

り大きくない。Chl.a 濃度は、河口や下水処理場付近で高濃度となっており、その影響範囲は DIN より大きかった。これらの Chl.a 濃度の分布傾向は、兵庫県が実施した調査結果と概ね一致していた。ただし、沿岸域の Chl.a 濃度が低めであり、相生湾周辺の Chl.a 濃度分布が再現できないなど、調査結果と一致しない点も見られた。

つぎに、養殖漁場における物質収支を計算した。図 6 は 8 月～12 月の溶存態無機窒素 (DIN) の収支計算結果である。8 月～12 月のいずれの月も生産・分解は正值を示し、一次生産が卓越して栄養塩を消費していた。また、陸域負荷は河川流量に対応して変動し、9 月～10 月に大きかった。移流は、8 月～10 月は負値を示しており栄養塩が養殖漁場から流出していたが、11 月～12 月は僅かではあるが隣接海域からの流入が見られた。つまり、養殖漁場においては陸域負荷が栄養塩の供給源であり、8 月～10 月には陸域から供給された栄養塩が一次生産に消費され、残った栄養塩が隣接海域へ流出することが分かった。一方、11 月～12 月には、陸域から供給された栄養塩は全て一次生産に消費されていた。これらのことから、当海域のマガキ養殖場においては、陸域からの栄養塩供給により良好な餌料環境が支えられていると考えられる。図 7 には、養殖場におけるマガキ重量の計算結果を示した。計算終了時のマガキ重量は東側の養殖場で大きく、西に行くほど小さかった。東部沿岸には揖保川、市川、揖保川浄化センター、中部折水苑など流入負荷の大きい河川や下水処理場が集中していることから、陸域からの栄養塩供給が大きく、植物プランクトンの高い生産によりマガキの餌料環境が良好であると考えられる。

【参考文献】

- Bradley, I. M., Pinto, A. J., Guest, J. S. Design and evaluation of illumine Miseq-compatible, 18S rRNA gene-specific primers for improved characterization of mixed phototrophic communities. Applied and Environmental Microbiology, 82(19):5878-5891, 2016.
- His, E. and Seaman, M. N. L. Effects of temporary starvation on the survival, and on Subsequent feeding and growth, of oyster (*Crassostrea gigas*) larvae. Marine Biology, 114, 277-279, 1992

2019年度の広島湾の微細藻類の動向とカキ天然採苗状況

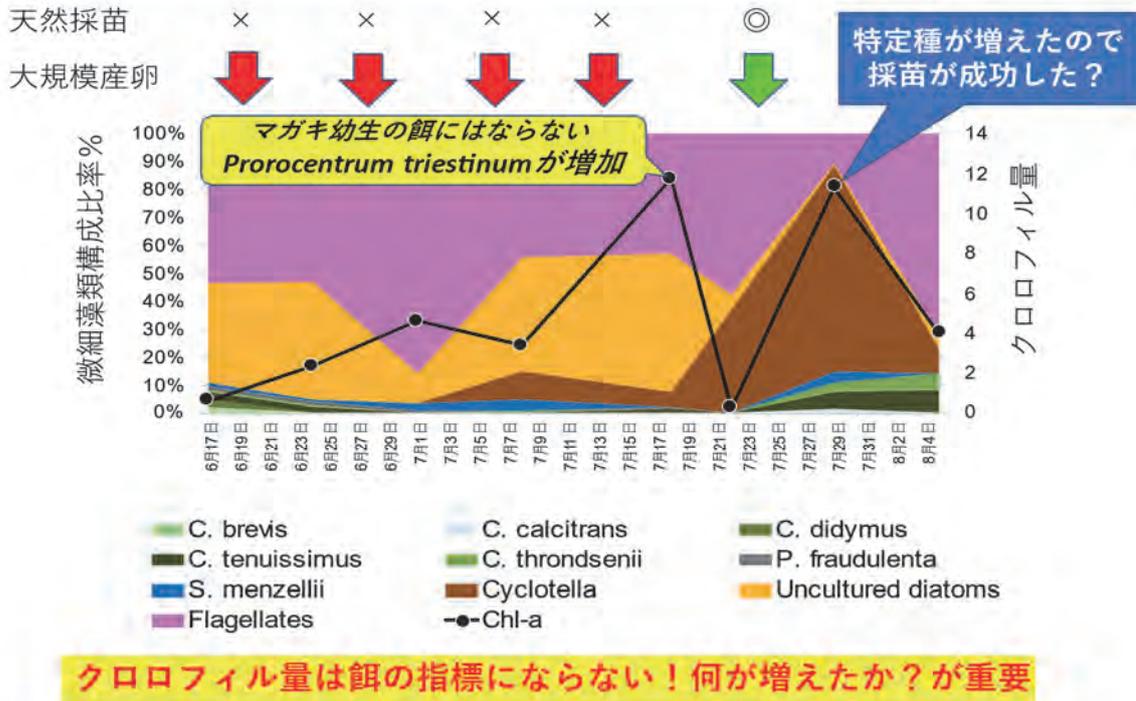
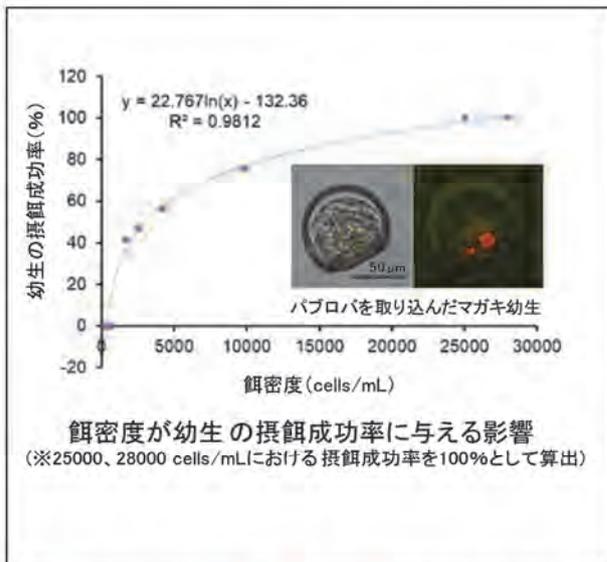


図1 2019年の広島湾の海水中の10 μ m以下の植物プランクトンの出現状況

餌密度がカキ幼生の摂餌成功率に与える影響



マガキ幼生は孵化後3日以上もの飢餓にさらされると生残率が低下する (His and Seaman 1992)など、発生直後の餌料環境はその後の成長・生残に大きな影響を与える。

本研究では、マガキ幼生の好適な餌密度を推定するために、様々な餌密度条件下で、孵化後2日以内のマガキ幼生を飼育し(24 h)、摂餌成功率を算出した。その結果、摂餌成功率は餌濃度依存的に上昇することが確認され、4200 cells/mL以上の餌密度があれば、50%以上のマガキ幼生が摂餌に成功することが推定された。

また、餌密度が550 cells/mL以下の場合、マガキ幼生は全く摂餌できない可能性が示された。

マガキの発生初期幼生の餌は何を食べるのか？という質的評価だけでなく、量的評価も必要

図2 餌生物の密度とマガキ幼生の摂餌成功率の変化

絞り込んだ候補種の定量分析系を構築する

2種類の *Cyclotella* で qPCR の系を設計

CycCho-DLP: ACAAGCTCGGCCGGCCTTCCAGACGG

CycCho-F: CGTGGCAACGGATTTGGTAGATGCAC

CycCho-R: CAAGAAGCGGGCTTCTCCATCTCC

CycStr-DLP: GGCCCAACGCAGTCTTGACCACCCTGGGT

CycStr-F: CACTGGTGTCTGGGGCCCGC

CycStr-R: CCGCAACCGCATCGGGCC

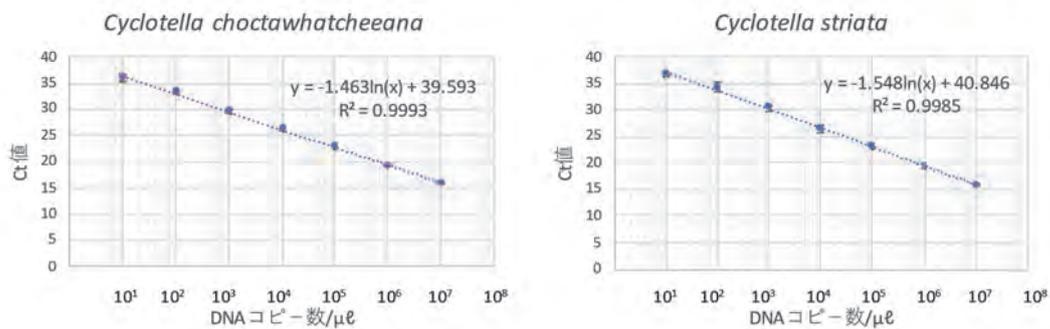


図3 本研究で開発したマガキ幼生餌候補種の特異的 qPCR の系と検量線

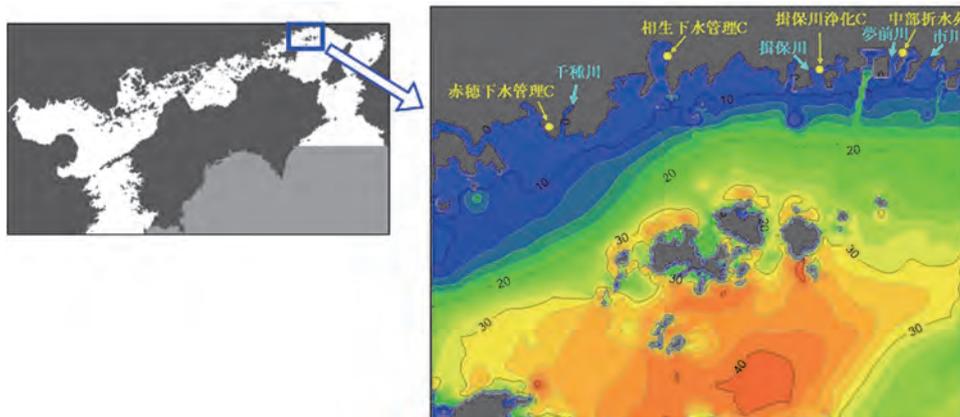


図4 計算領域および主な流入河川と下水処理場

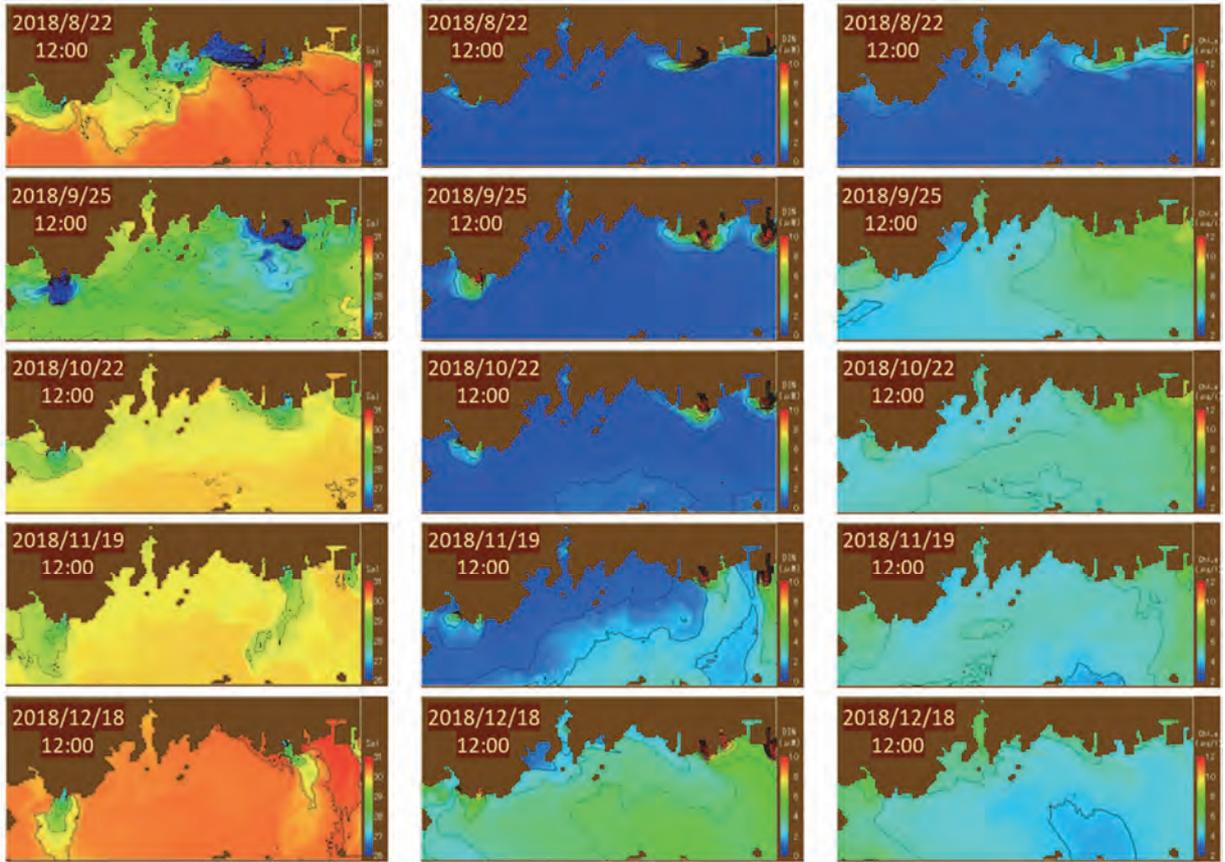


図5 表層の塩分（左図），DIN濃度（中図）およびChl.a濃度（右図）の計算結果

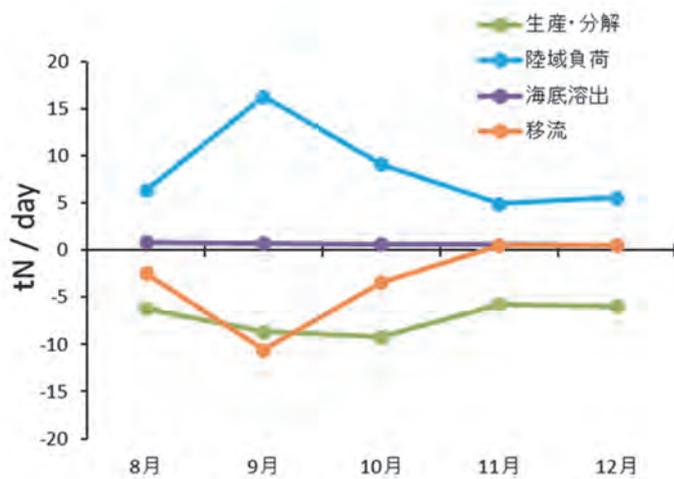


図6 養殖漁場における月毎のDIN收支

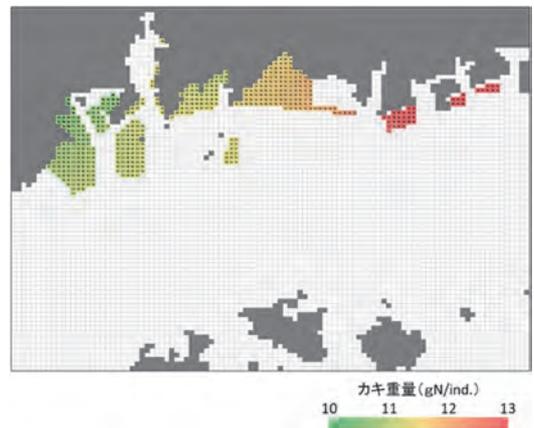


図7 養殖場におけるマガキ重量
(計算終了時のN重量)

課題番号：1) -ウ

課題名：栄養塩等の水質環境が藻場の生物生産力等に及ぼす影響の解明

水産研究・教育機構 水産技術研究所
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、生態系を底支えす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）（図1）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）。

昨年度までに、両種を対象に高水温期（10～11月： $>20^{\circ}\text{C}$ ）および低水温期（2月： $<15^{\circ}\text{C}$ ）の実験を行った。アカモクについては、両期とも一貫してその生産量は藻体窒素含量2%DW前後で飽和した（図2）が、クロメについては低水温期には生産量と窒素含量に緩い相関がみられたものの、高水温期には両者の間に関連性がみられず、季節（藻体の生育段階）に応

じて窒素の要求性が異なるものと考えられた。したがって、クロメについては本年度さらに6月（一般的に再繁茂期）、8月（繁茂期から衰退期への移行期）、および再度11月（衰退期）に実験を行い、生産と窒素含量との関係を詳細に明らかにすることを試みた。方法は以下の通りである。

30Lのパンライト水槽に20Lの砂濾過海水を入れ、DINを欠乏させた実験区（施肥なし。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 μ M）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日後に4個体ずつ回収し、組織培養フラスコに砂濾過海水とNaH¹³CO₃を加え11:00~13:00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。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）（図6）において採水による栄養塩濃度（DIN、DIP）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、2018年8月から2020年7月までほぼ毎月1回実施した。クロメ、アカモクの窒素含量と、(1)で述べた実験による窒素含量のcritical pointと比較し、一次生産における窒素制限状態を推測した。

(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NO₃-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（高窒素アオサ：中央値2.9%乾重；低窒素アオサ：0.6%）、20°Cで*A. tarasovi*を個別飼育した（Sudo and Yoshida, 2021）。飼育個体の成長・成熟は首藤・吉田（2019）に従い、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、2020年2月26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) 広島湾の栄養塩勾配に沿った藻場の低次～高次生物の網羅調査

栄養塩濃度が藻場の生物群集の構造に与える影響を評価するために、2020年6月18日~7

月 12 日に、広島湾の栄養塩濃度が異なるノコギリモク藻場 6 カ所において（図 9；濃度が最も高い湾奥部の St. 1 から低くなる湾口部の St. 6）、水中の動・植物プランクトン量、海藻の C・N・P 含量、葉上動物・微細藻類量、メバル稚魚の胃内容物を分析した。

【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～

クロメの窒素含量と生産量の関係のグラフを、昨年度実施した 11 月、2 月の結果と合わせ、経時的に並べてみると（図 3）、両者に関連がみられない 11 月から、藻体が活発に成長を開始する 2 月には窒素含量と生産量の間に関係をみられるようになり、藻体の生産が最も活発で群落が繁茂する 6 月（吉田ら、2020）には、両者には最も明瞭な関係がみられるようになった。藻体の最大の窒素含量は 3%DW 近くまで上昇するとともに、生産量は 2% DW 程度まで直線的に増加し、それ以上では飽和する傾向が見られた。その後、高水温期に入り、繁茂期から衰退期へと移行する 7～8 月には、生産量が飽和する窒素含量の **critical point** は低下し、図 2 では少なくとも 1.2%DW で生産量は飽和した。さらに衰退期の 11 月には、再び窒素含量と生産量との間に相関がみられなくなった。

以上より、クロメについては藻体窒素含量と生産量との関係に明瞭な季節変化がみとめられ、藻体の季節的な成長段階に応じて窒素の要求性が異なっていることが示唆された。すなわち、藻体の生産が活発で群落が発達する冬季から春季（初夏）の間は、藻体の窒素含量が高い方が生産力も大きく、2%DW 程度までは窒素制限状態にあると考えられたが、衰退期の夏季から秋季は窒素含量と生産量との間に明瞭な関係はなくなることから、藻体は窒素制限状態にはないと考えられた。

(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

図 4、5 に屋代島・松ヶ鼻の藻場における栄養塩濃度と、藻場を構成する主要なホンダワラ類 4 種（アカモク、ヤツマタモク、ノコギリモク、ヒジキ。ヒジキについては近傍の厨子ヶ鼻の結果）とクロメの藻体窒素（図 4）・リン含量（図 5）のモニタリング結果を示す。DIN、DIP とも、秋季以降に濃度が上昇し、冬季から春季に減少する季節的パターンがみとめられた。DIN 濃度については、10 月以降の 4～6 μM から、4～9 月の 1 μM 以下までの幅で変動した（図 4、5）。

主要海藻類の藻体窒素含量については、海水中の DIN 濃度と連動した季節変化がみとめられ、秋季から冬季の明瞭な増加と、春季から夏季の減少がみられた（図 4）。季節的な変動幅は単年生のアカモクで最も大きく、最大値（平均±SD）は 2018 年 12 月の 3.38±0.53% DW、最小値は 2019 年 4 月の 0.72±0.12%DW であった。なお、アカモクは単年生で夏季の間は発芽したばかりの幼体で過ごすため採集が難しく、この間のデータは取得していない。多年生種である他のホンダワラ類やクロメの藻体窒素含量の季節変動幅はアカモクと比べて小さく、特に最大値で小さかった。調査期間中では、いずれの種においてもアカモクと同様に 2018 年 12 月に最大値が観察され、2～2.65%DW の間であった（図 4）。

一方、藻体内リン含量には、いずれの種においても明瞭な季節変動はみとめられず、海水中 DIP 濃度との相関もみられなかった（図 5）。

前述の通り、DIN 濃度と主要海藻の藻体窒素含量の間には連動がみられたが、冬季から春季の減少には両者の間にはラグがあり、藻体窒素含量は DIN 濃度の減少に 1 カ月からそれ以上遅れて減少し始めた。この間、窒素含量は比較的高い値で保持されており、DIN 濃度が高い間に貯留された窒素が生産に用いられている（吉田ら, 2010）ものと考えられた。

図 6 に、モニタリング全期間における、松ヶ鼻における DIN 濃度とアカモクの藻体窒素含量、および松ヶ鼻・厨子ヶ鼻・片島における DIN 濃度とアカモクの藻体窒素含量との関係を示した。図 6 a においては、松ヶ鼻の群落における異なる成長段階のアカモクのデータを全てプロット、さらに図 6 b においては環境の少しずつ異なる群落のアカモクのデータも全てプロットしているにも関わらず、藻体窒素含量は、海水中の DIN 濃度によりそれぞれ 56%、42% が決定されていた。これらの図において、アカモクが生産における窒素制限・充足の critical point である 2%DW ラインを重ね書きすると、DIN 濃度が $2\mu\text{M}$ 程度あれば、アカモクの一次生産が飽和する窒素含量である 2%DW がほぼ満たされた。

クロメについては、(1)の結果で示したように、critical point の窒素含量が季節的に異なる。したがって、窒素含量と生産の間に相関がみられない衰退期を除く、他の季節の平均的な上記 critical point を便宜的に 1.6%DW とすると、やはり同様に DIN 濃度が $2\mu\text{M}$ 程度あればこの窒素含量が満たされるという結果となった（図では示さない）。したがって、ホンダワラ類やクロメからなる岩礁性藻場の一次生産において適正な DIN 濃度は $2\mu\text{M}$ 程度ということになる。

アカモク、クロメのいずれにおいても critical point である窒素含量を大きく下回る季節があることから、天然群落の一次生産における窒素制限の可能性については、今後さらに検討が必要である。また実験的条件下で把握した窒素含量をフィールドの藻体の栄養状態の指標として用いることの妥当性の検証も必要である。

(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

低窒素含量のアオサを与えた端脚類 *A. tarasovi* 個体（低 N 群）と高窒素含量のアオサを与えた個体（高 N 群）の間で、その生残率、成長、成熟・産卵過程を比較した（Sudo and Yoshida 2021）。生残率には、両群間で有意差はなかった（図 7）。しかし、成長については、♂♀ともに低 N 群で成長速度が遅く、最大体長も小さい結果となった。一方、成熟・産卵については、低 N 群でも 62% の♀が成熟したものの（ただし成熟までの日数は高 N 群の倍かかる）、産卵にまで至る個体は 8% にすぎなかった。さらに、高 N 群が、多くの卵を、多くの回数産んだのに対し、低 N 群では極めて少ない結果となった。

産卵する♀個体の割合が少なく、抱卵数も産卵回数も少ないという結果は、次世代の子供の数に大きな差が出てくることを意味する。従って、DIN の低下が餌となる藻体窒素含量を低下させ、藻場の植食性端脚類の密度・生産量の低下につながることを推察される。端脚類は極めて短期間で成熟するため（本種は 20°C で約 1 ヶ月半）、短期間の窒素含量の低下でも影響を受ける可能性がある。広島湾では、近年、天然アオサの窒素含量は低下しており、特に 5~8 月の値は 0.6~1.0% 乾重と低くなっている（Sudo and Yoshida, 2021）。植食動物の餌としての海藻の質の低下が現実味を帯びてきていると言えるかもしれない。

(4) 餌料生物（葉上動物）相のモニタリング

周防大島の藻場では、周年を通していずれの海藻・海草においても端脚類が葉上動物として優占する。瀬戸内海で過去のデータが存在するノコギリモクの葉上動物について、魚など

の捕食者の影響が最も少ない2月（笠岡市は1月）の現存量を比較すると、端脚類が優占する傾向は変わらないものの、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）の値から大きく減少している（図8）。減少要因として貧栄養化が関与しているかどうかは現時点では不明であるが、今後も、栄養塩等の環境変化との関係について注意深くモニタリングしていく必要がある。

（5）広島湾の栄養塩勾配に沿った藻場の低次～高次生物の網羅調査

広島湾のノコギリモク藻場の葉上動物については、定点間で現存量に違いはあるものの、端脚類が優占し、次いで巻貝、コエビ類の順となった（個体数ではほぼ端脚類で占められる）。湾の最も奥に位置するSt. 1を除くと、湾奥から湾口に向かって、葉上動物の現存量が減少する傾向が見られ（図10）、栄養塩勾配との対応が示唆される。しかし、葉上微細藻類量の指標となる葉上Chla量やノコギリモク藻体の窒素含量と、葉上動物現存量の間関係は必ずしも明瞭ではない。今後、葉上動物の種の同定を進めて、植食動物について、これら一次生産との関係を見ていく必要がある。また、飼育実験で見られた餌の窒素含量の違いによる端脚類の体長や抱卵状態の違いが、採集した植食性端脚類で検出されるかどうかについても確認する必要がある。

一方、メバル稚魚については、湾の最も外側に位置するSt.6ではアカメバルが優占したものの、他のノコギリモク藻場ではクロメバルが圧倒的に多かった（図11）。そこで、藻場間で比較する種として、クロメバルを対象に胃内容物分析を進めた。現時点では、葉上端脚類の多い定点では端脚類を、そうでない定点ではカイアシ類を主食とする傾向が見られている。

【参考文献】

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. 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.

Sudo H., Yoshida, G. Effects of a reduction in algal nitrogen content on survival, growth, and reproduction of an herbivorous amphipod. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology (受理), 2021.

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—および瀬戸内海藻場の栄養塩環境の相対評価—. 水研センター研報, **34**, 1-31, 2011.

吉田吾郎・島袋寛盛・堀正和・村瀬昇・加藤亜記. 瀬戸内海西部における褐藻クロメの生態学的特性. I. 現存量と生産量, および形態の多様性. 広島大学総合博物館研究報告 (受理), 2020.

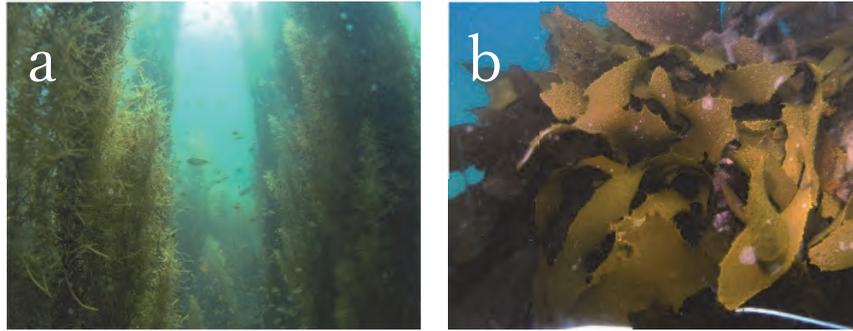


図1. 本実験で用いた瀬戸内海の岩礁性藻場を構成する主要海藻.
アカモク (a) とクロメ (b) .

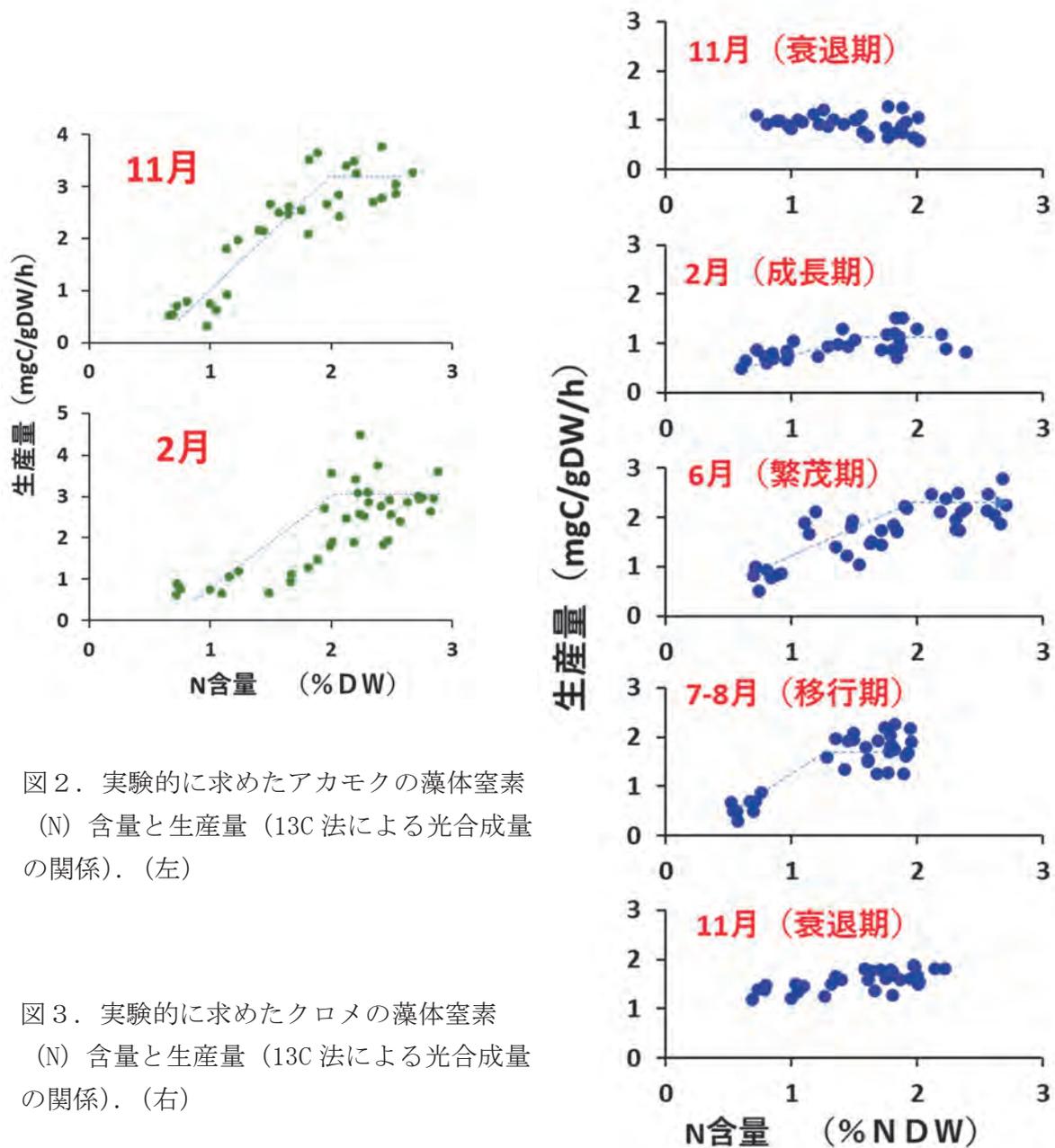


図2. 実験的に求めたアカモクの藻体窒素 (N) 含量と生産量 (13C 法による光合成量の関係). (左)

図3. 実験的に求めたクロメの藻体窒素 (N) 含量と生産量 (13C 法による光合成量の関係). (右)