実は、未成熟な生態系の一般的な特徴といえる (Odum, 1969)。一般に大型の生物ほど生活史が長くなり、成長や増殖に時間を要する。つまり、大型の生物ほど食性や再生産に関して、干潟への依存性が高くなる。川上ら (2003) は長崎県諫早湾で干潟再生促

進実験を行い、実験開始後の時間経過に伴うマクロベントス湿重量の増加を確認するとともに、優占種が大型で長寿の種へ遷移していく傾向を報告している。

以上を考慮すると、生態系が成熟していくにしたがって、構成する生物が小型の種から大型の種へ遷移していくと予想される (桑江ら, 2000a)。生態系の遷移からみれば、造成干潟の生物生息機能を評価する際、自然干潟より大型の生物が少ないといった結論は、ある意味では当然のことといえる。

さらに、干潟メソコスムにおけるマクロベントスの種類数が盤洲干潟よりも低いこと、そして日和見種が存在しているという本研究の結果も、生態系の成熟という観点から説明できる (Lewin et al., 1996)。干潟メソコスムのように新たに形成された生息場所には、一般に日和見種が植民してくる。日和見種は不安定な場所にすみつき、高い増殖率によって一時的な資源を独占的に利用するのに適した種と定義されている。そして成熟した (環境の安定した) 環境においては、長い生活史を持ち種間競争に強い種の方が有利になるため、日和見種は他の新しい生息場所を求めて分散する。このことから、造成干潟では、次第に優占種が大型の生物に代わっていくものと考えられる。ただし、造成された生態系では、日和見種が優占したままの遷移の初期状態が何十年も続く場合があるという報告もあることから (Lewin, 1984; Moy and Lewin, 1991; Trueblood et al., 1994)、造成干潟の構成種の遷移については、注意深くモニタリングする必要があると思われる。

#### (2) 優占種の交代

マクロベントスの種構成の結果をみると、自然干潟においても人工干潟においても半年や1年といった時間スケールで遷移が起き、優占種が常に交代している。優占種の交代の要因としては、季節変動に伴う温度変化や堆積物の有機物量の変化など、物理化学環境の変化が考えられる (例えば木村ら, 1997; 大坪ら, 1997)。また、個々の生物における生活史上の世代時間や幼生の加入量の変化など、生物的な要因も大きく寄与していると思われる。したがって、種構成の変動メカニズムを知るためには、個々の種ごとに生活史を整理した上で幼生加入量・着底率・減耗率などを調べる必要があるが、この分野の知見は乏しく (Kimura and Sekiguchi, 1993; Miyawaki and Sekiguchi, 1999; 粕谷ら, 2003a; 粕谷ら, 2003b)、さらなる集積が待たれるところである。

### 3.5 あとがき

干潟メソコスムおよび盤洲干潟に生息する様々な栄養

段階の生物の現存量を比較し、造成干潟の生物生息機能の特性について検討した。以下に得られた知見の要点を示す。

- (1) 造成干潟においても干潟生態系の構造を特徴づける主要生物の定着がみられる。しかし、造成干潟の生態系は自然干潟に比べて未成熟なため、大型で長寿のマクロベントスが少ない。
- (2) 造成干潟におけるマクロベントスの種類数が少ないこと、そして日和見種が存在することも、生態系の未成熟さという観点から説明できる。

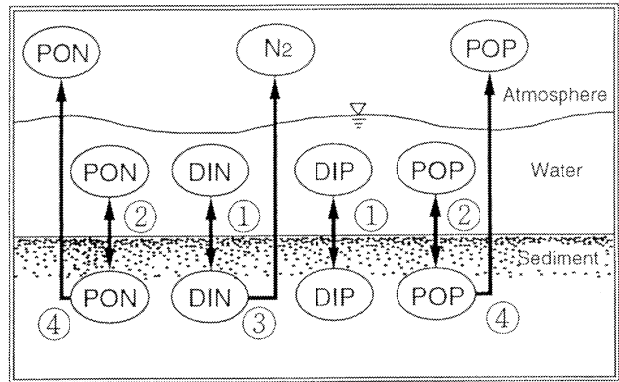


図-9 干潟による窒素およびリンの除去プロセス。  
①-④は本文を参照。

#### 4. 干潟メソコスムに形成された生態系における機能発揮および盤洲干潟との類似性 II. 栄養物質除去機能

##### 4.1 まえがき

本研究では、干潟堆積物が富栄養化の原因物質である窒素やリンを除去する作用を「栄養物質除去機能」と定義する。

干潟が有する機能の中でも、栄養物質除去機能に寄せる期待は大きい。これまで、干潟での窒素やリンの動態が周辺海域におよぼす影響について、現地観測・室内実験・モデル解析など様々な手法で検討されている（例えば佐々木, 1989; 中田・畑, 1994; 青山・鈴木, 1996; 青山ら, 1996; Montani et al., 1998; Kohata et al., 1999; 青山ら, 2000; 児玉ら, 2000; Sohma et al., 2001; 児玉ら, 2002; 野村・中村, 2002; Sohma et al., 2002; 野村・中村, 2003）。しかしながら、造成干潟の水質浄化機能に関する研究例は少ない（例えば李ら, 1998; 木村ら, 2002; 矢持ら, 2003a）。

干潟堆積物による窒素およびリンの除去プロセスを図-9に示す。①は堆積物と直上水間でのDIN（溶存無機窒素）・DIP（溶存無機リン）のフラックスである。このプロセスには、間隙水-直上水間の栄養塩濃度の勾配によって引き起こされる分子拡散フラックス、底生微細藻類による栄養塩の取り込み、マクロベントスによる堆積物の攪拌に起因する間隙水と直上水の能動的な混合、マクロベントスによる排泄などが含まれる（Kuwae, 2002）。②は堆積物と直上水間でのPON（粒状有機窒素）・POP（粒状有機リン）のフラックスである。このプロセスには、懸濁物食者による取り込み・沈降・再懸濁などが含まれる。③は脱窒、④は鳥類や漁獲による底生生物の取り上げを示している。③と④は直上水中の窒素やリンを直接除去するプロセスではない。しかし、これらは①や②によって直上水から流れてきた窒素やリンを不可逆的

に干潟生態系外へ流すプロセスなので、長い時間スケールでみた栄養物質除去を考える上では本質的な部分を担っているといえる。

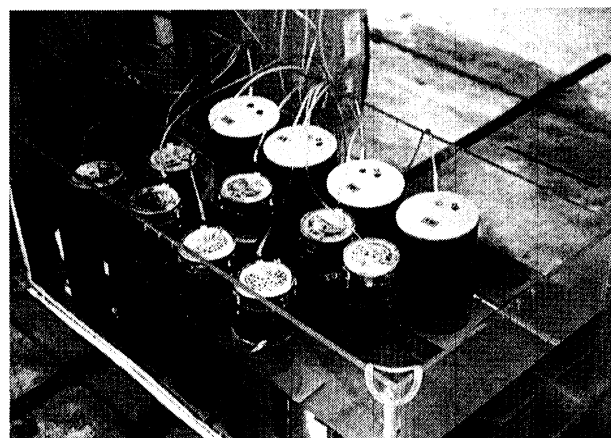
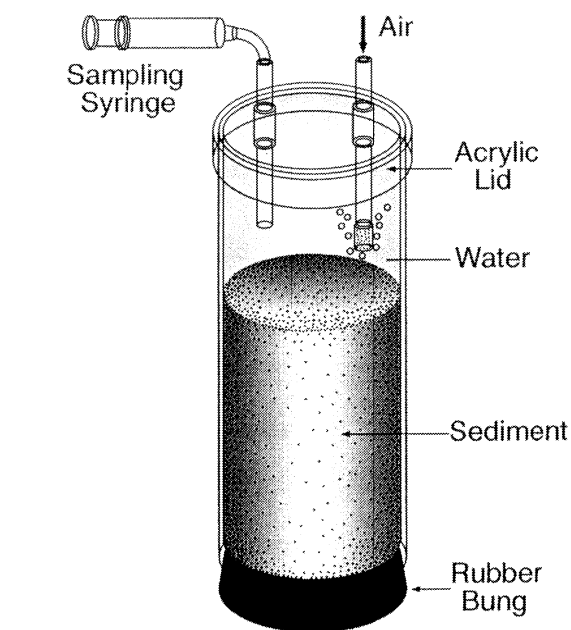
ここでは、干潟メソコスムおよび盤洲干潟において④以外のフラックスを比較し、造成干潟の栄養物質除去機能の特性について検討する。本章において検討に用いるデータは、桑江ら（2000b）と同一である。

##### 4.2 堆積物-直上水間の物質フラックスおよび脱窒速度の測定方法

###### (1) 堆積物-直上水間のDINおよびDIPフラックス

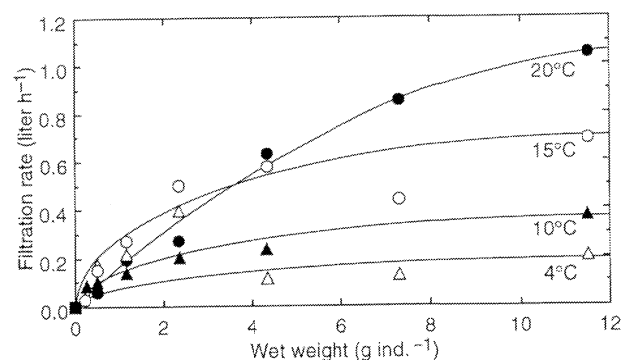
採取したコアサンプルを培養することにより、栄養塩フラックスを測定した（図-10）。各調査日に、アクリルパイプ（内径8.6 cm 長さ30 cm）を用いて、干潟メソコスムの水槽1および盤洲干潟の図-5に示した地点から、堆積物を深さ20 cmまで未攪乱のまま8本採取した。ただし、干潟メソコスムの水槽1においてコアマモなどの植生のある場所は除外して採取した。現場直上水を採取し、堆積物表面を乱さないように静かにコアサンプルの上部10 cm一杯まで注いだ。コントロール実験用に、堆積物の入っていない直上水のためのアクリルパイプも8本用意した。深さ60 cmのポリバケツの内部を現場直上水で満たし、その中にアクリルパイプを浸けた。エアープンプでバケツ内部の直上水を曝気しながら現場温度に保った恒温水槽で一晩養生し、採取時に生じたと考えられるアクリルパイプと堆積物コアとの間の微細な隙間が埋まるようにした。

翌朝、合計16本のアクリルパイプに入っている直上水を入れ替え、さらに1時間養生して平衡状態になるのを待った。現場干潟直上水中の溶存酸素は常に飽和してい



図一10 コアサンプルによる培養実験

るとみなした。したがって、本実験においては、コアサンプル内の直上水へ連続的に酸素を供給し、また連続的に直上水を攪拌するために、エアポンプでコアサンプル内の直上水を曝気し続けた。曝気用のコックとサンプリング用のコックが付属しているアクリル製の蓋でアクリルパイプの上部を覆い、現場温度に保った恒温水槽にコアサンプルを入れた。堆積物の入ったアクリルパイプ8本のうち4本と、コントロール実験用のアクリルパイプ8本のうち4本については、太陽光に晒し（明条件実験）、残りのアクリルパイプについては塩化ビニル製の筒を用いて遮光して（暗条件実験）、実験を開始した（図一10）。実験時の天候は、盤洲干潟試料を用いた1997年11月の実験を除いて晴天であり、実験時の光合成利用可能



図一11 アサリ1個体当たりの湿重量と濾水速度との関係。細川ら（1996b）を改変。

放射量（PAR）は242–656  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ であった（1997年11月のPARは41  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ）（Kuwaie, 2002）。

7時間の実験中に4回直上水を採取し、栄養塩分析用に供した。時間経過に伴い栄養塩濃度が直線的に変化したところまでのデータを用いて、最小自乗法を用いた直線回帰により栄養塩濃度の変化速度を求めた。もし、統計的に有意な回帰直線が得られなかった場合には（ $P > 0.05$ ）、変化速度はゼロとみなした。堆積物の入ったアクリルパイプから得られた変化速度から、コントロール実験で得られた変化速度を差し引くことにより、堆積物－直上水間のフラックスを求めた。明条件におけるフラックスと暗条件におけるフラックスを平均したデータについてのみ、本研究では記載した。

## （2）堆積物－直上水間のPONおよびPOPフラックス

堆積物－直上水間のPONおよびPOPフラックスについては、懸濁物食性の二枚貝類の濾水速度から推定した。懸濁物食性の二枚貝類の濾水速度については、*R. philippinarum*を用いて測定された各サイズ（殻付き湿重量）および各温度における濾水速度（細川ら, 1996b）を代表値として用いた（図一11）。

懸濁物食性の二枚貝類による1  $\text{m}^2$ 当たり1時間当たりのPONおよびPOPの取り込みフラックス $F$ （ $\mu\text{mol N}$  or  $\text{P m}^{-2} \text{h}^{-1}$ ）は、次式で表せる。

$$F = v \times C \times B$$

ここに、 $v$ は濾水速度（ $\text{liter g}^{-1} \text{h}^{-1}$ ）、 $C$ は直上水中のPONおよびPOP濃度（ $\mu\text{mol N}$  or  $\text{P liter}^{-1}$ ）、 $B$ は懸濁物食性の二枚貝類の現存量（ $\text{g m}^{-2}$ ）である。地形が動的平衡状態で安定している干潟においては、沈降や再懸濁といった物理的過程は長期的にバランスしているとみなし、本

研究では考慮しなかった。

### (3) 脱窒速度

脱窒速度の測定にアセチレン阻害法を用いた。アセチレンは脱窒菌による $N_2O$ から $N_2$ への還元過程を阻害するため、アセチレン添加後の $N_2O$ の蓄積速度を脱窒速度と仮定した（例えば Balderston et al., 1976）。各調査日に、先端を切り落としたポリエチレン製シリンジ（内径 0.9 cm 長さ 5 cm）を用いて、干潟メソコスムの水槽 1 および盤洲干潟の図-5 に示した地点から、堆積物を深さ 5 cm まで採取した ( $n = 10$ )。ただし、干潟メソコスムの水槽 1 においてコアマモなどの植生のあった場所は除外して採取した。採取した堆積物試料をよく混ぜ、その試料 5 g をアセチレンで飽和させた現場海水 30 ml が入ったバイアルに添加した。バイアルを振とう器で 10 分間振とうした後、現場温度で 1 - 6 時間培養した。培養前後におけるバイアル中のヘッドスペースガスをシリンジで採取し、 $^{63}Ni$  ECD 検出器が装備されたガスクロマトグラフ (GC-14B; Shimadzu) へ導入して $N_2O$ 濃度を測定した。分離カラムには 80/100-mesh Porapak Q（内径 3 mm 長さ 2 m）を用いた。培養時間中における $N_2O$ 濃度の変化速度を求め、脱窒速度とした。堆積物採取後 24 時間以内に実験を実施した。

### (4) 栄養物質の分析

試料を孔径 0.45  $\mu m$  のメンブレンフィルター (HA type; Millipore) を用いて濾過した後、Strickland and Parsons (1972) の方法に従い比色分析装置 (TRAACS-800; Bran+Luebbe) を用いて硝酸態窒素 ( $NO_3-N$ )、亜硝酸態窒素 ( $NO_2-N$ )、アンモニア態窒素 ( $NH_4-N$ )、可溶性反応性リン (SRP) の各濃度を測定した。 $NO_3-N + NO_2-N + NH_4-N$  を DIN, SRP を DIP とした。PON と POP は以下の手順により算出した。ペルオキシ二硫酸カリウムを添加した加圧分解法により (D'Elia et al., 1977), 未濾過の試料中の窒素およびリンを $NO_3-N$ およびSRPに酸化分解した。酸化分解した試料中の $NO_3-N$ 濃度およびSRP濃度を Strickland and Parsons (1972) の方法に従い比色分析装置 (TRAACS-800; Bran+Luebbe) を用いて測定し、得られた濃度を試料中の全窒素 (TN) および全リン (TP) の濃度とした。孔径 0.45  $\mu m$  のメンブレンフィルター (HA type; Millipore) で濾過した試料についても同様に加圧分解処理し、酸化分解した試料中の $NO_3-N$ 濃度およびSRP濃度を溶存全窒素 (DTN) および溶存全リン (DTP) とした。TN - DTN を PON, TP - DTP を POP とした。

### (5) 懸濁物食性の二枚貝類の現存量

各調査日に、50 cm 四方の方形枠内の堆積物（深さ 20 cm）を、干潟メソコスムの各水槽から 1 試料ずつ計 3 試

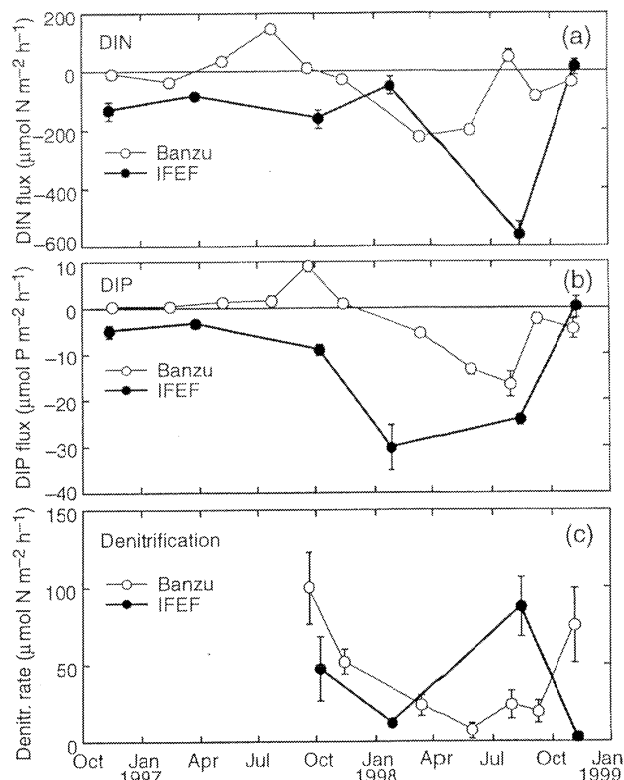


図-12 干潟メソコスムの水槽 1 (●) および盤洲干潟 (○) における DIN (a) および DIP (b) のフラックスと、脱窒速度 (c) の経時変化。負の値は直上水中の NP 濃度の減少（堆積物による除去）を示す。Error bar は標準誤差（フラックス： $n = 4$ ; 脱窒速度： $n = 10$ ）。

料 ( $n = 3$ )、また、盤洲干潟の図-5 に示した地点から 3 試料採取した ( $n = 3$ )。試料を 1 mm の目合いのふるいにかけ、ふるい上に残った試料を用いた。四ホウ酸ナトリウムを添加して（最終濃度 35.1 g l<sup>-1</sup>）中性化したホルマリンをふるい後の試料に加え（最終濃度 10%）、二枚貝類を固定し殻付き湿重量を測定した。

### 4.3 栄養物質除去速度の比較結果

干潟メソコムおよび盤洲干潟における栄養塩フラックスと脱窒速度の測定結果を図-12 に示す。干潟メソコムの方が盤洲干潟より大きな DIN および DIP の吸収フラックス（直上水→干潟堆積物）を示す傾向にある。干潟メソコムにおけるフラックスは盤洲干潟のそれよりも変動幅が大きい。脱窒速度の変動幅は両干潟において大きく、顕著な違いがみられていない。

干潟メソコムおよび盤洲干潟における単位面積当たりの懸濁物食性の二枚貝の湿重量、懸濁物食性の二枚貝



表一 4 干潟メソコスムにおける単位面積当たりの懸濁物食性の二枚貝の現存量，二枚貝による濾水速度，直上水中のPONおよびPOP濃度，PONおよびPOPの吸収フラックス（3つの水槽の平均値， $n = 3$ ）

| Date         | Bivalves<br>(g wet $m^{-2}$ ) | Filtration rate<br>(liter $m^{-2} h^{-1}$ ) | PON<br>( $\mu M$ ) | POP<br>( $\mu M$ ) | PON flux<br>( $\mu mol N m^{-2} h^{-1}$ ) | POP flux<br>( $\mu mol P m^{-2} h^{-1}$ ) |
|--------------|-------------------------------|---------------------------------------------|--------------------|--------------------|-------------------------------------------|-------------------------------------------|
| 20 Sep, 1995 | 12                            | 2.9                                         | 5.1                | 0.2                | 14.1                                      | 0.7                                       |
| 25 Mar, 1996 | 14                            | 3.3                                         | 2.4                | 0.5                | 6.4                                       | 1.2                                       |
| 10 Sep, 1996 | 27                            | 6.0                                         | 24.2               | 0.2                | 130.3                                     | 1.2                                       |
| 12 Feb, 1997 | 4                             | 0.8                                         | 3.3                | 0.1                | 2.5                                       | 0.1                                       |
| 17 Sep, 1997 | 2                             | 0.4                                         | 6.3                | 0.1                | 2.3                                       | 0.0                                       |

表一 5 盤洲干潟における単位面積当たりの懸濁物食性の二枚貝の現存量，二枚貝による濾水速度，直上水中のPONおよびPOP濃度，PONおよびPOPの吸収フラックス（ $n = 3$ ）

| Date         | Bivalves<br>(g wet $m^{-2}$ ) | Filtration rate<br>(liter $m^{-2} h^{-1}$ ) | PON<br>( $\mu M$ ) | POP<br>( $\mu M$ ) | PON flux<br>( $\mu mol N m^{-2} h^{-1}$ ) | POP flux<br>( $\mu mol P m^{-2} h^{-1}$ ) |
|--------------|-------------------------------|---------------------------------------------|--------------------|--------------------|-------------------------------------------|-------------------------------------------|
| 11 Sep, 1996 | 62                            | 5.0                                         | 8.4                | 0.8                | 118.5                                     | 10.8                                      |
| 13 Feb, 1997 | 1                             | 0.7                                         | 8.3                | 0.8                | 6.1                                       | 0.6                                       |
| 19 Sep, 1997 | 504                           | 113.1                                       | 7.6                | 0.6                | 855.5                                     | 72.0                                      |
| 12 Nov, 1997 | 542                           | 120.8                                       | 12.3               | 1.3                | 1480.9                                    | 157.0                                     |
| 26 Feb, 1998 | 62                            | 13.7                                        | 22.4               | 1.7                | 307.8                                     | 22.7                                      |

表一 6 干潟メソコスム（IFEF）および盤洲干潟（Banzu）における窒素およびリンの除去量（平均±標準誤差， $n = 5$ ）の比較．単位はすべて $\mu mol N$  or  $P m^{-2} h^{-1}$ ．

| Site  | DIN flux     | DIP flux   | PON flux      | POP flux    | Denitrification | Total N removal | Total P removal |
|-------|--------------|------------|---------------|-------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| IFEF  | 157.3 ± 85.4 | 11.7 ± 5.2 | 23.0 ± 9.9    | 0.7 ± 0.2   | 37.4 ± 19.3     | 217.7           | 12.4            |
| Banzu | 34.0 ± 32.4  | 2.7 ± 2.2  | 416.6 ± 169.0 | 38.7 ± 17.2 | 42.9 ± 12.8     | 493.5           | 41.4            |

による濾水速度，直上水中のPONおよびPOP濃度，そしてPONおよびPOPの吸収フラックスを表一4および表一5に示す．干潟メソコスムにおける懸濁物食性の二枚貝類の現存量が盤洲干潟よりかなり少ないため，干潟メソコスムにおける単位面積当たりの濾水速度も盤洲干潟の約5%と低い値を示している．両干潟における直上水中のPON濃度には大きな違いがみられていないが，POP濃度については，干潟メソコスムの方が盤洲干潟よりかなり低い値となっている．したがって，濾水速度と直上水中のPONおよびPOP濃度との積で求まるPONおよびPOPの吸収フラックスについてみると，干潟メソコスムのそれは，PONにおいて懸濁物食性の二枚貝類の現存量の少なさが影響し，平均値で盤洲干潟の約5%，POPにおいて懸濁物食性の二枚貝類の現存量の少なさと直上

水中のPOP濃度の低さの両方が影響し，盤洲干潟の約1%と非常に小さい値を示している．

以上をまとめ，表一6に盤洲干潟および干潟メソコスムにおける窒素およびリンの除去量の比較結果を示す．干潟メソコスムにおけるDINおよびDIPの除去量は，ともに盤洲干潟のそれより約4.5倍大きな値を示している．しかし，干潟メソコスムにおけるPONおよびPOPの除去量は，ともに盤洲干潟のそれよりはるかに小さな値であるため，干潟メソコスムにおける全窒素除去量（DINフラックス+PONフラックス+脱窒速度）は盤洲干潟の44%，そして全リン除去量（DIPフラックス+POPフラックス）は30%にとどまっている．

#### 4.4 考察

干潟メソコスムにおけるDINおよびDIPの除去量が盤洲干潟のそれより大きく、反対に干潟メソコスムにおけるPONおよびPOPの除去量が盤洲干潟のそれより小さいという本研究の結果は(表-6)、干潟メソコスムの生態系の構造をよく反映したものといえる。すなわち、干潟メソコスムでは底生微細藻類が多いため、高いDINおよびDIPの除去機能が發揮される一方、懸濁物食性の二枚貝類が少ないため、PONおよびPOPの除去機能が低い。矢持ら(2003a)は、大阪府阪南地区の造成干潟における観測結果から、DINおよびDIPの除去機能を担う生物として藻類(アオサ類)、PONおよびPOPの除去機能を担う生物として*R. philippinarum*の重要性を指摘している。以下に、これら栄養物質除去に寄与する生物に着目しつつ、各フラックスの変動要因について検討する。

##### (1) 堆積物-直上水間のDINおよびDIPフラックスの変動要因

干潟のDINおよびDIPフラックスに関する底生微細藻類の寄与は大きいといわれている(例えばSundbäck et al., 1991; Kuwae et al., 1998)。Kuwae et al. (1998)は、夏季の盤洲干潟におけるDIN循環を調べている。その結果、1日に堆積物から放出されるDINフラックス( $1.1 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ )と底生微細藻類による1日当たりのDINの取り込みフラックスがほぼ等しいことを明らかにしている。底生微細藻類の現存量が多い干潟メソコスムでは(図-6)、より多くのDINおよびDIPが底生微細藻類によって取り込まれていたと考えられる。

マクロベントスによる排泄もDINおよびDIPのフラックスに大きな影響をおよぼす。盤洲干潟で四季を通じて測定された $\text{NH}_4\text{-N}$ およびSRPのフラックスは、夏季に最大となり、暗条件ではそれぞれ最大で $140.6 \text{ } \mu\text{mol N m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ および $9.17 \text{ } \mu\text{mol P m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ に達すると報告されている(Kuwae, 2002)。これは、夏季に*R. philippinarum*の現存量が多いことと(図-8)、温度が高く排泄速度が速いことによる。盤洲干潟における夏季のDINおよびDIPのフラックスが、堆積物からの放出を示していたのは、このような理由による。懸濁物食性の二枚貝は、懸濁物であるPONやPOPの除去に寄与するとともに、DINやDIPの放出にも寄与する。

##### (2) 堆積物-直上水間のPONおよびPOPフラックスの変動要因

本研究で用いたPONおよびPOPフラックスの推定方法では、懸濁物食性の二枚貝の現存量が大きくフラックスに影響する(表-4、表-5)。干潟メソコスムにおいて懸濁物食性の二枚貝の現存量が少ない理由として、

生態系の未成熟であること以外に、彼らの餌が不足していることも考えられる。干潟メソコスム内で測定された直上水中のクロロフィルa濃度は、1995年7月で $0.3\text{--}0.5 \text{ } \mu\text{g l}^{-1}$ (細川ら, 1996a)、1996年3月で $0.2\text{--}0.8 \text{ } \mu\text{g l}^{-1}$ 、1996年9月で $0.2\text{--}1.2 \text{ } \mu\text{g l}^{-1}$ 、1997年10月で $0.2\text{--}1.1 \text{ } \mu\text{g l}^{-1}$ (いずれも未発表データ)と非常に低い。これは、干潟メソコスム特有の海水の供給状況が理由として考えられる。第2章で述べたように、実験水槽へ海水が供給されるまでには、貯水槽と潮汐発生水槽を経由する。海水中の懸濁物質の一部は、2つの水槽を経由する間に沈降してしまい、実験水槽へ供給されない。このような過程により、実験水槽へ導入される海水中の懸濁物質量は現場海水より少なくなっていると思われる。さらに、干潟メソコスムの堆積物に作用する外力(底面せん断応力)も小さく(桑江ら, 1997)、底生微細藻類の巻き上げも少ないことが予想される。以上の理由から、懸濁物質食者の二枚貝類にとって、干潟メソコスムの餌環境は盤洲干潟より好ましくないと考えられる。

#### 4.5 あとがき

干潟メソコスムおよび盤洲干潟における栄養物質除去機能を比較し、造成干潟の栄養物質除去機能の特性について検討した。以下に得られた知見の要点を示す。

- (1) 造成干潟においても、生態系の構造を反映した栄養物質除去機能が發揮される。
- (2) DINやDIPの除去機能には底生微細藻類が大きく寄与する。また、PONやPOPの除去機能には懸濁物食者が大きく寄与する。

#### 5. 干潟メソコスムに形成された生態系における自律安定性と環境変化に対する応答

##### 5.1 まえがき

干潟に生息する底生生物は、干潟の諸機能の本質を担う重要な役割を果たしている(例えば矢持ら, 1997; 青山ら, 2000; Kohata et al., 2001; Montani and Magni, 2001)。したがって、干潟の保全・修復・創造技術の確立のためには、造成干潟に生息する底生生物群集の変動特性やそのメカニズムを理解する必要がある。

造成干潟における底生生物群集が変化する大きな要因のとして、「干潟造成後の時間経過に伴う群集の成熟化」と「環境条件の大きな変化」が挙げられる。現場においては通常、時間経過に伴って環境条件が変化してしまうため、干潟造成後の時間経過と生物群集との関係を明確化することが不可能である。しかし、環境条件を一定

にすることのできる干潟メソコスムでは、この課題を扱うことが可能である。そこで本章では、生態系造成後の底生動物（マクロベントス）群集の時間経過に伴う変化の特性について、干潟メソコスムを用いた6年間の実験によって検証し、生態系の自律安定性について検討する。

近年、干潟の造成事例が増えつつあり、造成干潟の環境や底生生物群集に関するデータが蓄積されてきている（例えば上野ら，2001；姜ら，2001；上野ら，2002；木村ら，2002；西村ら，2002；石垣ら，2003）。さて、現場の造成干潟において頻発している大きな環境条件の変化の一つとして、外力による地形変化が指摘されている（古川ら，2000；姜ら，2001；岡本ら，2002）。しかし、地形変化と生物群集との関係を現地観測から明確にするのが困難なためか、この課題に関する既往研究例は見当たらない。地形変化の発生に伴い、堆積物の移動および攪拌や、地盤高の変化による干出時間の変化が起きる。したがって、地形変化がおよぼす底生生物群集への影響を明らかにするためには、堆積物の攪拌の影響や、干出時間の変化の影響についてまず知る必要がある。そこで本章では、地形変化に付随して起きる環境条件の変化に対するマクロベントス群集の応答の特性について、干潟メソコスムを用いて検討する。具体的には、外力条件の影響、干出時間の変化の影響、そして堆積物の攪拌の影響について述べる。これらの課題の検討は、地形変化に対するマクロベントス群集の応答を実測および予測しつつ対策を講じる順応的管理（adaptive management）を実施するうえで重要と思われる（海の自然再生ワーキンググループ，2003）。

本章において検討に用いるデータは、桑江ら（2002a）に一部追加したものである。

## 5.2 実験方法

### （1）各水槽における実験条件の変更

表一2に示した制御条件のうち、以下の条件について1998年3月に変更した。

- a) すべての水槽に共通の変更点
  - ・ 潮汐周期を12.5時間に変更し、自然の $M_2$ 分潮とほぼ同周期で潮汐が起きるようにした。
- b) 水槽1と水槽2における変更点
  - ・ 1潮汐当たりの冠水時間を、約6時間から約8時間に変更した（干出時間（1潮汐当たり約4.5時間）については変更なし）。
  - ・ 満潮水位を約20 cmから約35 cmに変更し、干潮水位を約-30 cmから約-20 cmに変更した。
- c) 水槽3における変更点

- ・ 干出時間を1潮汐あたり約4.5時間から約8時間に延長し、冠水時間を約6時間から約4.5時間に短縮した。
- ・ 満潮水位を約20 cmから約25 cmに変更し、干潮水位を約-30 cmから約-40 cmに変更した。

### （2）外力条件に対するマクロベントスの応答

水槽1と水槽2の実験条件は、外力以外すべて同一である。したがって、波の起きる水槽（水槽1）と流れの起きる水槽（水槽2）に生息するマクロベントスを比較し、外力条件に対するマクロベントスの応答を調べた。

### （3）干出時間の変化に対するマクロベントスの応答

水槽3におけるマクロベントスの生息状況について、実験条件の変更前後で比較することにより、干出時間の変化に対するマクロベントスの応答を調べた。

### （4）堆積物の攪拌に対するマクロベントスの応答

堆積物の攪拌に対するマクロベントスの応答を調べるため、2000年7月に水槽3の堆積物を深さ約30 cmまで鍬を用いて攪拌した。

### （5）マクロベントスの採取と分析方法

1サンプルにつき面積0.0038-0.25 m<sup>2</sup>、深さ20 cmまでの堆積物を採取し、1 mmメッシュのふるいに残った底生動物をマクロベントスとして同定・計数した。種類数を計数する際、採取面積が0.25 m<sup>2</sup>に満たないサンプルは、0.25 m<sup>2</sup>になるようにまとめた。すなわち、採取面積の違いによるサンプル間での種類数の差が発生しないようにした。

## 5.3 実験結果

### （1）実験期間における環境の変化

実験開始からおよそ6年間に自然に生じた主な環境の変化は、堆積物中のシルト・粘土（< 75  $\mu$ m）の増加と（約3%→約16%）（表一2）、水槽1において1997年夏ごろからみられているコアマモ（*Zostera japonica*）の繁茂である（図一13）。*Z. japonica*は1997年夏に初めて数本の葉条部が水槽1および水槽2において確認され、水槽2に自生した*Z. japonica*はその後1年以内に枯死した。一方、水槽1の*Z. japonica*は順調に増殖し、時間経過とともに生息面積が指数関数的に増加した。1998年には水槽1の中でも日当たりのよい場所（全面積の約25%）を葉条部が覆い、2000年に全面積の約50%、そして、2001年10月には水槽1の堆積物表面のほぼ全域を覆った。2001年10月の時点で水槽1に生息していた*Z. japonica*の葉条部の長さは15-25 cm、生息密度は400-1000 shoots m<sup>-2</sup>であった。

### （2）マクロベントス群集の動態

各実験水槽におけるマクロベントスの個体密度および

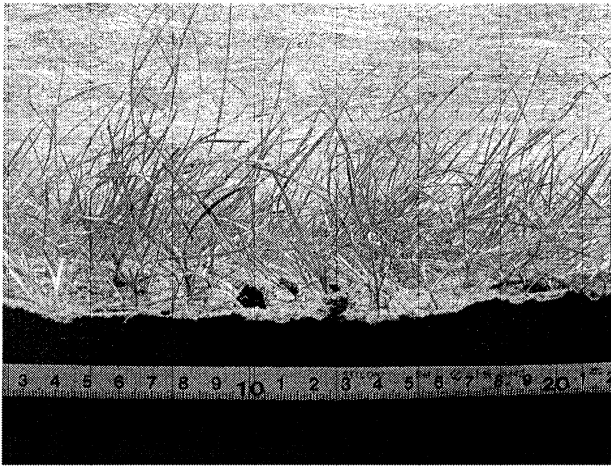


図-13 メソコスムに繁茂するコアマモ  
(2002年5月12日撮影)

種類数の経時変化を図-14に示す。*Z. japonica*繁茂前の水槽1, 水槽2(全期間), そして干出時間延長前の水槽3では, 時間経過に伴う個体密度の単調な変化が観察されていない。一方, *Z. japonica*の繁茂前の水槽1, 水槽2(全期間), そして干出時間の延長前の水槽3では, 時間経過とともに種類数が増加している。一方, 時間経過に伴うマクロベントスの個体密度の低下が, 水槽3の干出時間の延長後にみられている。

すべての実験水槽において個体密度の季節変動が比較的に明瞭にみられ, 冬から春にかけて密度が高く, 夏から秋にかけて低くなっている(図-15)。一方, 種類数についてはこのような明瞭な季節性がない(図-15)。水槽1および水槽2における個体密度の変化は, 優占しているドロクダムシ(*Corophium* sp.)やニホンドロソコエビ(*Grandidierella japonica*)といったヨコエビ類の消長と基本的に一致している(図-15, 図-16, 図-17)。

各実験水槽におけるマクロベントス優占5種における優占率の経時変化を図-18に示す。水槽1において*Z. japonica*が繁茂し始めたころより, *G. japonica*や*Corophium* sp.などのヨコエビ類が優占している。水槽3では干出時間の延長前に*Capitella* sp.と*H. japonica*が優占し, 延長後に*C. erythraeensis*が優占している。

堆積物の攪拌前および攪拌後におけるマクロベントスの個体密度および種類数の経時変化を図-19に示す。堆積物を攪拌した直後は, マクロベントスが一時的に絶滅している。攪拌後半年間の間に, 個体密度および種類数とも攪拌前の値にほぼ回復している。

#### 5.4 考察I. 時間経過に伴う群集構造の変遷

##### (1) 生態系の自律安定

ここで検討する「自律安定」とは, 生態系の構造や機能が自律的なフィードバックにより, ある程度の変動幅を持ちつつも平衡状態で維持されることを意味する。干潟生態系が自律安定するための必要条件として, 干潟生態系の構造や機能を決定づける生息生物の現存量が自律安定すること, すなわちその生態系内で「生息生物による再生産が安定していること」と「個体群を絶滅させるような極端な環境条件の変化が起きないこと」とが挙げられる。

毎年7月中下旬にみられるゴカイ類(*Nereididae*)の放精・放卵は, 干潟メソコスムの生態系でみられる再生産を示す事例の一つである。通常, 干潟堆積物中に生息している*Nereididae*であるが, 産卵時期になると直上水中へ這い出てきて一斉に放精・放卵する(図-20)。干潟メソコスムで孵化した*Nereididae*が親となり, ちょうど1年間で子孫を残して息絶えるという再生産が, 毎年繰り返されている。

水槽1にみられる*Z. japonica*の繁茂も, 干潟メソコスムの生態系でみられる再生産を示す事例の一つである(図-13)。1997年夏より2003年12月現在までの6年間にわたる*Z. japonica*の繁茂は, 株の継続的な更新という再生産によって支えられている。これは, 干潟メソコスムの生態系が(今では藻場生態系とみなすべきであろうが)自立安定している1つの証拠になると思われる。

干潟生態系が自律安定するためにもう一つ重要な条件と考えられる環境条件の安定性に関しては, 環境条件が制御されている干潟メソコスムでは問題ない。ただし, 前述のように, 現場に造成された干潟では, 地形変化に代表される極端な環境条件の変化が起きている。実際, 三河湾の西浦地区造成干潟のある定点では, 大きな地形変化の後にマクロベントスが激減するなど(未発表データ), 干潟生態系の自律安定性に地形変化が多大な影響を与えることは明白であると思われる。地形変化に付随して起きる堆積物の攪拌の影響や干出時間の変化の影響については, 後に検討する。

##### (2) 時間経過に伴う個体密度と種類数の変動

干潟メソコスムでは, 生態系創出後の経過時間とマクロベントスの個体密度との間に関連性がみられていない。すなわち, 環境条件が一定であった水槽2における全期間(約6年間), 水槽1における*Z. japonica*繁茂前の約2年6ヶ月の期間, そして水槽3における干出時間延長前の約3年間の期間において, 時間経過に伴う個体密度の単調な変化が観察されていない。(図-14)。一方, 生態

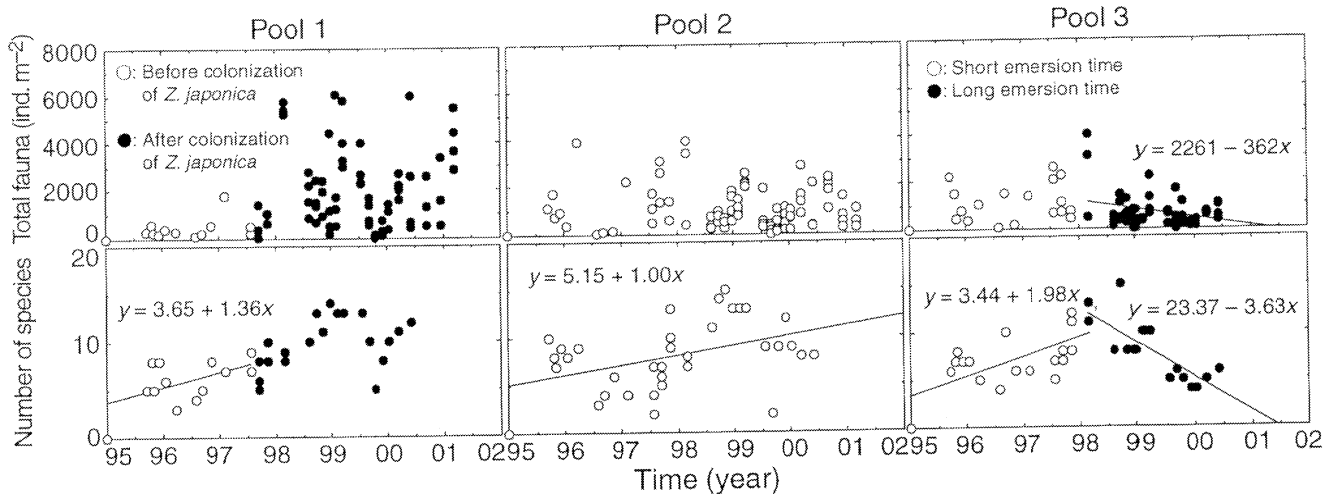


図-14 各実験水槽におけるマクロベントスの個体密度（上段）および種類数（下段）の経時変化。近似直線は統計的に有意 ( $P < 0.05$ )。

系創出後の経過時間とマクロベントスの種類数との間には、明瞭な関係がみられている。図-14の近似直線の傾きから、毎年1-2種ずつ種類数が増加し続けていることがわかる。

上野ら (2002) は、三重県英虞湾で干潟地形を創出し、マクロベントスの定着の様子を18ヶ月間モニタリングしている。そして、現地の砂質の堆積物を使用した実験区では、種類数が実験開始直後から単調に増加し、9ヶ月でおおむね平衡状態に達する一方、個体数については、18ヶ月間増加し続けることを報告している。川上ら (2003) が実施した長崎県諫早湾における6年間の現地実験では、泥質および砂質の造成干潟におけるマクロベントスの個体密度および種類数が平衡状態に達するのにそれぞれ約3年および約2年要したことを報告している。矢持ら (2003b) は大阪府阪南地区でマクロベントスを1年以上調査し、干潟造成後の時間経過に伴う種類数の増加がみられた一方、個体密度については明瞭な時間経過に伴う変動がみられなかったと報告しており、本研究と同様の結果を得ている。また、石垣ら (2003) は兵庫県尼崎市に造成された干潟実験施設でマクロベントスを1年以上調査し、干潟造成後の時間経過に伴う種類数の単調な増加を確認している。

これらの現地造成干潟における結果を総括すると、マクロベントスの種類数については長くても2年程度で平衡状態に達するケースが多く、干潟メソコスムの水槽2において6年間経過しても平衡状態に達していない結果と大きく異なっている。遷移の速さには時空間的ばらつきがあるといわれているものの (松田, 2000)、この結果

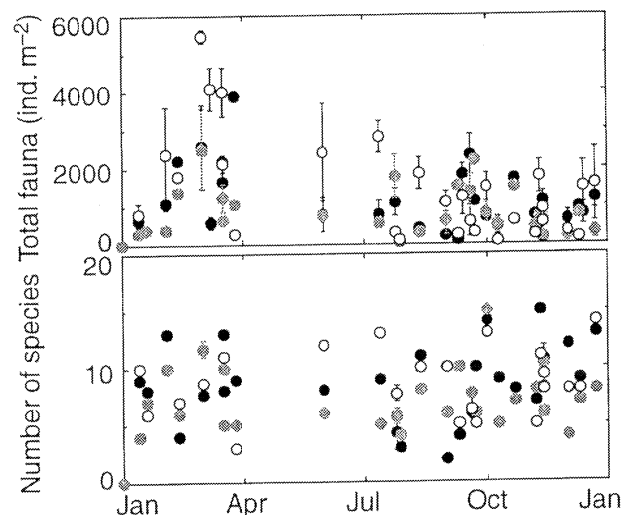


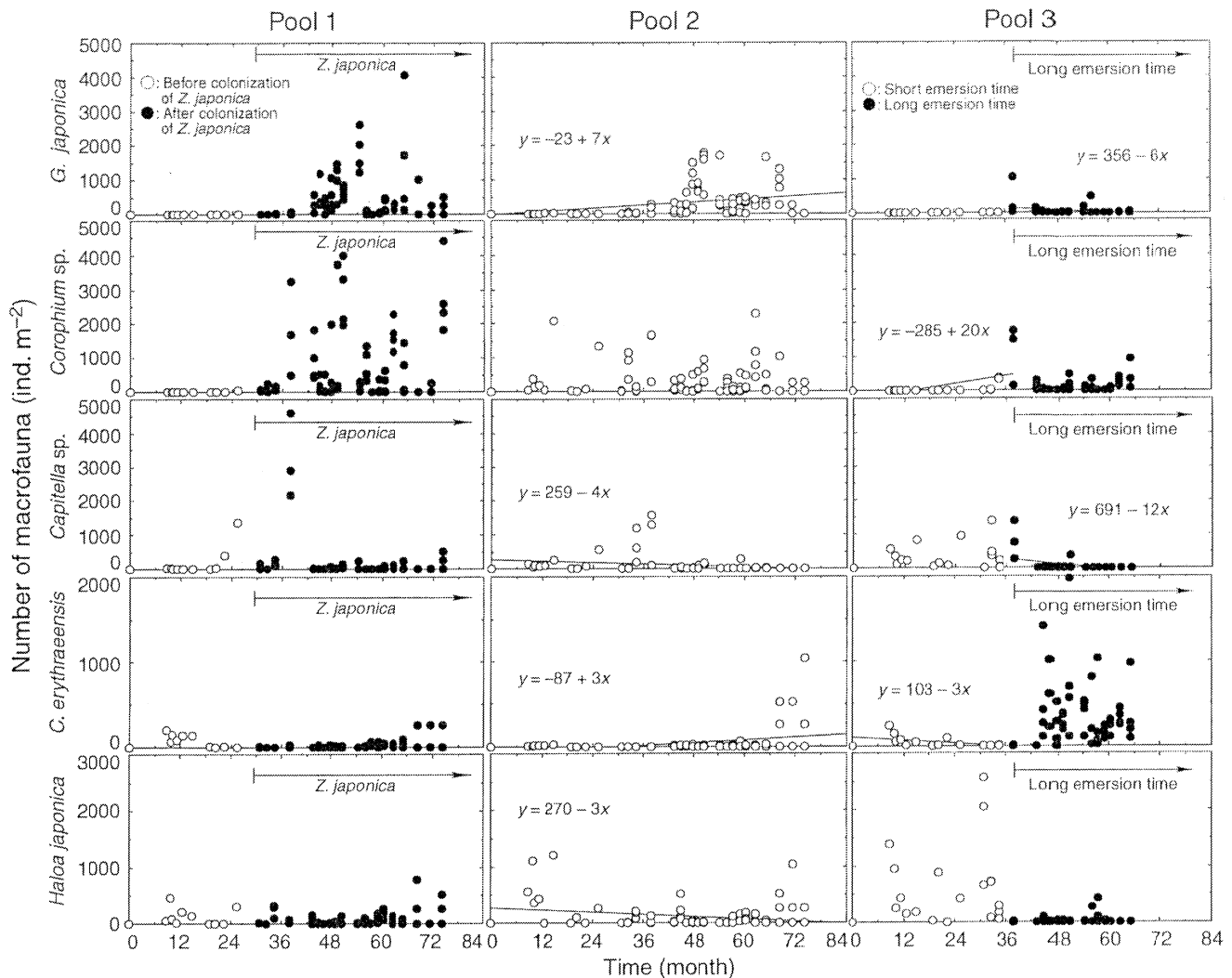
図-15 マクロベントスの個体密度（上段）および種類数（下段）の季節変動（水槽1:○; 水槽2:●; 水槽3:●）。

図-14のデータをサンプリング月ごとに整理している。Error barは標準誤差 ( $n = 4$ )。

の違いには、干潟メソコスムが現場海域から隔離され「幼生の供給が限定されていること」と「魚類および成体の移入がないこと」の2点が関与していると考えられる。この2点が種類数の増加や遷移の速さにどう影響しているか、以下に考察してみる。

### (3) 幼生の分散性と発生様式

底生生物の定着に影響を及ぼす要因は実に様々であり、例えば塩分・酸化還元電位・粒度・有機物量・餌として



図ー16 マクロベントス優占5種における個体密度の経時変化. 近似直線は統計的に有意 ( $P < 0.05$ ).

のデトライタス・着底基質のバクテリア相などが知られている(菊池, 1979). そして定着する種により, これらの要因の相対的重要性は異なる. しかし, いくら好適な環境条件が整っていても, 生物がその干潟に接近することができなければ, 永遠に底生生物は定着しない. つまり, 底生生物の造成干潟へ接近が, 定着のための第一関門である. Lewin et al. (1996) は造成された salt marsh でマクロベントスを調査し, 定着したマクロベントスが, 拡散しやすい幼生期の存在する生活史を持つ種であったことを報告している.

桑江ら (2002b) は, 盤洲干潟の高潮帯において普遍的にみられるホソウミニナ (*Batillaria cumingii*) が (図ー8), 干潟メソコスムにおいて6年間に一度も出現しなかったことに疑問を持ち, 2000年7月に成体の *B.*

*cumingii* を干潟メソコスムの水槽3に投入する実験を試みた. その結果, *B. cumingii* の投入後約2ヶ月で小型の殻を持つ個体が出現し水槽内での再生産が確認され, 3年以上経過した後も安定した *B. cumingii* の生息がみられた. つまり, 干潟メソコスムの環境条件そのものは *B. cumingii* にとって不適ではないことが実証された一方, *B. cumingii* が6年間一度も出現しなかったのは, この種の供給過程に問題があったためであることも判明した. 実は, この実験を開始する直前に, *B. cumingii* は浮遊幼生期を持たない直達発生型 (親に似た形でふ化する) の発生様式であることがはじめて Adachi and Wada (1999) によって明らかにされていた (この情報を実験前に入手できなかった). すなわち, *B. cumingii* は幼生による浮遊分散がないため, 成体が生息しない干潟メソコスムへの

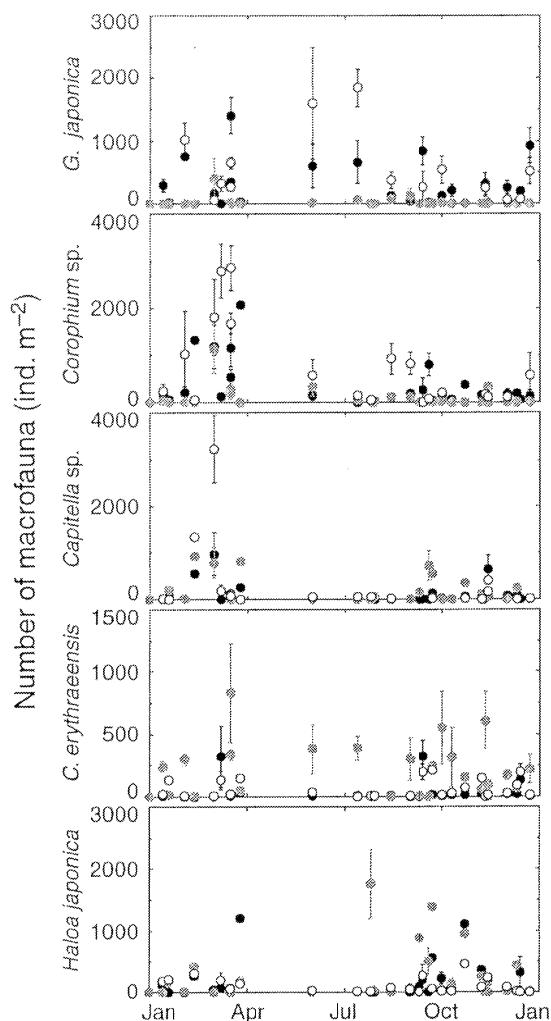


図-17 マクロベントス優占5種における個体密度の季節変動（水槽1：○；水槽2：◐；水槽3：●）．図-16のデータをサンプリング月ごとに整理している．Error bar は標準誤差（ $n = 4$ ）．

新規加入が起きなかったわけである．

以上の事例から、干潟メソコスムにおいて種類数が平衡に達する時間が遅い理由として、現場海域から隔離されており、幼生の供給効率が低いことが考えられる．また、造成干潟のような新しい生態系では、分散性の高い浮遊幼生期を持つ種が加入しやすく、分散性の低い幼生期を持つ種や、直達発生種は加入しにくいことがわかる．したがって、マクロベントスの幼生の分散性や発生様式は、造成干潟における種類数の増加や生態系の発達に大きく寄与すると考えられる．

#### （4）魚類および成体のマクロベントスの移入

例えば、英虞湾における現地実験干潟において、ニシキギンボ科（Pholidae）の魚類がみられているし（上野

ら、2001）、諫早湾の現地実験干潟では、ムツゴロウ（*Boleophthalmus pectinirostris*）やトビハゼ（*Periophthalmus modestus*）などの魚類が出現している（川上ら、2003）．また、松田（2000）によると、遷移の進み方は個体の移入による新たな種の供給速度に大きく依存すると述べている．干潟メソコスムにおいて種類数が平衡状態に達する時間が遅い理由として、現場海域から隔離されており、魚類に代表されるような成体のマクロベントスの移動による加入がないことも考えられる．したがって、成体でのマクロベントスの移入も、幼生や卵での加入様式と同様に、造成干潟における種類数の増加や生態系の発達の速さを決定する重要な過程であると考えられる．

#### （5）幼生の供給や成体の移入を考慮した造成干潟の成熟促進

未成熟な生態系では、日和見種が卓越し大型の生物が少ないため、種類数が少なく多様性も低いといえる．しかしながら、実際の干潟造成においては、造成後の干潟の発達を待つ時間的余裕がなく、成熟を早めたいという要請も現実には存在すると思われる．とすれば、幼体の供給や成体の移入を考慮した成熟促進も考える必要がある．具体的な技術方策としては、効率的なマクロベントスの幼生供給や成体の移入が起きるように、既存干潟の近くに場所を選定すること、幼生の供給経路（流れによる幼生の輸送）を考慮して場所を選定すること、繁殖期の成体を持ち込むことにより、受精卵や幼生の当該干潟への接近機会を増やすことなどが考えられる．これらの技術方策が成熟促進に対して有効な手段であるかどうかを検討する必要がある．

#### （6）長期間の事後モニタリングの必要性

干潟メソコスムでは、幼生の供給過程に制限があると思われるものの、6年経過しても種類数が平衡状態に達していない．つまり、底生動物群集が成熟するには6年以上要する場合があることを示している．図-21に示したスジエビ類（*Pakaemon* sp.）のように、9年経過した後にはじめて出現するような種も存在する．この結果をふまえると、例えば造成されてから数年しか経過していない干潟において、種類数や多様性の到達度を最終判定してしまうと、著しく過小評価する可能性があることを示している．したがって、少なくとも種類数に関連する項目を評価する前に、事後モニタリングを十分長い期間実施する必要があると考えられる．

### 5.5 考察II. 環境変化に対する群集構造の応答

#### （1）外力条件の影響

水槽1と水槽2における実験条件の違いは外力のみな

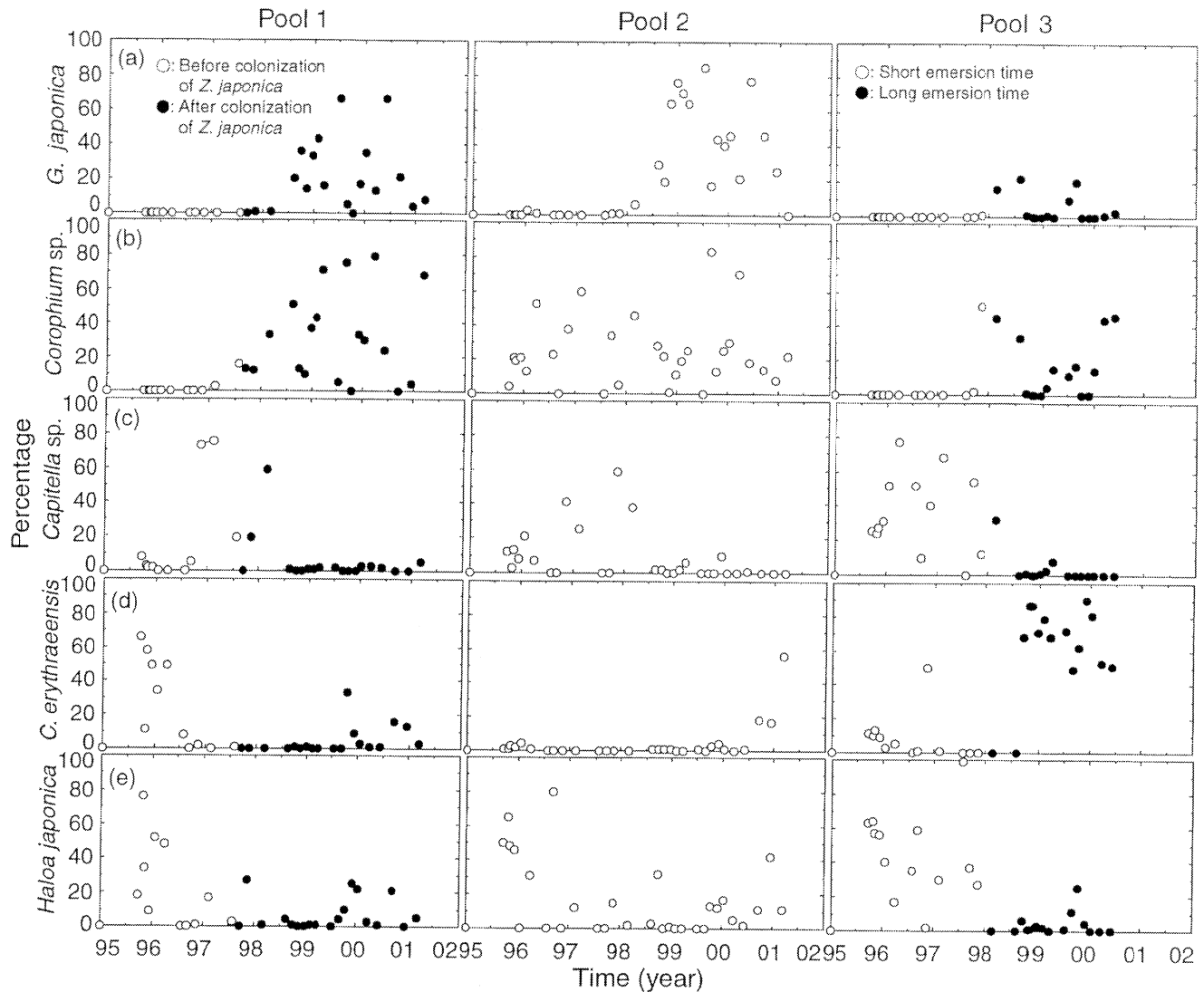


図-18 マクロベントス優占5種における優占率(%)の経時変化。(a): ニホンドロソコエビ; (b): ドロクダムシ; (c): イトゴカイ; (d): コケゴカイ; (e): ブドウガイ。

ので、水槽1における*Z. japonica*の繁茂は造波による攪乱と関連していると思われる。水槽1と水槽2における実験条件から計算される底面せん断力は、波の作用を受ける水槽1の方が水槽2より100倍以上大きい(桑江ら, 1997)。実際、*Z. japonica*をはじめとする大型海藻草類は、ある程度堆積物への攪乱が強い環境を好むという既往の報告と一致している(例えば玉置ら, 1999)。そして、この*Z. japonica*の繁茂がヨコエビ類の個体数の増加を引き起こしている。*Z. japonica*の分布条件については、現在のところ研究例が見当たらない。

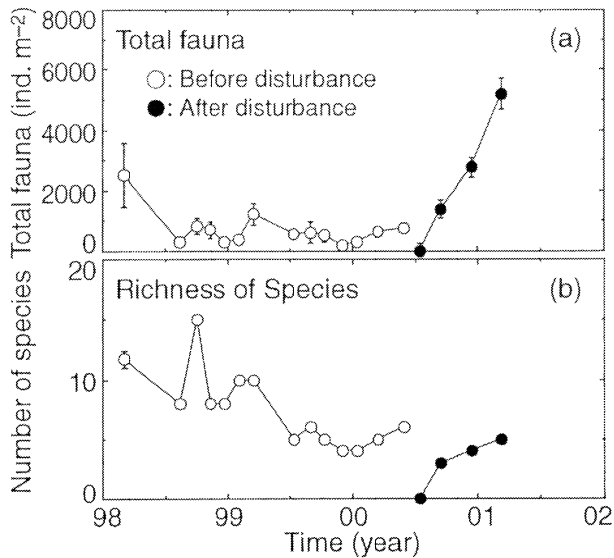
ヨコエビ類は巣穴を形成して生息する種であり、巣穴が強い攪乱によって破壊されるような場所よりは、巣穴が維持できる攪乱の弱い場所を好むといわれている

(Flach, 1992)。*Z. japonica*が繁茂した水槽1でヨコエビ類が卓越したのは(図-18)、葉条部の存在により水槽1の底面せん断力が減少し、堆積物への攪乱が弱くなったことも原因であると思われる。

## (2) 干出時間の影響

水槽3では、個体密度および種類数が干出時間の延長後にともに減少し(図-14)、また生物相も変化するなど(図-18)、干出時間延長の影響が明確に現れた。これは、長い干出時間に伴って過酷化する環境条件(例えば含水率の低下や急激な温度と塩分の変化)に耐えうる底生動物が限定されてくることを意味している(Reise, 1985)。今尾ら(2003)は、愛知県一色地区の造成干潟においてマクロベントスを調査し、干出時間の長い(地盤高の高





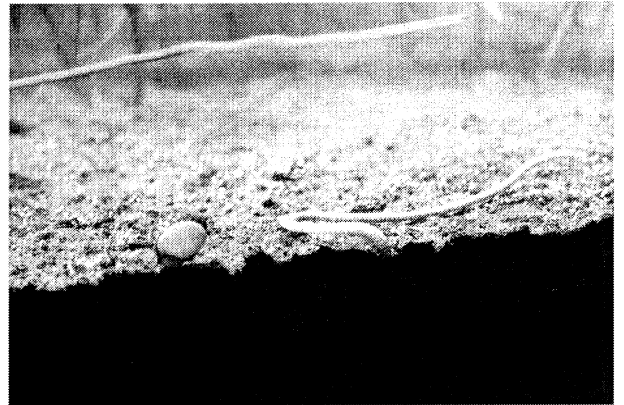
図一 19 堆積物の攪拌前 (○) および攪拌後 (●) におけるマクロベントスの個体密度 (a) および種類数 (b) の経時変化. Error bar は標準誤差 ( $n = 4$ ).

い) 定点ほど種類数が少ないという、本研究と一致した結果を報告している。例えば、水槽 3 において干出時間の延長後に減少した *Capitella* sp. と *H. japonica* は堆積物表層に生息するため、より環境条件の変化の影響を受けたのかもしれない。実際、*Capitella* sp. は富栄養化の進行した常時水没の内湾堆積物中に代表的に生息する種である。一方、干出時間の延長後になぜ *C. erythraeensis* が増加したかについては不明であり、さらに検討する必要がある。

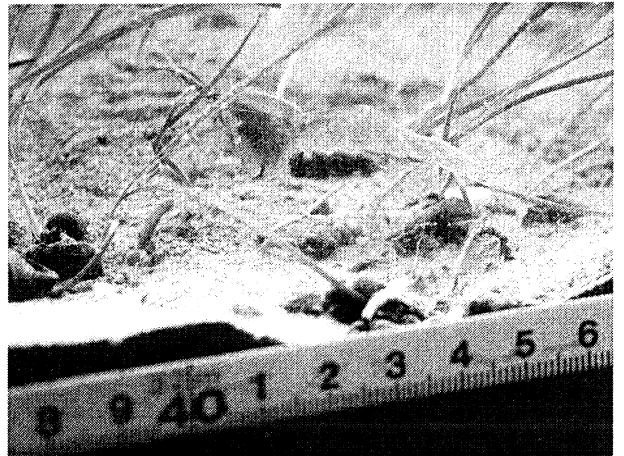
### (3) 堆積物攪拌の影響

水槽 3 において堆積物を攪拌した後、半年間の間に個体密度および種類数とも攪拌前の値にほぼ回復した。深さ 30 cm まで堆積物が急に攪拌されるイベントは、現場において起こりえるイベントのなかでもかなりインパクトが大きいレベルと思われるが、それでも約半年で回復する能力が発現されたこの結果は、新しい知見である。

生物相の回復に必要な時間を議論する場合には、構成種の生活史上の戦略や特性を考慮する必要がある。干潟メソコスムのように加入の早い日和見種で構成される生態系では、半年という期間が、生物相の回復に必要な時間の目安となるかもしれない。しかしながら、植民が遅く安定的な環境を好む種で構成される生態系では、イベント後の生物相回復にはさらに長い時間が必要であろう。



図一 20 海水中で放精するゴカイ類の雄 (手前の白色の個体) および放卵するゴカイ類の雌 (奥の緑色の個体) (2000 年 7 月 17 日撮影)



図一 21 9 年目に初めて出現したスジェビ類 (2003 年 6 月 27 日撮影)

### 5.6 あとがき

干潟メソコスムで得られたマクロベントスに関するデータを用いて、生態系造成後の底生動物群集の時間経過に伴う変化と造成干潟の自律安定性について検討した。以下に得られた知見の要点を示す。

- (1) 造成干潟においても、生息生物による安定した再生産がみられ、生態系の自律安定性を支えている。一方、現場の造成干潟では、大きな地形変化により生態系の自律安定性が乱されることがある。
- (2) 幼生の供給や成体の移入が、生態系の発達において重要である。
- (3) 造成干潟において底生動物群集が平衡状態に達し生態系が成熟するまでに、長年を要する場合がある。こ

れを考慮して造成干潟の事後モニタリング計画を策定すべきである。

次に、干潟メソコスムで得られたマクロベントスに関するデータを用いて、干潟生態系の環境変化に対する応答について検討した。以下に得られた知見の要点を示す。

- (1) 外力条件によってコアモの定着が決定され、それによって底生動物の個体密度に違いが現れる。
- (2) 干出時間が長くなると、底生動物の個体密度や種類数が減少し、生物相も変化する。
- (3) 堆積物が攪拌されると、底生動物の個体密度および種類数は初めのうち激減するが、約半年で回復する。

## 6. あとがき

本研究は、干潟造成の重要性が認識されはじめたものの、干潟造成技術に対する社会的な不信が根強かった状況のもと、1995年からメソコスム実験という新たな手法により、干潟生態系創造の可能性と干潟生態系の変動メカニズムの解明を目的としていち早く開始された。

本研究では、大型水槽(メソコスム)内に微生物から二枚貝・ゴカイなどの大型底生生物まで生息可能な干潟環境を再現し、時間の経過とともに生物が自然に定着して生態系が発達していく様子を追跡することに成功した。環境条件が適切であれば、干潟生態系の創造が技術的に不可能でないことを実証したこの成果は、「人工干潟の成功事例はない」といわれていた干潟造成技術への不信感を払拭するものである。

本研究では、「造成干潟の到達レベル」という独自の視点から、これまでの干潟メソコスムにおける研究成果ならびに現場に造成された干潟における既往の研究成果をとらえなおした。

レベル1「様々な生物が定着し、生態系としての構造が成立しているか？」という項目に対しては、干潟生態系を構成する主要生物(生産者・分解者・一次消費者・二次消費者など)が、干潟メソコスムや現場に造成された干潟においても定着し、干潟生態系としての構造がみられていた。

レベル2「その生態系では、機能が発揮されているか？」という項目に対しては、干潟メソコスムならびに現場の造成干潟においても、生物生息機能が発揮されていた。また、その生態系の構造を反映した栄養物質除去機能が発揮されていた。

レベル3「その生態系は破綻せず、自律安定しているか？」という項目に対しては、造成干潟においても、生息生物による安定した再生産がみられ、生態系の自律安

定性が支えられていた。一方、現場の造成干潟では、大きな地形変化に代表される環境変化が、生態系の自律安定性を乱す要因となっていることが課題として指摘された。また、幼生の供給や成体の移入が生態系の発達の速さを規定する重要な要因であり、生態系が成熟するまでに、6年以上という長年を要する場合があることが示された。したがって、造成干潟における長期間の事後モニタリングの必要性が指摘された。

レベル4「その生態系の構造や機能は、自然の生態系のそれと類似しているか？」という項目に対しては、造成干潟の生態系は自然干潟に比べて未成熟なため、マクロベントスの種類数が少ないことや日和見種が存在していることが、自然干潟と異なっていた。また、生息生物によって栄養物質の除去特性が決定していた。例えば干潟メソコスムでは、微生物量が多く栄養塩の除去機能に優れていた一方、懸濁物食性の二枚貝が少なく、懸濁物質の除去機能が劣っていた。

本研究では、生態系全体の環境条件を制御しながら比較実験が行えるというメソコスムのメリットを生かし、実験の途中でメソコスムの環境条件を変化させ、底生生物群集の環境変化に対する応答について調べた。その結果、干出時間が長くなると、個体数や種類数が減少し、優占種も変化する。また、干潟堆積物が攪拌されると、個体数および種類数は初めのうち激減するが、約半年で回復すること、などの現象について、現地観測では困難であった因果関係の明確化ができた。現場の造成干潟において大きな地形変化(外力による堆積物の移動や、地盤高の変化による干出時間の変化)が頻発している状況のなか、これらの知見は地形変化に対して生物群集がどう応答するのかを実測および予測しつつ対策を講じる adaptive management を実施するうえで有用である。

以上のように、本研究は6年間にわたる生態系の追跡という長年の努力によって成し遂げられた。はじめて干潟生態系の造成が技術的に不可能でないことを実証し、造成された生態系が自立的に発達していくことを示した本研究の成果は、自然再生という環境工学分野における新たな社会寄与を切り開く礎となる。

(2003年11月17日受付)

## 謝辞

旧港研時代にご指導いただきました日本工営(株)の小笹博昭取締役、国土技術政策総合研究所の細川恭史部長、鈴木武室長、古川恵太室長に深く感謝いたします。また、干潟実験施設の運転・メンテナンス・生物採取など

にご協力いただいた下記の歴代沿岸生態研究室（旧海水浄化研究室）諸氏に深く感謝いたします（敬称略，順不同）。室善一朗氏，木部英治氏，萩本幸将氏，小林（江口）菜穂子氏，野村宗弘氏，細川真也氏，梶原靖彦氏，田中秀和氏，近藤匡行氏，木村りょう氏，海老名正裕氏，伊藤哲文氏，藤野智亮氏，奥宮英治氏，栗木秀治氏，神尾光一郎氏。盤洲干潟における現地調査にあたっては，久津間漁業協同組合のご理解とご協力をいただきました。なお，本研究の一部は，旧環境庁「国立機関公害防止等試験研究費」および旧運輸施設整備事業団「運輸分野における基礎的研究推進制度」の助成により実施された。

# 参考文献

- Adachi, N., and K. Wada (1999): Distribution in relation to life history in the direct developing gastropod *Batillaria cumingi* (Batillariidae) on two shores of contrasting substrata. *Journal of Molluscan Study* **65**: 275–287.
- 青山裕晃・鈴木輝明 (1996): 干潟の水質浄化能力の定量的評価。愛知県水産試験場研究報告 **3**: 17–28.
- 青山裕晃・今尾和正・鈴木輝明 (1996): 干潟域の水質浄化機能。海洋 **28**: 178–188.
- 青山裕晃・甲斐正信・鈴木輝明 (2000): 伊勢湾小鈴谷干潟の水質浄化機能。水産海洋研究 **64**: 1–9.
- Balderston, W. L., B. Sherr, and W. J. Payne (1976): Blockage by acetylene of nitrous oxide reduction in *Pseudomonas perferctomarinus*. *Applied and Environmental Microbiology* **31**: 504–508.
- D’Elia, C. P., P. A. Steudler, and N. Cowin (1977): Determination of total nitrogen in aqueous samples using persulfate digestion. *Limnology and Oceanography* **22**: 760–764.
- Deflaun, M. F., and L. M. Mayer (1983): Relationships between bacteria and grain surfaces in intertidal sediments. *Limnology and Oceanography* **28**: 873–881.
- Epstein, S. S., and J. Rossel (1995): Enumeration of sandy sediment bacteria: search for optimal protocol. *Marine Ecology Progress Series* **117**: 289–298.
- Fenchel, T. (1984): Suspended marine bacteria as a food source. In: Fasham, M. J. R. (ed) *Flows of energy and materials in marine ecosystems*. Plenum Publishing Corp., New York, N.Y., p 301–305.
- Flach, E. C. (1992): Disturbance of benthic infauna by sediment reworking activities of the lugworm *Arenicola marina*. *Netherlands Journal of Sea Research* **30**: 81–89.
- 古川恵太・藤野智亮・三好英一・桑江朝比呂・野村宗弘・萩本幸将・細川恭史 (2000): 干潟の地形変化に関する現地観測—盤洲干潟と西浦造成干潟—。港湾技研資料 **No. 965**: 1–30.
- 細川恭史・桑江朝比呂・三好英一・室善一朗・木部英治 (1996a): 干潟実験施設を用いた物質収支観測。港湾技研資料 **No. 832**: 1–21.
- 細川恭史・木部英治・三好英一・桑江朝比呂・古川恵太 (1996b): 盤洲干潟（小櫃川河口付近）におけるアサリによる濾水能力分布調査。港湾技研資料 **No. 844**: 1–21.
- 細川恭史・桑江朝比呂 (1997a): 干潟実験施設によるメソコスム実験。土木学会誌 **82**: 12–14.
- 細川恭史・桑江朝比呂 (1997b): 干潟実験施設による底泥系メソコスム実験。環境システム研究 **25**: 641–649.
- Hosokawa, Y., and T. Kuwae (2001): Experimental approach to the tidal flat ecosystem using a mesocosm. International Symposium 70th Anniversary of the Japanese Society of Fisheries Science (JSPS 70th), 102.
- 石垣衛・大塚耕司・桑江朝比呂・中村由行・上月康則・上嶋英機 (2003): 大阪湾奥の閉鎖性水域に造成した捨石堤で囲われた干潟の効果と課題。海岸工学論文集 **50**: 1236–1240.
- 今尾和正・鈴木輝明・浮田達也・高倍昭洋 (2003): 底生動物の出現動向からみた人工干潟の効果評価。水産工学 **40**: 29–38.
- 今村均・羽原浩史・福田和国 (1993): ミチゲーション技術としての人工干潟の造成—生態系と生息環境の追跡調査—。海岸工学論文集 **40**: 1111–1115.
- 姜閔求・高橋重雄・奥平敦彦・黒田豊和 (2001): 自然および人工干潟における地盤の安定性に関する現地調査。海岸工学論文集 **48**: 1311–1315.
- 粕谷智之・浜口昌己・古川恵太・日向博文 (2003a): 夏季東京湾におけるアサリ (*Ruditapes philippinarum*) 浮遊幼生の出現密度の時空間変動。国土技術政策総合研究所研究報告 **No. 8**: 1–13.
- 粕谷智之・浜口昌己・古川恵太・日向博文 (2003b): 秋季東京湾におけるアサリ (*Ruditapes philippinarum*) 浮遊幼生の出現密度の時空間変動。国土技術政策総合研究所研究報告 **No. 12**: 1–12.
- 川上佐知・羽原浩史・篠崎孝・鳥井英三・古林純一・菊池泰二 (2003): 人工的に生成した干潟の成熟性評価に関する研究。海岸工学論文集 **50**: 1231–1235.
- 菊池泰二 (1979): 多毛類 *Capitella capitata* の生態，生活史:汚濁指標種の生態的特性をめぐって。ベントス研

- 連誌 17/18: 33-51.
- Kimura, T., and H. Sekiguchi (1993): Some aspects of population dynamics of a mytilid *Musculista senhousia* (BENSON) on tidal flats. *Benthos Research* 44: 29-40.
- 木村賢史・西村修・川井利雄・稲森修平・秋山章男・須藤隆一 (1997): 東京都内湾の底層水域環境と底生動物との関係. 水環境学会誌 20: 411-418.
- 木村賢史・市村康・西村修・木幡邦男・稲森悠平・須藤隆一 (2002): 人工干潟における水質浄化機能に関する解析. 海岸工学論文集 49: 1306-1310.
- 児玉真史・松永信博・水田健太郎 (2000): 干潟底泥—海水間の栄養塩フラックスに関する現地観測. 海岸工学論文集 47: 1126-1130.
- 児玉真史・松永信博・水田健太郎・徳永貴久 (2002): 和白干潟における水質の動態に関する現地観測. 土木学会論文集 No. 720/ VII-25: 53-61.
- Kohata, K., T. Hiwatari, and H. Tanaka (1999): Water purification by bivalves in shallow areas of Tokyo Bay, Proceedings of MEDCOAST99-EMECS99, 301-312.
- Kohata, K., T. Hiwatari, and T. Hagiwara (2001): Natural water-purification system observed in a shallow coastal lagoon Matsukawa-ura, Japan. Proceedings of EMECS 2001. 34.
- 小沼晋・五島勇樹・中村由行 (2002): 成長モデルを用いた東京湾盤洲干潟での二枚貝による懸濁物除去量の推定. 海岸工学論文集 49: 1126-1130.
- 桑江朝比呂・細川恭史・古川恵太・三好英一・木部英治・江口菜穂子 (1997): 干潟実験施設における底生生物群集の動態. 港湾技術研究所報告 36(3): 3-35.
- Kuwae, T., Y. Hosokawa, and N. Eguchi (1998): Dissolved inorganic nitrogen cycling in Banzu intertidal sand-flat, Japan. *Mangroves and Salt Marshes* 2: 167-175.
- Kuwae, T., and Y. Hosokawa (1999): Determination of abundance and biovolume of bacteria in sediments by dual staining with 4',6-diamidino-2-phenylindole and acridine orange: relationship to dispersion treatment and sediment characteristics. *Applied and Environmental Microbiology* 65: 3407-3412.
- Kuwae, T., and Y. Hosokawa (2000): Mesocosm experiments for the restoration and creation of intertidal flat ecosystems. *Environmental Sciences* 7: 129-137.
- 桑江朝比呂・細川恭史・小笹博昭 (2000a): メソコスム実験による人工干潟の生物生息機能の評価. 海岸工学論文集 47: 1101-1105.
- 桑江朝比呂・細川恭史・木部英治・中村由行 (2000b): メソコスム実験による人工干潟の水質浄化機能の評価. 海岸工学論文集 47: 1096-1100.
- 桑江朝比呂・三好英一・小沼晋・中村由行・細川恭史 (2002a): 干潟実験生態系における底生動物群集の6年間にわたる動態と環境変化に対する応答. 海岸工学論文集 49: 1296-1300.
- 桑江朝比呂・三好英一・小沼晋・野村宗弘・中村由行 (2002b): メソコスム実験による水底質変化に対する沿岸干潟生態系応答に関する研究. 平成13年度環境保全研究成果集 67.1-67.21.
- Kuwae, T. (2002): Factors affecting nutrient cycling in intertidal sandflats. *Report of the Port and Airport Research Institute* 41: 91-134.
- Lewin, L. A. (1984): Life history and dispersal patterns in a dense infaunal polychaete assemblage: community structure and response to disturbance. *Ecology* 65: 1185-1200.
- Lewin, L. A., D. Talley, and G. Thayer (1996): Succession of macrobenthos in a created salt marsh. *Marine Ecology Progress Series* 141: 67-82.
- 李正奎・西嶋渉・向井徹雄・滝本和人・清木徹・平岡喜代典・岡田光正 (1998): 自然および人工干潟の有機物浄化能の定量化と広島湾の浄化に果たす役割. 水環境学会誌 21: 149-156.
- Lorenzen, C. J. (1967): Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations. *Limnology and Oceanography* 12: 343-346.
- Magni, P., and S. Montani (1997): Development of benthic microalgal assemblages on an intertidal flat in the Seto Inland Sea, Japan: effects of environmental variability. *La mer* 35: 137-148.
- 松田裕之 (2000): 環境生態学序説. 共立出版, 211 p.
- Miyawaki, D., and H. Sekiguchi (1999): Interannual variation of bivalve populations on temperate tidal flats. *Fisheries Science* 65: 817-829.
- Montani, S., P. Magni, M. Shimamoto, N. Abe, and K. Okutani (1998): The effect of a tidal cycle on the dynamics of nutrients in a tidal estuary in the Seto Inland Sea, Japan, *Journal of Oceanography* 54: 65-76.
- Montani, S., and P. Magni (2001): Distribution of organic matter in a tidal estuary of the Seto Inland Sea, Japan, and its relationship with the macrozoobenthic communities. Proceedings of EMECS 2001. 166.
- Moy, L. D., and L. A. Lewin (1991): Are *Spartina* marshes a replaceable? A functional approach to evaluation of

- marsh creation efforts. *Estuaries* **14**: 1-16.
- 中田喜三郎・畑恭子 (1994): 沿岸干潟における浄化機能の評価. 水環境学会誌 **17**: 158-166.
- 西村大司・岡島正彦・加藤英紀・風間崇宏 (2002): 浚渫土を用いた干潟造成による環境改善効果について. 海洋開発論文集 **27**: 25-30.
- 野村宗弘・中村由行 (2002): 盤洲干潟における潮汐に伴う水質変動に関する現地観測. 水環境学会誌 **25**: 217-225.
- 野村宗弘・中村由行 (2003): 盤洲干潟の大潮・小潮における水質観測と栄養塩収支. 用水と廃水 **45**: 47-55.
- Odum, E. P (1969): The strategy of ecosystem development. *Science* **164**: 262-270.
- 岡本庄市・矢持進・大西徹・田口敬祐・小田一紀 (2002): 大阪湾阪南 2 区人工干潟現地実験場の生物生息機能と水質浄化に関する研究—浚渫土砂を活用した人工干潟における地形変化と底生生物の出現特性—. 海岸工学論文集 **49**: 1286-1290.
- 大坪政美・朝廣和夫・高見昌二郎・岡部為信 (1997): 底泥の物理・化学性と底生動物の分布からみた今津干潟の特徴. 農業土木学会論文集 **190**: 35-43.
- Reise, K. (1985): Tidal Flat Ecology: an Experimental Approach to Species Interactions. Springer-Verlag. Berlin. 191 p.
- 西條八束・坂本充 (1993): メソコスモ 湖沼生態系の解析. 名古屋大学出版会. 346 p.
- 佐々木克之 (1989): 干潟域の物質循環. 沿岸海洋研究ノート **26**: 172-190.
- Schallenberg, M., J. Kalf, and J. B. Rasmussen (1989): Solutions to problems in enumerating sediment bacteria by direct counts. *Applied and Environmental Microbiology* **55**: 1214-1219.
- Schmidt, J. L., J. W. Deming, P. A. Jumars, and R. G. Keil (1998): Constancy of bacterial abundance in surficial marine sediments. *Limnology and Oceanography* **43**: 976-982.
- Short, F. T., and D. M. Burdick (1995): Mesocosm experiments quantify the effects of eutrophication on eelgrass, *Zostera marina*. *Limnology and Oceanography* **40**: 740-749.
- Sohma, A., T. Sato, and K. Nakata (2000): New numerical model study on a tidal flat system—seasonal, daily and tidal variations. *Spill Science and Technology Bulletin* **6**: 173-185.
- Sohma, A., Y. Sekiguchi, H. Yamada, T. Sato, and K. Nakata (2001): A new coastal marine ecosystem model study coupled with hydrodynamics and tidal flat ecosystem effect. *Marine Pollution Bulletin* **43**: 187-208.
- Strickland, J. D. H., and T. R. Parsons (1972): A practical handbook of seawater analysis (2nd ed.), Bulletin 167. Fisheries Research Board of Canada, 310 p.
- Sundbäck, K., V. Enoksson, W. Granneli, and K. Petersson (1991): Influence of sublittoral microphyto-benthos on the oxygen and nutrient flux between sediment and water: a laboratory continuous-flow study. *Marine Ecology Progress Series* **74**: 263-279.
- 玉置仁・西嶋渉・新井章吾・寺脇利信・岡田光正 (1999): アマモ生育に及ぼす葉上堆積浮泥の影響. 水環境学会誌 **22**: 663-667.
- Trueblood, D. D., E. D. Gallagher, and D. M. Gould (1994): Three stages of seasonal succession on the Savin Hill Cove mudflat, Boston Harbor. *Limnology and Oceanography* **39**: 1440-1454.
- 上野成三・高橋正昭・原条誠也・高山百合子・国分秀樹 (2001): 浚渫土を利用した資源循環型人工干潟の造成実験. 海岸工学論文集 **48**: 1306-1310.
- 上野成三・高橋正昭・高山百合子・国分秀樹・原条誠也 (2002): 浚渫土を用いた干潟再生実験における浚渫土混合率と底生生物の関係について. 海岸工学論文集 **49**: 1301-1305.
- 海の自然再生ワーキンググループ (2003): 海の自然再生ハンドブッカーその計画・技術・実践—第 2 巻干潟編. 国土交通省港湾局監修, ぎょうせい, 137 p.
- 矢持進・岡本庄市・小田一紀 (1997): 砂浜や泥浜に優占する底生生物の底質浄化能力. 海岸工学論文集 **44**: 1176-1180.
- 矢持進・宮本宏隆・大西徹 (2003a): 浚渫土砂を活用した人工干潟における窒素収支—大阪湾阪南 2 区人工干潟現地実験場について—. 土木学会論文集 No. 741/Ⅶ-28: 13-21.
- 矢持進・平井研・藤原俊介 (2003b): 富栄養浅海域における生態系の創出—人工干潟現地実験場での生物と窒素収支の変遷—. 海岸工学論文集 **50**: 1246-1250.