

今日の中海における沿岸藻場の水平的・垂直的な分布構造

宮本 康¹・初田亜希子¹

Horizontal and vertical distribution of macroalgal assemblages in modern Lake Nakaumi, a coastal lagoon

Yasushi Miyamoto¹, Akiko Hatsuda¹

Abstract: Horizontal and vertical distribution of macroalgae were surveyed during the summer in Lake Nakaumi, a brackish lagoon. In the summers of 2004–2006 water conditions (transparency and salinity) and macroalgal assemblage characteristics (percent cover, species richness, and depth limit) were surveyed at 15 coastal sites. Both species richness and depth limit decreased with increasing the distance from the seawater inlet. However, the patterns of algal cover differed among green, red, and brown algae: green algae grew in all areas in the lake. In contrast, brown algae was dominant only in the area closest to the sea. Red algae grew in all areas except that most distant from the sea. Since species richness and depth limit were correlated with transparency, and transparency was correlated with the distance from sea but not salinity, transparency seemed to be the primary cause of the observed spatial pattern. In contrast, because the patterns of algal cover do not correlate with either transparency or salinity, we suggest that other factors, including grazing by animals and competition among algae, were important in establishing the observed patterns. Finally, a schematic diagram of macroalgal distribution patterns is presented.

Key words: Percent cover, species richness, depth limit, salinity, transparency

はじめに

藻場の構造，例えば種構成や種多様性，分布下限は環境要因に応じて空間的に変化する。中海では，特に種構成の空間変異が 20 世紀中盤より調べられており，中海の藻場を理解する上での大きな助けとなってきた。過去の研究において，中海の藻場の種構成と種多様性は海からの距離に応じた空間変異を示し，この変異を生み出す主な要因が塩分であることが指摘されている (Akiyama and Nishigami, 1959; 秋山, 1978, 1996)。そして，こうした種構成の空間変異は 20 世紀中盤から後半にかけて大きな変化がないことも報告されている (Kunii and Minamoto,

2000)。

上記のような水平的な藻場の分布構造が繰り返して調査されてきた一方，垂直的な分布構造に関する知見は非常に限られている (根来, 1962; 枚村・小池, 1991)。その数少ない知見の一つに根来 (1962) の中海のアマモ場に関する事例を挙げることができる。1960–61 年の中海では，海草のアマモ *Zostera marina* とコアマモ *Zostera japonica* の共存が見られる多くの地点で，アマモが深所に，コアマモが浅所に分布するものの，大橋川河口に近い大井湖岸ではこのパターンが逆転していた。そして，この傾向を生み出す要因として，地点間の垂直的な塩分勾配の違いが挙げられている。しかし一般的に，藻場の垂直的な

¹ 鳥取県衛生環境研究所 Tottori Prefectural Institute of Public Health and Environmental Science

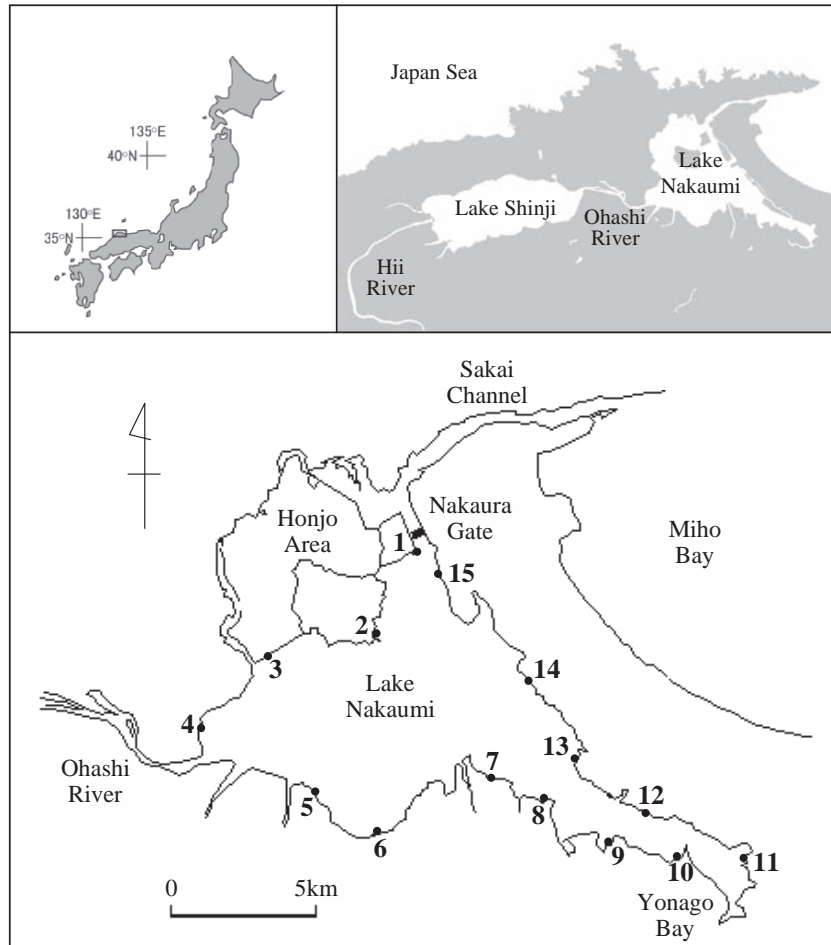


図 1. 15 の調査地点を記した中海の地図.

Fig. 1. Map of Lake Nakaumi and location of the fifteen census sites.

分布構造を決定する要因として重要視されているのは光環境である。海草藻場と海藻藻場の両方において、光環境の指標となる透明度の勾配に応じた分布下限の空間変異が報告されており (Middleboe and Markager, 1997; Koch, 2001; Nielsen et al., 2002), さらに、種構成に関しては、深場でも光合成を行うことのできる紅藻類が最も深所に分布することが報告されている (Markager and Sand-Jensen, 1991)。しかし、こうした光環境に応じた藻場の垂直分布構造に関しては、中海では明らかにされていない。

そこで本研究は、近年の中海の藻場を対象に、その水平的・垂直的な分布構造と塩分・光環境の関係を明らかにすることを目的とした。はじめに、藻場を構成する海藻の分類群毎の被覆度を地点毎・水深毎に明らかにし、さらに藻場の分布下限と種多様性を地点毎に明らかにした。そして、これら海藻の被覆度・種多様性・分布下限といった藻場の構造値が、今日においても海からの距離に応じた変異を示すのかを調べた。次に、藻場の構造値が塩分・光環境と

どのような関連を持つのかを明らかにし、どのような環境要因が今日の藻場の分布構造を生み出し、維持しているのかを考察した。最後に、こうした分布構造を模式的に表した。

材料と方法

調査地

中海は弱混合型の汽水湖である。陸水の約 70% が大橋川より流入し (Yamamuro, 2000), 海水の大部分が中浦水門より流入する (Fig. 1)。今日において、中海の沿岸は大部分 (90% 以上) が人工護岸であり (Kunii and Minamoto, 2000), 海藻の多くはこの護岸表面に付着して生育している。海藻の分布下限は 4 m 前後であることから (向井ほか, 1996; 宮本・國井, 2006), 今日の中海では塩分跳層の上部に藻場が形成されていると言える。

今日の中海において藻場を構成しているのはほとんどが海藻である。かつての中海で大群落を形成し

表 1. 2004–2006 年の調査で観察された海藻種のリスト.
Table 1. List of macroalgal species observed in the transects in summer during 2004–2006.

Species name	
CHLOROPHYTA	<i>Chaetomorpha spiralis</i>
	<i>Cladophora</i> sp.
	<i>Codium fragile</i>
	<i>Enteromorpha</i> spp.
	<i>Polysiphonia</i> spp.
	<i>Ulothrix flacca</i>
	<i>Ulva pertusa</i>
RHODOPHYTA	<i>Chondracanthus intermedius</i>
	<i>Chrysymenia wrightii</i>
	<i>Gracilaria vermiculophylla</i>
	<i>Grateloupia divaricata</i>
	<i>Grateloupia filicina</i>
CHROMOPHYTA	<i>Priontis ramosissima</i>
	<i>Sargassum thunbergii</i>

ていた海草類（アマモ・コアマモ）は今日では分布が非常に限られており（宮本・國井，2006），中海沿岸で無作為に選び出した本研究の 15 の調査地点では生育が認められなかった。藻場を形成する海藻類は大きく緑藻類・紅藻類・褐藻類に大別される。緑藻類はアオサ類（*Ulva* 属），アオノリ類（*Enteromorpha* 属），ジュズモ類（*Chaetomorpha* 属）に代表される短命の種が大部分を占める一方，オゴノリ類（*Gracilaria* 属）やムカデノリ類（*Grateloupia* 属）に代表される紅藻類とホンダワラ目（*Sargassum* 属）のみの出現が認められる褐藻類は，ほとんどが多年生の種であった（Table 1）。

藻場調査

藻場の 2 つの構造特性（藻場の分布下限・出現種数）を明らかにするために，2004–2006 年の夏季（7–8 月）に，中海沿岸域に設けた 15 の調査点（Fig. 1）にて SCUBA 潜水による目視調査を行った。15 の調査点にて，湖岸の約 100 m の範囲に湖岸線に垂直なトランセクトを無作為に 4 本設け，その上の 10 水深（60, 90, 120, 150, 200, 250, 300, 350, 400, 450 cm）にて，50×50cm の範囲における海藻の種毎の被覆度を，コドラートを用いて目視により測定した。この調査により得られたデータを用いて，藻場の最大水深は 4 本のトランセクト上で海藻の生育が認められた最も深い水深として，出現種数は 4 本のトラ

ンセクト上で観察された海藻種数の合計値として算出した。

塩分・透明度調査

2004–2006 年の夏季（7–8 月）に，中海沿岸に設けた 15 の調査点（Fig. 1）においてそれぞれ 4 回のポート調査を行った。この調査は，15 の各調査点において，沿岸から 30–50 m 沖合の水深が 3–5 m のところで行った。透明度はセッキ板を用いて測定した。塩分は水面下 0.5 m にて多項目水質計（QUANTA, Hydrolab 社）を用いて測定した。そして，それぞれの年の調査における平均値を各年の塩分と透明度の代表値とした。

統計解析

海からの距離に応じた藻場の構造値（分類群毎の被覆度・出現種数・分布下限）と水質（塩分・透明度）の変化を明らかにするために回帰分析を行った。藻場の構造値と水質は（1）海からの距離に応じて単調増加/減少する，（2）中程度の距離で最大/最小になるケースを想定し，線形と二次の回帰分析を行った。両方の回帰式が有意であった場合，二次回帰の方が決定係数（ R^2 ）が大きく，二次項の傾きが有意であり，かつ最大値/最小値が与えられた海からの距離内にある場合にのみ，二次回帰式を採用した（Mackey and Currie, 2001）。なお，海からの距離は，海水が中浦水門を経て流入することを考慮し，中浦水門からの距離で代用した。

藻場の構造値（分類群毎の被覆度・出現種数・分布下限）と塩分・光環境との関係を明らかにするために，ステップワイズ回帰分析を行った（Sokal and Rolf, 1995）。中海では水中の光合成有効放射（PAR）と透明度の間有意な正の相関があることから（宮本，未公表データ），透明度を光環境の指標として，透明度と塩分を独立変数，藻場の構造値を従属変数として分析に供した。なお，海藻の分類群毎の被覆度は緑藻類・紅藻類・褐藻類に区分し（Table 1），水深毎（0–1 m, 1–2 m, 2–3 m, >3 m）に解析に供した。水深 3 m 以上では紅藻類のみが生育していたので，この分類群のみに対して被覆度の分析を行った。

結 果

藻場の分布下限と種数の空間変異

藻場を構成する海藻の種数と藻場の分布下限は，両者とも海からの距離（中浦水門からの距離）に応じ

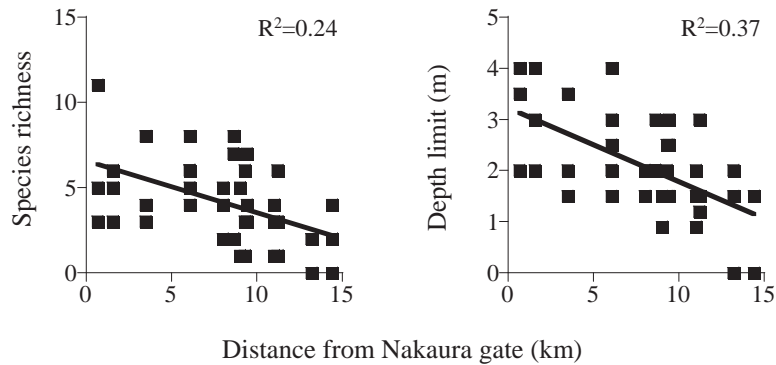


図2. 中浦水門からの距離と藻場の属性値（出現種数・分布下限）の関係。実線は有意な相関関係を示す ($P<0.05$)。

Fig. 2. Relationships between the distance from Nakaura gate and algal assemblage characteristics (species richness and depth limit). Solid lines represent significant correlations ($P<0.05$).

て変化した。海から遠い水域ほど藻場を構成する海藻の種数は少なくなり、同時に藻場の分布下限が浅くなる傾向が認められた (Fig. 2)。

海藻の被覆度の空間変異

海藻の被覆度の空間変異は分類群毎に異なっていた。緑藻類は水深 0–1 m のみで海から遠ざかるほど被覆度が増加する傾向が認められたが、水深 1 m 以深では海からの距離に応じた被覆度の変化は認められなかった (Fig. 3)。また、紅藻類は水深 0–1 m のみで、海から中程度の距離で被覆度が最大になる傾向が認められたが、1 m 以深の水深では海から遠ざかるほど被覆度が減少する傾向が認められた (Fig. 3)。一方、褐藻類は分布が認められた全ての水深で、海から遠ざかるほど被覆度が減少する傾向が認められた (Fig. 3)。

なお、水深 3 m 以深で生育が認められたのは紅藻類のみであり (Fig. 3)、そのほとんどがオゴノリ *Gracilaria vermiculophylla* であった。水深 3 m 以深に生育する個体は、浅場のものに比べて葉長が長い反面、分枝数が少ない傾向が見られた。本種の生育が認められた最大水深は、中浦水門近傍の地点 1 と 15 の 4.5 m であった (Fig. 1)。

塩分と透明度の空間変異

塩分は海からの距離に応じた変化を示さなかったが、透明度は海から遠ざかるにつれて低下する傾向を示した (Fig. 4)。

塩分・透明度と藻場の構造値の関係

藻場の属性値（出現種数・分布下限）はともに、塩

分と透明度に応じて変化する傾向が認められ、かつ変化の大部分（約 70%）が塩分と透明度により説明された (Table 2)。出現種数は塩分と透明度が高い地点で多くなり、分布下限は塩分と透明度が高い地点で深くなる傾向が認められた (Table 2)。これに対し、海藻の被覆度の変化は透明度と塩分により説明される量が少なかった (0–40%)。緑藻類は主に塩分変化に応じて被覆度が増加し、塩分の高い地点で被覆度が増加する傾向が認められた (Table 2)。しかし、紅藻類の変化は塩分・透明度のいずれによっても説明されず、褐藻類も水深 1–2 m のみ、透明度によって被覆度の変化が説明されたに過ぎなかった (Table 2)。

考 察

藻場を構成する海藻の種数と藻場の分布下限は、両者とも海からの距離（中浦水門からの距離）に応じて変化した。海から遠い水域ほど藻場を構成する海藻の種数は少なくなり、同時に藻場の分布下限が浅くなる傾向が認められた (Fig 2)。一般に、藻場の分布下限は光制限であり、透明度が低く水中の光量が少ない水域ほど分布下限が浅くなることが知られている (Middleboe and Markager, 1997; Koch, 2001; Nielsen et al., 2002)。中海においても同様の傾向、すなわち透明度が低い水域ほど分布下限が浅くなる傾向が認められたことから (Table 2)、分布下限が光制限であることが示唆された。しかし、分布下限は塩分とも有意な関係を有していたことから (Table 2)、分布下限は塩分によっても何らかの影響を受けていることが示唆される。宮本・國井 (2006) も中海にお

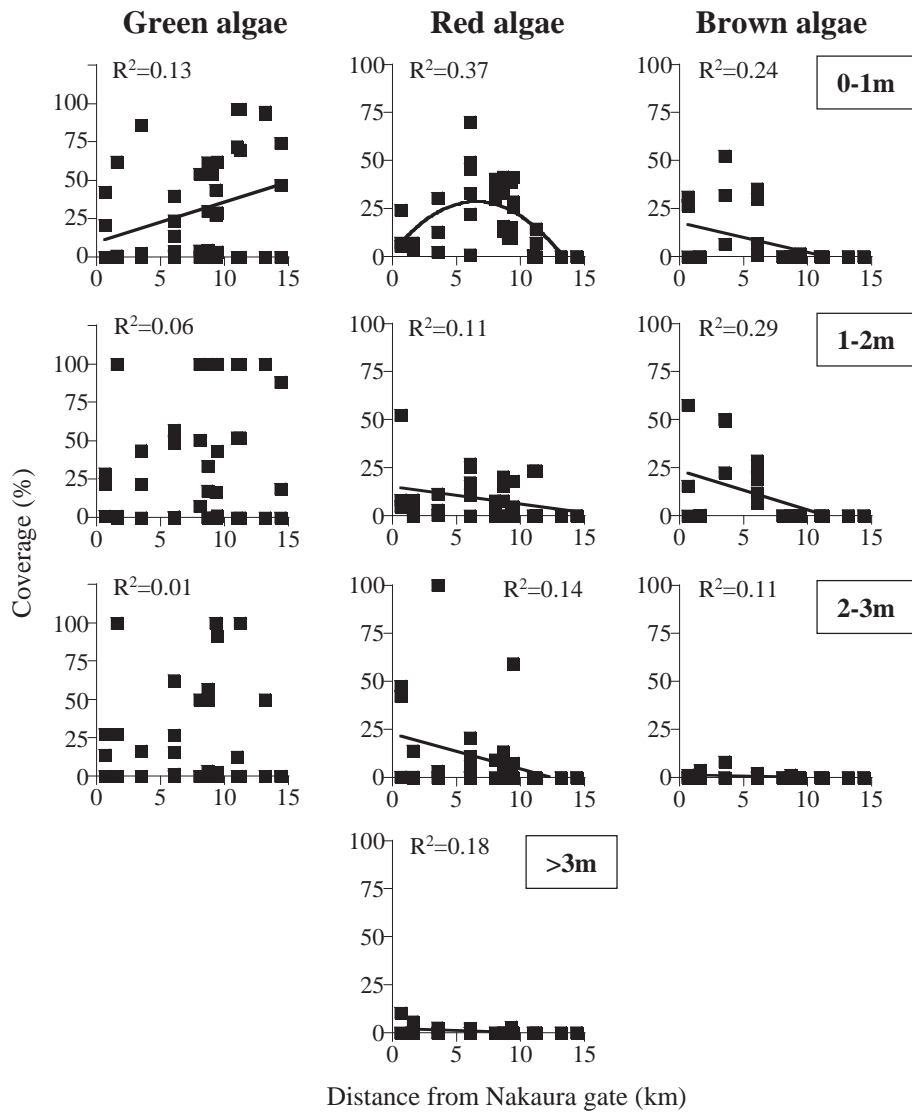


図3. 中浦水門からの距離と緑藻類・紅藻類・褐藻類の被覆度の関係。各関係を水深毎(0-1 m・1-2 m・2-3 m・>3 m)に示す。実線は有意な相関関係を示す ($P<0.05$)。
Fig. 3. Relationships between the distance from Nakaura gate and percent cover of green, red, and brown algae at 0-1 m, 1-2 m, 2-3 m, and >3 m depths. Solid lines represent significant correlations ($P<0.05$).

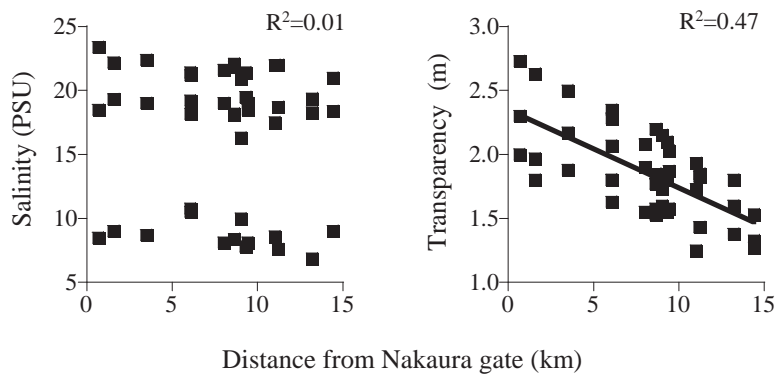


図4. 中浦水門からの距離と水質(上層塩分・透明度)の関係。実線は有意な相関関係を示す ($P<0.05$)。
Fig. 4. Relationships between distance from Nakaura gate and water quality variables (epilimnetic salinity and Secchi-depth). Solid lines represent significant correlations ($P<0.05$).

表2. ステップワイズ回帰分析の結果. 表中の偏回帰係数は標準化された値として示す. 有意水準: ***: $P < 0.001$.

Table 2. Stepwise regression for algal vegetation characteristics against transparency and salinity. Each regression coefficient is given as a standardized value. Asterisks: ***: $P < 0.001$.

Dependent variable	N	Model	R ²	F
Green algae (0-1m)	42	= 0.636Sal - 31.8	0.390	27.8***
Green algae (1-2m)	42	= 0.602Sal - 32.3	0.347	23.3***
Green algae (2-3m)	42	= 0.386Tr + 0.332Sal - 76.1	0.282	9.25***
Red algae (0-1m)	42	NS	-	-
Red algae (1-2m)	42	NS	-	-
Red algae (2-3m)	42	NS	-	-
Red algae (>3m)	28	NS	-	-
Brown algae (0-1m)	42	NS	-	-
Brown algae (1-2m)	42	= 0.402Tr - 25.0	0.141	7.89***
Brown algae (2-3m)	42	NS	-	-
Species richness	42	= 0.493Tr + 0.583Sal - 6.512	0.696	49.1***
Depth limit	42	= 0.569Tr + 0.497Sal - 2.097	0.681	45.7***

いて分布下限が透明度と塩分の両者に応じて変化する傾向を見出している。そして、透明度が塩分の増加に応じて向上すること、透明度の方が塩分よりも分布下限との相関が強いことから、塩分の変化が透明度の変化を生み出し、透明度が分布下限を決定すると考察している。この点を考慮すると、塩分と分布下限の関係は、透明度(光)を介した間接的な関係であると考えられる。

なお、多くの地点において、藻場の分布下限は紅藻類(主にオゴノリ *Gracilaria vermiculophylla*)によって維持されていた(Fig. 3)。紅藻類は光合成色素としてフィコエリトリンを有し、緑色光のみが届く深場でも光合成を行うことが可能なことから、海域の深場で優占する傾向が広く認められている(Dring, 1981; Mathieson et al., 1981)。中海においても同様の理由で紅藻類が藻場の分布下限を維持していると考えられるが、本研究では光合成色素に関する分析は行っていないため、結論を下すことはできない。

分布下限とは対照的に、種数の変異を生み出す要因は複雑である。海藻類の種多様性は(1)水質や底質、波浪の影響に代表される物理・化学的要因、(2)生息空間を巡る競争や植食者による食害、(3)種プールの大きさに代表される生物的要因により維持されている(Benedetti-Cecchi, 2000; 野田ほか, 2001;

Miyamoto and Noda, 2004)。本研究は塩分と透明度の影響のみを評価したが、この2つの要因により種数の空間変異の約70%が説明された($R^2=0.696$, Table 2)。また、秋山(1978)も1970年代の中海においてほぼ同様の傾向、すなわち海藻の出現種数は塩分・汚濁度(BOD)と有意な相関をもつことを見出している。さらに、秋山(1978)の報告をもとに塩分と汚濁度が種数の空間変異のどの程度を説明できるかを推定した結果、約60%と算出された($R^2=0.565$)。これらの点は、塩分と透明度がともに、中海において藻場の種多様性の空間変異を生み出す上で重要な要因であることを示唆するものである。

以上のように、藻場の分布下限と出現種数はともに、塩分と透明度の強い影響下にあることが示唆された。これら藻場の属性値は海からの距離に応じて変化することは前述の通りである。しかし、これら属性値の空間変異を生み出す重要な要因と考えられる塩分と透明度において、海からの距離に応じた変化が認められたのは透明度のみであった。したがって、今日の中海においては、透明度が観察された藻場の分布下限と出現種数の空間変異(海からの距離に応じた変異)を生み出す上で重要な役割を果たしているものと考えられる。

藻場を構成する各分類群(緑藻類・紅藻類・褐藻類)の組成も、海から遠ざかるほど貧困になる傾向

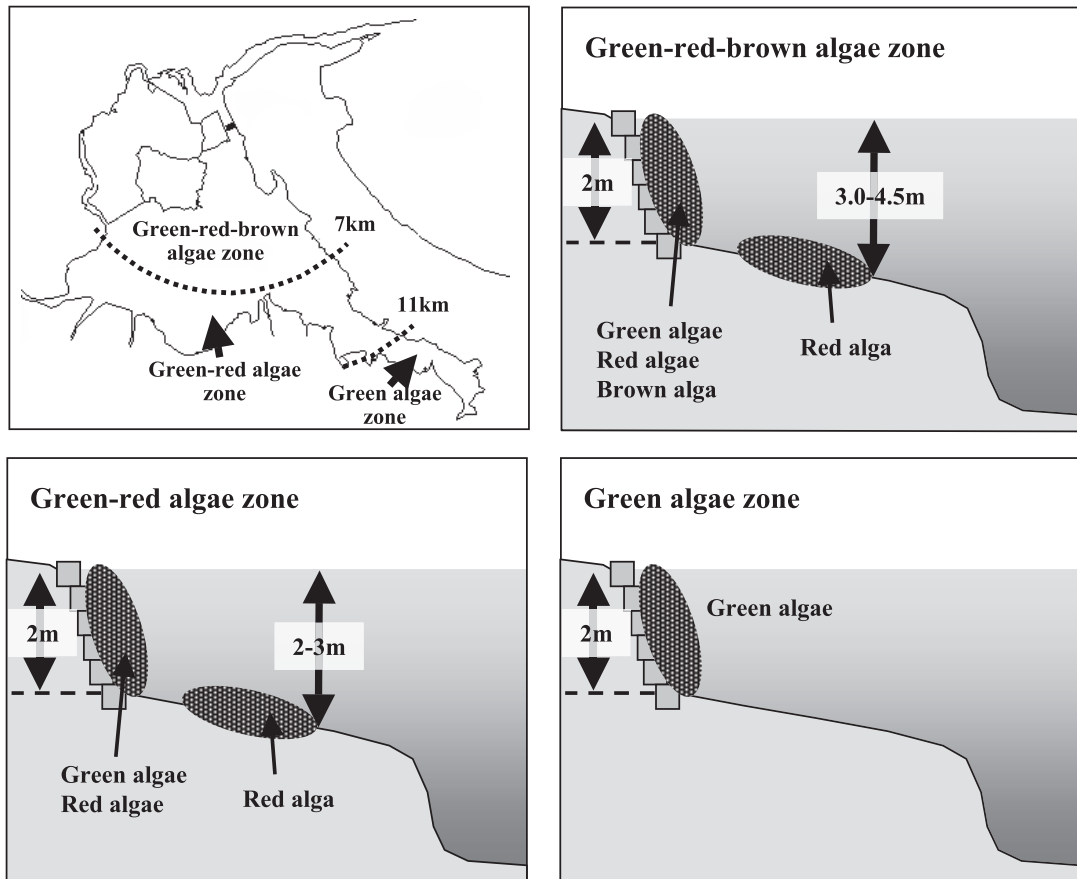


図5. 沿岸藻場の水平的・垂直的な分布構造の模式図。

Fig. 5. Schematic representation of horizontal and vertical distribution of macroalgal assemblages.

が認められた (Fig. 1). 中浦水門から約 7 km までの地点では緑藻類・紅藻類・褐藻類の全てが繁茂するが、約 7 km 以上の水域では褐藻類が姿を消し、さらに約 11 km 以上の水域では紅藻類も見られなくなった。中海における海藻相の空間変異、すなわち藻場を構成する海藻の種組成が海からの距離に応じて変化し、同時に出現種数が海から遠ざかるほど少くなる傾向は、1970 年代の中海を対象とした先行研究においても認められており、その空間変異を生み出す要因として塩分と汚濁度が挙げられている (秋山, 1978). なお、秋山 (1978) が見出した海藻相の空間変異は、本研究の結果と概ね一致している。

しかし、各分類群の被覆度の空間変異は、塩分と透明度によって説明される量が少なかった (Table 2). このことは、各海藻の被覆度が塩分と透明度以外の環境要因の影響を強く受けていることを示唆している。そのような環境要因として波浪、底質の性状、動物による食害、そして海藻種間の空間を巡る競争が挙げられる (Lubchenco, 1986; Noda et al., 2003; Miyamoto and Noda, 2004). ただし、今日の中海では底質の影響は考え難い。というのも、今日の中海

では湖岸の大半が岩、もしくは人工護岸となっており、海藻の付着が可能だからである。さらに、波浪の影響も小さいことが示唆されている (宮本, 未公表データ). したがって、残された 2 つの生物的要因 (動物による食害・海藻種間の空間を巡る競争) が各海藻の現存量の空間変異を生み出しているものと予想される。しかし、本研究ではこれらの要因の影響を評価していないために結論を下すことはできない。この点の解明は今後の課題である。

本研究により、今日の中海における沿岸藻場の空間変異が明らかになった。主だった空間変異の特徴は 1970 年代と同様、海から遠ざかるほど種組成が貧困になり分布下限が浅くなるというものであった。したがって、藻場の空間変異は海水流入の強い影響下にあると考えられ、さらに、このことは中海における普遍的な傾向であると考えられる。最後に、本研究で明らかになった沿岸藻場の水平的・垂直的な分布構造を模式的に示した (Fig. 5). 今日の中海における海藻類の分布構造を理解する上での一助となれば幸いである。

謝 辞

島根大学汽水域研究センターの江原亮・東井啓の両氏には野外調査の手伝いをしていただいた。この場を借りてお礼を申し上げる。なお、本研究は(財)河川環境管理財団の平成16・17年度河川整備基金助成事業によって実施した。

引用文献

- Akiyama, M. and Nishigami, K. (1959) Oecological studies on algal flora in Lakes Shinji and Nakano-umi: Part I. Distribution of macroscopic algae. Bull. Shimane Univ., 9: 69–75.
- 秋山 優(1978)中海および宍道湖における底生藻類の生態学的研究. 1. 藻類の分布と水質環境. 「環境科学」研究報告書, 中海の干拓・淡水化が水圏環境に及ぼす影響に関する基礎的研究1号, 55–63.
- 秋山 優(1996)宍道湖・中海水系の藻類. 宍道湖・中海水系の藻類研究会, 27–34.
- Benedetti-Cecchi, L. (2000) Predicting direct and indirect interactions during succession in a midlittoral rocky shore assemblage. Ecol. Monogr., 70: 45–72.
- Dring, M. J. (1981) Chromatic adaptation of photosynthesis in benthic marine algae: an examination of its ecological significance using a theoretical model. Limnol. Oceanogr., 26: 271–284.
- Koch, E. W. (2001) Beyond light: Physical, geological, and geochemical parameters as possible submerged aquatic vegetation habitat requirements. Estuaries, 24: 1–17.
- Kunii, H. and Minamoto, K. (2000) Temporal and spatial variation in the macrophyte distribution in coastal lagoon Lake Nakaumi and its neighboring waters. J. Marine Syst., 26: 223–231.
- Lubchenco, L. (1986) Relative importance of competition and predation: early colonization by seaweeds in New England. In: Community ecology. (eds.) Diamond, J. M. and Case, T. J. pp. 537–555. Harper and Row, New York.
- Mackey, R. L. and Currie, D. J. (2001) The diversity-disturbance relationship: is it generally strong and peaked? Ecology, 82: 3479–3492.
- Markager, S. and Sand-Jensen, K. (1992) Light requirements and depth zonation of marine macroalgae. Mar. Ecol. Prog. Ser., 88: 83–92.
- Mathieson, A. C., Hehre, E. J., and Reynolds, N. B. (1981) Investigations of New England marine algae I: a floristic and descriptive ecological study of the marine algae at Jeffery Point, New Hampshire. U.S.A. Bot. Mar., 24: 521–532.
- Middleboe, A. L. and Markager, S. (1997) Depth limits and minimum light requirements of freshwater macrophytes. Freshwater boil., 37: 553–568.
- Miyamoto, Y. and Noda, T. (2004) Effects of mussels on competitive inferior species: competitive exclusion to facilitation. Mar. Ecol. Prog. Ser., 276: 293–298.
- 宮本 康・國井秀伸(2006)汽水湖中海における塩分変動に応じた水質と沿岸藻場の変化. 応用生態工学, 9: 179–189.
- 向井哲也・中村幹雄・山根泰道・清川智之・川瀬恭子・岩井克己(1996)中海・宍道湖底質改良実証実験事業(中海藻場生息状況・分布調査). 平成8年度島根県水産試験場事業報告, 195–204.
- 根来健一郎(1962)水草, 大型藻類. 中海干拓・淡水化事業に伴う魚属生態調査(宮地伝三郎編) pp. 82–84.
- Nielsen, S. L., Sand-Jensen, K., Borum, J. and Geertz-Hansen, O. (2002) Depth colonization of eelgrass (*Zostera marina*) and macroalgae as determined by water transparency in Danish coastal waters. Estuaries, 25: 1025–1032.
- 野田隆史・宮本 康・宮下典丈(2001)競争とその抑制による種多様性決定機構—岩礁潮間帯の海藻群集. 群集生態学の現在(佐藤宏明・山本智子・安田弘法編) pp. 187–207. 京都大学学術出版会
- Noda, T., Minamiura, T., and Miyamoto, Y. (2003) Seasonal changes in an intertidal annual algal assemblage in the Northern Japan: the role of preemption and grazing on algal replacement. Ecol. Res., 18: 695–709.
- Sokal, R. R. and Rohlf, F. J., (1995) Biometry 3rd ed. Freeman, New York, 887 pp.
- 杵村喜則・小池文人(1991)宍道湖・中海汽水域における大型藻類および海生沈水草本植物群落とその分布. 汽水湖研究, 1: 81–86.
- Yamamuro, M. (2000) Abundance and size distribution of sublittoral meiobenthos along estuarine salinity gradients. J. Marine Syst., 26: 135–143.