

北海道東部沿岸における藻場を形成する海草の 生育適正環境の研究

北海道区水産研究所 藻類増殖研究室 飯泉 仁、町口 裕二
海洋動態研究室 河野 時廣、川崎 康寛
平成7年-9年

はじめに

海草藻場は沿岸浅海域に立体的な空間を形成してさまざまな水産生物の隠れ家や稚魚幼魚の棲息場所を提供し、また、海草や付着藻類によって生産される有機物が食物網を通して豊富な餌環境を形成する場ともなっている。このような機能を持つ海草藻場は沿岸とその周辺海域における水産を基盤から支える重要な生態系と考えられる。海草藻場の造成や保全はこの生態系を維持・拡大することであり、間接的に水産生物の生産の安定と増産を図ることを目的としている。また、海草藻場は干潟とならんで沿岸海域環境の浄化機能を持っており、1992年にUNCEDで議決されたアジェンダ21、それを受けて1994年に閣議決定された生物多様性国家戦略にその保全が提言されている。

藻場を形成する海草類のうちアマモに関しては国内外で多くの調査研究がなされ、その知見をもとに藻場造成事業や保全事業などが行われている。例えば、沿岸漁場整備開発事業施設設計指針¹⁾には水産生物の環境条件としてアマモの項目が挙げられている。現在行われている海草藻場造成はすべてアマモを利用したものである。しかし、今後沿岸開発が更に進むにつれて、ミチゲーションなどこれまで海草藻場がなかった海域での造成が必要になる場合がでてくると予想される。また、既存のアマモ藻場であっても環境の悪化によって減少していく場合、一つの手段としてその環境でも海草藻場を造成し、藻場の環境浄化作用によって沿岸環境の改善を図る技術の開発を検討する必要がある。

海草にとって日本は特異な地域といえる。戦前に行われた日本周辺の海草の調査報告にはアマモの他に、タチアマモ、スゲアマモ、オオアマモというアマモ亜属に分類される日本周辺に固有な海草種が各地、特に北日本を中心に分布しているとされている²⁾。固有種はそれぞれアマモと異なった環境で藻場を形成していることも報告されている²⁾。しかしそれ以降、これらの海草について生態学的な調査研究はほとんど行われていない。そこで、前述のような様々な状況において沿岸の整備・開発事業を行うためには、その基礎的知見として複数の海草についてその生態学および生理学的特性を把握することが必要と考えられる。

本調査の目的はアマモ属海草のうち、北海道東部沿岸において広大な藻場を形成しているスゲアマモについて、海草の生育環境を明らかにするとともに、その生育環境に及ぼす沿岸海況の物理学的・生物学的な影響を解明することである。特に、スゲアマモがアマモよりも深い海域に生育していることから、その低光量適応能について検討を行った。これらの解明によって、アマモと異なる生育条件が明らかとなり、北日本における藻場造成や管理保全を検討する為に必要な基礎的知見が得られる。

調査地点および方法

＜藻場の環境条件観測＞ オホーツク海沿岸の能取湖内にはアマモ (*Zostera marina* L.) とスゲアマモ (*Z. caespitosa* Miki) が群落を形成している。高橋³⁾によるとアマモとスゲアマモを合計した藻場の面積は11.8 km²と能取湖表面積の約20%を占めている(図1)。そこで能取湖の海草藻場が分布している西岸のほぼ中央に定線を設け、定線に沿って水深別に定点を設定した。

定線における海草類の分布状況は、浅いほうから水深約1.5mまではアマモがほぼ独占し、それから深くなるにつれてスゲアマモの割合が増え水深約2mではほぼすべての海草がスゲアマモとなっていた。スゲアマモ群落は水深約5mまで続いていた(図2)。

図1 能取湖における調査海域
斜線部が藻場を表わす(高橋より引用)⁹⁾

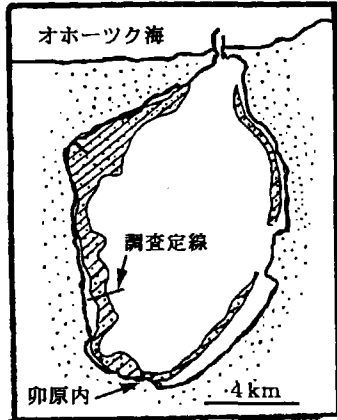
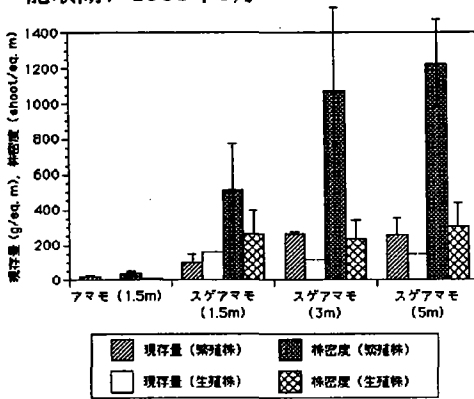


図2 スゲアマモ、アマモの現存量と株密度
能取湖、1995年6月



期は十分な厚さの氷が張らなかったため氷上の調査が行えなかった。

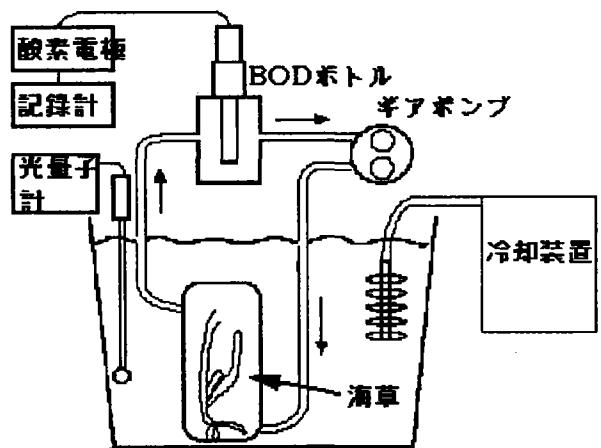
能取湖におけるスゲアマモの生育環境と生育を比較するために、厚岸湖のアマモ藻場についても水中光量子量、水温、アマモの生長量の観測を行った。

〈海草の光合成特性〉 低光量環境に対する耐性を調べるために、酸素電極法によって光合成活性を測定した。装置を図3に示す。1998年2月に現地採集したアマモあるいはスゲアマモを容器(容量1.9リットル)に入れ内部の海水をギアポンプで循環し酸素濃度の変動をYSI社製クラークタイプ酸素電極で測定した。光量子量はBiospherical社製光量子センサーで測定した。光量の調整は寒冷紗で行った。

光環境を明らかにするために水中光量子量(光量子量、 $PAR = \text{光合成利用可能光量子束密度}$ 、の単位を $E/m^2/d$ で表わす)を測定した。水中光量子量の測定はスゲアマモ群落の中心、水深2~3mと海草の生育の深度限界の周辺にアレック電子製自記光量子計MDS-Lを設置し、10分間隔で測定した。水温と塩分密度も自記水温計MDS-T、自記水温塩分計MDS-CTを用いて同時に測定した。MDS測定器はブロックに固定して海底に設置した。光量子量の測定の位置は海底から約35cm、水温塩分の測定位置は約20cmであった。MDS-LはLiCor社製190SA光量子センサーで更正を行った。水中光量子量と比較するために地上(水面上)光量子量をLiCor社製190SA光量子センサーを卯原内漁港内の地上約4mに設置し記録した。能取湖は冬期間全面結水する。そこで氷下では特に低光量になると予想されるので観測は冬期間を中心に行った。

〈海草の生長速度測定〉 結氷下のスゲアマモの生長量(葉部の生長量)をマーキング法で測定した。その概略は次の通りである。現場においてスゲアマモの葉の基部に近い部分に注射針で穴を貫通させる。1週間から2週間後にその株を採集する。第1葉(最も古い葉)にある穴の位置から各々の葉にある穴の位置までの距離を計りそれを伸長量とする。アマモ属の海草では生長点が葉の基部にありそれより上にある穴は伸長と共に移動する。また、古い葉はほとんど伸長しないためそこにある穴の位置を基準することができる。この観測を水深1.5mと3.5mの2地点で行った。但し1996~7年の冬

図3 光合成測定装置



調査結果

図4-a 能取湖のスゲアマモ藻場(2m)における光量子量の変動. 1995~1996

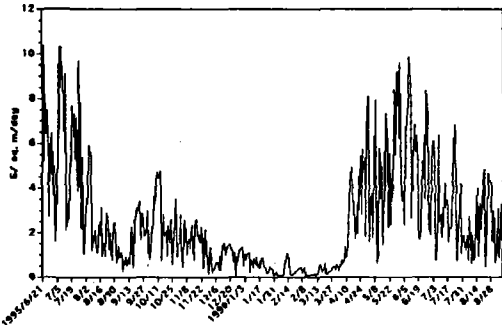
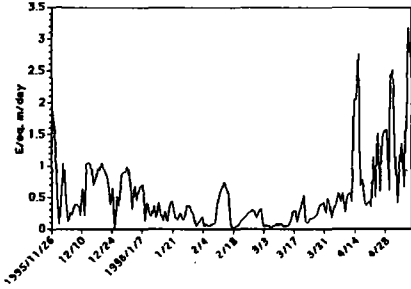


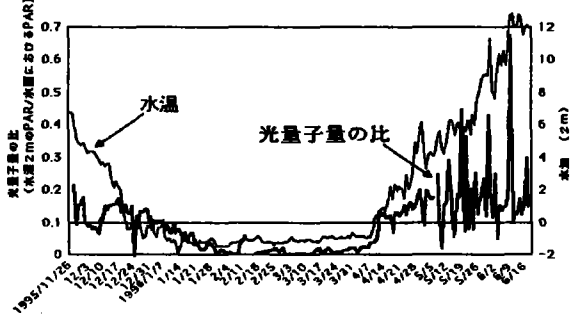
図4-b 能取湖のスゲアマモ藻場(5.5m)における光量子量の変動. 1995~1996



＜能取湖のスゲアマモ藻場における環境変動＞

1995年6月から1996年6月にかけての能取湖における水中光量子量の変動をみると、水深2mの地点では1996年1月から3月の冬期に1 E/m²/day以下の日が続いたことが分かった(図4)。海草群落の生育限界である水深約5mの外側、水深5.5mの海底では11月下旬から4月上旬にかけて連日1 E/m²/day以下の光環境であった。水深2mにおける光量子量の水面上(地上)光量子量に対する比、つまり氷と海水を通過して水深2mに到達した光の割合は氷が張っていない時期(水温が0度以上の時)は0.1~0.2と変動しているが、0度以

図5 水中光量子量(2m)/水面光量子量の比と水温の変動 能取湖、1995~1996



下に下がる1月頃から0.1以下(水温が-1度に安定した1月14日から上昇を開始した4月1日までの平均値で0.0186)に下がった(図5)。これは結氷とその上の積雪による影響が大きいと考えられる。1998年2月に水中光量子量の鉛直分布を測定した結果、氷による減衰率は63%であった。

冬期間の同様な低光量子量の光環境は1996~1997年および1997~1998年にも観測された(図6,7)。しかし、1996年から1997年の冬期は水温がその前後の冬期に比べ高くその日変動も大きかった(図6-b)。2月の平均水温で

図6-a スゲアマモ藻場における光量子量の変動 能取湖、2m、冬期(1996~1997)

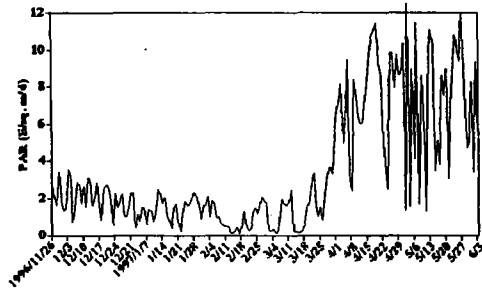


図6-b 水温と塩分の変動 能取湖、2m、冬期(1996~1997)

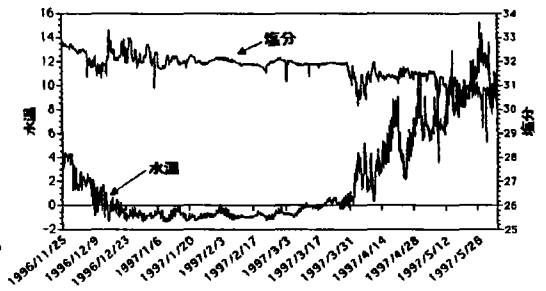


図7-a スゲアマモ藻場における光量子量の変動 能取湖、4m、冬期(1997~1998)

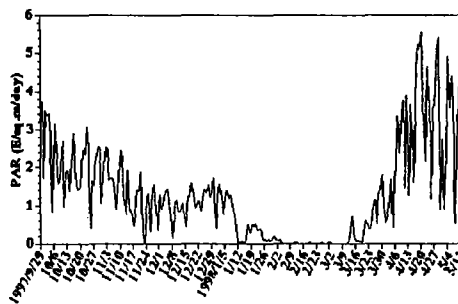


図7-b 水温と塩分の変動 能取湖、4m、冬期(1997~1998)

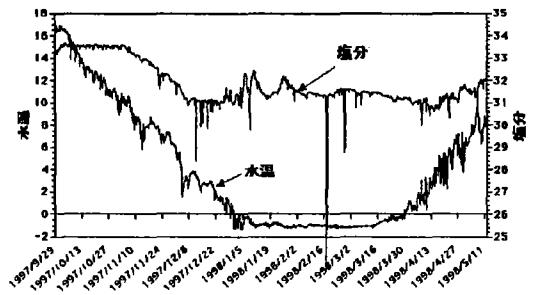


図8-a 水温、塩分、光量子量の変動
厚岸湖、1995~1996

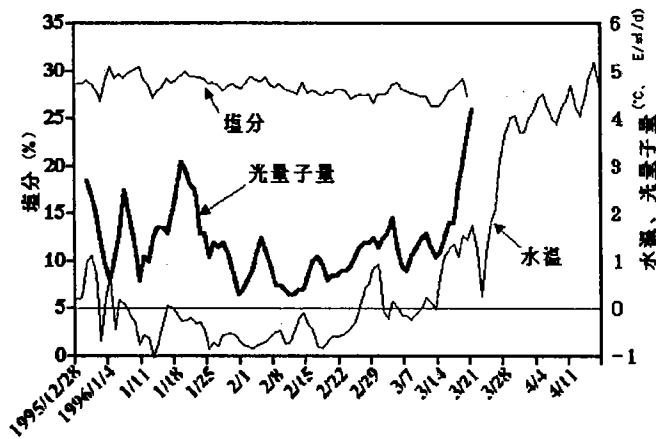


図8-b 水温、光量子量の変動
厚岸湖、1996~1997

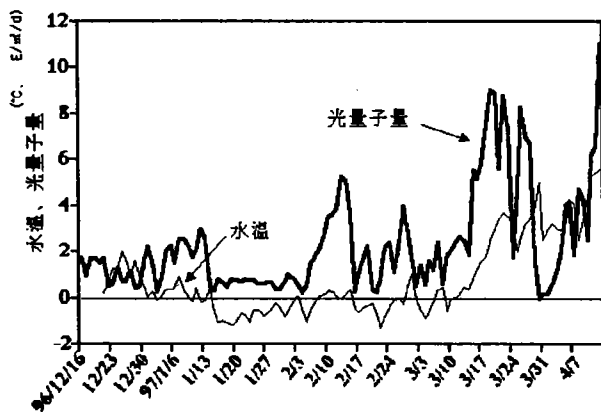
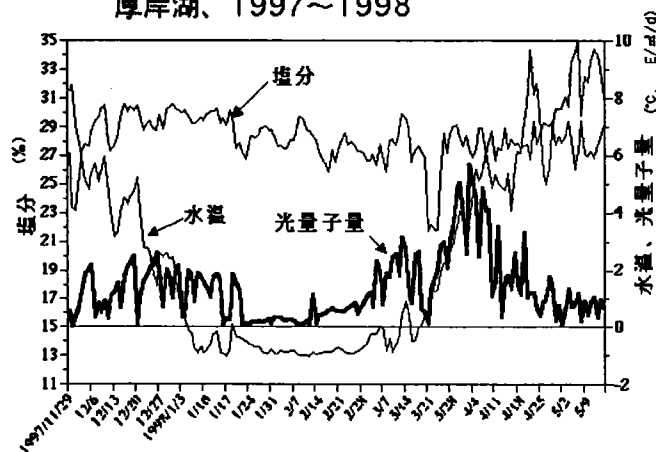


図8-c 水温、塩分、光量子量の変動
厚岸湖、1997~1998



比べると、1996年では水深2mで $-1.23 \pm 0.17^\circ\text{C}$ 、5.5mで $-0.98 \pm 0.11^\circ\text{C}$ 、1998年では水深4mで $-1.06 \pm 0.09^\circ\text{C}$ であったのに対し1997年では $-0.79 \pm 0.22^\circ\text{C}$ と高い水温であった。これは1995~1997年の冬期に全面結氷が見られなかった為と考えられる。この気象環境は水中光環境にも影響を与え、水深2mにおける1996年2月の平均光量子量が $0.32 \pm 0.61 \text{E/m}^2/\text{day}$ であったのに対し1997年2月では $0.97 \pm 0.64 \text{E/m}^2/\text{day}$ と高かった。

塩分センサーの10分間隔のデータは変動が大きいため、約12時間のデジタルフィルタをかけてそれより短い変動を除いて図に示した。この変動はセンサー部に生物あるいは浮遊物が入った為に起ると思われる。特に水温が上昇し結氷が開けた4月以降、付着藻の生長が活発になるとこの影響が大きくなると予想される。従って、図6、7に示された4月以降の塩分の変動は実際の塩分変動を正確に反映していない可能性がある。能取湖では大きな流入河川がなく、しかも冬期間は淡水の影響がほとんど無くなるので塩分濃度の変動が少ない。しかし、結氷が開始する時期にはその影響が塩分濃度の急激な変動になって現われていた。氷が開ける時期にも塩分濃度の変動があると考えられるが、上記の理由によりその変動の規模は観測できなかった。

<厚岸湖のアマモ藻場における環境変動>
厚岸湖のアマモ藻場では冬期は結氷するものの水温は能取湖よりもやや高く、春期の水温上昇も3月から始まるので結氷期間が短かった(図8)。また、図示していないが、10分間隔のデータには水温と塩分が潮汐の影響と日照の影響を受け、12.4時間と24時間の周期を持つ変動が現われていた。これは厚岸湖が平均水深約2mと浅いため潮汐の影響を受けやすく、また、日照による水温上昇が大きく表れやすいからである。同じ水深2mで比べてみると水中光量子量は能取湖より高かった(同)。

<光量子量の変動パターン> 能取湖のスゲアマモ藻場の光環境の特性を明らかにす

るために、その光量子量の頻度分布を調べた。また、頻度分布とともに低光量子量が連続する日数を計算した。図9に示したのは、右軸の光量子量以下になった日が左手前の軸の日数の間連続した場合が何回あったか、縦軸にその回数を表わしたものである。海草は大型の顕花植物で貯蔵物質を持っている。従って、

一定の期間であれば、低光量の環境にあってもその貯蔵物質を使って生存することができる。つまり、海藻の生存限界は低光量環境がどれだけ連続するかに依存していると考えられる。データで例を示すと、能取湖の1995～1996年、水深2m（図9-a）では0.2 E/m²/day以下の日が12日間連続したことが1回あり、水深5.5m（図9-b）でも同じことが1回、0.6 E/m²/day以下の日が59日間連続したことが1回あった。水深5.5mで1 E/m²/dayから上にデータが無いのは、図4-bにあるように1 E/m²/day以下の日が連続して100日以上続き図示する範囲を超えたからである。

1996年～1997年の冬期は水中の光量子量が他の年と比べて高かったのは図9-aと図9-cから明らかである。つまり、1995年～1996年には1 E/m²/day以下の日が53日間続いたのに対して、1996～1997年には11日間続いたことが1回しかなかった。

図9-a 藻場における光量子量の頻度分布
能取湖、水深2m、冬期（1995～1996）

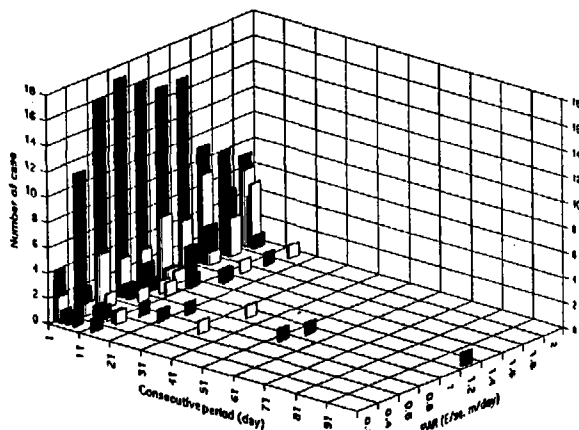


図9-b 藻場における光量子量の頻度分布
能取湖、水深5.5m、冬期（1995～1996）

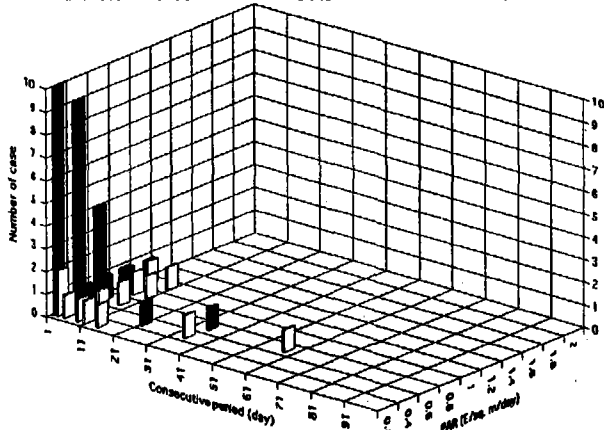


図9-c 藻場における光量子量の頻度分布
能取湖、水深2m、冬期（1996～1997）

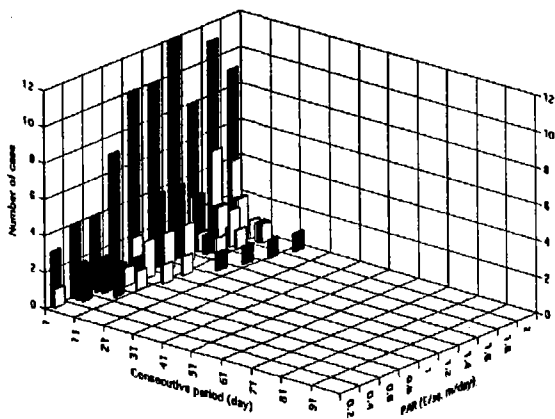
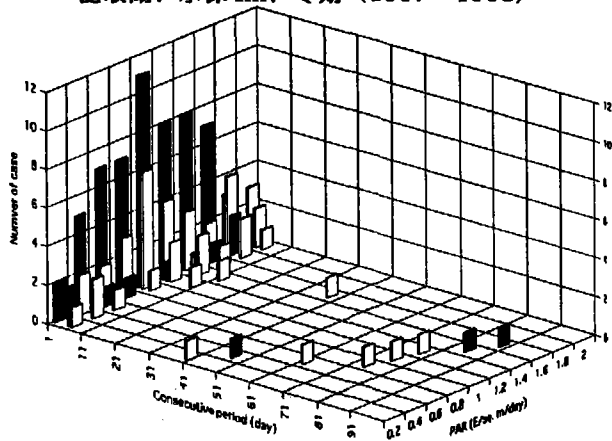


図9-d 藻場における光量子量の頻度分布
能取湖、水深4m、冬期（1997～1998）



厚岸湖のアマモ藻場における水中光量子量の頻度パターンは能取湖のそれと異なり、比較的明るい環境であったことが分かった（図10）。光量子量が比較的高い1995～1996年の冬期では1 E/m²/day以下に下がる日が2回しかなかった。1997～1998年の冬期では同じ光条件の日が連続して22日間続いたことが1回あった。能取湖のスゲアマモ藻場のほぼ中心である水深2mでは、1995～1996年の冬期で1 E/m²/day以下に下がる日が連続して53日間続いた（図9-a）ことと比べると、厚岸湖のアマモ藻場の水中光環境が大きく異なることが分かる。

<海草の現場生長量> アマモとスゲアマモの冬期の低光量子量環境における生長量（葉の伸長量）を現場で測定した結果、低温と低光量の条件であっても海草は生長を続けていることが明らかになった（表1）。

表1 海草の現場伸長量

海草	時期	水深	伸長量の平均*	標準誤差*
スゲアマモ	1996年2月	2m	0.99	0.38 (n=8)
	1998年2月	1.5m	1.02	0.65 (n=13)
	同	3.5m	0.89	0.57 (n=20)

* : mm/day

図10-a 藻場における光量子量の頻度分布
厚岸湖、1.8m、冬期（1995～1996）

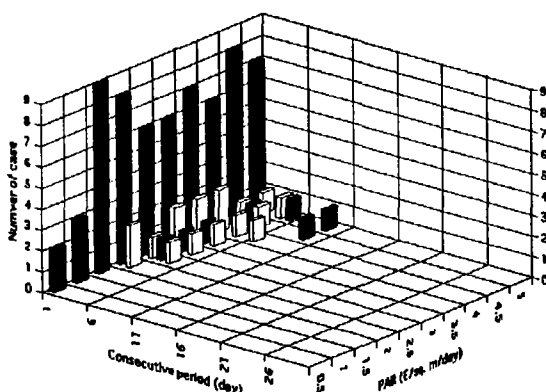


図10-b 藻場における光量子量の頻度分布
厚岸湖、1.8m、冬期（1996～1997）

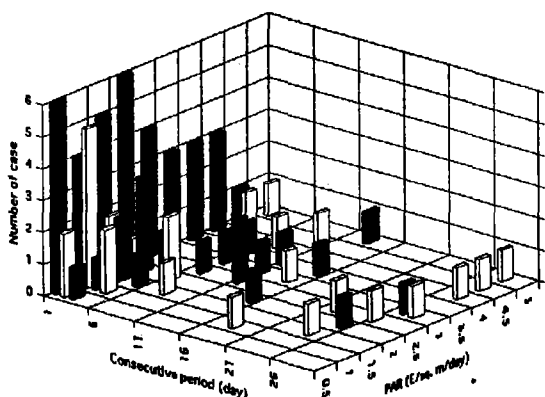
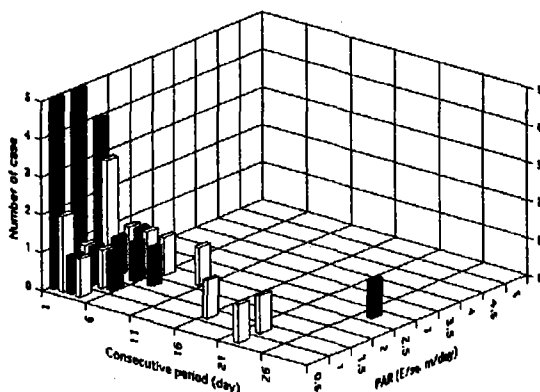


図10-c 藻場における光量子量の頻度分布
厚岸湖、1.8m、冬期（1997～1998）



<光合成特性> スゲアマモとアマモの生存条件を確かめるために光合成-光量子量特性を室内実験で調べた。水温が2～4℃における光合成活性はアマモ、スゲアマモとも低い光量子量のレベルで活性が飽和する特性を示した（図11）。ここで、光合成特性を双曲関数方程式：

$$P = P_{max} \cdot \tanh(I/I_k) - P_0 \tag{1}$$

で近似した。ここで、Pは光合成活性、Pmaxは光合成最大活性、Ikは光合成飽和光量子量、P0は呼吸量

を表わす。この式は植物プランクトンや海藻類の光合成特性をもっともよく近似できるもの⁴⁾で、スゲアマモにも適用した。得られたパラメータを表2にまとめる。

表2 光合成特性パラメータ

海草	Pmax	Ik**	P0*
アマモ (厚岸湖産)	0.0162	43.6	0.00438
スゲアマモ (能取湖産)	0.0115	30.4	0.00131

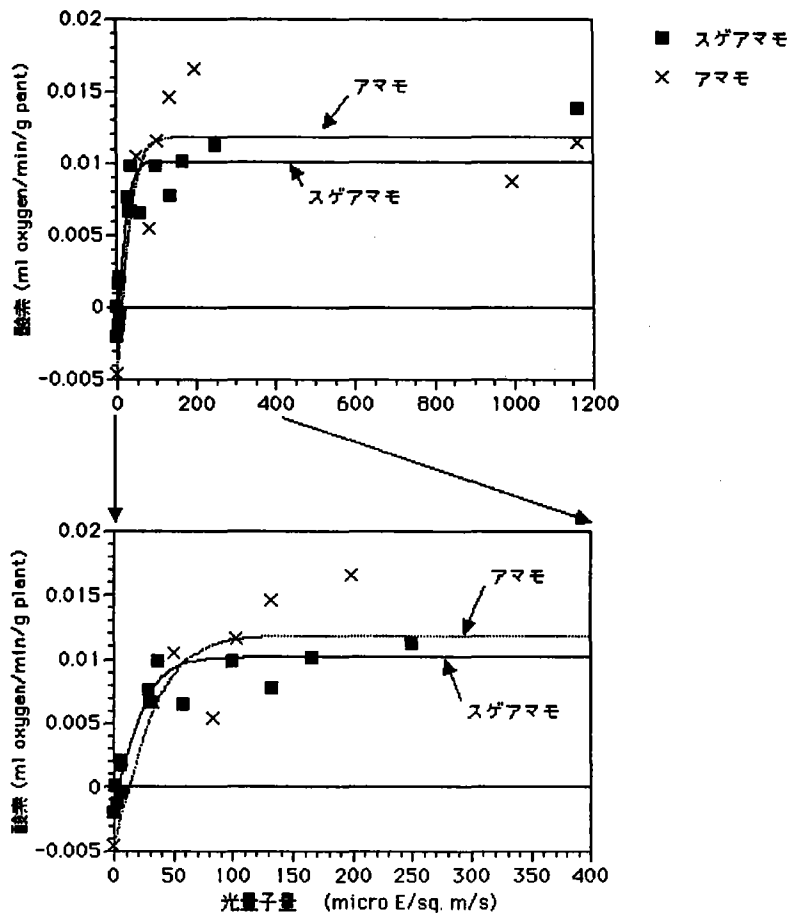
単位, *: ml Oxygen/min/ g plant

** : $\mu E/m^2/s$

スゲアマモは最大光合成活性はアマモよりも低い、呼吸も低い。従って、光量子量が低い環境(約 $60 \mu E/m^2/s$ 以下)では見かけ上の純光合成活性はスゲアマモのほうが高くなった。また、純光合成量が0となる補償光量はスゲアマモが $3.5 \mu E/m^2/s$ 、アマモが $12 \mu E/m^2/s$ となり、スゲアマモのほうがより低い光量子量の環境でも純生産が行われることが明らかになった。

考察

図11 海草の光量子量-光合成特性



アマモの生育条件のうち光条件は沿岸漁場整備開発事業施設設計指針によれば $2.1 E/m^2/day$ となっている¹⁾。川崎らは平均 $1 E/m^2/day$ の光量子量では1ヵ月は生存できるが、 $2 E/m^2/day$ 以下では2ヵ月で生存率が60~70%であったと報告している⁵⁾。これは本州中部のアマモ藻場での調査を基に求められた条件であり、結氷する北海道東部の藻場ではこれよりかなり低い光環境でもアマモが生育している。この一つの理由は、水温が0℃以下と低いために海草の呼吸活性が低くなり見かけの光合成活性がプラスとなるためと考えられる。厚岸湖産のアマモの光合成飽和光量子量が $43.6 \mu E/m^2/s$ であり、相生が本州産のアマモについて求めた約 $120 \mu E/m^2/s$ より低い値であった⁶⁾。これは同じ海草でもその光合成特性が地域で変動することを示している。また、季節によっても光合成パラメータは変動する⁷⁾。この変動は適応によるものなのか、遺伝的な変異によるのか明らかではない。

本調査はアマモの生理特性を比較することが目的でなく十分なデータを得ていないが、藻場の有効な造成を行うには、日本沿岸各地に見られる海草について生理特性の地域変異を明らかにし、特性を生かした技法を改良する必要がある。

厚岸湖のアマモは上のように低温と低光量の環境に適した生理生態学的特性を示したが、3年間にわたる能取湖のスゲアマモ藻場の光環境の調査から、スゲアマモは同地域のアマモよりも低い光量の環境でも生育していることが明らかになった。能取湖のスゲアマモはアマモの生育限界の約2倍の水深まで群落を形成している。深度限界の光環境は冬期には $0.2E/m^2/day$ 以下が40日間、 $1E/m^2/day$ 以下が73日間(1997~1998年)であった。水温が $0^\circ C$ 以下という条件であるが、スゲアマモが低光量環境に耐性を持つ理由は、(1)地下茎がアマモに比べて小さく、植物全体に占める葉の割合が大きい(=光合成器官の割合が大きい)、(2)スゲアマモは叢生であり根が密生しているため、根圏が嫌气的条件になりにくい(=根による酸素の消費が少ない)、(3)光合成器官自体が低光量に適した特性を持っている、などが考えられる。光合成特性パラメータのうちスゲアマモの呼吸活性(P_0)がアマモの $1/3$ と低いのは(1)の理由によると思われる。同じく光合成飽和光量子量(I_k)について、スゲアマモがアマモよりも低いのは(3)の特性を示唆している。

本州中部でアマモの生産と環境変動の相関を調べた結果、生長の季節変動は日照量の変動とよい相関を示したが、深度限界は低日照の期間の持続時間によると推測された⁸⁾。スゲアマモの深度限界も同じ条件が適応されると考えられる。表2で得られた光合成パラメータと1995~1996年の冬期間の水中光量子量を方程式(1)にあてはめ、水温が低い時期である11月から翌年4月までの生産モデルを計算した(図12)。水深2mではスゲアマモは生産がプラス、つまり生長を続けることができ(現場調査でも生長が確認されている、表1)。一方、アマモは生産がマイナスとなり、貯蔵物質を消費しながら生存していると推定された。また、水深5.5mではスゲアマモも冬期間の生産は少なく、貯蔵物質が少ないスゲアマモにとっては生存が難しい光環境であると予想された。

1995~1996年にかけて測定された、能取湖水深2mにおける光量子量の年平均値は $2.36E/m^2/day$ であった。スゲアマモの生育限界4mでは2mのほぼ $1/2$ と仮定すると、スゲアマモの生育限界における光量子量は $1.2E/m^2/day$ と推定される。この値はアマモの適正環境として報告されている $2\sim 3E/m^2/day$ の半分である。以上の結果から、スゲアマモは年平均 $1.2E/m^2/day$ 以上(適正光量子量は $2.4E/m^2/day$)の環境で生育できることが明らかになった。

能取湖の藻場ほどの広面積ではなく現存量も少ないが、石川県能登小木付近(飯泉、未発表)と大槌湾(仲岡・相生、未発表)でもスゲアマモの群落が確認されている。その沿岸海温は、輪島で平均最高水温 $=26.6^\circ C$ 、平均最低水温 $=7.9^\circ C$ ⁹⁾、大槌で $19.6^\circ C$ と $5.4^\circ C$ ¹⁰⁾であるので、 $20^\circ C$ 以上の高水温になる海域で

図12-a スゲアマモとアマモの生産モデル
能取湖、2m、冬期(1995~1996)

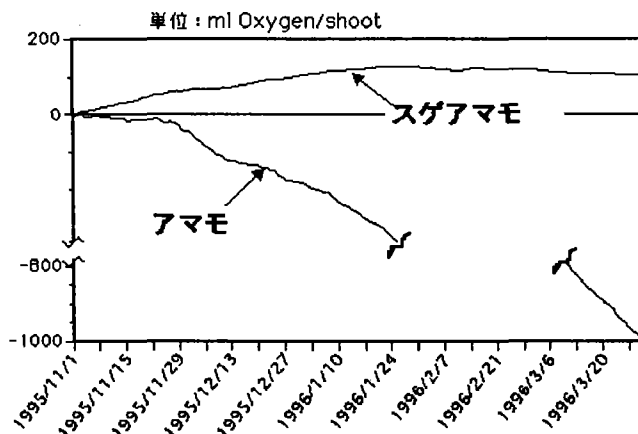
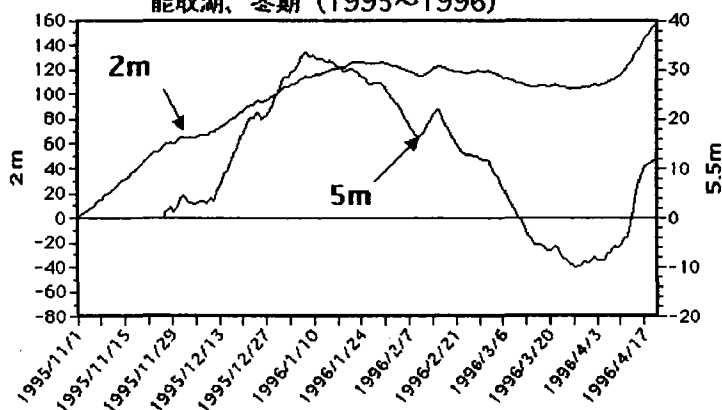


図12-b スゲアマモの生産モデル
能取湖、冬期(1995~1996)



も生育できる。従って、高水温に耐性もあると考えられるが、今後、高温側の生長特性について検討しなければならない。

謝辞

本研究の野外調査では西網走漁業協同組合の協力をいただいた。また、既存調査資料などでは網走市水産科学センターに、能取湖の海草群落の調査については北海道立網走水産試験場に、それぞれ助言と協力をいただいた。厚岸湖の調査は厚岸漁業協同組合の協力で行った。ここに合わせて感謝いたします。

摘要

(1) 北日本の沿岸で海草藻場を形成するスゲアマモは年平均光量子量 $1.2E/m^2/day$ 以上 (適正光量子量は $2.4E/m^2/day$) の環境で生育できる。これはアマモの適正光量子量よりも低い値であり、アマモ藻場の造成に向かない深い海域であってもスゲアマモを用いた藻場造成が行える可能性が示唆された。

(2) アマモについても生育地域によって生理特性が変動する可能性があり、藻場造成にはその特性と造成海域環境変動を把握した方法をとる必要がある。

(3) 冬期間の生理特性、特に光合成活性について明らかにしたが、藻場の持続的管理をするためには繁殖生態とそれに及ぼす環境要因の解明が必要である。また、光環境以外の生育条件の検討が必要である。

(4) 上の調査研究のためには室内実験のほか、今後は移植実験など野外実験を行う必要がある。

引用文献

- 1) 全国沿岸漁業振興協会、1993：沿岸漁場整備開発事業施設設計指針 (平成4年度版)
- 2) Miki, S. 1933: On the sea-grasses in Japan (I) *Zostera* and *Phyllospadix*, with special reference to morphological and ecological characters. Botanical Magazine (Tokyo), 47, 842-861.
- 3) 高橋和寛、1996：アマモ。産業開発計画調査：農林水産業開発調査 [環境保全型沿岸域利用調査]、北海道立中央水産試験場・北海道立網走水産試験場、p30-47。
- 4) Iizumi, H. and Sakanishi, Y. 1994: Temperature dependence of photosynthesis-irradiation (P-I) relationship of gametophytes of *Laminaria religiosa* Miyabe, 北海道区水産研究所研究報告、58、45-51.
- 5) 川崎保夫・石川雄介・丸山康樹、1990：アマモ場造成の適地選定法、沿岸海洋研究ノート、27、136-145。
- 6) Aioi, K. and Iizumi, H., 1991: Comparative study on *Zostera marina* L. and *Zostera caulescens* Miki, 5th International Ecology Congress, (abstract)
- 7) Dennison, W. (1987) Effects of light on seagrass photosynthesis, growth and depth distribution. Aquatic Botany, 27, 15-26.
- 8) Iizumi, H. 1996: Temporal and spacial variability of leaf production of *Zostera marina* L. at Otsuchi, northern Japan. In: Seagrass Biology (eds. J. Kuo, R.C. Phillips, D.I. Walker, and H. Kirkman), University of Western Australia, Perth, pp143-148.
- 9) 農林水産省、農林研究情報センター/研究計算センター：気象データ
- 10) 乙部弘隆・大槻真理子・盛田孝一・黒沢正隆・岩間祐吉、1998：海象・気象観測結果 (1997年版)、東京大学海洋研究所大槌臨海研究センター報告、23、102-118。