

宇田賞受賞記念講演

閉鎖性海域における物質循環と環境管理に関する研究

山本民次

Studies on material cycles and environmental management of enclosed coastal seas

Tamiji YAMAMOTO

Enclosed coastal seas have several inherent characteristics. The most prominent feature is longer retention time of materials, which is a cause of eutrophication in addition to material loads from lands. Riverine freshwater input drives estuarine circulation which can maintain plankton populations as well as other materials in the innermost of the estuaries. Harmful algal blooms tend to be formed in enclosed coastal areas, and appearance of toxic phytoplankton species can cause toxification of bivalves even in low cell density. Numerical models to reproduce population dynamics of phytoplankton species introduced in this paper are powerful tools in terms of not only prediction of blooms but also understanding the processes and mechanisms. Long-term material budget analyses are also effective to understand the trend in status of enclosed coastal seas. These sophisticated scientific approaches give useful information for decision making on coastal management.

Key words: enclosed sea, material cycle, food web, environmental management, model

1. 閉鎖性海域の特徴

水域が「閉鎖的」であるということは、流入負荷された物質（例えば、窒素、リンなど）の滞留時間が長いということである。湖では Vollenweider (1976) によりリンの負荷量と滞留時間の関係について先駆的な研究がなされており、その後 Prairie (1988) によってまとめられた図 (Fig. 1) は、このことを端的に表している。ダム建設により、それまで川として流れていた水はダム湖に一定時間とどまる。その際、ダム湖に保持されるリンは希釈率が小さいほど（水の滞留時間が長いほど）大きくなる。このことがエスチュアリーに与える影響は後述するが、海域が閉鎖的であることに伴う特異的な過程あるいは現象がいくつかあるので、最初に以下に簡単にまとめておく。

閉鎖性海域では、ダムと同様に、物質の滞留時間が長い。溶存無機態窒素・リン・すなわち栄養塩類の滞留時間が長いことにより、それらは海域内で何回も植物プランクトンに利用される。また、植物プランクトン自身の滞留時間も長いので、それを利用する動物プランクトンや魚介類に

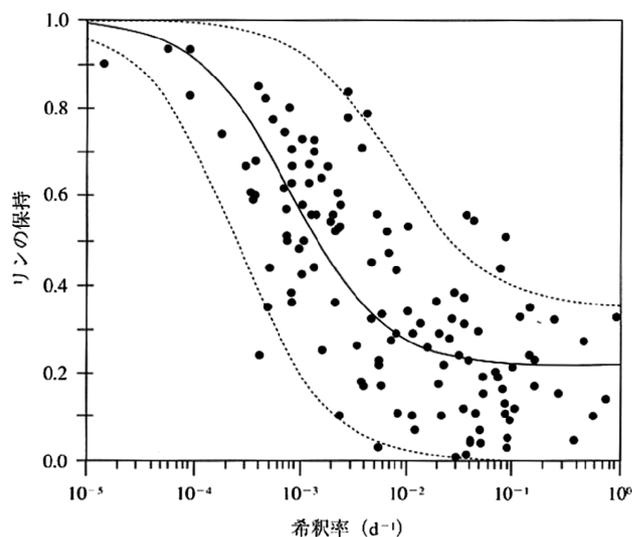


Figure 1. Relationship between dilution rate and phosphorus retention in dam lakes. Prairie (1988).

してみれば餌に対する遭遇チャンスが増える。したがって、餌供給のポテンシャルが高いという点では、生物の生息環境として好適な場所となる。

川の流入がある閉鎖性海域は多く、その場合、陸域からの水・土砂・栄養塩などの物質の負荷が多い。淡水の供給

広島大学大学院生物圏科学研究科 (〒739-8528 広島県東広島市鏡山1-4-4)

Graduate School of Biosphere Science, Hiroshima University,
Higashi-Hiroshima, Hiroshima 739-8528, Japan

E-mail: tamyama@hiroshima-u.ac.jp

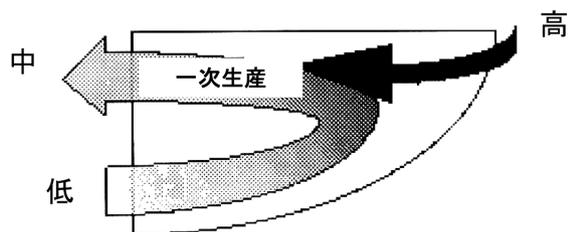
は閉鎖性海域内の成層強度を高めるとともに、密度流による鉛直循環—エスチュアリー循環—を駆動する。土砂の供給は底生生物の生息場の形成に重要である。また、栄養塩類の陸域からの流入負荷とエスチュアリー循環による系外下層からの負荷のバランスは、閉鎖性海域が富栄養化するか、貧栄養化するかを決定する主要な要因となっている (Fig. 2; 山本ほか, 2000)。

以上、基本的に閉鎖性海域では、水の滞留時間が長いことに加え、しばしば河川流入とそれにとまなう物質の負荷により、生物生産性が高い。赤潮が発生するのも大局的にはこれらのことによるし、例えば広島湾でカキ養殖が成り立つのも、このようなプロセスに支えられる高い一次生産によるものである。ちなみに、広島湾で瀬戸内海の他の海域に比べ、栄養塩負荷量が大きいわりには赤潮発生件数が少なく、透明度が高いのはカキ養殖のおかげでもある。

しかしながら、物質の滞留時間が長いことによる問題もある。増殖した植物プランクトンは枯死したり、あるいは動物プランクトンや二枚貝などのろ過摂食者によって摂食されたりして、粒状態有機物として沈降する。これらの粒状態有機物はエスチュアリー循環により湾奥部にトラップされる (Fig. 3; 山本, 2000)。とくに河口部ではそれが著しい。河口干潟が砂質になるか泥質になるかは、河川によって運ばれてくる土砂の粒径だけでなく、海域下層から供給される有機物量も関係している。

河口域では陸域から流入する鉱物粒子あるいはアモル

(a) 浄化作用



(b) 富栄養化作用

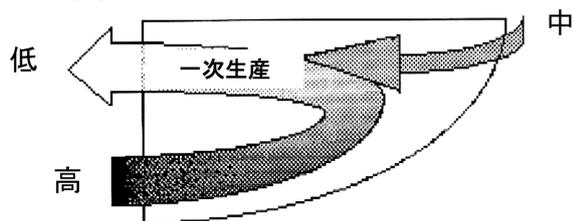


Figure 2. Estuarine circulation driven by river discharge. (a) the case of nutrient concentration is higher in the river water than the seawater out of the system, and (b) the case of reverse condition. Yamamoto et al. (2000).

ファスな水酸化物などの凝集 (フロクキュレーション) が起こり、これらのコロイドサイズを含む粒子に対するリンなどの吸着も起こる (山本, 2003, 2008)。したがって、河口域では、単に陸から負荷される土砂などの観測値以上の堆積量がある。

海底に堆積した有機物はバクテリアにより分解されて無機栄養塩類あるいは溶存態有機物として水柱に回帰する。これらの量が陸域からの負荷と比べて多いか少ないかは海域によって異なるが、例えば、周防灘などでは底泥からの回帰量のほうが大きい (Sarker et al., 2009)。

底泥表面では水中からの酸素供給があるので、酸化分解が進むが、酸素供給のない底泥内では嫌気分解が支配的であり、硫酸還元によって発生する硫化水素は底生生物に対して猛毒であるうえ、底層の溶存酸素を消費して貧酸素水塊を形成し、底生生態系を崩壊させる。底生生物を餌とする浮魚類も多いので、底生生態系の崩壊は単に底生生態系だけの問題でなく、浮遊生態系にも影響し、海域の漁業生産を考えるうえで極めて重要な課題である。

以上、閉鎖性海域、とくに河川流入のある海域ではさまざまな物理過程に加え、環境と生物、あるいは生物間の食物連鎖が複雑にからみ合っって物質循環過程に影響している。この複雑な過程について、定量的な理解を進めない限り、閉鎖性海域の環境管理はできない。筆者は、このことを常に念頭に置いて研究を進めてきた。信じて行ってきたことが、今回の学会賞受賞につながったことを、非常にうれしく思う。

以下には、筆者がこれまで行ってきた研究の中で受賞対象となった、閉鎖性海域の物質循環と環境管理に関する研究の主要な部分のいくつかについて述べる。

2. 赤潮プランクトン個体群モデル

筆者が赤潮に関する研究を始めたのは、すでに赤潮発生の

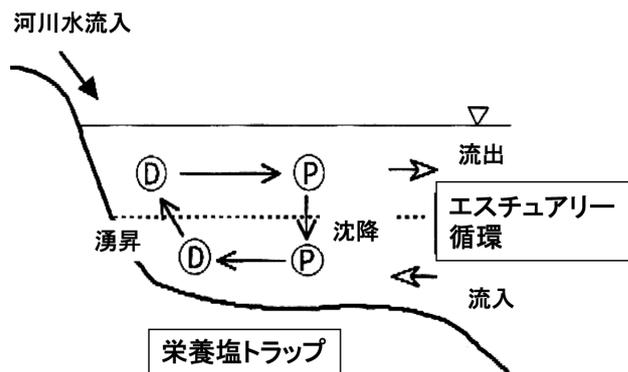


Figure 3. Behavior of dissolved matter and particulate matter along with estuarine circulation. D: dissolved matter, and P: particulate matter. Nutrients tend to be trapped in the innermost area of the estuary. Yamamoto (2000).

ピークが過ぎたころであった。当時の赤潮研究の主流は現場観測が主流であり、現場の水質と赤潮プランクトン発生種に関するデータは山ほどあった。一方、赤潮プランクトンの生理・生態については、主要種の一部についてのみ明らかになっている状況で、ましてや海洋学的あるいは生態学的な観点からのアプローチについてはほとんど手つかずであった。

赤潮は、特定の種が急激に増加して着色する現象なので、植物プランクトン群集を1つのコンパートメントで扱う従来の生態系モデルでは、赤潮種の発生・消滅のプロセスは説明できない。つまり、自然界は多種多様な生物から構成されているにもかかわらず、赤潮のようにある特定の種が爆発的に増殖する現象は、個体群動態として扱わないと説明できないのである。

そのためには対象種の生理機能を定式化し、パラメタライズする必要があり、フラスコ・スケールの地道な実験をこなさないといけない。すでに、1960年代後半より、欧米では植物プランクトン種レベルでの生理実験が盛んに行われ（例えば、Dugdale, 1967）、1970年代後半には栄養塩の取り込みや増殖に関する実験手法や理論の多くも確立された。しかしながら、我が国では現場観測至上主義が席卷し、地道ではあるが先見性のある生理実験を行うグループはわずかであった（例えば、Nakamura and Watanabe, 1983）。

植物プランクトンの生理実験を行うことだけでも大変であるが、ゴールはそこにあるのではなく、実験から得られた生理的パラメータを数値生態系モデルに導入し、赤潮プランクトンを含め主要生物群集の現場における時間変動を再現し、生態系内で起こっているプロセスを理解することにある。

Fig. 4に以下で説明する広島湾における赤潮プランクトンの個体群動態を再現するモデルのフレーム・ワークを示す。有毒渦鞭毛藻*Alexandrium tamarense*はナサビ瀬戸より奥部の広島湾北部海域で発生するので、同海域を河口部から沖に向けて2つ、鉛直方向に2つ、の合計4つの入れもの（ボックス）とみなして、それらのボックス内およびボックス間の物質の動きを計算した。また、*A. tamarense*の発生時期に見られる他の優占種として珪藻*Skeletonema costatum*との栄養塩をめぐる競合および海水交換といった物理プロセスの中で説明するモデルである。最近、植物プランクトンを1つのコンパートメントとせず、機能分類群ごとにコンパートメントを設定するモデルが作られるようになってきたが、当時としてはこのモデルは斬新であった。

ここで重要なことは、コンパートメントを分けることはできても、そこに当てはめる式、パラメータ、係数などを任意にチューニングしたのでは科学ではなくなる。それらがきちんとした室内実験によって得られた確かなものである

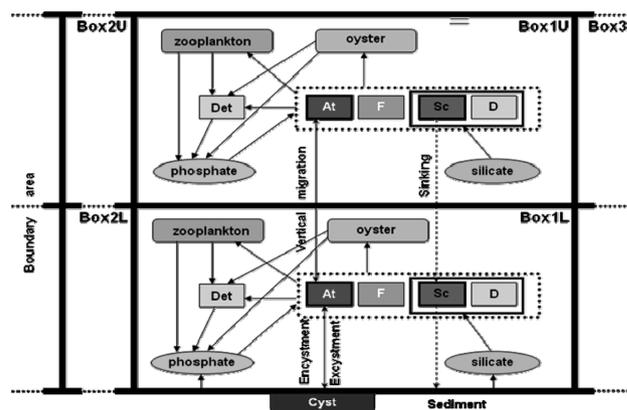


Figure 4. Framework of the numerical model which incorporates individual species dynamics. In the model, the dinoflagellate *Alexandrium tamarense* (At) and the diatom *Skeletonema costatum* (Sc) were incorporated in addition to physiology of oyster. Yamamoto et al. (2002).

かどうか非常に重要である。そこで、*A. tamarense*の生理実験を行った。まず、水温、塩分、光強度などの環境条件に対する増殖の応答を明らかにし（山本・樽谷, 1997）、次に栄養塩の取り込み特性を調べた（Yamamoto and Tarutani, 1999）。

それらの実験結果をもとに個体群動態モデルを作成し、広島湾における同種の発生と消滅を再現し、そのメカニズムについて考察した（Yamamoto et al., 2002b; Yamamoto and Seike, 2003）。

数値モデルの優れた点は、モニタリングなどの現場観測だけでは栄養塩や生物量など、物質の現存量（ストック）しか測定しない（できない）のに対して、(1) 物質のフローの大きさが定量的に分かることであり、もう1つは(2) 感度解析によって、物質循環全体の中で何が主要なプロセスなのか理解できる、ことである。

このモデルにより、植物プランクトン細胞数の出力結果は現場の観測結果をよく再現した。細胞数の増減に影響を与える物理・生物項の寄与の大きさについて検討した結果をFig. 5に示す。これによると、*A. tamarense*の個体群動態は、移流・拡散といった物理的過程の影響が非常に大きく、エスチュアリー循環は細胞を湾外に流失させることが分かった。その他、紙面の制限のためすべてを示せないが、水温の上昇はブルームの形成（個体群密度の増加）を早めるが、栄養塩制限により密度は低下すること、基本的に広島湾は植物プランクトンにとってリン制限なので、リン負荷量の増加は密度を増加させること、シストの分布密度や発芽率の上昇はブルームを早めるがリン制限によってブルームの規模（密度、範囲など）の大きさには影響しないこと、マガキによる摂食は同時に排泄による無機リンの供給となり、*A. tamarense*の細胞密度を増加させ、摂餌選択

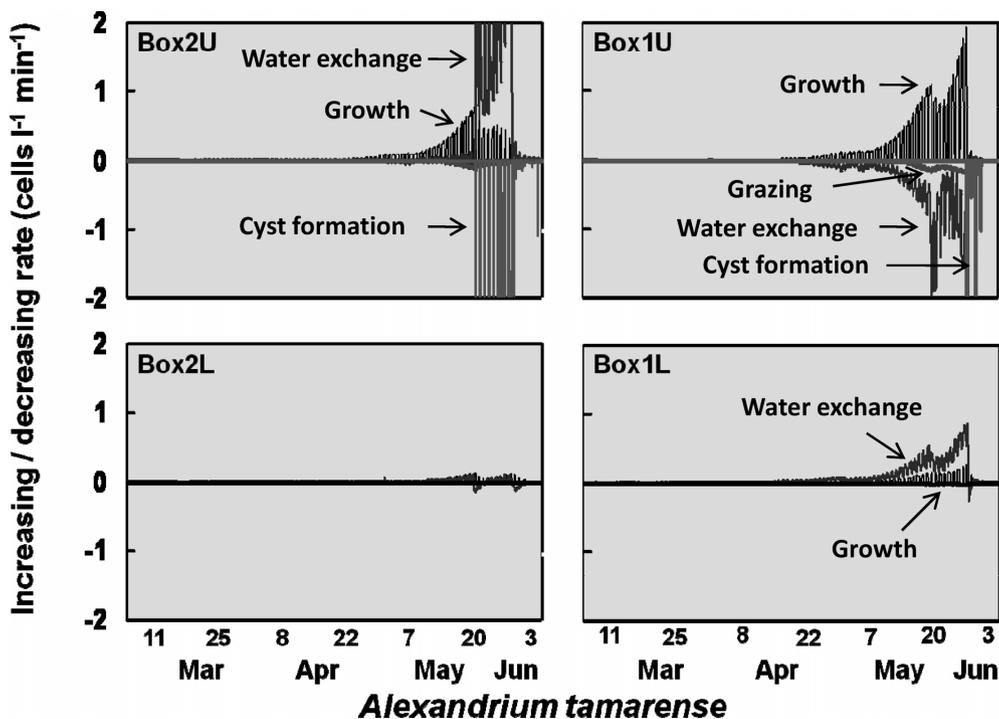


Figure 5. Processes affect on the swimming cell density of *Alexandrium tamarensis* in the northern Hiroshima Bay. Yamamoto and Seike (2003).

性を考慮してもほとんど影響しないこと、などが明らかとなった。

3. 貝毒発生・消滅予測モデル

有毒プランクトンの個体群動態モデルができたので、次に貝毒の発生に関するモデルを作成した。広島県も他の県同様、貝毒発生についてはモニタリング体制を整え、原因となるプランクトン種のモニタリングを行うとともに、アサリ、ムラサキガイ、カキなどの貝毒量についての検査も定期的に行っている。貝毒の検査はマウス・アッセイが主流であり、毎回、多くのマウスを殺すことの罪悪感に加え、労力のかかる貝剥き作業を低減するための1つの代替策として、数値モデルによる貝毒発生予測が有効である。

Fig. 6に示すように、貝は外圍水中から有毒プランクトンを摂食し、プランクトンは貝体内の肝臓に入る。これらは消化して同化され、筋肉その他の組織に移動する。また、一部は糞や擬糞として体外に排出される。これだけのことで、肝臓とその他の部位をそれぞれコンパートメントとして、摂餌速度、同化速度、排泄速度などを入れれば計算できる。

ここでは、摂餌速度、同化速度、排泄速度などが定式化され、すでに構築されていたカキの生理モデルをそのまま使い、貝毒原因プランクトンは広島湾でモニタリングされている *A. tamarensis* とした (Yamamoto et al., 2003)。

計算結果は Fig. 7に示すように、1996年と1997年に2定

点で行われたモニタリングにおける毒化と解毒のプロセスを非常によく再現した。この計算出力の確度は高く、Fig. 8に示したように、毒量の強さは ± 2 MU、そのピークは前後 ± 1 日程度の誤差で予測できる。つまり、貝剥き作業をしなくても、海水中の有毒プランクトンの細胞数のカウントのみからカキの毒化の強さとタイミングを予測できるわけで、ぜひこのモデルが水産庁や各県で採用されることを願っているが、今のところ、この論文の真価についての賛美はまったく得ていない。

4. 中規模攪乱とダム放流

植物プランクトンの生理的実験を続けていくうち、種によって栄養塩の取り込みや増殖の特徴がずいぶん異なることが分かってきた。大雑把に言えば、珪藻は r -選択的な種が多く、渦鞭毛藻は K -選択的な種が多い。珪藻は運動性がなく、珪酸質の殻は重いので、海水の攪乱がないと光の届かない海底に沈んでしまう。したがって、光のある表層へ戻るためには海水の攪乱が不可欠であり、日和見的でなければ生き残らなかったであろうと考えられる。珪藻による栄養塩の取り込み速度は速く、増殖速度も大きい。一方、渦鞭毛藻は遊泳できるので、日周鉛直移動を行うことで、日中は光のある表層で光合成を行い、夜間は下層に行って豊富な栄養塩を取り込むという戦略を身につけている。また、遊泳運動するためには莫大なエネルギーが必要であるため、有機物要求量が大きく、溶存有機物を取り込

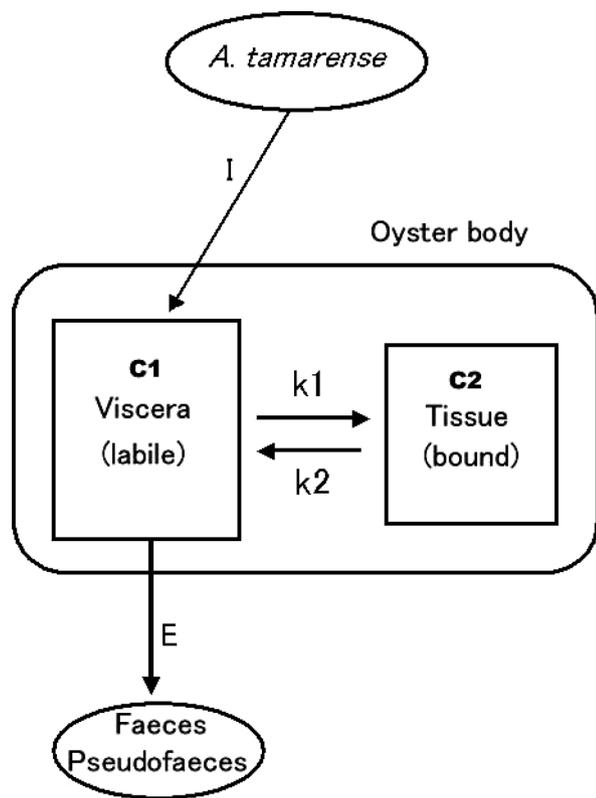


Figure 6. Schematic drawing of the two-compartment one-toxin model. I and E are ingestion and egestion rates of toxin, respectively. k_1 and k_2 are the transfer rates of toxin between compartments. Yamamoto et al. (2003).

んだり、植物でありながら他の植物プランクトンを捕食したりする種も多い。渦鞭毛藻は一般に分裂速度は小さいが、細胞内の栄養塩プールが大きく、栄養塩が枯渇しても数日間分裂できる。

エスチュアリーには多種多様な植物プランクトンが生息しており、広島湾でのモニタリングから、珪藻、渦鞭毛藻、ラフィド藻の3つが上位優占グループであることが分かっている（山本ほか、2002）。

エスチュアリー生態系は、河川水流入の量とモードによる影響を受ける。モードというのは、河川水の流入が連続的であるか、パルス的であるかということである。そこで、上記の3つのグループを代表する種を数値モデルに組み入れ、河川水流入の量とモードの違いについて、それらがどのような増殖応答をするのかを解析した（Yamamoto and Hatta, 2004）。

モデルの構造を Fig. 9 に示す。当時、有毒渦鞭毛藻 *Gymnodinium catenatum* が広島湾で出現しており、環境因子に対する応答や溶存有機物の取り込みなどについて実験的に詳細に調べていたので（Yamamoto et al., 2002a; Oh et al., 2002）、本種を鞭毛藻の代表種としてモデルに採用した。

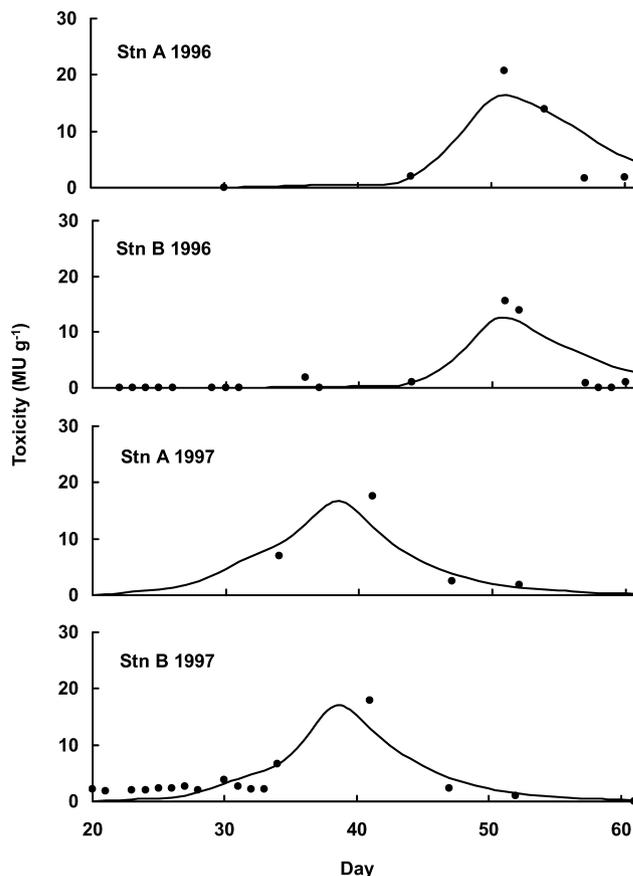


Figure 7. Bset fit of model output to 4 cases of oyster toxications in Hiroshima Bay. Filled circles are observed values and curves are the model outputs. Yamamoto (2003).

その他、すでに生理パラメータが十分にそろっている珪藻 *S. costatum*（Yamamoto and Tsuchiya, 1995; 樽谷・山本, 1994）とラフィド藻 *Chattonella antiqua*（Nakamura and Watanabe, 1983; Nakamura, 1985）の3種混合モデルとして計算した。

ページ数に制限があるため詳細を述べることはできないが、栄養塩の取り込みと増殖が直結している *S. costatum* は、栄養塩がパルスのに負荷されるほうが最大細胞密度が高くなり、細胞内栄養塩プールの大きい *G. catenatum* は栄養塩が連続的に負荷されるほうが最大細胞密度が高くなるという結果が得られた (Fig. 10)。また、*C. antiqua* はそれらの中間であった。

これら3種すべてをモデルに入れて競合させると、広島湾の環境条件（栄養塩負荷量、海水交換率、その他）では、栄養塩の負荷モードが連続的でもパルス的でもいずれにおいても *S. costatum* が優占することには変わりはなかったが、パルスにしたほうが3種の共存期間が長くなった (Fig. 11)。上述のとおり、パルスの負荷よりも連続的負荷で細胞密度が高くなる *G. catenatum* が、パルスの負荷で細胞密度が高

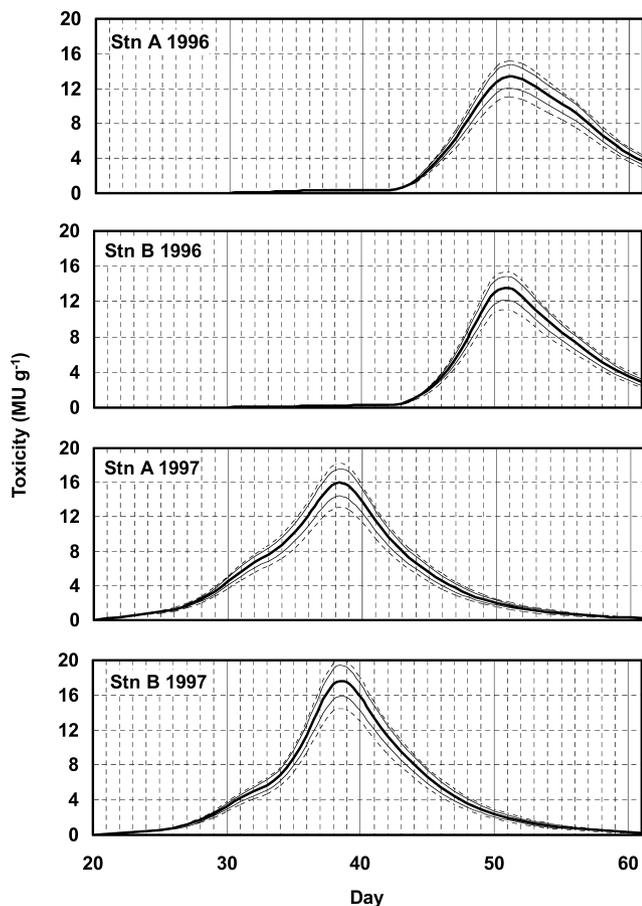


Figure 8. Results of risk assessment analyses for toxification of oysters in Hiroshima Bay. Graphs show the mean (thick line) and the standard deviations (thin lines) and 95% confidence limits (dotted lines) for each case. Yamamoto (2003).

くなる *S. costatum* と共存し易くなるという不思議な現象である。つまり、このことはエスチュアリーのパランクトン種の多様性が、パルスの流入負荷により高められることを示唆している。

河川水による栄養塩負荷モードの違いが植物プランクトンの種組成を変化させるということが意味することは非常に重要である。つまり、栄養塩がパルスのように負荷されるということはエスチュアリー生態系に攪乱を生じさせていることにほかならず、その攪乱の頻度は同モデルでの感度解析から、5-10日間隔で最も種の多様性が高まるという結論が得られた。これは、Connell (1978) が初めて指摘した「中規模攪乱仮説」を海産植物プランクトンの種間競争で裏づけたものであり、また古くは、Hutchinson (1961) の提唱した浮遊生物学上の大命題「プランクトン・パラドクス」の一端を説明するものである。

このプランクトンの種間競争モデルで得られた結果は、ちょうどその頃から社会問題化し始めた、ダムによる下流

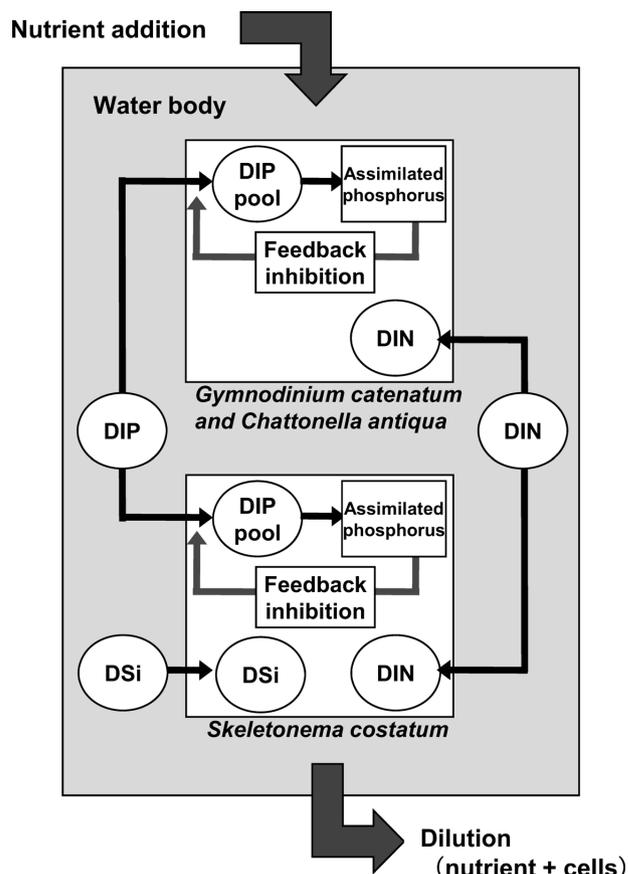


Figure 9. Numerical model framework showing the dynamics of 3 individual species. The diatom *Skeletonema costatum*, the raphidophyte *Chattonella antiqua*, and the dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* were incorporated in the model. The nutrient loads and the other physical and chemical conditions were set at those of the Ohta River estuary. Yamamoto and Hatta (2004).

生態系への影響を論じるのに最適であった。ダムが下流生態系に対して悪影響を及ぼすことは感覚的に推測できるが、生物多様性に与える影響について論じることが困難である現状において、このモデル計算によって、ダムができることで流量が平準化し、エスチュアリーの植物プランクトン相が珪藻から渦鞭毛藻に変化してしまう可能性があることを示唆できたことは高く評価されてよいと思われる。

5. 物質循環と環境管理

赤潮や植物プランクトンについて、多くの紙面を割いてきたが、モデルの中でやっていることは、植物プランクトンという低次生物を介した、リン、窒素、炭素、ケイ素などの親生物元素の循環の計算である。「物質循環」というと、生物地球化学分野のテーマのような印象を抱きがちであるが、沿岸海域では、淡水流入や海水交換などの物理過程に加え、実際には食物連鎖を中心とした生物活動が物質循環

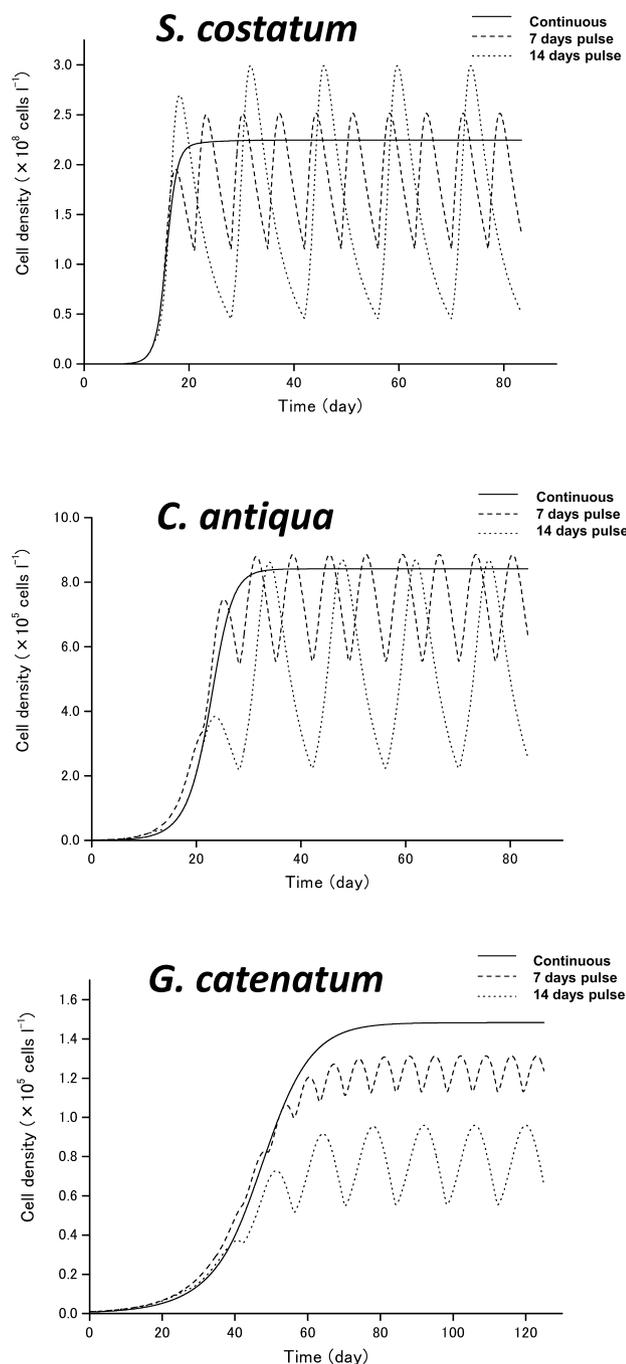


Figure 10. Growth response patterns of the 3 species (see Fig. 9) to various modes (continuous/pulse) of nutrient supply. Yamamoto and Hatta (2004).

の大きな駆動力である。したがって、物質循環を明らかにするのであれば、生物プロセスを定量的に理解することが極めて重要である。

親生物元素はそれぞれの循環において特徴があり、例えば、窒素や炭素はガス態があり、窒素では脱窒、硝化、窒素固定など、さらに複雑である。一方、リンやケイ素はか

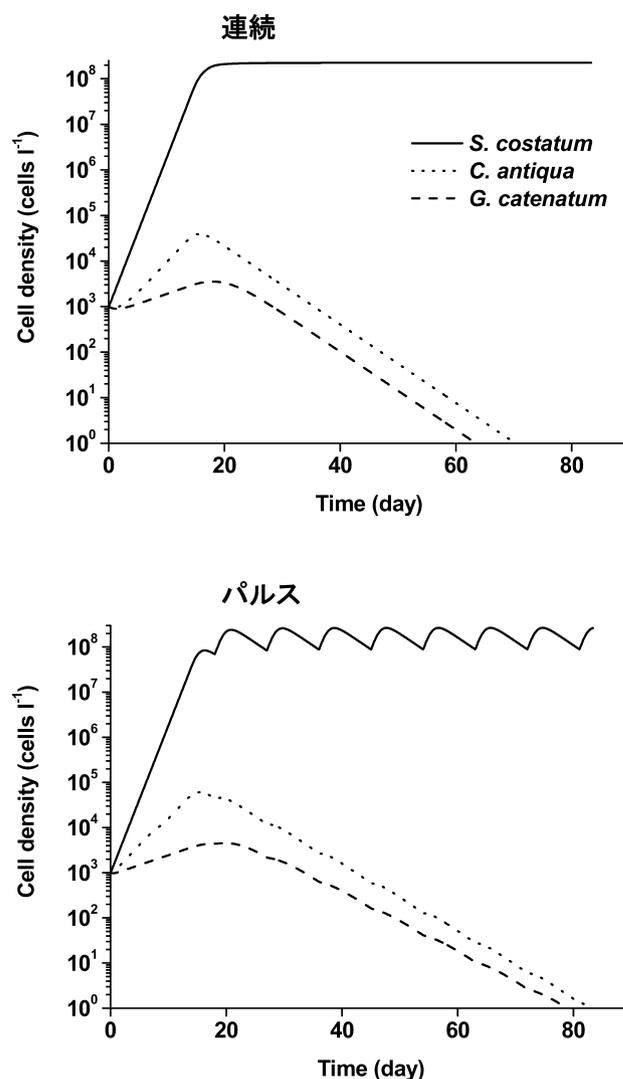


Figure 11. Simulation output with 3 species (*S. costatum*, *C. antiqua* and *G. catenatum*). Period of coexistence of *C. antiqua* and *G. catenatum* with *S. costatum* extended in pulsed nutrient supply up to an interval of 9 days (lower panel). Yamamoto and Hatta (2004).

なり簡単なので、物質循環の計算はリンから始め、他の元素との比較の中で論じることが常道である。

これまで、広島湾や瀬戸内海などについて、いわゆるボックス・モデルで、リン・窒素などの収支計算を行ってきた (Yamamoto et al., 2005; Yamamoto et al., 2008)。その手法は Land-Ocean Interactions in the Coastal Zone (LOICZ) のホームページに詳細が記述されているので (Gordon et al., 1996)、ここでは省略するが、重要なことは、リンの収支計算から、それらの系が正味の生産量 (一次生産量 - 呼吸・分解量) という点で正であるのか負であるのか、ということが評価できる点である。これを Net Ecosystem Metabolism (純生態系代謝量) と呼び、正であればその系全

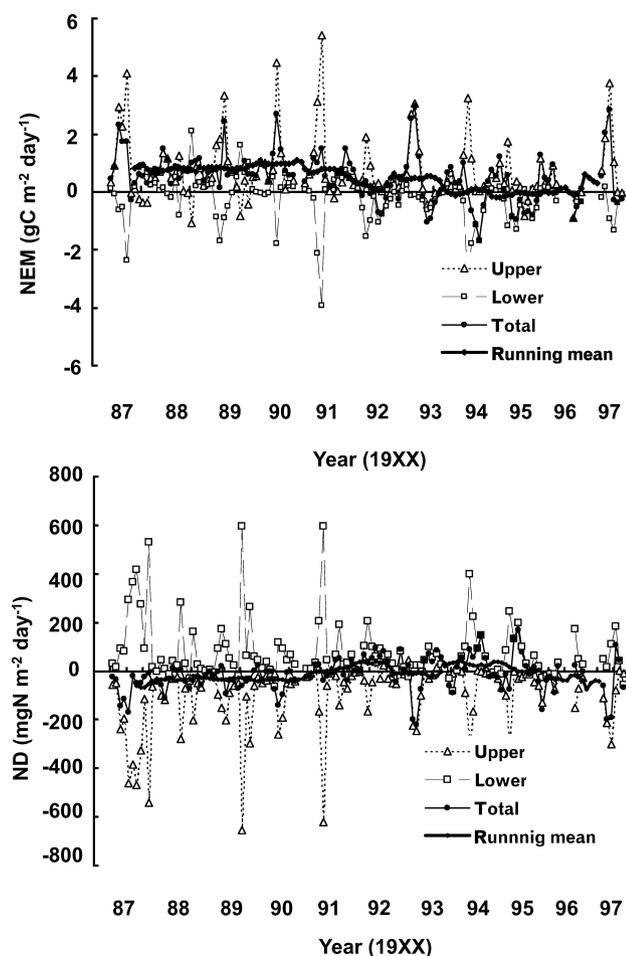


Figure 12. Yearly variations of estimated net ecosystem metabolism (NEM) and net denitrification (ND) in northern Hiroshima Bay during 1987–1997. The thick line shows 6-month running mean. Yamamoto et al. (2005).

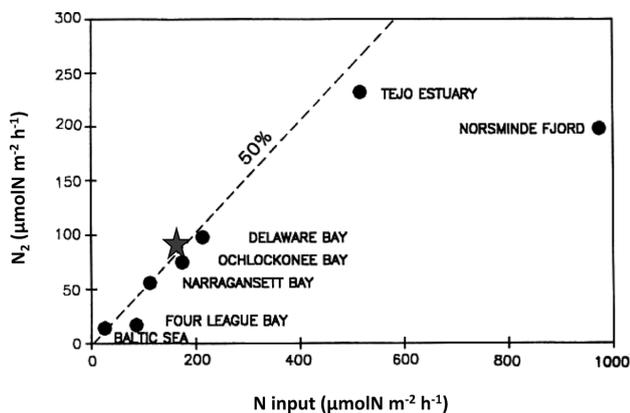


Figure 13. Denitrification rates vs external N loading rates in estuaries in different sites. Seitzinger (1990). The data plot for the northern Hiroshima Bay (asterisk) was estimated from the nitrogen load (Yamamoto et al., 2002) and the denitrification rate (Kim et al., 1997). Yamamoto et al. (2005).

体として生産的であり、負であれば呼吸・分解が勝るということであり、後者では漁獲などにつながらないと判断できる。また、LOICZの計算方法では、リンと窒素とを同様に計算して比較することでNet Denitrification (純脱窒量)の算出もできるという非常に洗練された手法である。

例として、広島湾北部海域の純生態系代謝量と純脱窒量について計算した結果を示す (Fig. 12)。広島湾北部海域では、純生態系代謝量は1991年頃まで正であり生産的な系であったが、その後は負になり、近年では呼吸・分解が勝り、非生産的な系になってしまっていることが分かった。この原因はさまざまあるが、最も大きいのはリンなどの流入負荷量を削減してきたことによると推測される。また、純脱窒量はやはり1992年ころから正になり、系から窒素が抜ける量のほうが流入負荷や窒素固定など入ってくる量より多いことが理解できた。

純脱窒量はあくまでも「正味」の値なので、実際の脱窒量を概算するためには、流入負荷量その他の実測値を比較する必要がある。報告によれば、広島湾北部海域に対する窒素負荷量は $182 \mu\text{molN m}^{-2} \text{h}^{-1}$ であり (山本ほか, 2002)、脱窒量は $89 \mu\text{molN m}^{-2} \text{h}^{-1}$ である (Yamamoto et al., 2005)。Seitzinger (1990) が世界の閉鎖性水域の負荷量と脱窒量についてまとめたところによれば、一部の例外を除いて流入負荷量の50%が脱窒によって系外に抜けていることが明らかにされている (Fig. 13)。この図に、上記の広島湾の値をプロットしたところ、非常に面白いことに、その直線上に乗った。

広島湾に対して行ってきた同様の解析手法を瀬戸内海全体にも適用しており、それらの解析から得られた情報をもとに、さまざまな政策提言を行ってきた。閉鎖性海域の環境管理を行うために必要なことは何かと言えば、(1) 現状把握のための観測、(2) プロセス抽出のための実験、(3) 数値モデルによる物質フローの計算、の3つである。これらは三位一体であって、いずれの1つが欠けても複雑系である自然界の営みは見えてこないし、深い洞察はできない。筆者は今後も、閉鎖性海域の環境管理という問題に対し、多角的な取り組みにより、政策提言に結びつく研究を続けていきたいと考えている。

6. 謝辞

このたびは、このような栄誉ある賞を頂戴し、衷心より感謝致します。私の博士論文は「黒潮フロントにおける植物プランクトン群集の生態学的特性に関する研究」というもので、三陸沖の潮目の研究であった。そのため、東北大学大学院生当時は宇田道隆先生の論文を読みあさっていた。残念ながら先生とは生前に言葉を交わす機会にはなかったが、海洋物理学に基礎を置きながらも、地道に漁業者との対話から水産という実学に対して科学的洞察を加えられた論文は非常に魅力的なもので、小説よりも面白く読んだ記

憶がある。僭越ながら、私自身が海洋学の奥深さと水産学の泥臭さの狭間で悩み始めたきっかけは、宇田先生の研究に触発されたと言っても過言ではない。

3月30日の受賞式では、歳甲斐もなく舞い上がっていたため、皆様に対する感謝の言葉を十分に述べていなかったことを深く反省しています。この文面をもって、推薦戴いた谷口 旭先生（東京農業大学教授、東北大学時代の恩師）と山下 洋先生（京都大学教授）には心より感謝する次第である。また、今回の賞は皆様方の温かいご理解があってこそのものであり、学会役員および構成員の皆様方には深く感謝致します。

引用文献

- Connell, J. (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, **199**, 1304–1310.
- Dugdale, R. C. (1967) Nutrient limitation in the sea: dynamics, identification and significance. *Limnol. Oceanogr.*, **12**, 685–695.
- Gordon, D. C., P. R. Boudreau, K. H. Mann, J. E. Ong, W. L. Silvert, S. V. Smith, G. Wattayakorn, F. Wulff and T. Yanagi (1996) *LOICZ Biogeochemical Modelling Guidelines, LOICZ Report and Studies, No. 5*, 96 pp.
- Hutchinson, G. E. (1961) The paradox of the plankton. *Am. Nat.*, **95**, 137–145.
- Kim, D.-H., O. Matsuda and T. Yamamoto (1997) Nitrification, denitrification and nitrate reduction rates in the sediment of Hiroshima Bay, Japan. *J. Oceanogr.*, **53**, 317–324.
- Nakamura, Y. (1985) Kinetics of nitrogen- or phosphorus-limited growth and effects of growth conditions on nutrient uptake in *Chattonella antiqua*. *J. Oceanogr. Soc. Jpn.*, **41**, 381–387.
- Nakamura, Y. and M. M. Watanabe (1983) Growth characteristics of *Chattonella antiqua* Part 2. Effect of nutrients on growth. *J. Oceanogr. Soc. Jpn.*, **39**, 151–155.
- Oh, S.-J., T. Yamamoto, Y. Kataoka, O. Matsuda, Y. Matsuyama and Y. Kotani (2002) Utilization of dissolved organic phosphorus by the two dinoflagellates: *Alexandrium tamarense* and *Gymnodinium catenatum* (Dinophyceae). *Fish. Sci.*, **68**, 416–424.
- Prairie, Y. T. (1988) A test of the sedimentation assumptions of phosphorus input-output models. *Arch. Hydrobiol.*, **111**, 321–327.
- Sarker, J. Md., T. Yamamoto and T. Hashimoto (2009) Contribution of benthic microalgae to the whole water algal biomass and primary production in Suo Nada. *J. Oceanogr.*, **65**, 311–323.
- Seitzinger, S. P. (1990) Denitrification in aquatic sediments. In *Denitrification in Soil and Sediment*, eds. N. P. Revsbech and J. Sørensen, Plenum Press, New York, 301–322.
- 樽谷賢治・山本民次 (1994) 広島湾産 *Skeletonema costatum* のリン酸塩取り込みおよび増殖の動力学. 広島大学生物生産学部紀要, **33**, 59–64.
- Vollenweider, R. A. (1976) Advances in defining critical loading levels for phosphorus in lake eutrophication. *Mem. 1st Ital. Idrobiol.*, **33**, 53–58.
- 山本民次 (2000) 温暖化防止の鍵を握る海. 瀬戸内海, **20**, 41–43.
- 山本民次 (2003) 川と海の境目—エスチュアリー—の生態系—. アクアネット, **6**, 25–29.
- 山本民次 (2008) 川が海の水質と生態系に与える影響. 「川と海—流域圏の科学」宇野木早苗・山本民次・清野聡子編, 築地書館, 東京, 58–69.
- Yamamoto, T., K. J. Flynn and H. Takayama (2003) Application of a two-compartments-one-toxin model to predict the toxin accumulation in Pacific oysters in Hiroshima Bay, Japan. *Fish. Sci.*, **69**, 944–950.
- Yamamoto, T. and G. Hatta (2004) Pulsed nutrient supply as a factor inducing phytoplankton diversity. *Ecol. Model.*, **171**, 247–270.
- 山本民次・石田愛美・清木 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.
- Yamamoto, T., A. Kubo, T. Hashimoto and Y. Nishii (2005) Long-term changes in net ecosystem metabolism and net denitrification in the Ohta River estuary of northern Hiroshima Bay—An analysis based on the phosphorus and nitrogen budgets. In *Progress in Aquatic Ecosystem Research*, eds. A. R. Burk, Nova Science Publishers, Inc., New York, 99–120.
- Yamamoto, T., S.-J. Oh and Y. Kataoka (2002a) Effect of temperature, salinity and irradiance on the growth of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* (Dinophyceae) isolated from Hiroshima Bay, Japan. *Fish. Sci.*, **68**, 356–363.
- Yamamoto, T. and T. Seike (2003) Modelling the population dynamics of the toxic dinoflagellate *Alexandrium tamarense* in Hiroshima Bay, Japan—II. Sensitivity analysis. *J. Plankton Res.*, **25**, 63–81.
- Yamamoto, T., T. Seike, T. Hashimoto and K. Tarutani (2002b) Modelling the population dynamics of the toxic dinoflagellate *Alexandrium tamarense* in Hiroshima Bay, Japan. *J. Plankton Res.*, **24**, 33–47.
- Yamamoto, T., K. Takeshita, N. Hiraga and T. Hashimoto (2008) An estimation of net ecosystem metabolism and net denitrification of the Seto Inland Sea, Japan. *Ecol. Model.*, **215**, 55–68.
- 山本民次・樽谷賢治 (1997) 広島湾産有毒渦鞭毛藻 *Alexandrium tamarense* の増殖に及ぼす水温、塩分および光強度の影響. 藻類, **45**, 95–102.
- Yamamoto, T. and K. Tarutani (1999) Growth and phosphate uptake kinetics of the toxic dinoflagellate *Alexandrium tamarense* from Hiroshima Bay in the Seto Inland Sea, Japan. *Phycol. Res.*, **47**, 27–32.
- Yamamoto, T. and H. Tsuchiya (1995) Physiological responses of Si-limited *Skeletonema costatum* to silicate supply with salinity decrease. *Bull. Plankton Soc. Jpn.*, **42**, 1–17.
- 山本民次・芳川 忍・橋本俊也・高杉由夫・松田 治 (2000) 広島湾北部海域におけるエスチュアリー循環過程. 沿岸海洋研究, **37**, 111–118.