

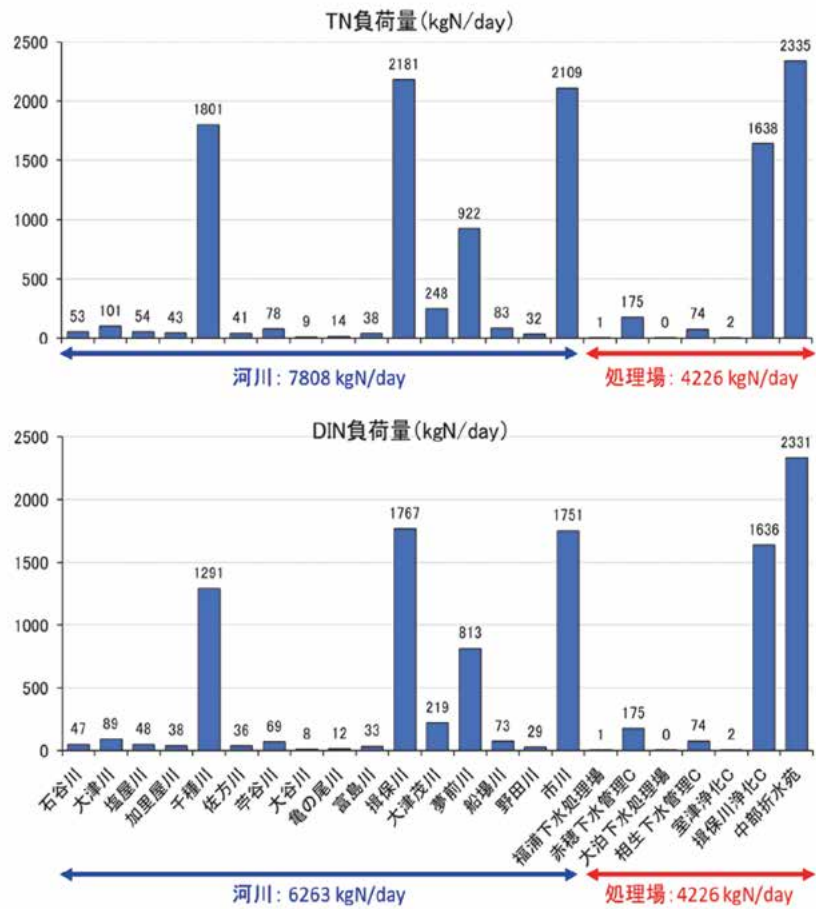


図 11. 河川および下水処理場からの流入負荷量（年平均値）

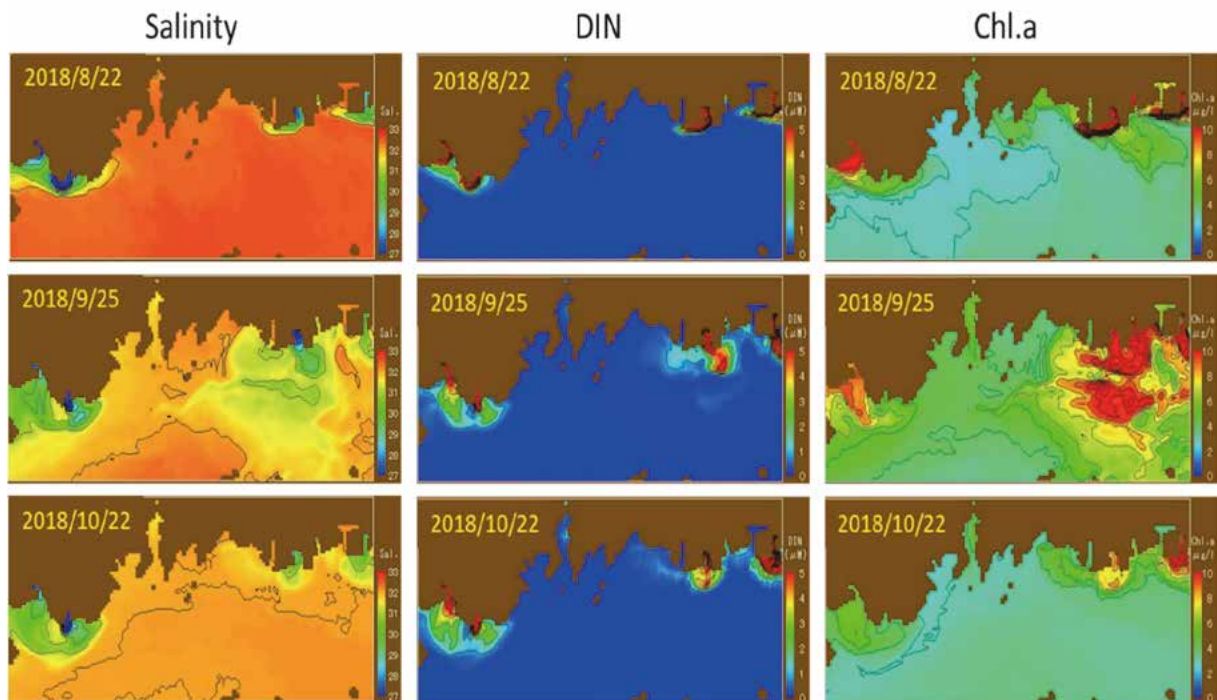


図 12. 塩分, DIN 濃度, Chl.a 濃度の計算結果（表層）

課題番号：1) ーウ

課題名：栄養塩等の水質環境が藻場生産に及ぼす影響解明

水産研究・教育機構 瀬戸内海区水産研究所

吉田吾郎，堀 正和，島袋寛盛，首藤宏幸

【背景・目的】

近年，瀬戸内海の貧栄養化が進み，養殖ノリの色落ち被害のみならず，生態系を底支える一次生産者の基礎生産力の低下とそれによる漁業への影響が懸念されている。海草・海藻類が形成する藻場は，海域の一次生産に寄与するのみならず，産業上重要な魚介類の産卵場や稚仔期の生息場，あるいは餌料供給の場として機能している。海水中の栄養塩濃度の低下は，藻場を構成する一次生産者（海草・海藻類や葉上微細藻類）による生産物の量や質的な性状（窒素含量等で評価される餌料価値等）に影響を及ぼし，その結果として，①藻場の物理的構造が貧弱化し生息場としての機能が減退する，②餌料としての一次生産物の量・質的な変化が，食物連鎖を通じてより高次の生物生産に影響する，等の波及が懸念される。しかし，藻場の生物生産と栄養塩の関係を明らかにした事例は世界的にみても極めて少ない。

本課題では，藻場生態系の主要な構成者のうち，1．一次生産者（アマモ，ホンダワラ類等の大型海藻，葉上微細藻類），2．葉上小型甲殻類等の餌料生物（二次生産者），3．藻場に依存性の強い重要魚介類（高次生産者）の3区分について，海域における現存量や生産量等に関する既往知見のレビュー，調査による現状評価および過去との比較，また調査・実験による栄養塩濃度の影響の直接的解明，を行う。これらの作業を通じて，瀬戸内海の藻場の生物生産力と機能の現状を評価するとともに，藻場の生物生産力を適切に維持するために必要な栄養塩濃度等の海域環境について提言を行う。

【方法】

(1) 藻場の主要構成種（海藻）の一次生産に及ぼす DIN 濃度の影響評価～藻体内 N 含量を指標とした間接的評価手法の構築～

アカモク（単年生ホンダワラ類）とクロメ（温帯性コンブ類）を対象とした実験を行った。アカモクは瀬戸内海のガラモ場の主要種であること，またクロメは瀬戸内海中央・西部海域でアラメ・カジメ場を構成する唯一の種であることから，両種を瀬戸内海の岩礁性藻場の代表種とみなすことができる。また，藻体内窒素含量は藻体による海水中の窒素の吸収履歴を表しており，また成長等生産を示すパラメータと一定の関係を示す（critical point までは窒素含量の増加とともに生産は増加し，それ以上では生産は飽和）ことから，対象種において窒素含量と生産量の関係を把握することにより，窒素含量を間接的な栄養塩環境の評価指標に活用できると考えられる（吉田ら 2010）

昨年度は高水温期（10～11月：>20℃）の実験を行ったが，本年度は低水温期（2月：<15℃）に実験を行った。閉鎖系のパンライト水槽において DIN を欠乏させた実験区（N 欠乏区）と数日おきに 20 μ M 相当の硝酸態窒素 NO₃-N を与えた実験区（N 添加区）を設定し，約3週間広島湾産アカモク（成長点を含む含む主枝先端部 5 cm）とクロメ（幼体）を培養した（欠

乏過程)。その後、藻体を天然の砂濾過海水 (DIN 濃度 3~4 μM) をかけ流しにした屋外水槽に移して培養し (回復過程), 0 日後 (移し替え直後), 1 日後, 2 日後, 4 日後, 7 日後, 及び 12 日後 (アカモクのみ) に 4 個体ずつ回収し, 組織培養フラスコに砂濾過海水と $\text{NaH}^{13}\text{CO}_3$ を加え 13:00~15:00 の間屋外水槽でインキュベートした。インキュベート後藻体を乾燥・粉末化し, 全自動窒素・炭素安定同位体質量分析機 ANCA-SL で炭素安定同位体比を分析して, 濱・柳 (2007) および Miller and Dunton (2007) の手法により生産量 (光合成量) を算出した。また元素分析機 Flash-EA により藻体の窒素含量を求めた。

昨年度の高水温期の結果と本年度の低水温期の結果のそれぞれにおいて藻体の窒素含量と生産量の関係を図化し, 生産量の制限となる窒素含量の **critical point** を明らかにした。

(2) 海域の栄養塩濃度と天然藻体の窒素含量のモニタリングおよび指標の適用による栄養塩環境の評価

屋代島 (山口県周防大島町) 沿岸の片島 (伊予灘側), 松ヶ鼻および厨子ヶ鼻 (広島湾側) において採水による栄養塩濃度と藻場海藻 (クロメ, ヒジキ, ノコギリモク, ヤツマタモク, アカモク) の窒素・リン含量のモニタリングを毎月 1 回実施した。

また, 瀬戸内海の栄養塩濃度に関する既往知見, 松ヶ鼻における過去のアカモク現存量や窒素含量のモニタリングデータ等から, 栄養塩環境が藻場の一次生産に及ぼす影響を検討した。

(3) 餌海藻の窒素含量が餌料生物 (葉上小型甲殻類) に及ぼす影響

環境中の DIN 低下による海藻の窒素含量低下が藻場の餌料生物に及ぼす影響を検討するために, 藻場の典型種である植食性の葉上端脚類 *Ampithoe tarasovi* (ヒゲナガヨコエビ属の一種) の飼育実験を行う。餌には閉鎖系水槽で $\text{NO}_3\text{-N}$ 添加の有無により藻体内窒素含量を 2 段階に調整・培養したアナアオサを用い, 首藤・吉田 (2019) に従い 20°C で *A. tarasovi* を個別飼育した。飼育個体の成長・成熟はその脱皮殻を回収・計測することにより追跡した。

(4) 餌料生物 (葉上動物) 相のモニタリング

近年低栄養塩状態が継続している広島湾と伊予灘の境界にある周防大島 (屋代島) のアマモ場およびガラモ場において, 餌料生物 (葉上動物) 量のモニタリングを継続する。葉上動物の採集は, 2019 年 2 月 25 日に, 周防大島北岸に位置する厨子ヶ鼻の藻場のアカモクおよびヤツマタモク, 同じく和田港の藻場のノコギリモクおよびアマモの, 計 4 種の海藻・海草を対象に行った。併せて, 方形枠採集による藻場の現存量測定と, 葉上微細藻類の現存量 (クロロフィル量にて測定) 把握のための藻体採取も実施した。葉上動物については, その分類群組成, 個体数, 現存量を明らかにし, 周防大島や瀬戸内海他海域の藻場の既往知見と比較して変化傾向を把握するとともに, 栄養塩減少などの環境変動との関係について検討する。

(5) 藻場の魚類による餌料生物の利用様式

藻場の魚類に対する葉上小型甲殻類の餌としての重要性を評価するために, 岡山県日生地区のアマモ場において, シロメバル稚魚による餌料生物の利用様式を把握する。2017 年 6 月 27 日, 2018 年 6 月 26 日, 2019 年 6 月 26 日に, 日生町地先の造成アマモ場 2 カ所 (西泊, 首切島前) と天然アマモ場 1 カ所 (大多府北) で, 地びき網による魚類採集を実施した。同時に, 袋状ネットとハンドグラブサンプラーを用いて, アマモ葉上動物と底泥中ベントスの潜水採集を行った。採集したシロメバル稚魚の胃内容物, ならびに葉上動物, ベントスは, 分類群レベル (端脚類については種レベル) で同定後, 計数・計測した。さらに, 瀬戸内海区水

産研究所が実施している、日生地区のシロメバル稚魚や葉上小型甲殻類を含むアマモ場構成種の炭素・窒素安定同位体比の分析結果（未発表）も参考に、餌料生物の利用様式に検討を加えた。

【結果】

(1) 藻場の主要構成種（海藻）の一次生産に及ぼす DIN 濃度の影響評価～藻体内 N 含量を指標とした間接的評価手法の構築～

N 欠乏過程の 3 週間における N 添加区および N 欠乏区のアカモクの相対成長率はそれぞれ $0.082 (\pm 0.000) \text{ 日}^{-1}$, $0.054 (\pm 0.004) \text{ 日}^{-1}$, またクロメの相対成長率はそれぞれ $0.029 (\pm 0.002) \text{ 日}^{-1}$, $0.017 (\pm 0.001) \text{ 日}^{-1}$ であり、両種とも N 添加区・欠乏区の間に有意差がみとめられた（成長率は水槽ごとに算出。n=3）。特にクロメについては昨年度の高水温期の実験では両実験区の成長率には差がみとめられず、低水温期の本年度の結果と異なっていた。また、N 欠乏過程直後（N 回復過程初日。図 1 の‘0 日’後）の藻体内窒素含量は、N 添加区、N 欠乏区のアカモクでそれぞれ $2.14 (\pm 0.21)$, $0.73 (\pm 0.02) \% \text{N 乾重}$, N 添加区、N 欠乏区のクロメでそれぞれ $1.91 (\pm 0.22)$, $0.68 (\pm 0.08) \% \text{N 乾重}$ であり、両種とも両実験区の間には有意な差があった（図 1）。

回復過程を開始して後、アカモク、クロメとも特に N 欠乏区において藻体内窒素含量の増加がみとめられた一方で、N 添加区においては窒素含量の増加は不明瞭であった。しかし、両種とも回復過程開始 7 日後には依然として両実験区の窒素含量の間に有意な差があり、アカモクでは 12 日後にようやく有意な差はなくなった。昨年度の高水温期の実験ではアカモクでは 4 日後、クロメについては 7 日後に窒素含量に有意差がなくなったが、かけ流しの天然海水（砂濾過）中の DIN 濃度が高水温期実験時に $10 \mu \text{M}$ 以上で推移したのに対し、低水温期の本実験時は $3 \sim 4 \mu \text{M}$ と相対的に低濃度であったためと考えられた（図 1）。

一方生産量については、欠乏過程終了直後（回復過程開始時。図 1 の‘0 日’後）の実験区間の違いは両種とも有意であったが、特にアカモクで N 欠乏区 $0.78 (\pm 0.12) \text{ mgC gDW}^{-1} \text{ h}^{-1}$, N 添加区 $3.64 (\pm 0.73) \text{ mgC gDW}^{-1} \text{ h}^{-1}$ と差が大きく、生産量への N 欠乏の影響は極めて大きいと考えられた。藻体内窒素含量の増加にともなって両種とも生産量は 7 日後から上昇し、アカモクでは 12 日後に、クロメでは 7 日後に両実験区間の有意差がなくなった（図 1）。

以上得られた結果から、高水温期、低水温期のそれぞれについて両種の窒素含量および生産量の関係を図化した（図 2）。高水温期のクロメについては窒素含量と生産量との間に明瞭な見解はみとめられなかった。実験を行った秋季はクロメの衰退期にあたり、窒素要求量が高くないためと考察されたが、再現性について確認する必要がある。また、低水温期は弱い相関がみられ、窒素含量 $1.5 \% \text{N 乾重}$ 程度で生産量は飽和するものと思われた。アカモクについては高水温期、低水温期ともに窒素含量 $2 \% \text{N 乾重}$ 程度で生産量は飽和するものと推測された。低水温期には窒素含量の増加と生産量の上昇の間に時間的なずれがみとめられ、意図した近似曲線にフィットしなかったが、窒素の吸収から光合成色素の合成などに時間がかかったため、生産量の上昇に反映しなかったものと考察した。

(2) 海域の栄養塩濃度と天然藻体の窒素含量のモニタリングおよび指標の適用による栄養塩環境の評価

広島湾口に位置する屋代島松ヶ鼻において、2007年から2014年にかけて実施したアカモク現存量のデータを取りまとめた。最繁茂期（3～4月）の平均現存量は100～500g 乾重 0.0625m^{-2} の間で推移し、年による有意な差がみとめられた（ANOVA $p<0.05$ ）。しかし、多重比較（Tukey）の結果、他年と有意な差があるのは2010年の現存量のみであった（図3）。2010年は瀬戸内海全体で特異的に栄養塩濃度の低かった年であり（阿保 2016）、調査地においても2010年1月以降アカモクの繁茂期である春季にかけてDIN濃度は $1\mu\text{M}$ 以下の極めて低い濃度で推移した（図4）。同時期のアカモクの窒素含量も、実験の結果明らかとなったcritical pointである2%N乾重を大きく下回り（図4）、藻体は窒素制限状態にあったと推測された。

ただし、藻場の現存量は食害や風浪による流失などによっても大きく影響を受ける。実験で明らかにした窒素含量の指標としての現場適用については、現地の調査・モニタリングや補足的な実験を繰り返し、その妥当性を引き続き検証していきたい。

（3）餌海藻の窒素含量が餌料生物（葉上小型甲殻類）に及ぼす影響

端脚類 *Ampithoe tarasovi* の餌として2段階に調整したアオサ（図5）の藻体内窒素含量は、 $\text{NO}_3\text{-N}$ を添加した高窒素区で1～1.5%（藻体乾重）、添加しなかった低窒素区で0.5%前後であった。飼育個体の生残率については、アオサを与えない個体は6日目までに全て死亡するものの、低窒素含量のアオサを与えた個体（低N群）では急激な減耗は見られず、高窒素含量のアオサを与えた個体（高N群）と遜色ない生残率を示した。そこで両群の成長様式を比較した結果、低N群は高N群に比べて脱皮ごとの体長の伸びが小さく、脱皮間隔が長くなる傾向が見られた。従って、両パラメータから計算した平均的な成長曲線は、雌雄ともに、低N群で成長が遅い結果となった（図6）。一方、成熟については、低N群において雌が成熟に要する日数が長く、成熟する個体の割合も低い上に、抱卵する個体の割合が極めて低い結果となった（表1）。従って、低N群は高N群に比べて再生産のポテンシャルが顕著に低いと結論できる。

今回の *A. tarasovi* の成長と成熟に関する飼育実験結果から推測すると、実際の藻場において、「海水中のDIN濃度の低下が藻体の窒素含量を低下させ、それを食べる端脚類の成長や成熟状態を悪化させることにより、その個体数や現存量を低下させる」という流れは、起こり得ることであると思われる。広島湾奥部のアオサの例では、初夏～夏場にかけて藻体内窒素含量が0.5%程度に低下することが観測されており（吉田、未発表）、端脚類に対する餌料価値の低下が現実味を帯びてきたと言えるのかもしれない。一方、このことは逆に考えれば、野外個体群の最大体長や雌の成熟率・抱卵率を指標として比較することにより、栄養塩環境の影響を評価できる可能性があることを示唆している。

（4）餌料生物（葉上動物）相のモニタリング

藻体単位重量当たりの個体数でみた場合、いずれの海藻・海草も周年を通じて端脚類が主要な葉上動物であり、海草のアマモにおいてのみ端脚類に加え巻貝類が比較的多く出現した。また、アカモク、ヤツマタモクでは8月にも個体数が多かったが、どの海藻・海草でも2月に葉上動物の個体数が増加する傾向にあった（図7）。一方、2018年と2019年2月の比較では、アマモとノコギリモクで減少、アカモクで増加、ヤツマタモクで横ばいであった。中でもノコギリモクについては、葉上動物の現存量が1950年代の笠岡湾（布施 1962）や、ほぼ同一の調査場所で取得された1990年代の周防大島（山本ほか 1999）の既往データから大き

く減少しており，栄養塩等の環境変化との関係について，今後も注意深くモニタリングを続けていく必要がある。

(5) 藻場の魚類による餌料生物の利用様式

胃内容物調査の結果から，シロメバル稚魚（全長約 6cm）は端脚類を主食としており，それも，藻場に多産する典型的な葉上端脚類の種である，イソホソヨコエビ，フトヒゲカマキリヨコエビ，ユンボソコエビ属 spp.，アゴナガヨコエビ，トゲワレカラ，トゲホホヨコエビを専ら食べていることが明らかとなった（首藤ほか 2018）。これは，安定同位体比の分析結果からも裏付けられる。

ただし，シロメバル稚魚の摂餌状態には場所による違いが見られ，アマモ葉上の端脚類が多い場所で稚魚の摂餌量が多くなる傾向があり，さらには，肥満度も増す傾向にあった（図 8）。すなわち，稚魚の摂餌状態，ひいては栄養状態の良否に藻場の葉上端脚類の量が強く関わっていることが示唆された。その意味では，もし，これまで述べてきたような栄養塩環境に起因する葉上端脚類の個体数・現存量変化が起こり得るなら，低栄養塩環境が藻場で生活する魚類の生残にマイナスの効果を及ぼす可能性も考えられる。

【参考文献】

- 阿保勝之. 瀬戸内海を豊かな海に～水産資源の持続的利用のための提言. 水環境学会誌, **39**(A), 3号, 97-101, 2016.
- 布施慎一郎. ガラモ場における動物群集. 生理生態, **11**, 23-45, 1962.
- 濱健夫・柳勝美. 海洋物質循環の研究における安定同位体トレーサ法の利用. Radioisotopes, **56**, 543-551, 2007.
- Miller III H.L., Dunton K. H. Stable isotope (^{13}C) and O_2 micro-optode alternatives for measuring photosynthesis in seaweeds. Marine Ecology Progress Series, **329**, 85-97, 2007.
- 首藤宏幸・吉田吾郎・草加耕司・中力健治. 岡山県日生町の造成アマモ場におけるシロメバルとスズキ稚魚の食性. 平成 30 年度日本水産学会秋季大会講要, **17**, 2018.
- 首藤宏幸・吉田吾郎. 脱皮殻から推定した飼育下における端脚類 *Ampithoe tarasovi* (ヒゲナガヨコエビ科) の成長. Cancer, **28**, e148-e152, 2019.
- 山本智子・濱口昌巳・吉川浩二・寺脇利信. 植生の異なる実験藻場における生物群集の決定要因. 水産工学, **36**, 1-10, 1999.
- 吉田吾郎・新村陽子・浜口昌巳・樽谷賢治. 海藻類の一次生産と栄養塩の関係に関する研究レビューーおよび瀬戸内海藻場の栄養塩環境の相対評価ー. 水研センター研報, **34**, 1-31, 2011.

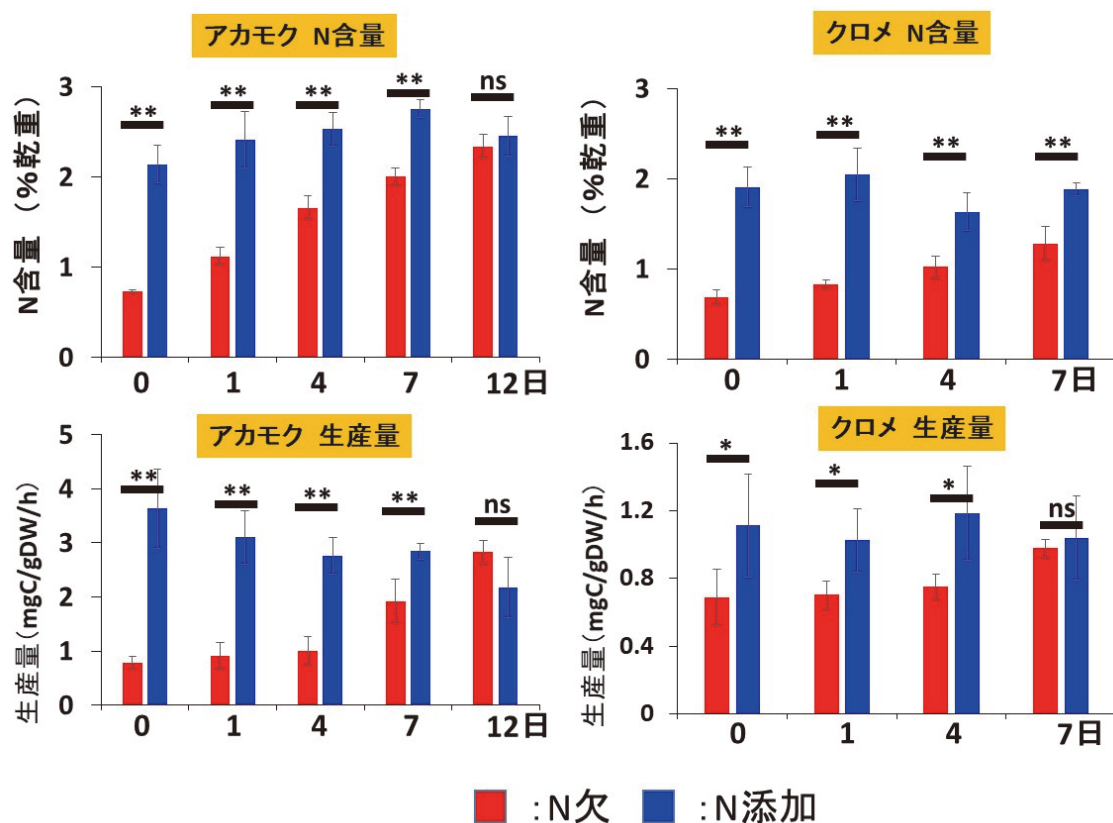


図1. 天然の海水中にもどした後のN欠乏区とN添加区のアカモク, クロメ藻体の窒素含量, 生産量の推移. **: $p < 0.01$, *: $p < 0.05$, ns: 有意差なし. 低水温期 (2月) の結果.

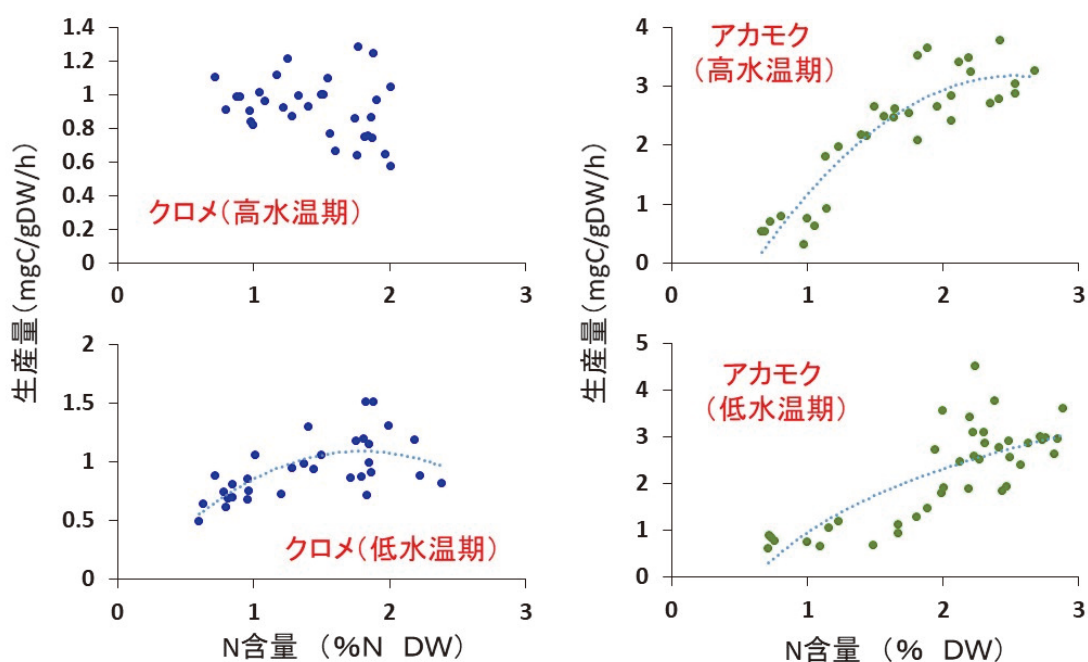


図2. 実験より明らかにしたクロメおよびアカモクの藻体内の窒素含量と生産量の関係.

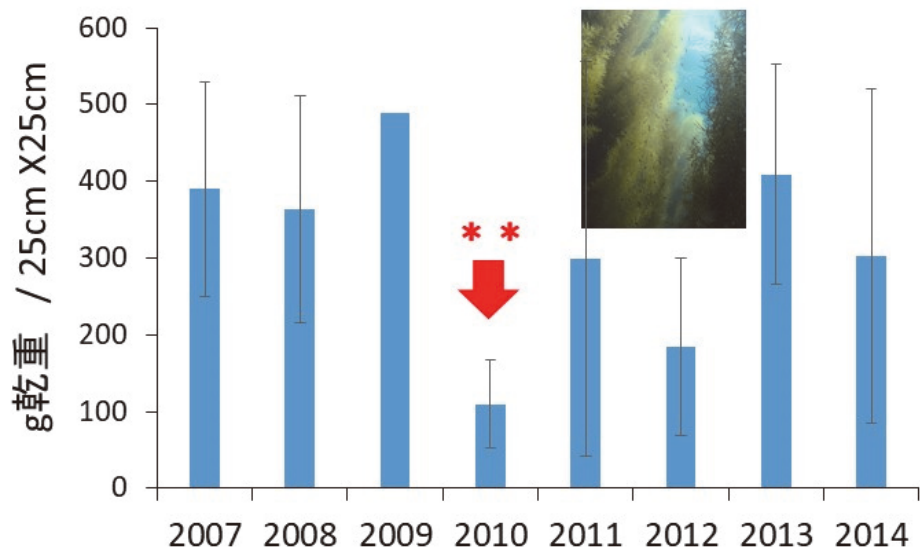


図3．屋代島・松ヶ鼻（山口県周防大島町）におけるアカモク繁茂期（3-4月）の現存量の経年変動．多重比較検定により2010年のみ他の年と有意な差が検出された．

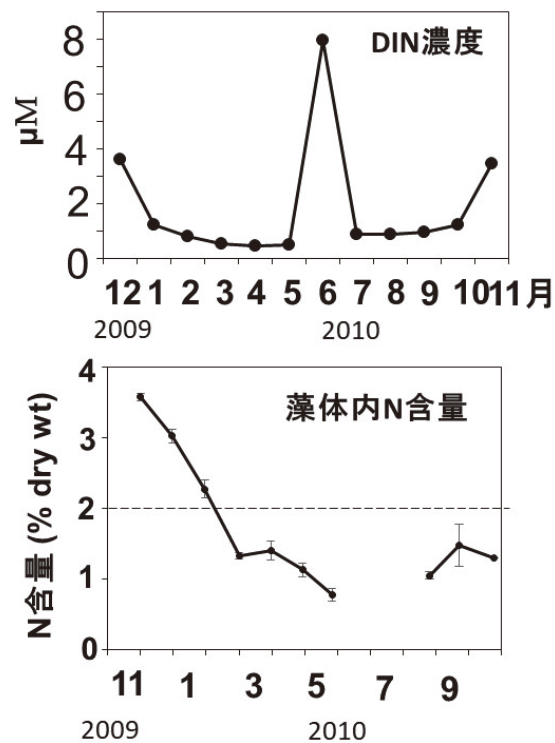


図4．2010年における屋代島・松ヶ鼻（山口県周防大島町）における藻場近傍のDIN濃度とアカモクの藻体窒素含量．点線は実験により明らかにされた生産のcritical pointの窒素含量である2%乾重を示す．



図5．餌として与えた窒素含量の異なるアナアオサ（左）と，飼育した端脚類の *Ampithoe tarasovi*（右）．高 N：高窒素含量のアオサ，低 N：低窒素含量のアオサ．

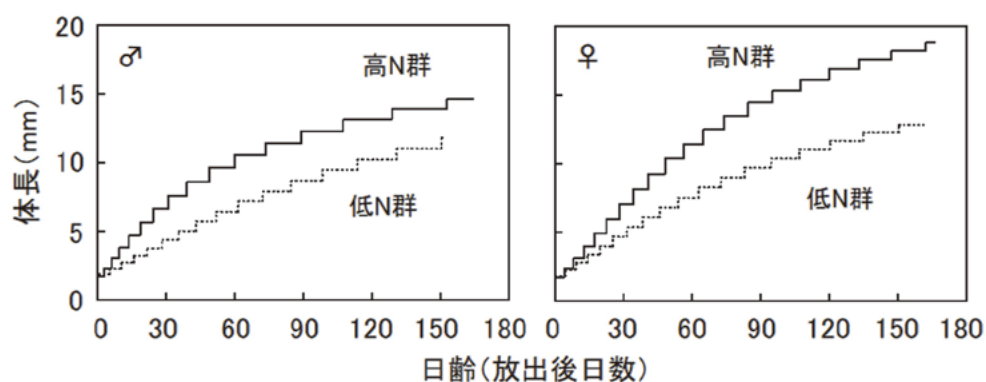


図6．*Ampithoe tarasovi* の成長曲線．高 N 群：高窒素含量のアオサを与えた個体，低 N 群：低窒素含量のアオサを与えた個体．

表1．*Ampithoe tarasovi* の雌が成熟に達する日齢および体長（平均±SD）と，成熟率および抱卵率．

	個体数	成熟日齢	成熟体長 (mm)	成熟率 (%)	抱卵率 (%)
高 N 群	11	44.0±3.2	10.1±0.6	90.1	72.7
低 N 群	13	85.0±5.8	10.5±0.4	53.8	7.7