

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 -

吉田 吾郎^{*1}, 新村 陽子^{*1,2}, 樽谷 賢治^{*1}, 浜口 昌巳^{*1}

Research review on the relationship between macroalgal-production and nutrients, and relative assessment of the nutrient conditions on macroalgae in the Seto Inland Sea

Goro YOSHIDA^{*1}, Yoko NIIMURA^{*1,2}, Kenji TARUTANI^{*1} and Masami HAMAGUCHI^{*1}

Abstract : In recent years, nutrient concentrations in the Seto Inland Sea have been decreasing as a result of countermeasures for environmental improvement having implemented from the 1970's. From the viewpoint of sustainable fisheries, an alternative measure to maintain 'suitable nutrient level' has been sought instead of a uniform environmental criterion. Nitrogen and phosphorus in seawater often limit the production of macroalgae, which is fundamental for coastal fisheries production. In this report, past researches on the relationships between macroalgal production and nutrients are reviewed, i.e., on ambient DIN and DIP concentration ranges and nutrient-limitation situation of macroalgae in various sea areas, special characteristics of macroalgal nutrient uptake and reserves, their ecological significance, and physiological information which macroalgal tissue N and P content indicates on their nutritional condition, etc. Finally, the nutrient level in Hiroshima Bay, one of the nutrient-richest areas in the Seto Inland Sea, is assessed from the view of macroalgal physiological requirements.

Nutrient levels are higher in the inner area of Hiroshima Bay due to the effects of river discharge. Mean DIN and DIP concentrations during 1999-2006 were 6.04 and 0.45 μ M respectively, at a macroalgal habitat in this area (Maruishi, Hatsukaichi). *Ulva pertusa*, which causes 'green tide' in the inner area of the bay, showed severe N-limitation during its growing season in spring. On the other hand, nutrient levels at the macroalgal habitats in the central area and at the mouth of the bay were lower. Mean DIN and DIP concentrations during 2002-2003 were 1.99 and 0.25 μ M respectively at Itsuku-shima Is., and 1.57 and 0.25 μ M respectively at Yashiro-jima Is. Judging from their tissue nutrient contents, severe N and P limitation seemed not to occur in macroalgae growing in *Sargassum* beds in these areas, at least in their growing season in winter. The difference in nutrient level among the macroalgal habitats is attributable to the difference in oceanographical conditions among the locations in the bay, but the nutritional condition of macroalgae inhabiting also depends on their physiological strategy in growth and nutrient usage.

Future researches required to monitor and optimize conditions for 'suitable primary productivity' for sustainable fisheries are discussed.

Key words : macroalgae, nutrient, DIN, DIP, Seto Inland Sea, Hiroshima Bay

2010年8月30日受理 (Received on August 30, 2010)

*1 独立行政法人 水産総合研究センター 瀬戸内海区水産研究所 〒739-0452 広島県廿日市市丸石2-17-5
(National Research Institute of Fisheries and Environment of Inland Sea, Fisheries Research Agency, 2-17-5 Maruishi, Hatsukaichi, Hiroshima 739-0452, Japan)

*2 現所属 海洋プランニング株式会社 名古屋事務所 〒455-0036 愛知県名古屋市港区浜2-10-11
(Oceanic Planning Co. Ltd., Nagoya branch, 2-10-11 Hama, Minato, Nagoya, Aichi 455-0036, Japan)

目 次

第1章	緒言
第2章	世界各海域の海藻類生育地の栄養塩環境
2.1.	亜寒帯・温帯域
2.2.	富栄養化の進行した温帯沿岸域
2.3.	熱帯・亜熱帯海域
第3章	海藻類の栄養塩吸収・貯留能と一次生産における「適正栄養塩」レベル
3.1.	栄養塩吸収に関わる諸要因
3.2.	栄養塩の藻体内貯留とその生態学的意義
3.3.	藻体の窒素・リン含量が示す情報
3.4.	一次生産の「適正栄養塩」レベルについて論じた例
第4章	瀬戸内海の藻場の栄養塩環境とその相対評価
4.1.	既往資料における瀬戸内海・広島湾の栄養塩環境と藻場分布
4.2.	広島湾の藻場周辺の栄養塩環境
4.3.	窒素・リン含量に見る広島湾の海藻類の栄養状態
第5章	今後の課題
謝 辞	
文 献	

第1章 緒 言

瀬戸内海では、高度経済成長時代に進行した沿岸域開発にともなって海域の富栄養化が進行し、赤潮や貧酸素水塊が頻発するようになった。これに対し、行政の指導のもと汚濁負荷量の削減が進められ、近年では流入負荷が減少するなど一定の成果を見ている（清木ら、1998；山本ら、2002）。一方、近年、播磨灘・備讃瀬戸を中心に栄養塩不足による養殖ノリやワカメの色落ちが起り、多大な損害を生じるようになった（岡本、2008）。その直接的な原因は植物プランクトンとの栄養塩の競合であるが、瀬戸内海域の栄養塩レベルの減少が背景にあり、水産業にとっての適正な栄養塩レベルの解明と維持について具体的な施策が求められるようになってきている（多田、2008）。

藻類養殖に加え、瀬戸内海には海産顕花植物のアマモ *Zostera marina* によるアマモ場や、大型褐藻のホンダワラ類によるガラモ場を中心に、現在約15,000haの藻場（環境庁自然保護局・財団法人海中公園センター、1994）が存在し、重要な沿岸漁場となっている。藻場では、海藻類が極めて高密度に生育しているため、養殖ノリやワカメと同様、海域の栄養塩レベルの低下がその一次生産に影響を及ぼしている可能性がある。

世界的にみても、海域を問わず、藻場を構成する海藻類の一次生産が、周年もしくは1年のある時期に栄養塩制限状態にあるという報告は極めて多い。しかし、瀬戸内海においては、富栄養化の問題が取り上げられることが多く、天然の海藻の一次生産に対し栄養塩が不足しているという研究的視点は存在しなかった。瀬戸内海では、1960年時にはアマモ場だけで23,000ha以上が存在していたが、アマモ場は高度経済成長時代を経て1971年までに約4分の1の5,574haに減少し、現在に至っている。その減少の主要な要因は、埋め立てによる直接的な消失や、透明度の低下など水質の悪化による衰退である（社団法人瀬戸内海環境保全協会、2007；玉置ら、1999；平岡ら 2001）。現在、瀬戸内海における藻場の再生は、沿岸域の環境保全と水産資源の持続的生産のため、緊急の課題と位置づけられている。その施策を講ずるにあたり、藻場の生態的機能の根本である海藻類の一次生産を維持する上で、瀬戸内海の栄養塩がどのようなレベルにあるのか、把握しておく必要がある。

本報告では、海藻類の一次生産と栄養塩の関係について論じた既往研究のレビューを行った。まず、第2章では世界の各海域の海藻類の生育する栄養塩環境、すなわち栄養塩濃度とその年変動範囲に関する知見を整理した。第3章では、栄養塩環境に対する海藻類の適応機構としての栄養塩の吸収と藻体内貯留能について既往知見を整理するとともに、海藻類の“栄養状態”の指標となる藻体内窒素・リン含量に関する知見や、海藻類の一次生産に最適な栄養塩濃度レベルについて論じた事例をまとめた。さらに、第4章では、瀬戸内海・広島湾の藻場周辺の栄養塩濃度と、海藻類の窒素・リン含量の実測値を示し、レビューした他海域の値と比較した。海藻類と栄養塩の関係について論じた既往文献の数は膨大であり、必ずしも全ての研究事例を網羅できたわけではないが、上記の作業を通じて瀬戸内海の藻場の栄養塩環境の相対的評価を試みた。

なお、本報文では、砂泥中から栄養塩を吸収できるアマモなどの海草類については、レビューおよび評価の対象からはずし、別の機会に譲った。また、レビューした文献中の海藻類の学名については、その後変更になっているものも多数存在したが基本的に原著に従い、海外の文献中の海藻類で標準和名を有するものについては吉田（1998）に従い、学名と併記した。

第2章 世界各海域の海藻類生育地の栄養塩環境

まず、既往文献に示されている世界各海域の海藻類生育地の栄養塩濃度の年間の変動範囲を Table 1にま

とめた。1年生コンブ類やアマノリ類などその出現に季節性のある種については、栄養塩濃度も該当する季節についてのみ記載されている場合がほとんどであったので、原著に従った。また、対象は天然の生育地に関するものにとどめ、養殖場におけるものについては含めなかった。栄養塩濃度の変動について、文献中に具体的な数値の記述が無く図示のみである場合は、その季節変動の上限・下限値をグラフ上で読み取った。また、研究対象である海藻類の成長が、窒素もしくはリンのどちらかの栄養塩による制限を受けている場合、もしくは制限を受けていない場合について、文献中に明記してあるものについては Table 1中に記述した。これらをもとに、世界の海藻類生育地の栄養塩環境の特性を、(1)亜寒帯・温帯域、(2)富栄養化の進行した温帯沿岸域、(3)熱帯・亜熱帯域に大別し、それぞれについて概観した。

2.1. 亜寒帯・温帯域

亜寒帯・温帯沿岸域の栄養塩濃度は、一般的に夏季に減少（もしくは枯渇）し、冬季に増加する明瞭な季節変動を示す (Fig. 1a)。多くの海域では、冬季には鉛直混合などにより栄養塩が供給され、溶存態無機窒素 (DIN) で $5\sim 10\mu\text{M}$ 以上、時には数 $10\mu\text{M}$ 以上の濃度になるのに対し、夏季には $1\mu\text{M}$ 以下の期間が数カ月間持続することもある (e.g. Jackson, 1977; Chapman and Craigie, 1977; Asare and Harlin, 1983; etc.)。また、一般的に硝酸態窒素 ($\text{NO}_3\text{-N}$) が重要であり、DIN 濃度におけるアンモニア態窒素 ($\text{NH}_4\text{-N}$) の貢献は小さいことが多い。溶存態無機リン (DIP) については、必ずしも明瞭な季節変化を示さない場合も多い (e.g. Chapman and Craigie, 1977) が、おおよそ $0.1\sim 2\mu\text{M}$ の範囲で変動する (Table 1)。

Table 1. Seasonal changes in nutrients in seawater at various macroalgal habitats.

*; data were read on the original figures

Species	Location	DIN (μM)	DIP (μM)	Remark	Citation
arctic					
<i>Laminaria solidungula</i>	Igloolik Is. (Canada)	0 - 10	*0.2 - 1.8		Chapman & Lindley (1980)
cold temperate					
<i>Laminaria longicuris</i>	Quebec (Canada)	0.25 - 14 (NO_3)	*0.3 - 1.4	no limitation of N	Anderson <i>et al.</i> (1981)
<i>L. longicuris</i>	Nova Scotia (Canada)	*0.4 - 6<	0.2 - 0.8	N limitation in summer	Chapman & Craigie (1977)
<i>L. longicuris</i>	Boutilier Point, Nova Scotia (Ca)	*0 - 5.2	*0.3 - 0.8	N limitation in summer	Gagné <i>et al.</i> (1982)
<i>L. longicuris</i>	Centreville, Nova Scotia (Ca)	*3.0 - 9.0	*0.6 - 1.0	no limitation of N	Gagné <i>et al.</i> (1982)
<i>L. longicuris</i>	Quebec (Canada)	*4.0 - 21	-	no limitation of N	Gendron (1989)
<i>L. japonica</i>	Osatsube (Japan)	<1 - 15	0.1 - 1.6		Maita <i>et al.</i> (1991)
<i>L. digitata</i> , <i>L. saccharina</i>	St. Andrews (Scotland)	*4 - 50	*0.6 - 37.4	eutrophication	Conolly & Drew (1985)
<i>L. digitata</i> , <i>L. saccharina</i>	Fifeness (Scotland)	*1 - 33	*0.1 - 2.2	N and P limitation	Conolly & Drew (1985)
<i>Laminaria religiosa</i>	Tomari (Japan)	0 - 6.4	0.06 - 0.45		Dotsu <i>et al.</i> (1999)
<i>Macrocystis integrifolia</i>	Vancouver Is. (Canada)	0 - 23.8 (NO_3)	-		Wheeler & Srivastava (1984)
<i>Codium fragile</i>	Camp Varnum, Rhode Island (USA)	*1 - 18< (NH_4)	*0.5 - 2	N limitation in summer	Hanisak (1979a)
<i>Monostroma Cramium</i> , others	Baltic Sea (Sweden)	*1 - 5.4	*0 - 0.8		Wallentinus (1984)
<i>Chordaria flagelliformis</i>	Cranberry Cove (Canada)	*0.5< - 4	*0.2 - 0.5		Probyn & Chapman (1983)
<i>Ulva lactuca</i>	New England Embayment (USA)	*4 - 16 (NO_3+NH_4)	-	green tide, N limitation in summer	Rivers & Peckol (1995)
<i>Fucus vesiculosus</i> , others	Rhode Island Sound (USA)	*1.0 - 8.0< (NO_3+NH_4)	-		Asare & Harlin (1983)
<i>Fucus vesiculosus</i>	Strande (Kiel Bight, Germany)	*4 - 54	*0.3 - 2.4	no limitation of N and P	Schramm <i>et al.</i> (1988)
<i>Phycodrys rubens</i>	Kleversberg (Kiel Bight, Germany)	*3 - 30	*0.1 - 2.0	N limitation in summer	Schramm <i>et al.</i> (1988)
<i>Ulva rigida</i> , <i>Pelvetiopsis limitata</i>	Yaquina head (Oregon, USA)	*1 - 30 (NO_3+NH_4)	*0 - 3		Fujita <i>et al.</i> (1989)
warm temperate					
<i>Phyllaropsis purpurascens</i>	Estepona (Spain)	*14.0< - 18 (NO_3+NH_4)	*0 - 4.5	P limitation in October	Flores-Moya <i>et al.</i> (1995)
<i>Undaria pinnatifida</i>	Port Phillip Bay (Australia)	*2 - 7	*2 - 14	N limitation in summer	Campbell <i>et al.</i> (1999)
<i>Macrocystis pyrifera</i>	Cameo Shores (Ca, USA)	0 - 6.7 (NO_3)	-	no relation with growth	Wheeler & North (1981)
<i>M. pyrifera</i>	Crystal Cove (Ca, USA)	0 - 17.8 (NO_3)	-		Wheeler & North (1981)
<i>M. pyrifera</i>	San Diego (Ca, USA)	*1 - 10.8 (NO_3+NH_4)	*0.2 - <1.2	N limitation in summer	Jackson (1977)
<i>Cladophora aff. albida</i>	Peel Inlet (Australia)	*3.4 - 164	*0.65 - 4.8	green tide, P limitation in summer	Birch <i>et al.</i> (1981)
<i>Porphyrta umbilicalis</i>	Lagos (Spain)	*6.8 - 23.6	*0.25 - 0.63	P limitation in winter	Hernández <i>et al.</i> (1993a, b)
<i>Ulva rigida</i>	Lido, Venice (Italy)	<3 - 60	*0.1 - 3.5	green tide	Sfriso & Marcomini (1997)
<i>U. rigida</i>	Thau Lagoon (France)	10.5 - 247.9	*0 - 12	green tide	De Casabianca & Posada (1998)
<i>U. rigida</i>	Sacca sessola (Venice, Italy)	4.42 - 144	3 - 209	green tide	Sfriso (1995)
<i>Ulva sp.</i>	Uranouchi (Kochi, Japan)	*1 - 5.5	0.3 - 2.6	green tide	Ohno (1988)
<i>Ulva sp.</i>	Nojima (Yokohama, Japan)	*8 - 67	*0.3 - 2.4	green tide	Kudo (1999)
<i>Chondrus crispus</i>	Brittany (France)	-	*0.13 - 0.9		Chopin <i>et al.</i> (1989)
<i>Sargassum</i> , <i>Melobesioideae</i> , others	Tei (Kochi, Japan)	0.2 - 2.7	0 - 0.6		Serisawa <i>et al.</i> (1998)
<i>Padina</i> , <i>Ulva</i> , <i>Codium</i> , others	Yokonami (Kochi, Japan)	0.31 - 6.5	0 - 0.65		Serisawa <i>et al.</i> (1995)
<i>Sargassum duplicatum</i>	Ibusuki (Kagoshima, Japan)	1.10 - 7.14	0.02 - 0.87		Shimabukuro <i>et al.</i> (2007)
sub-tropical					
<i>Dictyosphaeria cavernosa</i>	Kane'oh Bay (Hawaii, USA)	*0.05 - 1	*0.06 - 0.16	N limitation	Larned & Stimson (1996)
<i>Padina</i> , <i>Cauletra</i> , others	Kane'oh Bay (Hawaii, USA)	*0 - 2.3	*0.03 - 0.39	N limitation	Larned (1998)
<i>Gracilaria</i> , <i>Laurencia</i> , others	Florida Bay (USA)	*0.6 - 3.4	*0.05 - 0.18	P limitation	Lacouture (1989)
<i>Sargassum sandei</i> , others	Hengchuan Pen. (Taiwan)	*0 - <40	*0 - 1.7	N and P limitation	Hwang <i>et al.</i> (2004)

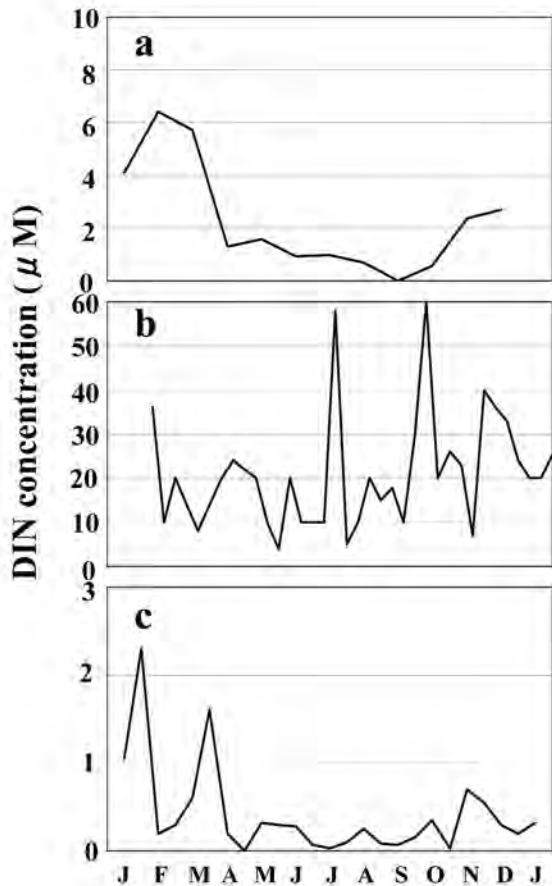


Fig. 1. Seasonal changes in DIN concentration at three macroalgal habitats. a; cold temperate area (*Laminaria* habitat) in Hokkaido, Japan (Dotsu *et al.* 1999), b; eutrophic temperate area (*Ulva* habitat) in Venice, Italy (Sfriso and Marcomini 1997), c; subtropical coral area in Oahu, Hawaii (Larned 1998).

亜寒帯・温帯域における海藻類の一次生産と栄養塩の関係については、特に褐藻コンブ目 Laminariales を対象とする研究が多い。これらの種は、極めて高い年間生産量を有し沿岸域において大きな生態学的インパクトを有していること (Mann, 1972a, b), さらに化学工業など産業的な意義 (Rosell and Srivastava, 1985) から、その生産力と環境要因との関係について解明が進められてきた。

コンブ目に属する海藻類、いわゆるケルブ類は、多くの場合夏季に成長率が低下するため、その生産力と栄養塩濃度、特に DIN との関係が注目されていた。カナダ・Nova Scotia のコンブ類の 1 種 *Laminaria longicruris* の成長率は、水中の $\text{NO}_3\text{-N}$ が枯渇する夏季に低下し、 $6\sim 7\mu\text{M}$ まで増加する冬季に上昇する (Chapman and Craigie, 1977)。Chapman らが行っ

た実験では、夏季に $\text{NO}_3\text{-N}$ を施肥することにより成長率の向上を見、同種の夏季の成長が窒素制限であることが示された (Chapman and Craigie, 1977)。一方、夏季においてもあるレベル以上の DIN 濃度が見られる海域のコンブ類については、夏季の栄養塩制限は見られない傾向がある。カナダ・ケベック州の沿岸におけるコンブ類 *L. longicruris* の成長率は、夏季の $\text{NO}_3\text{-N}$ の枯渇期間が短いあるいは $\text{NH}_4\text{-N}$ が豊富なため、結氷による光量の減少と低水温により成長が制限される冬季よりも高い (Anderson *et al.*, 1981; Gendron, 1989)。また、Chapman らにより夏季の窒素制限が観察された Nova Scotia 地方でも、場所により栄養塩環境は異なっており、コンブ類 *L. longicruris* も異なる成長パターンを示す。すなわち、夏季に DIN が枯渇する同地の Boulter Point では Chapman and Craigie (1977) の報告と同一の成長パターンを示したのに対し、沿岸湧昇の影響で周年 DIN 濃度が高い Centreville では夏季にも良く成長し、成長率はむしろ光量の変動と関連した (Gagné *et al.*, 1982)。スコットランドの Fife 地方沿岸では富栄養化の勾配に伴いコンブ類の成長率も変化し、最も栄養塩の豊富な St. Andrews のコンブ類は、夏季に他生育地と比較し最大で約 4 倍の成長率を示した (Conolly and Drew, 1985)。これらの夏季にもコンブ類が良好な成長を示す海域の DIN 濃度は、温帯域に特徴的な夏季の減少、冬季の増加の変動を示しながらも、夏季の枯渇期間が極めて短いか、 $3\sim 4\mu\text{M}$ 以下には下がらないことが特徴である。

コンブ目の *Macrocystis pyrifera*、いわゆるジャイアントケルブは、その全長が 10m 以上に達する。生育地である米国・南カリフォルニアの沿岸では、DIN (主に NO_3) は夏季から秋季に $1\mu\text{M}$ 以下もしくは検出限界以下になり、陸水流入や湧昇、水柱混合のある冬季から春季に最大で $7\sim 18\mu\text{M}$ 程度まで増加する (Jackson, 1977; Wheeler and North, 1981; Zimmermen and Kremer, 1986)。同海域では、ジャイアントケルブの藻体下部が位置する水深 10m 付近に比べ、林冠が発達し光合成も最も活発に行われる表層付近で周年 DIN 濃度が低い。従って、藻体下部から上部へのアミノ酸などの窒素同化物の転流がジャイアントケルブの生産力の維持に重要な役割を果たしている (Jackson, 1977; Wheeler and North, 1981; Gerard, 1982a)。底層の DIN も減少する夏季には林冠の脱落 (Jackson, 1977) や、成長率の大幅な低下がみられる (Zimmerman and Kremer, 1986)。しかし、同じカリフォルニア州沿岸域でも、Wheeler and North (1981) の調査地では夏季の成長率の低下

は見られなかった。彼らの調査地では、夏季にも底層の DIN が $1 \mu\text{M}$ 以下になる期間は1カ月未満と短く、何らかの他の栄養塩供給機構が作用しているか、また、藻体内に貯えた窒素を活用することにより (Gerard, 1982a), 生産力が維持されていると考えられる。本種の幼体の成長についても窒素制限が認められる (Wheeler and North, 1980) が、成体の林冠の下部に生育するため、その生残には光条件がより重要である (Dean and Jacobsen, 1984)。

コンブ目以外の褐藻については、前出のカナダ・Nova Scotia や北米の大西洋岸で、ヒバマタ目 Fucales の種 (Topinka and Robbins, 1976; Rosenberg *et al.*, 1984) やナガマツモ *Chordaria flagelliformis* (Rosenberg *et al.*, 1984) などが夏季に窒素制限を受けているが、これらの生育地では春季から夏季に DIN 濃度が数カ月にわたり $1 \mu\text{M}$ 以下になる (Rosenberg *et al.*, 1984)。また、他海域では、我が国北海道のマコンブ *L. japonica* で、コンブ類に一般的な春季～夏季の栄養塩不足による成長の低下が見られる (Maita *et al.*, 1991; Mizuta *et al.*, 1994; 道津ら, 1999)。栄養塩濃度は示されていないが、南半球でもオーストラリア沿岸に移入したワカメ *Undaria pinnatifida* で夏季の窒素制限が報告されている (Campbell *et al.*, 1999)。また、紅藻ツノマタ *Chondrus crispus* は夏季の栄養塩低下時に、コンブ類やヒバマタ類同様に藻体内の窒素含量 (第3章参照) が激減する (Asare and Harlin, 1983)。北大西洋沿岸で採集したツノマタやオゴノリ類 *Gracilaria* などの紅藻類は海水中に窒素源を添加することにより成長が増加しており (Neish *et al.*, 1977; DeBoer *et al.*, 1978), 褐藻類同様夏季には窒素制限状態にあるものと思われる。一方、富栄養化により夏季にも $3 \sim 4 \mu\text{M}$ 以上の DIN がある西部バルト海では、紅藻カシワバコノハノリ *Phycodrys rubens* には窒素制限が認められるが、ヒバマタ類 *Fucus vesiculosus* には認められない (Schramm *et al.*, 1988) など、種により栄養塩制限状態が異なることも報告されている。

上記のように、亜寒帯・温帯域ではリンよりも窒素が海藻類の一次生産の主要な制限要因となっているという報告が多い。しかし、ジブラルタル、マラガ等のスペイン南部沿岸では海水中に $\text{NH}_4\text{-N}$ が豊富であり、ほぼ周年を通じて $10 \mu\text{M}$ 以上の DIN 濃度が見られ、1年生のケルプ類 *Phyllariopsis purpurascens* やチシマクロノリ *Porphyra umbilicalis* では、生育期終盤にリン制限が認められる (Hernández *et al.*, 1993a, b; Flores-Moya *et al.*, 1995)。また、日本海の外海に面した場所に生育するホンダワラ類ウミ

トラノオ *Sargassum thunbergii* では、窒素とリンを同時に添加した場合のみ顕著な光合成能の増加が認められるが、それぞれ単独の添加では認められず、生理的には双方が足りないことが示唆されている (Gao and Nakahara, 1990)。米国・オレゴン州の Yaquina Head では湧昇により $7 \sim 28 \mu\text{M}$ の $\text{NO}_3\text{-N}$, $1 \sim 3 \mu\text{M}$ の $\text{PO}_4\text{-P}$ が5月から8月の間にある間隔で“パルス”的に供給される (Fujita *et al.*, 1989)。また、グアノの投棄による不定期の $\text{NH}_4\text{-N}$ の供給もあるので、年間を通じ栄養塩が枯渇する期間は極めて短い。同地や近傍の Boiler Bay に生育するアオサ類 *Ulva* spp., 紅藻アマノリ類 *Porphyra* sp., ヒバマタ目の *Pelvetiopsis limitata* などでは、時折窒素もしくはリン制限が認められるものの厳しいものではない (Wheeler and Björnsäter, 1992), と結論づけられている。

亜寒帯・温帯域では冬季は栄養塩レベルが高い一方で、日射量や水温条件が海藻類の成長を制限する場合もある (Anderson *et al.*, 1981; Novaczek, 1984)。多くの海藻類の一次生産に対する窒素制限は、春季以降に光や水温条件が好転し、藻体が活発に成長することにも起因するようである (Lapointe and Tenore, 1981; Rosenberg and Ramus, 1982; Asare and Harlin, 1983; Rosenberg *et al.*, 1984)。

2.2. 富栄養化の進行した温帯沿岸域

温帯域の閉鎖性の高い内海・内湾域で、陸域からの負荷により富栄養化が進行した場所では、アオサ目 Ulvales など緑藻類の異常増殖によるグリーンタイドが起こる (大野, 1999)。

アオサ類によるグリーンタイドの報告は地中海で多く、同沿岸域に分布する極めて閉鎖性の高い潟湖 (lagoon) では、湿重量で最大 10 kg/m^2 , 年間平均 5 kg/m^2 を越えることもある (Sfriso and Marcomimi, 1997)。フランスの Thau Lagoon の DIN 濃度は年間を通じて $10.5 \sim 247.9 \mu\text{M}$ と変動し、平均で $50 \mu\text{M}$ 以上と極めて高い。また、リンは $0 \sim 12 \mu\text{M}$ の範囲で変動し、春季の一時期のみ低レベルとなりアオサの成長を制限するが、その後の現存量の増加には影響しない (De Casabianca and Posada, 1998)。Sfriso らは、イタリアの Venice Lagoon 内の複数の場所で、繰り返しアオサの生産量を調査している。それによると、同地のアオサの成長は、栄養塩レベルの高い場合 (DIN の年間平均濃度が $34 \sim 51 \mu\text{M}$) では主には光量や水温に制限されているのに対し、比較的低い場合 (同じく $13 \sim 17 \mu\text{M}$) では春季から夏季の成長期に窒素

による制限を受けている (Sfriso, 1995; Sfriso and Marcomimi, 1997)。これらの海域では、DINのうちでも $\text{NH}_4\text{-N}$ が卓越すること、栄養塩濃度が周年を通じて比較的高濃度に維持され、季節変動が不明瞭であること (Fig. 1b) が特徴である。また、海底に堆積した藻体の分解やそれに伴う底質の還元化により、再生する栄養塩の影響も大きい (Lavery and McComb, 1991a; De Casabianca and Posada, 1998)。

富栄養化した海域では、アオサ類だけではなく、シオグサ類 *Cladophora* など他の緑藻類や、オゴノリ類 *Gracilaria* など紅藻の異常増殖も見られる。米国・マサチューセッツ州の Waquot Bay では生活廃水の流入により富栄養化が進行し海藻類の異常増殖が見られるが、オオバアオサ *Ulva lactuca* は現存量にして1%以下であり、シオグサ類やオゴノリ類がほとんどを占める。同海域の2~10月のDIN濃度は4~16 μM の範囲で変動し、夏季に低レベルになる。アオサは夏季に窒素制限を示すとともに、高温によるストレスや光合成低下により減少する。シオグサ類やオゴノリ類は、高温耐性や体内の窒素貯留能などでアオサに勝り、卓越する (Rivers and Peckol, 1995)。

オーストラリアの Peel-Harvey Estuarine System では、1960年代に集水域の農業開発が進行したこと、また、同時期に降雨量が多かったことなどから、富栄養化が起こり、シオグサ類 *Cladophora montagneana* の大増殖が起こった (Lavery *et al.*, 1991)。同地ではDINが3.4~164 μM 、DIPが0.65~4.8 μM の範囲で変動したが、栄養塩の流入は冬季に集中しており、シオグサの成長は夏季にはリン制限であった (Birch *et al.*, 1981)。また、同地ではその後、嵐による逸散と直後の植物プランクトンの増殖の影響によりシオグサは減少し、アオサ類と同じく緑藻類のジュズモ類 *Chaetomorpha* に主要種が交代した (Lavery and McComb, 1991b)。

米国の北東岸では外来種である緑藻類のミル *Codium fragile* が繁殖している。ミルの季節消長は基本的に水温と光量に制御されているが、夏季の成長は窒素制限であり、ロードアイランド州沿岸では富栄養化の進行とともに本種の分布が拡大している (Hanisak, 1979a, b)。同州の3生育地におけるDIN濃度は、2 μM 以下から9~18 μM 程度まで変動し、 $\text{NH}_4\text{-N}$ の割合が高い (Hanisak, 1979a)。

日本においても、東京湾、三河湾、瀬戸内海など、沿岸開発の進行した内湾域を中心にアオサ類によるグリーンタイドが起きている (大野, 1999)。我が国で最も早くグリーンタイドが報告された鹿児島県の出水干拓地先では、平均DIN濃度で約11~36 μM 、DIP

濃度では0.8~1.4 μM が認められ、人為的な富栄養化がアオサ類の増殖の原因と結論付けられている (新村・武田, 1979; 新村, 1979)。また、グリーンタイドが起こっている横浜市海の公園とその近傍では、DINは5~65 μM 程度、DIPで0.3~2.4 μM 程度の範囲で季節変動を示すが、ほぼ周年にわたりそれぞれ10 μM 以上、0.5 μM 以上の濃度が見られている (工藤, 1999)。同じく、高知県浦の内湾では $\text{NH}_4\text{-N}$ の卓越するDINが1~5 μM 以上、DIPが0.3~2.6 μM の範囲で変動する (大野, 1988)。同地ではDIP濃度と比較しDIN濃度はそれほど高レベルではないが、その季節変動は不明瞭であり、グリーンタイドが生じる海域の栄養塩環境の特性を有している。

2.3. 熱帯・亜熱帯海域

熱帯海域では一般的に海藻類に対する植食性魚類やウニ類による食圧が高く、藻場に代わってサンゴ礁が発達する。また、海水中の栄養塩濃度は周年を通じて極めて低いか検出限界以下である (Fig. 1c)。海藻類と栄養塩の関係について多くの報告がなされているハワイの Kane' ohe Bay や北西大西洋の熱帯海域では、通常DIN濃度で1.0 μM 、DIP濃度で0.1 μM を越えることは少ない (e.g. Delgado and Lapointe, 1994; Lapointe *et al.*, 1987, 1992a; Larned and Stimson, 1996; Littler *et al.*, 1991; Schaffelke and Klumpp, 1998a)。熱帯海域の海藻類は常に強度の栄養塩不足にあり、栄養塩の添加により光合成や成長が著しく増加するなど生産力の増加が見られる (Delgado and Lapointe, 1994; Lapointe, 1986, 1989, 1995; Schaffelke and Klumpp, 1997, 1998b)。

海藻類の生産を制限している栄養塩は、海域により異なっている。Kane' ohe Bay では海藻類の成長は主に窒素制限を受けている (Larned, 1998; Stimson *et al.*, 1996) が、大西洋の米国・フロリダ州沿岸やカリブ海沿岸、インド洋西部の Seychells 群島では、窒素よりもリンが一次生産の主要な制限要因となっている (Lapointe, 1986, 1987, 1989; Lapointe and O'Connell, 1989; Lapointe *et al.*, 1992a, b; Littler *et al.*, 1991)。これらの熱帯域に多い環礁島では、死んだサンゴや石灰藻類の碎片により底質が構成されており、海水中に溶存している反応性リンが吸着し、DIP濃度は低くなる (Lapointe *et al.*, 1992a; Littler *et al.*, 1991)。このような海域に生育している海藻類では、栄養塩類が豊富な海域に生育するものと比較し、有機態のリン酸塩を加水分解する酵素、アルカリ性ホスファターゼの活性が高く (Lapointe, 1989;

Lapointe and O'Connell, 1989; Lapointe *et al.*, 1992a), DIPが常に不足していることを裏付けている。

一方、前述の Seychells 群島では、環礁島だけでなく標高の高い花崗岩質の島もあり、ここでは人口・降雨量ともに多いため栄養塩の流入も多く、ホンダワラ類を中心とする藻場が発達している。Great Barrier reef に生育するホンダワラ類は雨季に陸域から“パルス”的に供給される栄養塩により生産力が維持されている (Schaffelke and Klumpp, 1998b)。また、熱帯地方に多いマングローブ域 (Lapointe *et al.*, 1987) や、魚食性鳥類の営巣場の近傍 (Lapointe *et al.*, 1992b; Littler *et al.*, 1991) では、落葉や糞 (グアノ) 由来の栄養塩が豊富であり、周縁部に生育する海藻類の栄養塩制限の程度は低い。さらに、遮蔽されたリーフ内部の堆積物中の間隙水 (Larned, 1998) や流入地下水 (Lapointe, 1997) は海水に比べ栄養塩濃度が高く、このような場所に生育するイワズタ類などの海藻類の生産力の維持に貢献している。より微細なレベルでは、Kane' ohe Bay に生育する緑藻キッコウグサ *Dictyosphaeria cavernosa* は、サンゴを覆うように生育して藻体との間に空間を作り、溜まった沈積物や棲みこむ動物の排泄物由来の栄養塩を利用する (Larned and Stimson, 1996; Stimson *et al.*, 1996)。また熱帯域のホンダワラ類は葉上に沈積する浮泥から栄養塩を吸収している (Schaffelke, 1999)。このように熱帯海域では、様々なスケールで偏在する栄養塩が、海藻類の生産に重要な役割を果たしている。

近年、熱帯海域の各地沿岸で急速なサンゴ礁から海藻藻場へのシフトが進行している。これについては植食動物の減少による top down control の低下だけでなく、富栄養化による bottom up control の影響も大きい (Lapointe, 1997; Lapointe *et al.*, 1997)。Littler らや Lapointe らは、植食動物 (主には魚類) による食圧と栄養塩濃度のレベルにより、熱帯・亜熱帯海域の沿岸生態系を説明する模式図を提示している (Fig. 2)。すなわち、一般的に熱帯海域は高食圧、低栄養塩の環境でありサンゴが優占するが、食圧が高いままで栄養塩レベルが上昇するとサンゴから石灰藻へと優占する生物は変化し、食圧が低下し栄養塩が増加すると葉状部を形成する海藻類が優占するようになる (Littler *et al.*, 1991; Lapointe, 1997; Lapointe *et al.*, 1997)。食圧の低下と栄養塩レベルの上昇は、ともに魚類の乱獲と陸域の開発という人為的なものであり、人間活動が熱帯・亜熱帯海域の沿岸生態系に与える影響は極めて大きいと考えられている。

北西大西洋の熱帯海域では、富栄養化によるサンゴ礁から海藻藻場へシフトする栄養塩レベルの閾値

は、DIN および DIP でそれぞれ $1.0 \mu\text{M}$, $0.1 \mu\text{M}$ とされているが、海藻類の繁茂が見られる場所ではそれを大幅に上回る濃度が検出されている (Lapointe *et al.*, 1992b; Lapointe, 1997)。サンゴ礁からホンダワラ類による藻場へと沿岸生態系が大きく変化しつつある台湾南部では、年間の平均 DIN, DIP 濃度はそれぞれ 8.86 , $0.39 \mu\text{M}$ であり (Hwang *et al.*, 2004), 富栄養化した温帯域沿岸に匹敵する栄養塩濃度が認められている。

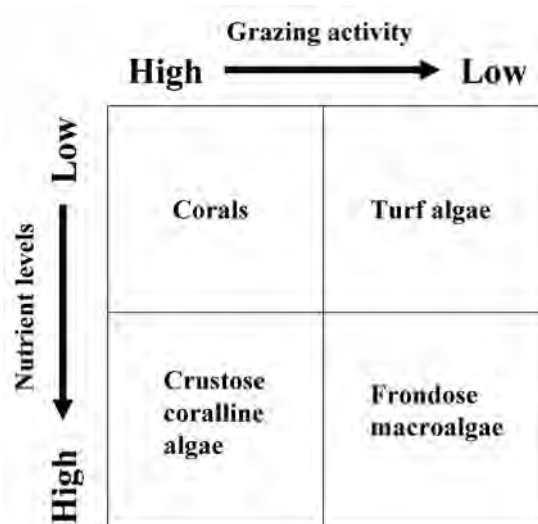


Fig. 2. Diagrams illustrating the relative dominance of major space-occupying primary producers on tropical and subtropical reef areas from Littler *et al.* (1991) and Lapointe (1997).

第3章 海藻類の栄養塩吸収・貯留能と一次生産における「適正栄養塩」レベル

前章でレビューしたように、海域または生育地によりその栄養塩環境も様々であり、そこに生育する海藻類の一次生産が著しい栄養塩制限を受けている場合もある。しかし、海藻類の季節消長と栄養塩濃度の変化は必ずしも直結しない場合も多い。また、海水中の栄養塩濃度が低い場合にあっても、極めて高い生産力が維持される場合も少なくない。

海藻類には低濃度の栄養塩を効率よく吸収する能力や、沿岸湧昇や降雨時の陸水流入など、不定期に供給される栄養塩を効率的に吸収し利用する能力がある。また、多くの海藻類は、余剰の窒素やリンを体内に大量に貯留し、栄養塩レベルが低下したときに利用することも出来る。このような栄養塩の吸収・貯留能は海藻類の一次生産の維持において極めて重要な意義を有

しており、本章では関連する既往知見の整理を行う。また、貯留も含めた海藻類の栄養状態を示す指標として、藻体内の窒素・リン含有量が多いの生理生態学的な研究で用いられているので、本章では海藻類の窒素・リン含有量が示す情報とその活用についても既往知見の整理を行うとともに、海藻類の一次生産における「適正栄養塩」レベルに言及した事例も紹介する。

3.1. 栄養塩吸収に関わる諸要因

海藻類の栄養塩吸収の基本的な機構は植物プランクトンと同様である。しかし、水塊とともに移動する植物プランクトンとは異なり、海藻類は岩礁などの基質に固着し、海水はその周囲を動く。したがって、藻体への栄養塩の供給は海水中の濃度と流動とを併せたフラックスとなり、栄養塩が比較的低濃度でも海水流動が十分であれば、生理的必要量を満たすことができる可能性がある。本節では、海藻類の栄養塩吸収における海水流動の作用について、その機構に関する知見を紹介する。

また、単細胞性の植物プランクトンと異なり、海藻類の形態は、薄い膜状や糸状、殻状のものから複雑に分化した器官を有するものまで、種により極めて多様である。海藻類の形態は、その種の有する様々な生理特性、さらにはそれに基づいた生態的な戦略と密接に関連している。したがって、形態に注目した機能形 (functional form) に基づいて海藻類を分類することにより、その生理生態特性と生育に適した環境 (栄養塩環境を含む) を類型化することが可能である。本節では、海藻類の栄養塩吸収能の比較、特に機能形による分類に基づく比較を中心に、海藻類の栄養塩吸収特性について関連知見を概説する。

3.1.1. 海水流動

海水流動は、栄養塩や光合成に必要な無機炭酸塩が、海水から藻体表面へ供給される過程に影響を及ぼし、海藻類の生産力の維持において極めて重要である。その機構は流体力学の範疇であり、Hurd (2000) の総説に詳しい。海水流動には、波浪による振動流や、潮汐流など一方方向の流れなどがあるが、いずれにせよ、海藻はその藻体構造や形態により、わずかな海水の動きを最大限に利用している。

海水が海底面や藻体などの物体に沿って流れるとき、海水分子と物体の分子が接触する物体表面では流速は理論上ゼロとなり (滑り無し条件)、物体の影響が及ばない領域での流れ (主流 main stream) との間に速度勾配を生じる (Fig. 3)。このような主流

と物体表面の間に出来た流速の勾配層を流速境界層 (velocity boundary layer) と呼ぶ。物体表面のごく近傍では流れが非常に遅く、粘性が支配的で、垂直方向の速度成分がない層流の状態 (laminar) が維持される。このような物体表面に極めて近い層を粘性底層 (viscous sub-layer) と呼び、Fig. 3に示すように物体の上流部では流速境界層は粘性底層により占められる。層流状態の流速境界層の中では、藻体による栄養塩分子の吸収が行われてその密度が減少する一方、主流側から新たな供給が行われて、分子密度の勾配が生じる。この分子密度の勾配層を拡散境界層 (diffusion boundary layer) と呼び、この層を通じた栄養塩分子の移動が藻体への栄養塩供給を律速し、ひいては一次生産の制限要因となりうる (Hurd, 2000)。

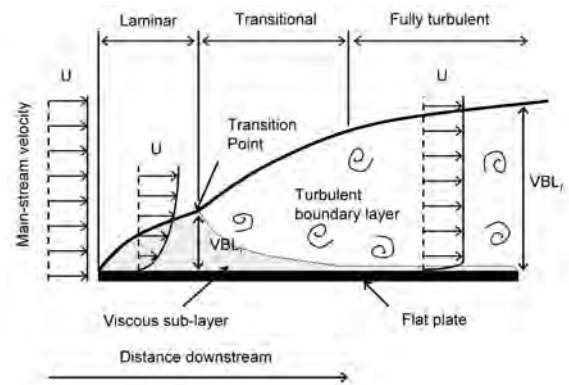


Fig. 3. Schematic of the velocity boundary layer (VBL) and vertical velocity profiles (u) along a smooth flat plate (from Hurd 2000).

流速境界層は、藻体の上流端部から発達し、下流方向にその厚さを増していく。しかし、厚さの増加に伴い、この流速境界層の中で層流状態であった流れは乱れ、さらに乱れが大きくなるとランダムに動く無数の渦流ができる (Fig. 3)。この乱流境界層 (turbulent boundary layer) の形成は、流れが藻体に沿う距離だけでなく、主流の流速が大きい程促進される。乱流境界層の形成後も、藻体表面の直近では粘性底層が維持されるが、その厚さは薄くなり、乱流境界層内の渦流により主流側から海水が直接供給されるようになるので、拡散境界層が薄くなるのと同じ結果になる。したがって、海藻体に栄養塩が十分に供給されるためには、海水中の栄養塩濃度が高いことに加え、主流の流速がある大きさを維持され、藻体の周囲に乱流境界層が形成される (拡散境界層が薄くなる) ことが必要である (Fujita and Goldman, 1985; Larned and

Atkinson, 1997; Hurd, 2000)。

ジャイアントケルプ *Macrocystis* sp. では拡散境界層の厚みが理論的に求められており、主流の流速が1cm/s 以下の場合、その厚みは400~700 μ m であるが、流速が10cm/s 以上になると流速の影響は飽和し、拡散境界層は50~150 μ m 程度になる (Wheeler, 1980; Hurd *et al.*, 1996; Hurd, 2000)。より小型で分枝の多いオゴノリ類 *Gracilaria* sp. などでは、さらに拡散境界層は薄くなる (Hurd, 2000)。また、これらの“理論値”は、海藻体の表面が平滑なものであるとして求められているが、実際は波状の縮れや突起物などを有するためその表面形状はより複雑で、これらの効果により、より小さい流速で乱流境界層が形成されるようになる (Hurd, 2000)。コンブ科 *Laminariales* の海藻では、1~3cm/s の流速で、流速境界層が層流状態から乱流状態へ遷移することが、海水流動の視覚化技術により明らかになっている (Hurd and Stevens, 1997; Hurd, 2000)。

実験的に海藻類の光合成や栄養塩吸収と水流との関係を調べた例では、ジャイアントケルプ *Macrocystis pyrifera* (Wheeler, 1980) や、スサビノリ *Porphyra yezoensis* (高ら, 1992) の光合成がそれぞれ4cm/s, 3cm/s 以上の流速で飽和した。また、オオバアオサ *Ulva lactuca* やオゴノリ類 *Gracilaria tikvahiae* の成長は7.5cm/s で飽和し (Parker, 1981, 1982)、ジャイアントケルプの $\text{NO}_3\text{-N}$ 吸収は2.5cm/s で飽和した (Gerard, 1982b)。これらの研究に基づけば、一般的に海藻類の成長にとって10cm/s 程度までの流速があれば十分と考えられる (Hurd, 2000)。

流動不足により海藻の一次生産が制限されているかどうか明らかにするためには、生育地における実測が必要である。Wheeler (1980) は、ジャイアントケルプの群落内ではしばしば流動が生産の制限要因となっていると推測したが、Gerard (1982b) は、天然の藻体にボタン状の石膏塊を取り付け、その溶出から藻体表面の海水流動を把握した。その結果、生育地の藻体表面の海水流動は、栄養塩吸収が飽和する2.5cm/s より常に大きかった。一般的に、海藻は付着器で海底に固着する一方藻体自体は中層に保たれるため、小さな海水流動に対しても、“はためき (flapping)” 効果により藻体表面の流動を高めることが出来る (Norton, 1982; Koehl and Alberte, 1988)。また、栄養塩濃度の極めて低いハワイ・Kane'ohe Bay に生育する緑藻キッコウグサ *Dictyosphaeria cavernosa* では、成長に関わる栄養塩フラックスのモデルが構築された。このモデルより、生育地の実際の成長率を維持するために、窒素吸収においては5cm/s 以上、リン吸収において

は1cm/s 以上の流動が必要であると試算されたが、生育地では10cm/s の流動が実測された (Larned and Atkinson, 1997)。

栄養塩濃度の低い海域や時期などに、底泥や葉上の堆泥、また、コケムシ類などの固着動物の排泄物から再生した栄養塩が利用される場合 (Hurd *et al.*, 1994; Larned and Stimson, 1996; Stimson *et al.*, 1996; Schaffelke, 1999) では、栄養塩供給における海水流動の役割は小さくなる。その場合、逆に拡散境界層の存在により、アルカリ性ホスファターゼなどの細胞外酵素が滞留し、より効率的に栄養塩を利用できると考えられている (Schaffelke, 1999; Hurd, 2000)。

3.1.2. 海藻類の栄養塩吸収の一般特性

藻体表面に達した栄養塩の藻体内への吸収は、その栄養塩イオンの種類ごとに特異的な、エネルギーを必要とする細胞膜上の透過酵素系によって行われるとされている。多くの種においてその生育時期の自然水温の変動範囲内で吸収実験を行うと、比較的高温側で吸収速度が大きいこと (Harlin and Craigie, 1978; Topinka, 1978; 山本・高尾, 1988)、また、栄養塩吸収は明条件下で促進される (Haines and Wheeler, 1978; Harlin and Craigie, 1978) などの事実は、上記のことを裏付けている。

海藻類の栄養塩の吸収速度と栄養塩濃度の間には、一般的に Michaelis-Menten 式 (もしくは Monod の式、ただし通常 Monod 式は栄養塩濃度と成長速度の関係を表現する場合に用いられる) で表現される双曲線型の関係があり、ある濃度下で吸収速度は飽和する。海藻が示す最大吸収速度 V_m の大きさは高濃度下での栄養塩の吸収能力を示し、また、 V_m の50% の吸収速度を与える栄養塩濃度 K_s (半飽和定数) は低濃度下の吸収能を示すとされ、ともにその種の栄養塩環境への適応度や他種との競合力を示す生理的パラメータとして使用されている。 K_s 値については、低い値を示す種ほど低濃度の栄養塩を効率よく吸収できるとされているが、 K_s 値の大小は実際には V_m 値の大小にも影響を受けるため、双曲線の初期の直線部の傾きの大きさを示す V_m/K_s 値の方が、低濃度下の吸収能をよく表現している (Healey, 1980)。さらに、 V_m/K_s 値に代わり、生育地で実際に起こりうる栄養塩濃度下の吸収速度を算出し、種間比較を行う場合もある (Wallentinus, 1984; Hurd and Dring, 1990)。

栄養塩の中でも $\text{NH}_4\text{-N}$ の吸収については、ジャイアントケルプ (Haines and Wheeler, 1978) や紅

藻の *Neogardhiella baileyi*, オゴノリ類 *Gracilaria foliifera* (D'Elia and DeBoer, 1978) など多くの種では高濃度下でも飽和せず、濃度の上昇に伴い吸収速度も上昇する「拡散型」の吸収を示す。このような拡散型の吸収は、特に栄養塩が欠乏しがちな環境では、動物類の排泄などにより突発的に供給された $\text{NH}_4\text{-N}$ を効率よく捕捉するのに適しており (D'Elia and DeBoer, 1978), 生態的な意義があると考えられている。

多くの海藻類は $\text{NO}_3\text{-N}$ と $\text{NH}_4\text{-N}$ を同時に吸収することが出来る (Bird, 1976; Haines and Wheeler, 1978; Topinka, 1978; 町口ら, 1985)。しかし、 $\text{NO}_3\text{-N}$ は吸収された後に関連酵素により $\text{NH}_4\text{-N}$ まで還元されなければならず、同化されるまでに必要なエネルギーや律速する途中過程が多い (Thomas and Harrison, 1985; Hernández *et al.*, 1993a; Larned and Stimson, 1996)。多くの海藻類では $\text{NH}_4\text{-N}$ の方が $\text{NO}_3\text{-N}$ よりも速やかに吸収され (Haines and Wheeler, 1978; Ryther *et al.*, 1981/1982), ミル (Hanisak and Harlin, 1978) や紅藻 *Neogardhiella baileyi*, オゴノリ類 *Gracilaria foliifera* (D'Elia and DeBoer, 1978) のように高濃度の $\text{NH}_4\text{-N}$ の存在により $\text{NO}_3\text{-N}$ の吸収が阻害される場合もある。一方で、紅藻のアマノリ類 (Thomas and Harrison, 1985) や褐藻のコンブ類 (Harlin and Craigie, 1978), ヒバマタ類 (Topinka, 1978) などでは $\text{NH}_4\text{-N}$ の存在により $\text{NO}_3\text{-N}$ の吸収はほとんど影響を受けないとされ、種により反応性が異なるようである。同様のことは成長に対しても言え、 $\text{NO}_3\text{-N}$ と $\text{NH}_4\text{-N}$ のそれぞれを窒素源とした場合、紅藻 *Neogardhiella baileyi*, オゴノリ類 *Gracilaria foliifera* では $\text{NH}_4\text{-N}$ の方が成長に好ましく (DeBoer *et al.*, 1978), 褐藻類のヒバマタでは両 DIN 下で成長に大きな差は無かった (Topinka and Robbins, 1976)。また、海水中に大量に存在する有機態窒素・リンについても、多くの海藻類は吸収・利用が可能である (Hanisak, 1983; Tarutani *et al.*, 2004; Hernández *et al.*, 1993b)。しかし、尿素を与えた場合、ナガマツモ (Probyn and Chapman, 1983) やミル (Hanisak, 1979a) で DIN を与えられたときとほぼ同様の成長を示すとする報告がある一方、種によっては DIN と比較して大きく成長が劣る (DeBoer *et al.*, 1978), もしくはほとんど成長に寄与しない (Larned and Stimson, 1996) とする報告もあり、有機態栄養塩の利用能についても種により多様なようである。

栄養塩の吸収能は、同種間でもその個体の栄養塩履歴や生理状態などにより大きく変動する。アオサ、

アオノリ、オゴノリ類などでは、窒素制限下にある藻体は窒素充足した藻体よりも速やかに $\text{NH}_4\text{-N}$ を吸収する (D'Elia and DeBoer, 1978; Fujita, 1985)。また、冠水時にしか栄養塩を吸収出来ない潮間帯の海藻類は、干出した後栄養塩吸収能が増加することが知られている (Thomas and Turpin, 1980; Thomas *et al.*, 1987)。北アイルランドの潮間帯で帯状分布するヒバマタ類 3 種について、 $\text{PO}_4\text{-P}$ 濃度 $1 \mu\text{M}$ の下で吸収能を比較したところ、潮間帯の高い位置に群落を作り冠水時間の短い種ほど高い吸収速度を示した (Hurd and Dring, 1990)。ヒバマタ類は側糸 (hyaline hair) を形成し、表面積を大きくすることにより栄養塩吸収能を高めたり (Hurd *et al.*, 1993), また暗期下でも明期下と同じ速度で $\text{NO}_3\text{-N}$ を吸収することができる (Topinka, 1978) など、冠水時間の短い潮間帯での生育に適応した性質を有している。

同種でも年齢や生育環境によって、栄養塩吸収能は変化する。コンブ類 *L. groenlandica* の幼体 (0 齢) は、成体 (1 ~ 2 齢) と比較し、3 倍の速度で $\text{NO}_3\text{-N}$, $\text{NH}_4\text{-N}$ を吸収する (Harrison *et al.*, 1986)。栄養塩環境に勾配のある Nova Scotia 沿岸に生育するコンブ類 *L. longicruris* では、貧栄養の場所に生育する個体は、栄養塩の豊富な場所に生育する個体と比較し、 $\text{NO}_3\text{-N}$ 吸収に関して高い V_m 値を有していた (Espinoza and Chapman, 1983)。日本海・京都府沿岸のホンダワラ類では、 $\text{NO}_3\text{-N}$, $\text{PO}_4\text{-P}$ 吸収能は種間で大きく異なるだけでなく、ヨレモク *S. siliquastrum* では生育地間でも大きく異なっており、前述の *L. longicruris* とは逆に富栄養化の進んでいる場所の個体が最も速い吸収速度を示した (西垣ら, 2004)。このような生育地間で見られる生理特性の違いは、遺伝的な分化に基づいている (Espinoza and Chapman, 1983) 場合がある。

3.1.3. 種の「機能形」と栄養塩吸収能

前述のように、海藻類は同種でも生理状態や生育環境で栄養塩吸収能が大きく変動する。しかし、第2章でレビューしたように、栄養塩環境の勾配もしくは変化に伴い海藻植生が大きく変化する場合がある。したがって、海藻植生と栄養塩環境との間には密接な関連があると考えられ、植生を構成する主要種の栄養塩吸収・利用特性を整理・類型化することにより、その生育する栄養塩環境の理解に資することが出来ると考えられる。

海藻類は膜状、糸状の単純な形態の種から、多様な組織や器官を分化させた複雑な形態の種まで多様であり、その多様性は緑藻・褐藻・紅藻を問わず、それぞれの系統内で並行的に見られる。栄養塩の吸収は藻体

の表面で行われるので、概して体積に比して表面積の大きい形態の種の方が栄養塩吸収において有利であり、形態の違いは栄養塩吸収能の違いにも反映していると考えられる。

Littler and Littler (1980) らは、海藻類の形態や内部構造は、その種の生理生態的特性と密接に関連し、多様な生育環境下における適応過程で進化してきたものとして論じている。彼らは、海藻類を系統や生活史、生育場所などにより分類した従来の生活形 (life form) の概念に変わり、形態や藻体の内部構造をより重視した機能形 (functional form) の概念を提唱し、次の6群に分類している (Littler and Arnold, 1982; Littler *et al.*, 1983)。I) 膜状グループ (Sheet-group); 1層から2層の薄い細胞層からなる膜状の形態の種。アオサ・アオノリ属やアマノリ属など。II) 糸状グループ (Filamentous-group); 単列から多列の細胞からなる糸状体もしくは糸状体が細かく分枝した形態の種。イワズタ属、ジュズモ属、イギス属など。III) 分枝グループ (Coarsely-branched-group); 皮層・髄層に分かれた細胞層からなる直立した分枝状の形態を有する種。藻体は比較的肉厚で強い。テングサ属、ソゾ属など。IV) 革状グループ (Thick-leathery-group); 皮層細胞層が発達し、藻体は分厚く強度がある。複雑に分化した組織や器官を有している。コンブ類やホンダワラ類などの大型褐藻類が含まれる。V) 有節石灰藻グループ (Jointed-calcareous-group); 石灰質に覆われた有節の直立した藻体を有する種。サボテングサ属、サンゴモ属など。VI) 殻状グループ (Crustose-group); 岩礁や他生物の表面に着生する匍匐状や殻状の藻体を有する種。無節の石灰藻やイワノカワ属など (Fig. 4)。

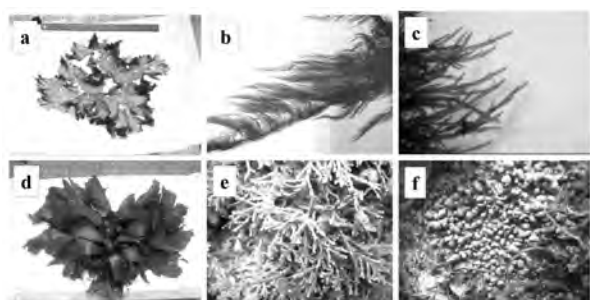


Fig. 4. Macroalgal functional forms by Littler *et al.* (1983). a; *Ulva pertusa* (I. Sheet-group), b; *Ectocarpus* sp.(II. Filamentous-group), c; *Lomentaria hakodatensis* (III. Coarsely branched-group), d; *Ecklonia kurome* (IV. Thick leathery-group), e; *Marginisporum crassissimum* (V. Jointed-calcareous-group), f; *Yamadaea melobesioides* (VI. Crustose-group).

機能形の分類に基づいて北米南西岸の62種の海藻の単位藻体重あたりの光合成を比較した結果 (Fig. 5a) では、グループ I が平均5.16 mgC/g/h と最も高く、最も低いグループ VI の0.07 mgC/g/h まで、グループの順位に準じた生産力の差異が見られた (Littler and Arnold, 1982)。特に I, II のグループの藻体は柔らかく薄い、藻体体積に対する表面積が大きく光受容や栄養塩吸収に有利であり、また藻体における光合成を行う細胞の割合も大きい。成長は極めて早い、藻体に物理的強度が無く植食動物にも食われやすい。一般的に短命で大量の生殖細胞を放出し、環境が好転したときに爆発的に増殖する opportunistic な特性を有している。一方、藻体の形態・体制が複雑なグループほど、単位藻体重あたりの光合成量が小さい代わりに、固い藻体や化学的防御機構を獲得しており、物理的攪乱や植食動物の摂食に対し耐性を有している。前者のグループと比較し成長は遅いが長命で、植生遷移の後期に出てくる種が多い (Littler and Littler, 1980; Littler and Arnold, 1982; Littler *et al.*, 1983)。

Wallentinus (1984) は、バルト海沿岸に出現する

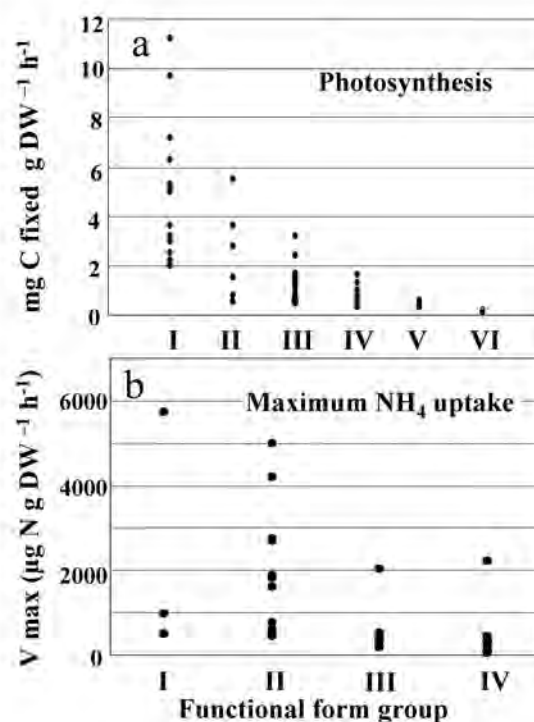


Fig. 5. Photosynthesis of 62 species and the maximum NH₄ uptake rate of 31 species categorized into Group I to VI by Littler and Arnold (1982). Data from Littler and Arnold (1982) and Wallentinus (1984) are utilized.

海藻類を Littler ら (1983) の機能形 (石灰藻・殻状グループを除く) に基づいて分類し、既往文献と新規実験結果から栄養塩吸収能を比較した。栄養塩吸収のパラメータは同じ機能形グループ内、場合によっては同種内でも極めて変動が大きかったが、 $\text{NH}_4\text{-N}$ 吸収の V_m 値については、グループ I で $515\sim 5731 \mu\text{gN/gDW/h}$ 、グループ II で $454\sim 4989 \mu\text{gN/gDW/h}$ 、グループ III で $182\sim 2031 \mu\text{gN/gDW/h}$ 、グループ IV で $40\sim 2209 \mu\text{gN/gDW/h}$ とグループの順位に伴い低下する傾向が認められた (Fig. 5b)。 $\text{PO}_4\text{-P}$ 、 $\text{NO}_3\text{-N}$ 吸収においても同様の傾向が見られ、前出のグループほど高濃度の栄養塩が供給されたときに迅速に吸収する能力が高い傾向が見られた。また、 V_m/K_s 値についても前出のグループの方が高い数値を示し、低濃度下でも栄養塩をめぐる競合で後出のグループより優位にあることが示唆された (Wallentinus, 1984)。

Rosenberg ら (1984) は、ナガマツモ (グループ III; Wallentinus, 1984) と多年生のヒバマタ類 *Fucus distichus* (グループ IV) で夏季の $\text{NH}_4\text{-N}$ 吸収能を比較した。1年生のナガマツモは、多年生のヒバマタと比較して高い成長率を示し、 V_m 値、 V_m/K_s 値についても 2~3 倍大きい値を示した。ナガマツモは、栄養塩濃度の低い春季から夏季に発芽・成長しなければならず、低濃度の栄養塩を効率的に吸収するとともに、動物の排泄などによる栄養塩の高濃度の「パルス」も利用するなど、短期間で大きく変動する栄養塩環境に適応している。一方、ヒバマタは冬季にはほとんど成長せず藻体内に栄養塩を貯留し、春季以降に活用することが出来る。ヒバマタは、吸収した栄養塩を即成長に回さなければならないナガマツモと比較し、より長期の栄養塩の変動に適応しているといえる。栄養塩の藻体内貯留能は生態学的に極めて重要であり、次節で概説する。

3.2. 栄養塩の藻体内貯留とその生態学的意義

海藻類は体内に吸収した栄養塩を新組織の形成に用いるとともに、余剰の栄養塩を貯留し、海水中の栄養塩が欠乏した際に活用する。吸収した栄養塩をどのような物質として貯留するか、また、貯留した栄養塩に依存して成長を継続できる期間などは、種により異なっている。

海藻類の栄養塩の貯留に機能している物質としては、窒素の場合、無機態窒素そのもの、遊離アミノ酸 (大房ら, 1977)、また、光合成色素であるフィコエリスリンなどのフィコピリン蛋白質 (Bird *et al.*, 1982) などが知られる。リンについては、紅藻ツノマ

タ *Chondrus crispus* で水溶性の有機態リン等の形で貯留されている (Chopin *et al.*, 1989) という報告があるが、研究例が未だ少ないようである。

コンブ類の夏季の成長は窒素制限を受けているが、冬季以降に栄養塩環境が好転すると成長率が増加するとともに、藻体内には大量の窒素が無機態のまま貯留される (Chapman and Craigie, 1977; Asare and Harlin, 1983; Mizuta *et al.*, 1992)。カナダのコンブ類 *L. longicruris* は春季はじめに $\text{NO}_3\text{-N}$ を最大で $150 \mu\text{moles/gWW}$ 、海水中の濃度の 28,000 倍を体内水中に濃縮しており、 $\text{NO}_3\text{-N}$ だけで藻体の総窒素含量の 1/3 を占める (Chapman and Craigie, 1977)。また、藻体にはアミノ酸も貯留されており、春季に海水中の $\text{NO}_3\text{-N}$ が枯渇した後も、コンブ類は体内に貯留した無機態・有機態の窒素を利用しながら極めて高い成長率を 2 カ月程度維持する (Chapman and Craigie, 1977; Mizuta *et al.*, 1992)。この冬季における貯留 $\text{NO}_3\text{-N}$ の形成は、同時期の栄養塩環境の好転とは逆に日射量の低下が光合成の制限要因となり、炭素同化物との供給のバランスが崩れるためとも考えられる (Chapman *et al.*, 1978)。また、2 カ月という貯留窒素に依存した成長期間は、動物や微生物による栄養塩再生を通じた窒素供給 (Gerard, 1982a) や「末枯れ」部からの窒素のリサイクル (町口ら, 1985; Mizuta *et al.*, 1994) を考慮に入れていない過大評価であることも示唆されている。しかし、この窒素貯留能がコンブ類の春季の成長を維持し、高い年間生産力を支える上で大きく貢献していることは間違いない。

Gerard (1982a) は、DIN が最大 $3 \mu\text{M}$ 以上の沿岸域から、 $1 \mu\text{M}$ 以下の沖合域にジャイアントケルプ *Macrocystis pyrifera* を移植し、その成長と藻体の窒素含量を追跡した。成長率は、移植後 2 週間は沿岸域より若干低い程度で維持されたが、3 週間目に急落し、また、その期間に葉状部の窒素含量は 2.2~3.5% 乾重から 0.8~1.2% 乾重まで減少した。この結果より、移植前の藻体内窒素の 58% が、貯留窒素として貧栄養下での新組織の形成に用いられたとしている。また、天然の *M. pyrifera* が、最大 3~4% の窒素を有していることから、3 週間程度は貯留窒素に依存して成長が継続できるものと推測された。*M. pyrifera* では、藻体内の総窒素含量の 8~10% に寄与する遊離アミノ酸 (Gerard, 1982a; Zimmerman and Kremer, 1986) や、非組織タンパク質 (Gerard, 1982a) が主要な貯留窒素であり、 $\text{NO}_3\text{-N}$ のプールは極めて小さい。一方、同属の *M. integrifolia* では、アミノ酸態窒素に比較して $\text{NO}_3\text{-N}$ の含量が大きく変動し、総窒素含量の 18% 程度になることもある (Wheeler and Srivastava,

1984)。 *M. integrifolia* の生育地では、表層海水中の $\text{NO}_3\text{-N}$ 濃度が最大で $23 \mu\text{M}$ 以上になるので (Wheeler and Srivastava, 1984), *M. pyrifera* の生育環境に比べて栄養塩が多いことも関連するのかもしれない。

紅藻オゴノリ類 *Gracilaria* では、フィコエリスリンの含有量は低光量下で上昇し、光エネルギーの効率的な捕捉に役立つ。一方、光条件が好転すると、余剰のフィコエリスリンは急速な成長に伴う窒素不足を軽減するために活用される (Lapointe, 1981; Lapointe and Duke, 1984)。十分な栄養塩濃度のもと、低光量適応させたオゴノリ類 *G. foliifera* は、高光量下の藻体の2倍のクロロフィル *a* およびフィコエリスリン含量を有した。しかし、両藻体を十分な光量下で育成したところ、同様の生長を示した (Lapointe, 1981)。また、栄養充足させた *Gracilaria* を窒素量を制限した培養条件で育成したところ、藻体の成長が窒素制限を示すまで7~10日間かかり、その間フィコエリスリン含量は減少した (Lapointe and Ryther, 1979)。これらの事実は、フィコエリスリンは、弱光もしくは補色馴応用の光アンテナという主たる機能の他、窒素貯留という副次的機能も有していることを示す (Lapointe, 1981)。

Rosenberg and Ramus (1982) が、オゴノリと緑藻アオサの藻体内の可溶性窒素分の季節変化を調べたところ、両種において遊離アミノ酸が窒素プールとして最も重要であった。しかし、可溶性窒素分の含量はオゴノリの方がはるかに多く、季節によっては蛋白質が半分を占め、さらにその3分の1程度がフィコエリスリンであった。一方、アオサの可溶性窒素分における蛋白質含量は多くて15%程度であった。成長率は概してアオサの方が高いが、アオサの成長と窒素含量は栄養塩の供給に伴って大きく変動したのに対し、オゴノリのそれらはより安定していた。

スペイン・マラガの紅藻チシマクロノリ *Porphyra umbilicalis* は、その繁茂期に藻体中に $\text{NO}_3\text{-N}$ を最大で $200 \mu\text{mol/gDW}$ 蓄積し、海水中と比較しその濃縮率は42,000倍にもなる。同地の海水の $\text{NH}_4\text{-N}$ 濃度は、 $6.8\sim 17.6 \mu\text{M}$ と $\text{NO}_3\text{-N}$ 濃度 ($1\sim 6.7 \mu\text{M}$) に比して極めて高い。これらの栄養塩は藻体に吸収された後、エネルギー効率の良い $\text{NH}_4\text{-N}$ から先に利用され、回転率の低い $\text{NO}_3\text{-N}$ が蓄積される。海水中の $\text{NH}_4\text{-N}$ 濃度が $8 \mu\text{M}$ 以下になると、 $\text{NO}_3\text{-N}$ を還元する硝酸還元酵素 (nitrate reductase) が活性化し、藻体内の $\text{NO}_3\text{-N}$ の急速な利用が進む (Hernández *et al.*, 1993a)。カナダの British Columbia で採集された同属のアマノリ類 *P. perforata* でも $12 \mu\text{mol/gWW}$ の $\text{NO}_3\text{-N}$ を貯留していたが、窒素源を含まない培地

で培養したところ、3日で枯渇した (Thomas and Harrison, 1985)。アオサと同じく藻体の薄い膜状のアマノリ類は成長率が大きく、貯留した窒素に依存できる期間は短いと考えられる。

一般的に、成長が早く、吸収した栄養塩の回転率に比して貯留量が小さい種は、体内貯留に依存できる期間は短く、低栄養塩状態が続くことへの耐性が低いものと考えられる。逆に、成長は遅いが、相対的に貯留量が多い種は耐性が高くなると予想される。したがって、Littler and Littler (1980), Littler and Arnold (1982) による海藻類の機能形グループ間で、単位時間あたりの光合成量や栄養塩吸収量の大小に傾向が認められたように、体内貯留に依存できる期間についても差があることが予想される (Rosenberg and Ramus, 1982; Rosenberg *et al.*, 1984)。これまでに解明された海藻類が体内に貯留した窒素で成長を継続できる期間は、グループIのアオサ、アオノリ類で10日程度 (Fujita, 1985)、グループIII~IVのオゴノリ類 (Ryther *et al.*, 1981/1982; Fujita, 1985)、ヒバマタ類 (Rosenberg *et al.*, 1984)、ホンダワラ類 (Scaffelke and Klumpp, 1998b)、ジャイアントケルプ (Gerard, 1982a) で数週間程度、コンブ類で2カ月程度 (Chapman and Craigie, 1977; Mizuta *et al.*, 1992) である。これらの結果は、手法や用いられた材料の履歴も異なり単純比較は出来ないが、前述の機能形の仮説に適合する傾向を示している。海藻類が貯留した栄養塩に依存できる期間は、栄養塩濃度が短期間に大きく変動する環境や、逆に季節変化など比較的長期の時間的スケールで変動する環境など、栄養塩供給の頻度と量に応じてその種の生存に関わるので、生態学的に極めて重要である (Fujita, 1985; Shcaffelke and Klumpp, 1998b)。

3.3. 藻体の窒素・リン含量が示す情報

前述のように海藻類が体内に貯留する栄養塩は、藻体が含有する全窒素・リン含量のうちのかなりの部分を占める場合がある。したがって、藻体が含む総窒素あるいはリン含量を測定することにより、海藻類の「栄養状態」の簡便な指標とすることが可能である。また、海藻類の栄養状態は海水中の栄養塩濃度の影響を受けるので、窒素・リン含有量は海藻類が生育する栄養塩環境の指標ともなる。藻体の窒素・リン含量は海水中の DIN, DIP 濃度と相関する (Asare and Harlin, 1983; Wheeler and North, 1981) 場合が多いが、短期的に栄養塩濃度が大きく変動するような生育地では、むしろ藻体の窒素・リン含量の方が、「履歴」と

して海藻類にとっての栄養塩環境をよりの確に反映する場合もある。

水生植物の窒素・リン含量やその相対的比率は、分類群や種によって大きく異なる (Niel, 1976; Atkinson and Smith, 1983; Duarte, 1992)。世界各地で測定された169種の水生植物の炭素・窒素・リン含量比をレビューした例 (Duarte, 1992) では、植物プランクトンの炭素・窒素・リン含量比の中央値が、その増殖に理想的な Redfield 比の106:16:1 (モル比) に近い110:16:1であったのに対し、seagrass 海草類は435:20:1, また、海藻類は、800:49:1であった。貧栄養の熱帯・亜熱帯海域で採取されたサンプルの結果を多く含むことにもよるが、海藻類は植物プランクトンや海草類と比較して窒素, リン含量ともに相対的に少なく、多くの天然の個体群が栄養塩不足の環境下にあると推測されている (Duarte, 1992)。

また、やはり9箇所の生育地から92種の海藻・

海草類の炭素・窒素・リン含量比をレビューした Atkinson and Smith (1983) は、熱帯域などの低栄養塩海域と比較的高栄養塩の海域の海藻・海草類の間に、分類群や種間の差異をマスクするレベルの窒素・リン含量比の違いを見出している。異なる生育地の個体群、場合によっては多くの種を含む群集の栄養塩環境を相対的に評価するとき、窒素・リン含量は利便性の高い指標であり、多くの生理生態学的な研究に用いられている (e.g. Lyngby, 1990)。

窒素・リン含量は同一種でも季節的に大きく変化し、栄養塩濃度の季節変化の影響の他に、海藻類がその生活史の中でどのステージにあるか、すなわち成長期にあるか、もしくは休眠期や成熟期にあるかなどで異なる (Niel, 1976)。Table 2に既往知見による海藻類の単位乾燥重量あたりの炭素, 窒素, リン含量 (% DW) の年間の変動幅を示した。一般的に、窒素, リン含量は、組織の骨格の主要成分である炭素よりも

Table 2. Seasonal ranges in carbon, nitrogen and phosphorus content (%DW) in macroalgae.
*; data were read on the original figures

Species (thallus part or sampling site)	C	N	P	Remark	Citation
Chlorophyta					
<i>Ulva rigida</i>	*21-33	*1.4-4.4	*0.06-0.33	N limitation in summer	Sfriso (1995)
<i>Codium fragile</i>		*0.6-3.5		N limitation in summer	Hanisak(1979b)
<i>Codium fragile</i>		*2.0-3.5			Asare & Harlin (1983)
<i>Cladophora aff. albida</i>		*1.2-4.0	*0.05-0.32	P limitation in summer	Birch <i>et al.</i> (1981)
Phaeophyta					
<i>Chordaria flagelliformis</i>	*32-36.5	*2.1-3.8			Probyn & Chapman (1983)
<i>Laminaria saccharina</i>		*1.0-2.3			Asare & Harlin (1983)
<i>Laminaria digitata</i> (St. Andrews)		*0.4-1.6	*0.35-0.95		Conolly & Drew (1985)
(Fifeness)		*0.2-1.0	*0.1-0.40	N and P limitation	Conolly & Drew (1985)
<i>L. saccharina</i> (St. Andrews)		*0.4-1.7	*0.2-0.55		Conolly & Drew (1985)
(Fifeness)		*0.2-1.4	*0.05-0.25	N and P limitation	Conolly & Drew (1985)
<i>Laminaria japonica</i>		*1.2-2.4			Mizuta <i>et al.</i> (1992)
<i>Macrocystis pyrifera</i> (frond)	23-28	*1.0-2.4			Wheeler & North (1981)
<i>Macrocystis integrifolia</i> (frond)	23.2-30.5	0.83-2.96			Rosell & Srivastava (1985)
<i>Nereocystis luetkeana</i> (blade)	19.8-27.9	0.93-2.91			Rosell & Srivastava (1985)
<i>Phyllariopsis purpurascens</i> (blade)	*21-32	*1.0-1.8	*0.05-0.31	P limitation in October	Flores-Moya <i>et al.</i> (1995)
<i>Undaria pinnatifida</i> (adult)		1.73-4.04	0.86-1.34	N limitation in summer	Campbell <i>et al.</i> (1999)
(juvenile)		0.89-3.17	0.35-0.79	N limitation in summer	Campbell <i>et al.</i> (1999)
<i>Fucus vesiculosus</i>		*1.0-3.0			Asare & Harlin (1983)
<i>Fucus vesiculosus</i>		*1.0-4.5	*0.17-0.54	No N and P limitation	Schramm <i>et al.</i> 1988
<i>Ascophyllum nodosum</i>		*1.1-2.6			Asare & Harlin (1983)
<i>Sargassum baccularia</i> (young)		*0.7-1.3	*0.05-0.11	N and P limitation	Schaffelke & Klumpp (1998a)
<i>S. sandei</i>	*25-28	*1.1-2.1	*0.07-0.09	N and P limitation	Hwang <i>et al.</i> (2004)
<i>S. berberifolium</i>	*17-32	*1-3.6	*0.03-0.18	N and P limitation	Hwang <i>et al.</i> (2004)
<i>S. polycystum</i>	*20-31	*1-2.7	*0.07-0.13	N and P limitation	Hwang <i>et al.</i> (2004)
<i>S. siliquosum</i>	*23-30	*0.2-1.8	*0.08-0.22	N and P limitation	Hwang <i>et al.</i> (2004)
<i>Myagropsis myagroides</i> (leaf)	*28-37	*0.9-3.3	*0.06-0.30		Yatsuya <i>et al.</i> (2008)
<i>Sargassum macrocarpum</i> (leaf)	*34-40	*0.7-3.1	*0.04-0.33		Yatsuya <i>et al.</i> (2008)
<i>S. patens</i> (leaf)	*28-34	*0.8-2.3	*0.05-0.29		Yatsuya <i>et al.</i> (2008)
<i>S. siliquastrum</i> (leaf)	*34-42	*0.9-3.7	*0.04-0.30		Yatsuya <i>et al.</i> (2008)
<i>S. piluliferum</i> (leaf)	*32-36	*1.2-2.6	*0.07-0.17		Yatsuya <i>et al.</i> (2008)
Rhodophyta					
<i>Chondrus crispus</i>		*1.7-4.8			Asare & Harlin (1983)
<i>Chondrus crispus</i>			*0.15-0.33		Chopin <i>et al.</i> (1989)
<i>Ceramium rubrum</i>		*1.0-6.0	*0.01-0.65	N and P limitation in summer	Lyngby (1990)
<i>Phycodrys rubens</i>		*3.0-5.3	*0.10-0.31	N limitation in summer	Schramm <i>et al.</i> (1988)
<i>Porphyra umbilicalis</i>	*28.5-34.5	*2.5-4.3	*0.15-0.40	P limitation in winter	Hernández <i>et al.</i> (1993a, b)

相対的な変動幅が大きく、年間に数倍のオーダーで変動する。また、同一の生育地においても、種により季節的な変動幅は大きく異なる (Asare and Harlin, 1983; 八谷ら, 2008)。窒素含量においては、褐藻類で $<1\sim 3\%$ 程度の範囲で変動するのに対し、緑藻・紅藻類では $<2\sim 4\%$ 程度の範囲で変動し、最小・最大値とも褐藻類と比較して大きい傾向がある。また、リン含量の年変動の知見はより少ないが、 $0.05\sim 1\%$ 以上の範囲で変動している (Table 2)。

このように大きく変動する窒素・リン含量を海藻類の栄養状態の指標として用いる場合、どの程度のレベルであれば足りているのか、また、不足しているのか、目安となる数値が必要である。栄養塩制限下にある植物プランクトンの細胞内の栄養素含量と増殖速度の関係は、ある含量で増殖速度が飽和する直角双曲線型のモデル (Droop のモデル) で表現出来る。同様に、海藻・海草類においても、成長が飽和する藻体内の窒素・リン含量の境界値 (critical nitrogen or phosphorus level) が存在する (Gerloff and Krombholz, 1966; Hanisak, 1979b)。Hanisak (1979b) はミル *Codium fragile* の成長率とその窒素含量の関係を調べ、窒素含量が乾重量あたり 1.9% に達するまで成長は直線的に増加するが、それ以上では成長は飽和することを明らかにした (Fig. 6)。この成長が飽和する境界より窒素含量が低い場合、藻体の成長は窒素制限を受けており、またそれ以上の場合には余剰の窒素が体内で貯留されているということになる。米国・ロードアイランド州沿岸の天然のミルの窒素含量は、夏季に成長飽和境界値を下回ることから、同時期の成長が窒素制限を受

けていると推測された (Hanisak, 1979b)。

成長に対する窒素・リン含量の飽和境界値は、一般的に栄養塩以外の要因が制限とならないような実験条件下で求められるので、単一の境界値を様々な未知の要因が作用する天然の個体群に適用する場合の問題も指摘されている (Lapointe and Duke, 1984)。前節に詳述したオゴノリ類 *Gracilaria tikvahiae* は、変動する光環境に対し、光合成色素とタンパク質の集合体である光合成ユニットの数を調節し対応している。低い光量下ではユニット数を増加させ、光合成能が最大となるように光順応を行っており、このような藻体は十分な光量下で生育した藻体よりも多くの窒素を含み (Lapointe and Duke, 1984)、境界値も高いと考えられる。また、海藻が急速に成長する時期や成熟期、休眠期などにある場合それぞれ必要とする栄養塩量も異なり、窒素・リン含量の成長飽和境界値も異なるはずである。また、アオサ類 *Ulva rigida* (Fujita *et al.*, 1989) や褐藻ナガマツモ (Probyn and Chapman, 1983) では、 $\text{NO}_3\text{-N}$ と $\text{NH}_4\text{-N}$ をそれぞれ基質とした場合には異なる成長飽和境界値が得られており、天然の個体群への適用はより複雑である。

しかし、それにも関わらず、ある種の成長における窒素・リン含量の成長飽和境界値が把握されていれば、その海藻の栄養状態や生育する栄養塩環境を推定する上で便利であることは間違いない。これまでの研究事例では、栄養塩以外の要因が制限要因となっている時期には体内貯留が形成されており、栄養塩制限は問題にならない場合がほとんどである。

これまでに、いくつかの種で窒素・リン含量の成長飽和境界値が明らかにされている (Table 3)。未だ事例は少ないものの同値は種により差があり、褐藻類に比べ緑藻類のほうが高く、また、アオサ・アオノリ類のように形態が単純で成長が速い種で高いという、Littler and Littler (1980) の機能形による分類に沿った傾向も見いだされる。多くの場合 Hanisak (1979b) と同様に、窒素・リン含量が成長飽和境界値を上回るか下回るかにより天然の個体群の栄養状態の把握が試みられており、同一生育地の異なる種間や、同一種の異なる個体群間で、栄養塩制限状態に差異があることが明らかにされている (Wheeler and Björnsäter, 1992; Schaffelke and Klumpp, 1998a; Hwang *et al.*, 2004)。

窒素・リン含量だけでなく、N/P 比により海藻が窒素制限を受けているか、リン制限を受けているか把握する試みもなされている (Björnsäter and Wheeler, 1990; Wheeler and Björnsäter, 1992) が、明らかにされた種の事例が未だ少ない。また、成長が

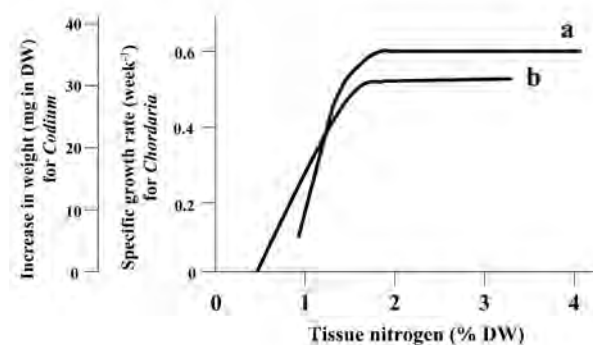


Fig. 6. Two examples of relationship between tissue nitrogen (%DW) and macroalgal growth. a; *Codium fragile* from Hanisak (1979b). Growth is indicated as increase in weight (mg in DW) during 21-day-culture. b; *Chordaria flagelliformis* under NH_4 for nitrogen source from Probyn and Chapman (1983). Growth is indicated as specific growth rate (week⁻¹).

Table 3. critical nutrient contents for growth of macroalgae

Species	taxon.	Critical tissue N (% DW)	Critical tissue P (% DW)	Citation
<i>Ulva rigida</i>	Chl. Ulvales	3.0 (under NH ₄) 2.4 (under NO ₃)	-	Fujita <i>et al.</i> (1989)
<i>U. fenestrata</i>	Chl. Ulvales	3.2	-	Björnståor & Wheeler (1990)
<i>Enteromorpha intestinalis</i>	Chl. Ulvales	2.0	0.2	O'Brien (1987)
<i>E. intestinalis</i>	Chl. Ulvales	2.5	-	Björnståor & Wheeler (1990)
<i>Cladophora albida</i>	Chl. Cladophorales	2.1	0.33	Gordon <i>et al.</i> (1981)
<i>Cladophora</i> spp.	Chl. Cladophorales	1.5	-	Wong & Clark (1976)
<i>Codium fragile</i>	Chl. Codiales	1.9	-	Hanisak (1979b)
<i>Dictyosphaeria cavernosa</i>		1	-	Larned & Stimson (1996)
<i>Chordaria flagelliformis</i>	Pha. Chordariales	1.5 (under NH ₄) 0.9 (under NO ₃)	-	Probyn & Chapman (1983)
<i>Laminaria japonica</i>	Pha. Laminariales	2.4	-	Mizuta <i>et al.</i> (1992)
<i>Pelvetiopsis limitata</i>	Pha. Fucales	1.5 (under NO ₃)	*0.35	Fujita <i>et al.</i> (1989)
		* Extrapolated from Fig. 4 in Wheeler & Björnståor (1992)		
<i>Sargassum sandei</i>	Pha. Fucales	1.38	0.16	Hwang <i>et al.</i> (2004)
<i>S. berberifolium</i>	Pha. Fucales	1.67	0.12	Hwang <i>et al.</i> (2004)
<i>S. polycystum</i>	Pha. Fucales	1.99	0.15	Hwang <i>et al.</i> (2004)
<i>S. siliculosum</i>	Pha. Fucales	2.36	0.19	Hwang <i>et al.</i> (2004)
<i>S. baccularia</i>	Pha. Fucales	0.86	0.09	Schaffelke & Klumpp (1998a)

飽和する境界値だけでなく、藻体が含有する窒素・リン量の最小レベル (subsistent level; 生存境界値) もいくつかの種類で明らかにされている。これは、藻体組織を維持するのに必要な最小限の窒素・リン含量であり、窒素の場合、褐藻のナガマツモやヒバマタ類 (Rosenberg *et al.*, 1984)、ホンダワラ類で0.3~0.8% (Hwang *et al.*, 2004)、コンブ類で1.3% (Chapman *et al.*, 1978; Mizuta *et al.*, 1992)、緑藻ミルで0.8% (Hanisak, 1979b)、シオグサ類で1.2% (Gordon *et al.*, 1981)、またリンの場合、シオグサ類 (Gordon *et al.*, 1981)、アマノリ類 (Hernández *et al.*, 1993b) やホンダワラ類 (Hwang *et al.*, 2004) など0.05% 以下の値が得られている。生存境界値についても、海藻類がどの程度の栄養塩欠乏に耐えられるのかを明らかにするために重要な指標であると考えられる。窒素・リン含量の成長飽和境界値、生存境界値とも明らかにされた種類は未だに少なく、特に我が国の海藻類についてはほとんど明らかにされていない。今後、少なくとも主要種についてはこれらの基礎的な知見を集積する必要がある。

3.4. 一次生産の「適正栄養塩」レベルについて論じた例

本報文の冒頭において述べたように、近年の瀬戸内海域の栄養塩レベルの低下に伴い、持続的な漁業生産を保障する「適正栄養塩」レベルの把握が求められている。海藻類にとっての「適正栄養塩」レベルとは、まず水中の DIN や DIP が制限要因とならず、最大の

成長や光合成が見られる濃度レベルである、と定義できるであろう。実際に、天然の生育地でどのくらいの栄養塩濃度が必要か、科学的に解明された例は少ないと思われる。しかし、海藻類の成長または光合成が飽和する栄養塩濃度については、いくつかの種類で実験的に明らかにされている。Table 4に、既往文献における上記の定義による栄養塩濃度を示した。それぞれの実験は異なる手法で行われているので、その結果の正確な比較は困難である。しかし、大まかな分類群ごとの傾向は見出すことが出来る。

コンブ類やホンダワラ類など、大型褐藻類で成長が飽和する栄養塩濃度は種によりばらつきは認められるものの、おおよそ DIN で 4~15 μ M (生育地で求められた *Macrocystis* の値は除く)、DIP で 0.25~0.75 μ M である (Table 4)。特に「適正」DIP については知見が少なく、低栄養塩環境に適応した熱帯・亜熱帯域のホンダワラ類についてのみの値であるので過小評価の可能性はある。しかし、これらの適正栄養塩濃度の範囲は、第2章でレビューした温帯海域の比較的栄養塩濃度の高い時期の値 (Table 1) とほぼ等しい。ヒバマタ類 *Fucus spiralis* (Topinka and Robbins, 1976) の例では、実験で 5 μ M および 35 μ M の2条件の DIN 濃度しか設定されていないが、成長は 35 μ M の方が良好であり、他の褐藻類に比較して適正濃度が高い。前節までに述べたように、潮間帯に生育するヒバマタ類はその生育環境の特殊性から、他の漸深帯に生育する海藻類とは異なる性質を有しているのかもしれない。最適 DIN 濃度が 1.5~2.0 μ M と低いジャイアントケルプ *Macrocystis pyrifera* (Zimmerman

Table 4. Suitable nutrient concentrations under which the maximum growth or photosynthesis is attained

	DIN	DIP	Measurement	Methods	Citation
Chlorophyta					
<i>Ulva lactuca</i>	43	19	photosynthesis	continuous flow culture	Waite & Mitchell (1972)
<i>Codium fragile</i>	68 (NO ₃)	-	growth	batch culture	Hanisak (1979b)
<i>Cladophora albida</i>	28.6	6.5	growth	batch culture	Gordon <i>et al.</i> (1981)
<i>Dictyosphaeria cavernosa</i>	17	-	growth	continuous flow culture	Lamed & Stimson (1996)
Phaeophyta					
<i>Chordaria flagelliformis</i>	3-5	-	growth	continuous flow culture	Probyn & Chapman (1983)
<i>Laminaria saccharina</i>	5-10 (NO ₃)	-	growth	continuous flow culture	Wheeler & Weidner (1983)
<i>Laminaria saccharina</i>	10 (NO ₃)	-	growth, photosynthesis	continuous flow culture	Chapman <i>et al.</i> (1978)
<i>L. religiosa</i> (gametophyte)	6 (NO ₃)	-	growth	batch culture	Kawai <i>et al.</i> (2004)
<i>Macrocystis pyrifera</i>	1.5-2.0 (NO ₃)	-	growth	field observation	Zimmerman & Kremer (1986)
<i>Fucus spiralis</i>	35 (NO ₃ or NH ₄)	-	growth	batch culture	Topinka & Robbins (1976)
<i>Sargassum sandei</i>	12 (NO ₃ +NH ₄)	0.6	growth	continuous flow culture	Hwang <i>et al.</i> (2004)
<i>S. berberifolium</i>	15 (NO ₃ +NH ₄)	0.75	growth	continuous flow culture	Hwang <i>et al.</i> (2004)
<i>S. polycystum</i>	6 (NO ₃ +NH ₄)	0.3	growth	continuous flow culture	Hwang <i>et al.</i> (2004)
<i>S. siliquosum</i>	9 (NO ₃ +NH ₄)	0.3	growth	continuous flow culture	Hwang <i>et al.</i> (2004)
<i>S. baccularia</i>	2-4 (NH ₄)	0.25-0.45	growth	continuous flow culture	Schaffelke & Klumpp (1998a)
Rhodophyta					
<i>Gracilaria foliifera</i>	5.3-5.5	-	growth	continuous flow culture	DeBoer <i>et al.</i> (1978)
<i>Neogardhiella baileyi</i>	5.3	-	growth	continuous flow culture	DeBoer <i>et al.</i> (1978)

and Kremer, 1986) の例は、生育地 (カリフォルニア・Santa Catalina Is.) において、Monod の直角双曲線モデルで表現できた海水中の NO₃-N 濃度と藻体の成長の関係から、成長が飽和する濃度として求められたものである。

緑藻類については、成長が飽和する DIN 濃度は 17~63 μM, DIP 濃度は 6.5~19 μM と、褐藻類と比較して高い傾向があった。アオサ類やミルでは特に高く、やはり第 2 章でレビューしたように、富栄養化が進行した環境はこれらのグリーンタイドの原因となる海藻類に有利であることを裏付けている。紅藻オゴノリ類 *Gracilaria foliifera* と *Neogardhiella baileyi* について、窒素源と成長の関係を調べた DeBoer ら (1978) の論文では、藻体による吸収を受けた後の栄養塩濃度と成長の関係を図示している。それによると、両種の成長が飽和する DIN 濃度はそれぞれ 1.5 および 0.7 μM 程度とされているが、供給された DIN (NO₃-N+NH₄-N) 濃度はいずれも 5.3~5.5 μM 程度である。Table 4 には供給時の DIN 濃度を示した。

一般的に、実験室内で成長と栄養塩濃度との関係を調べるとき、光や温度、流動など他の諸要因については十分な条件を与える。したがって、これらの実験の結果から、複数の環境要因が大きく変動し、時には制限要因となる天然の生育地の「適正栄養塩」を論じることが困難なのは言うまでもない。例えば、実験条件下のコンブ類 *Laminaria saccharina* の成長は、5~10 μM の NO₃-N 濃度で飽和し、窒素の体内貯留は 20 μM 以上で形成される (Chapman *et al.*, 1978 ;

Wheeler and Weidner, 1983)。しかし、生育地の St. Margaret Bay では、冬季の 6~7 μM の NO₃-N 濃度下で貯留が形成されている。これは、生育地では冬季に栄養塩制限が解除され藻体は急速に成長するが、実際は低い光量や水温などが光合成の制限要因となって、炭素と窒素の同化速度に差が出た結果、窒素貯留が形成されるものと考えられる (Chapman *et al.*, 1978)。他要因が制限要因とはならない実験下で把握された適正栄養塩レベルは、生育現場における適正栄養塩レベルと比較して過大評価気味であると考えられる。

カリフォルニア沿岸のジャイアントケルブ *Macrocystis pyrifera* では、NO₃-N の吸収モデルから藻体の成長の維持に必要な現場海域での NO₃-N 濃度が算出されている (Gerard, 1982c)。同地では、湧昇や陸水流入の時期を除き、NO₃-N 濃度はしばしば 1 μM 以下となり低いが、天然の個体群は 4% / 日程度の成長率を示す。藻体内には窒素貯留も形成されていることから窒素制限は起こっていないと考えられ、光など他要因が成長の制限要因となっていること、他、NH₄-N の効率的な活用の可能性が考えられている。モデルからの見積もりでは、2 μM 程度の NO₃-N のみで十分この成長率を支えることが出来るとされている (Gerard, 1982c)。この値は、分類上近いコンブ類において実験室内で求められた成長が飽和する NO₃-N 濃度 (5~10 μM) より低く、天然個体群の成長データから求められた成長飽和濃度 1.5~2.0 μM (Zimmerman and Kremer, 1986) にほぼ等しい

(Table 4)。

第4章 瀬戸内海の藻場の栄養塩環境とその相対評価

これまでに、世界の各海域の様々な海藻類の生育地の栄養塩環境について既往知見をレビューした。また、海藻類による栄養塩の吸収や貯留に関する既往知見、さらには、海藻類の“栄養状態”を判断する上での藻体の窒素・リン含量の有効性について整理した。ここでは、これらの情報をもとに、これまで我々の研究所が主には広島湾で取得した栄養塩のモニタリングデータ、また、藻場海藻の窒素・リン含量に関するデータを整理し、瀬戸内海の藻場の栄養塩環境の相対的な評価を行った。

4.1. 既往資料における瀬戸内海・広島湾の栄養塩環境と藻場分布

広島湾は、水産庁の海域区分では安芸灘に含まれるが、本論では環境省の海域区分に準じた寺脇ら(2002)、内村ら(2003)に従い、広島県・倉橋島と山口県・屋代島、および本州側の海岸線に囲まれた海域を広島湾とする(Fig. 7)。広島湾では、厳島と西能美島の間にある那沙美瀬戸を境界に北部と南部では海況特性が大きく異なることが明らかになっており、北部海域は閉

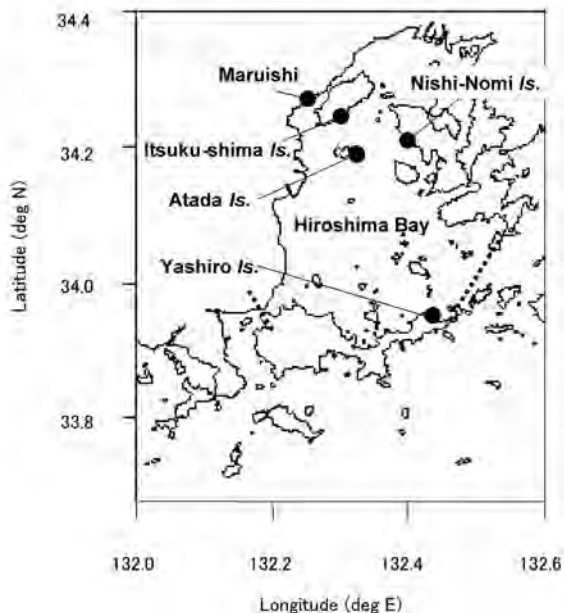


Fig. 7. Monitoring sites of nutrient in seawater (Maruishi, Itsuku-shima- and Yashiro-jima Is.) and sampling sites of macroalgae (Maruishi, Nishi-Nomi-jima-, Atada-jima- and Yashiro-jima Is.).

鎖性が強く湾奥に流入する太田川の影響を強く受け、また、南部海域は湾口部を通じて隣接する安芸灘、伊予灘との海水交換の影響を強く受けている(橋本ら, 1994; 山本ら, 2002)。

浅海定線調査によると、1973~2002年の広島湾の栄養塩濃度の年平均値は、DINで表層 $5.67 \mu\text{M}$ 、底層 $5.60 \mu\text{M}$ で、瀬戸内海の中では表層は大阪湾に次いで、また、底層は大阪湾、播磨灘に次いで高い。また、DIP濃度は表層 $0.33 \mu\text{M}$ 、底層 $0.51 \mu\text{M}$ で表層は大阪湾、播磨灘に、底層は大阪湾に次いで高い(独立行政法人水産総合研究センター瀬戸内海区水産研究所, 2005)。大阪湾が突出しているものの、広島湾の栄養塩レベルは瀬戸内海の平均より上であり、DIN、DIPとも最も低い周防灘の2~3倍の濃度である。ただし、浅海定線調査における広島湾の調査点は、全て広島県側、すなわち阿多田島より湾奥側にあり、太田川をはじめとする河川流入の影響が大きいものと考えられる。

一方、藻場については、長期的な変遷を詳細に追跡できる資料は存在しない。わずかに1960年、1966年のアマモ場の分布(内海区水産研究所資源部, 1967)や、1971年のアマモ場・ガラモ場の分布(南西海区水産研究所, 1974)、また、1978年、1989~1990年に実施された環境庁(現環境省)の第2回、第4回自然環境保全基礎調査のタイプ別の藻場分布に関する報告(環境庁自然保護局・助海中公園センター, 1994)があるのみである。

第4回自然環境保全基礎調査の結果では、1989~1990年時点で、上述の定義における広島湾にはアマモ場254ha、ガラモ場171haが存在したが、そのうちそれぞれ67、87%が岩国市や屋代島、倉橋島南岸などを主にした湾中央域から湾口域にかけて存在していた(寺脇ら, 2002; 内村ら, 2003)。特に、ガラモ場をはじめとする岩礁性藻場は湾口に近い島嶼部に多かった。

広島湾における、岩礁性藻場の植生の特徴とその分布様式については寺脇ら(2001)にまとめられている。すなわち、湾の最奥域から厳島にかけては、砂泥質の海底が卓越することもあり、緑藻アオサ *Ulva pertusa* や紅藻のマクサ *Gelidium elegans* が潮間帯から漸深帯上部に優占する。特に、厳島から湾の奥域にかけては、1990年代にアオサ類の大増殖(グリーンタイド)が社会問題となった(Uchimura *et al.*, 2004)。湾奥域の局所に限定すれば、アオサ類はアマモ場・ガラモ場をしのぐ現存量・年間生産量を有していると見積もられている。一方、湾中央域の阿多田島から湾口域の屋代島にかけては、深所まで岩礁が続く場所が増え、ヒジキ *Sargassum fusiforme*、1年生ホン

ダワラ類のアカモク *S. horneri*, 多年生ホンダワラ類のノコギリモク *S. macrocarpum* などのホンダワラ類（ガラモ）が、潮間帯から水深5m付近まで帯状に群落を作り、さらにそれより深所にはアラメ *Eisenia bicyclis* と近縁のクロメ *Ecklonia kurome* が10mを越える水深まで優占する。広島湾全体では砂泥域に群落を作るアマモ *Z. marina* によるアマモ場の面積が最も大きい、ホンダワラ類の単位面積当たりの現存量・生産量が際だって大きい、藻場全体の年間生産量における貢献度はガラモ場が最も大きい（寺脇ら, 2002; 内村ら, 2003）。

4.2. 広島湾の藻場周辺の栄養塩環境

広島湾の湾奥から湾口にかけて、3カ所（廿日市市丸石、厳島、屋代島）の藻場周辺で観測した栄養塩濃度の季節変化を Fig. 8 および Fig. 9 に示す。丸石では1999年11月から2006年2月までほぼ2週間から1カ月間隔で、また、厳島と屋代島では2002年1月から2003年3月まで各月、その後2004年2月まで2カ月に1回の頻度で表層海水を採水し、栄養塩自動分析装置 TRAACS2000（ブラン・ルーベ社製）で分析した。

湾最奥域の丸石（Fig. 8）では、観測期間に DIN が 0.74~18.96 μM の範囲で変動し、観測期間を通じた平均は6.04 μM であった（Fig. 8）。また、DIN における $\text{NH}_4\text{-N}$ の占める割合は平均で32.5%であった。一方、DIP は0.04~1.30 μM の範囲で変動し、観測期間を通じた平均は0.45 μM であった（Fig. 8）。DIN, DIP とも春季から夏季に比較的低く、9月以降上昇し、冬季にかけて比較的長期間高レベルで維持される季節変化が見られた。春季から夏季の低レベル期には、DIN で2 μM 以下、DIP で0.2 μM 以下になるが、明らかに降雨の影響と思われるパルスが見られ、特に DIN は頻繁に10 μM 以上に達した（Fig. 8）。また、特に DIP で顕著であるが、1999年以降秋季からの濃度の上昇のタイミングが年々遅れるとともに、ピークのレベルも徐々に低下していく傾向が見られた。この秋季から冬季の栄養塩レベルの低下の原因については不明であり、また、観測期間も短いために統計的な解析は不可能であった。

一方、厳島および湾口部の屋代島（Fig. 9）の藻場周辺の栄養塩濃度は、同じような季節変化を示すものの、総じて湾最奥域の丸石に比較しかなり低かった（Fig. 9）。厳島の DIN の変動範囲は0.14~6.05 μM 、平均で1.99 μM であり、 $\text{NH}_4\text{-N}$ の占める割合は平均で25.6%、DIP の変動範囲は0.04~0.63 μM で、平均で0.25 μM であった（Fig. 9）。また、屋代島の DIN

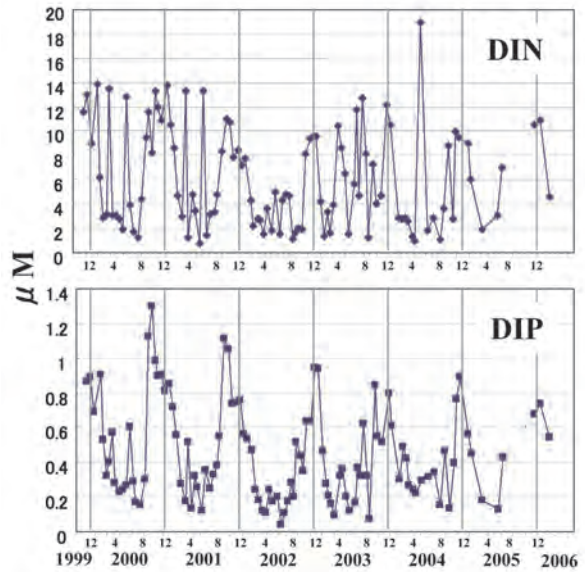


Fig. 8. Change in nutrient concentration in seawater at Maruishi (Hatsuka-ichi, Hiroshima) from 1999 to 2006.

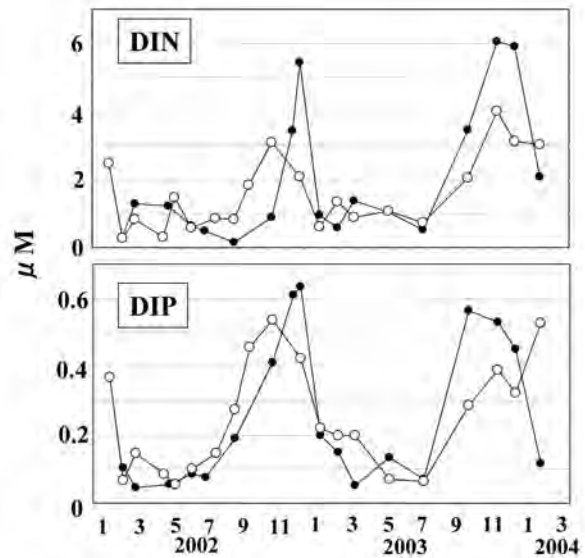


Fig. 9. Change in nutrient concentration in seawater at Itsuku-shima Is. (●) and Yashiro-jima Is. (○) from 2002 to 2004.

の変動範囲は0.26~4.01 μM 、平均で1.57 μM であり、 $\text{NH}_4\text{-N}$ の占める割合は平均で28.9%、また、DIP の変動範囲は0.05~0.53 μM で、平均で0.25 μM であった（Fig. 9）。観測の頻度の問題もあるが、広島湾の最奥域からそれほど距離が離れていない厳島で、すでに春季から夏季の河川水の流入による顕著なパルスは確認できなかった。また、DIP 濃度は、厳島と湾口部の屋

代島の藻場でほぼ同レベルであった。

これらの結果を浅海定線の調査結果（独立行政法人水産総合研究センター瀬戸内海区水産研究所，2005）と比較すると，湾奥域（丸石）の藻場の栄養塩濃度は同報告書の広島湾のレベルとほぼ同様なのに対し，厳島より外側の湾中央～湾口域では栄養塩濃度は大幅に低下し，伊予灘などに近いレベルになっている。湾奥域に限れば，その栄養塩レベルの季節変動の範囲は，第2章で概観した亜寒帯・温帯域の比較的栄養塩が豊富な海域に匹敵するが，湾中央～湾口域にかけては，他海域と比較しても必ずしも高いものではない。前述のように広島湾の岩礁性藻場のほとんどは湾中央から湾口域に分布しており，相対的に栄養塩の少ない環境下にあるといえる。

4.3. 窒素・リン含量に見る広島湾の海藻類の栄養状態

それでは，実際に広島湾の藻場を構成する海藻類はどのような栄養状態にあるのか？湾内で採集された主要な海藻類の体中の窒素・リン含量と，前章までに

整理した他海域の海藻の窒素・リン含量の既往知見とを比較した。比較に供した海藻類は，広島湾奥域の廿日市市丸石の人工護岸に着生するアナアオサ，および広島湾中央から湾口域の阿多田島，西能美島，屋代島のガラモ場の海藻類である。

アナアオサについては，1999年11月から2001年11月までほぼ毎月1回現存量調査を行った際（Uchimura *et al.*, 2004）乾燥保存した藻体について，CHNコーダーMT-5（YANACO社製）で藻体内窒素含量を分析した。また，ガラモ場の海藻については，2006年12月及び2007年1月に，上述の3島で採集したホンダワラ類およびその下草として生育していた計18種44株（Table 5）の海藻を乾燥粉末化し，元素分析計Flash EA1112（Thermo社製）で炭素・窒素含量を，またペルオキシニ硫酸カリウム酸化法を改変した手法（Wheeler and Björnstaör, 1992）でリン含量を分析した。ガラモ場の海藻については冬季1回の分析のみであるが，サンプリングを行った12月から1月は多くの藻場の海藻の成長期にあたる。特にホンダワラ類については，成長期を経て冬季の終わりから春季にかけて現存量は年間最大となって成熟し，1年生種のアカモ

Table 5. Carbon, nitrogen and phosphorus contents of each macroalgal species in *Sargassum* beds in Hiroshima Bay. At; Atada-jima Is., No; Nishi-nomi-jima Is., Ya; Yashiro-jima Is.

Species	Phyllum	Site	n	Mean contents (% DW)		
				C	N	P
Fucales						
<i>Myagropsis myagroides</i>	Pha.	Ya	3	30.50	2.80	0.35
<i>Sargassum fusiforme</i>	Pha.	At, No	2	28.68	2.28	0.28
<i>S. macrocarpum</i>	Pha.	At, No	2	35.58	2.90	0.30
<i>S. horneri</i>	Pha.	At, No, Ya	8	33.18	3.68	0.37
<i>S. micracanthum</i>	Pha.	Ya	1	34.64	2.40	0.20
<i>S. muticum</i>	Pha.	Ya	2	34.17	3.61	0.35
<i>S. piluriferum</i>	Pha.	At, No, Ya	6	30.86	2.71	0.20
<i>S. patens</i>	Pha.	At, No, Ya	4	32.05	2.79	0.19
<i>S. thunbergii</i>	Pha.	At	1	31.78	3.03	0.21
Other seaweeds						
<i>Amphiroa zonata</i>	Rho.	No	1	15.23	0.93	0.12
<i>Gelidium elegans</i>	Rho.	Ya	2	36.04	3.24	0.22
<i>Chondracanthus teedii</i>	Rho.	Ya	1	28.96	2.43	0.23
<i>Chondrus ocellatus</i>	Rho.	No	1	30.42	2.15	0.22
<i>Gracilaria incurvata</i>	Rho.	At, No, Ya	3	27.50	3.02	0.27
<i>G. textorii</i>	Rho.	Ya	1	28.24	3.29	0.25
<i>Padina arborescens</i>	Pha.	At, No, Ya	4	25.38	2.45	0.21
<i>Undaria pinnatifida</i>	Pha.	Ya	1	30.33	3.11	0.26
<i>Ecklonia kurome</i>	Pha.	Ya	1	30.74	2.44	0.21

クは藻体全体が、また、多年生種は主枝の部分が夏までに流失する。したがって、12~1月の栄養塩環境は、広島湾のガラモ場の一次生産において極めて重要であると考えられる。

アナオサの窒素含量の季節変化を現存量の季節変化 (Uchimura *et al.*, 2004) とともに Fig. 10 に示す。人工護岸等に着生するアナオサは、10月以降秋季に新芽が出現して少しずつ成長し、5月から7月に年間最大の現存量になる。その後急速な流失が進み、夏季8月以降はほとんど流失してしまう。この現存量の年間サイクルに合わせ、窒素含量も秋季~冬季は比較的高く、現存量が年間最大値に達し減少に転じる春季~夏季には低下するという、不明瞭ではあるが水中の栄養塩濃度の変動にはほぼ符合した季節変化を示した (Fig. 8, 10)。2000~2001年のシーズンは、藻体の窒素含量が前年に比して高いにも関わらず、現存量の増加は低かった。これは栄養塩 (少なくとも窒素) 以外の要因が制限要因となっていたのだろう。Fig. 10には、比較のために Table 3 で示した他海域の海藻の窒素含量の成長飽和境界値も示した。破線 a はアオサ類 2 種の 3 つの値の平均値 2.9, 破線 b は熱帯性種のキッコウグサ *Dictyosphaeria cavernosa* を除く緑藻の平均値 2.3 である。どちらの基準をとっても、アオサの現存量が増加の途中にある 3 月以降、広島湾のアオサ藻体中の窒素含量はこれらの既往知見による成長飽和境界値を大幅に下回っている。前節で述べたように広島湾奥域では、瀬戸内海の他海域や湾内の他の場所と比較して栄養塩濃度が高い。しかし、そのレベルは、第 2 章で概観したグリーンタイドが起こっている他海域に比べ必ずしも高くはなく、また、春季以降、降雨時のパルス的な供給を除き栄養塩濃度は大幅に低下する。3 月以降は水温が上昇に転じ、日射量も増加するが、Fig. 10 を見る限り、アオサには比較的強度の栄養塩制限 (特に窒素) が起こっており、必ずしもその潜在的な生産力を発揮できていない可能性がある。

ガラモ場の海藻種ごとの CNP 含量を Table 5 に示

した。ジョロモク *Myagropsis myagroides* も含むホンダワラ類 (Fucales) では、C・N・P 含量はそれぞれ 28.7~35.6%, 2.3~3.7%, 0.19~0.37% の範囲にあった。藻体成分が特殊な有節石灰藻 (Niel, 1976; 吉田ら, 2001) のウスカワカニノテ *Amphiroa zonata* を除いた他の海藻類の C・N・P 含量は、それぞれ 25.4~36.0%, 2.2~3.3%, 0.21~0.27% の範囲であった。ホンダワラ類の C・N・P 含量について、調査地間で比較したところ (Table 6), 西能美島のホンダワラ類は窒素・リン含量とも若干低い傾向にあったが、調査地間で有意な差異は認められなかった。ホンダワラ類のアカモクとマメタワラについて種間比較をしたところ、窒素、リン含量に有意な差 (t 検定, $p < 0.05$) が見られたので、本調査の地理的範囲では種間の差の方が大きいものと考えられた。広島湾の海藻類の CNP の比率 (モル比) の平均は 348 : 28 : 1 (Table 6) であり, Atkinson and Smith (1983) の海藻類の値だけの平均値 660 : 38 : 1, Duarte (1992) の大型藻類の平均値 800 : 49 : 1 と比較し低かった。すなわち、これ

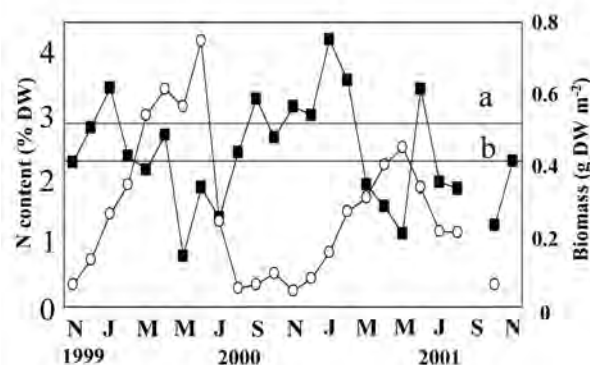


Fig. 10. Seasonal changes in tissue N content (■) and biomass (○; from Uchimura *et al.* 2004) of *Ulva pertusa* at Maruishi (Hatsuka-ichi, Hiroshima). Line A indicates mean critical tissue N for growth (2.9) of 2 *Ulva* species and Line B indicates mean critical N (2.3) of all Chlorophyta except for *D. cavernosa* in Table 3.

Table 6. Mean tissue CNP contents and ratio in macroalgae at 3 sites in Hiroshima Bay

	Tissue C (%DW)	Tissue N (%DW)	Tissue P (%DW)	C/N	C/P	N/P
Fucales						
Atada Is.	32.14 ± 1.80	3.11 ± 0.57	0.30 ± 0.09	12.4 ± 2.3	309.4 ± 111.4	24.5 ± 5.5
Nomi Is.	30.51 ± 2.38	2.77 ± 0.66	0.26 ± 0.09	13.3 ± 2.7	340.5 ± 118.1	25.4 ± 6.4
Yashiro Is.	33.47 ± 3.30	2.99 ± 0.60	0.30 ± 0.07	13.5 ± 3.1	312.7 ± 94.4	23.1 ± 4.2
Total						
Fucales	32.36 ± 2.81	2.99 ± 0.59	0.29 ± 0.08	13.1 ± 2.7	317.5 ± 102.5	24.1 ± 5.1
All seaweed	30.12 ± 5.87	2.85 ± 0.53	0.23 ± 0.05	12.5 ± 2.1	348.1 ± 106.6	27.7 ± 6.1

らの報告と比較して、窒素、リン含量の双方が相対的に高いものと考えられた。

さらに、絶対量を評価するために、サンプルの窒素・リン含量のそれぞれについてNP比（モル比）を横軸にとってプロットし、既往知見の窒素・リンの成長飽和境界値との比較から窒素制限・リン制限の判定を試みた（Fig. 11）。窒素含量については、Table 3 に示した全ての海藻類の成長飽和境界値の平均（Fig. 11中の破線 a : 1.9）、およびホンダワラ類が含まれるヒバマタ目（Fuciales）の6種の成長飽和境界値の平均（同じく Fig. 11中の破線 b : 1.6）と比較した。リンについても全種の成長飽和境界値の平均（破線 c : 0.20）、およびヒバマタ目6種の成長飽和境界値の平均（破線 d : 0.18）と比較した。

窒素含量については、石灰藻ウスカワカニノテ *A. zonata* を除きほぼ全てのサンプルで既存知見の成長境界値を超えた（Fig. 11）。リン含量については、ホンダワラ類ではヤツマタモク *Sargassum patens*、マメタワラ *S. piluliferum* などの数個体で、また、ウミウチワ *Padina arborescens*、マクサ *G. elegans*、ウスカワカニノテ *A. zonata* などで下回った。リン含量が破線 c を下回ったのは測定した全サンプルの18%であり、前述のようにヤツマタモクやマメタワラは、他種と比較して窒素・リン含量が低い特性があること、また、マクサのリン含量は個体差が大きいことから、これらの種において強度のリン制限が起こっている可能性は低いと考えた。

同じく Fig. 11中に 米国沿岸の海藻の藻体中の NP 比を記した。太平洋北西岸、大西洋北東岸に生育する海藻類の平均 NP 比は 15 ± 5 、また、大西洋亜熱帯海域に生育する海藻類の平均 NP 比は 43 ± 20 である（Wheeler and Björnstör, 1992）。一方、広島湾のガラモ場の海藻の平均 NP 比はホンダワラ類の平均で 24.1 ± 5.1 、全ての海藻の平均で 27.7 ± 6.1 であり、両海域の間であった。Wheeler and Björnstör(1992)は、NP 比 <12 で窒素制限、NP >17 でリン制限としており、これに従うと広島湾の海藻類は亜熱帯海域ほどではないが、リン制限下にある。しかし、Wheeler and Björnstör (1992) の NP 比による栄養状態の判断は、緑藻のアオサ、アオノリ、褐藻 *Pelvetia* のわずか3種を用いて実験的に求められたものであること、この3種間でも大きく NP 比が異なること、また、栄養塩制限が起こっていないと判断された前出の大西洋北西岸の海藻類は、平均窒素・リン含量自体がそれぞれ1.04, 0.15と広島湾の海藻の平均値を大きく下回っていることなどから必ずしも広島湾の海藻類に適用するのは適当ではないと考えた。総じて、冬季には広島湾のガラ

モ場の海藻には豊富に窒素・リンが含まれており、少なくとも成長期に強度の栄養塩制限は起こっていないと判断した。

しかし、クロメ *E. kurome* や多年生ホンダワラ類、マクサなどの多年生小型海藻については、春季以降の栄養塩環境についても評価する必要がある。吉田ら（2001）は、広島湾の海藻について、春季（4月）、夏季（7月）にも炭素・窒素含量を調べている。それによると、それぞれの季節の窒素含量は、アナアオサで0.64, 1.97, フサイワズタ2.82, 2.62, マクサ2.32, 2.19, ヒジキ（葉および気胞）3.89, 2.07, ノコギリモク（葉）1.71, 1.59, クロメ（葉）0.95~1.82, 0.88~2.15であった。クロメについては場所による違いが極めて大きい、これらの値を見る限り、アナアオサを除き強度の窒素制限を示唆する値は少なく、深刻な栄養塩制限下にあるとは考えにくい。周年を通じた藻場の海藻の栄養状態の調査は今後の課題であり、栄養塩を含む環

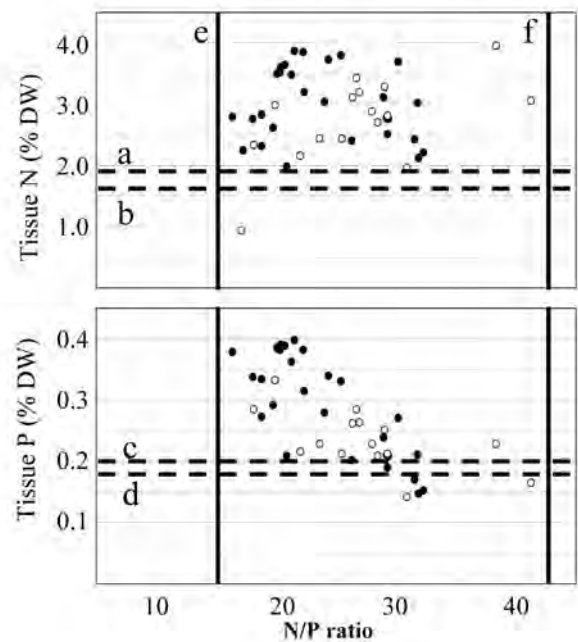


Fig. 11. Tissue N and P contents of macroalgae in *Sargassum* beds in Hiroshima Bay. ● ; Fuciales, ○ ; other species. Dashed lines indicate critical tissue N and P levels in Table 3, a; mean critical N of all species (1.9), b; mean critical N of 6 Fuciales species (1.6), c; mean critical P of all species (0.20), d; mean critical P of 6 Fuciales species (0.18). Vertical lines indicates mean NP ratio of Atlantic and Pacific temperate macroalgae (e) and sub-tropical macroalgae (f) by Wheeler and Björnstör (1992).

境、植生のモニタリングを継続して行っていくことが必要である。

第5章 今後の課題

高度経済成長時代の瀬戸内海では、アマモ場をはじめとする藻場の消失とともに、1970年代に大分県沿岸や山口湾などの周防灘でアオサ類によるグリーンタイドが起こるようになり (Uno *et al.*, 1983), 沿岸開発・富栄養化の影響が顕在化した。広島湾でグリーンタイドが大きな社会問題化となったのは1990年代に入ってからであり (Uchimura *et al.*, 2004), 富栄養化が最も進行した時期と時間的なずれがある。したがって広島湾のグリーンタイドの発生については、他の何らかの要因が引き金になっている可能性もあるが、本報告でレビューしたようにアオサ類の増殖には高レベルの栄養塩濃度が必要条件であることは言うまでもない。近年、周防灘のアオサ類は減少し、また2000年代に入ってから広島湾のグリーンタイドも収束傾向にあり (吉田, 未発表), やはり高度経済成長時代の海域の肥沃化を背景として発展してきたノリ養殖における生産量の時間的な推移と合致している。ノリとアオサは、一方は産業上重要種、一方は害藻であり、その社会的な価値は全く異なるが、ともに成長が早く高栄養塩要求性という共通した特性を有している。近年の瀬戸内海の栄養塩濃度は、このような特性を有する海藻の高密度の増養殖には不適なレベルになりつつあると考えられる。

一方、大型の海藻・海草類による藻場はアマモ場を中心に近年回復の兆しが見られる海域もある (鈴木, 2006)。本報文中で論じてきたように、広島湾全体の栄養塩レベルは他海域と比較しても必ずしも高いものではないが、ホンダワラ類をはじめとする海藻類にとって栄養塩が大幅に不足しているという状況では無い。少なくとも現在の広島湾については瀬戸内海の栄養塩濃度は、藻場の海藻類の一次生産にとって十分適正レベルの範囲内にあると考えられる。むしろ、植物プランクトンや付着珪藻など葉上微細藻類の増加が海藻類の成長を妨げる場合があり (吉田ら, 2008), 今後栄養塩レベルの低下がより栄養要求性の高いこれらの微細藻類の増殖を抑え、海藻類の一次生産に有利に作用する可能性もある。

瀬戸内海ではノリ・ワカメなどの海藻類の養殖だけでなく、プランクトンによる高い低次生産を利用したカキ養殖やカタクチイワシなどの浮魚漁業、底生生物を対象とする小型底引き網漁業などが盛んであり、また、個々の経営体は小規模ながら多様な魚種を漁獲

対象とした藻場周辺を漁場とする漁業も存在する (林ら, 1965)。これらの多様な漁業ではそれぞれの生産の基礎となる一次生産者が異なっており、望ましい栄養塩環境についても若干相違があるものと考えられる。最後に、今後も瀬戸内海においてこれらの多様な漁業が共存していくためにどのような環境を維持すべきか、一次生産の観点から取り組むべき研究課題について述べる。

まず、それぞれの一次生産者の漁業生産における機能を定量的に評価し、それぞれで維持すべき一次生産のレベルを明らかにすることが必要である。特に藻場は水産生物の育成に極めて重要とされているが、その漁業生産における寄与の定量評価は進んでいない。藻場の寄与の形態は、海藻類が直接餌料として利用される場合や、その物理構造により水産生物に住み場や逃避場、産卵場を提供する場合など極めて多様である。また、藻場に依存する多くの水産生物も藻場には常在せず、生活史の一時期のみ何らかの形で活用しているものが多い。水産生物の育成において藻場が関わる諸々のプロセスを解明し、漁業生産の中に潜在する藻場の寄与を定量化することを通じて、維持すべき藻場の生産力・規模を明らかにすることが必要である。また、近年、安定同位体を用いた手法により葉上や底生性の付着微細藻類の餌料としての重要性が示唆されている (高井ら, 2003)。しかし、付着微細藻類の年間生産量や水産生物による利用機構等については海藻・植物プランクトンと比較して不明な点が多く、今後その生態的な役割と漁業生産における寄与を解明していく必要がある。

次に、栄養塩濃度をはじめとする様々な環境要因を組み込んだそれぞれの一次生産者による生産力モデルの構築が必要である。このようなモデルにより、対象となる一次生産者の生産力の維持に望ましい環境条件を明らかにし、今後予想される沿岸域の環境変動にともなう一次生産力の変化を予測することが可能となる。さらに、海藻類と植物プランクトン、付着珪藻などの葉上微細藻類では、栄養塩や光など成長・増殖に必要な資源において競合関係にあり、一方の生産力の増加は他方の生産力の減少に繋がることもあると考えられる。一次生産者間の相互作用についてもその動態をモデル化し、上述した個々の生産者の機能も考慮しつつ、漁業生産において適正な一次生産の「量的バランス」について解明することが必要である。

近年、瀬戸内海では漁獲量の低迷とあいまって、総量規制に見られるこれまでの一律な環境保全ではなく、海域の利用目的に応じた栄養塩レベルの策定など、生物生産の向上と両立したより柔軟な環境保全のあ

り方が求められるようになった(多田, 2008; 山崎 2008)。瀬戸内海は複数の灘に分かれており, それぞれの環境特性に応じた多様な水産業が成立している。それぞれの海域においてどのような漁業を軸として水産業を振興させていくのか明確な行政的ビジョンが示されることが必要であり, 研究サイドはそのために維持すべき海洋環境について明確に示す必要がある。また, 引き続き, 栄養塩, 藻場の分布, 海域の生産力などについてきめ細かいモニタリングを継続すること, そのための体制を維持・強化していくことが不可欠である。

謝 辞

本研究は平成18年度運営費交付金プロジェクト研究「内湾域の水産業に対する適正栄養塩レベルの現状把握と適正資源管理手法の開発」の一環として実施した。本報文の取りまとめにあたり, 最後まで御鞭撻いただいた(独)水産総合研究センター養殖研究所の山崎誠生産システム研究部長に御礼申し上げます。また, 海藻による栄養塩吸収と海水流動の関係については, 同センター水産工学研究所の川俣茂博士に御教授いただいた。ここに御礼申し上げます。

文 献

- Anderson, M. R., Cardinal, A., and Larochele, J., 1981: An alternate growth pattern for *Laminaria longicuris*. *J. Phycol.*, **17**, 405-411.
- Asare, S. O. and Harlin, M. M., 1983: Seasonal fluctuations in tissue nitrogen for five species of perennial macroalgae in Rhode Island Sound. *J. Phycol.*, **19**, 254-257.
- Atkinson, M. J. and Smith, S. V., 1983: C:N:P ratios of benthic marine plants. *Limnol. Oceanogr.*, **28**, 568-574.
- Birch, P. B., Gordon D.M., and McComb, A.J., 1981: Nitrogen and phosphorus nutrition of *Cladophora* in the Peel-Harvey estuarine system, western Australia. *Bot. Mar.*, **24**, 381-387.
- Bird, K. T., 1976: Simultaneous assimilation of ammonium and nitrate by *Gelidium nudifrons* (Gelidiales: Rhodophyta). *J. Phycol.*, **12**, 238-241.
- Bird, K. T., Habig, C., and DeBusk, T., 1982: Nitrogen allocation and storage patterns in *Gracilaria tikvahiae* (Rhodophyta). *J. Phycol.*, **18**, 344-348.
- Björnsäter, B. R. and Wheeler P. A., 1990: Effect of nitrogen and phosphorus supply on growth and tissue composition of *Ulva fenestrata* and *Enteromorpha intestinalis* (Ulvales, Chlorophyta). *J. Phycol.*, **26**, 603-611.
- Campbell, S.J., Bite, J.S., and Burrige, T.R., 1999: Seasonal patterns in the photosynthetic capacity, tissue pigment and nutrient content of different developmental stages of *Undaria pinnatifida* (Phaeophyta: Laminariales) in Port Phillip Bay, south-eastern Australia. *Bot. Mar.*, **42**, 231-241.
- Chapman, A. R. O. and Craigie, J. S., 1977: Seasonal growth in *Laminaria longicuris*: Relations with dissolved inorganic nutrients and internal reserves of nitrogen. *Mar. Biol.*, **40**, 197-205.
- Chapman, A. R. O. and Lindley, J. E., 1980: Seasonal growth of *Laminaria solidungula* in the Canadian high arctic in relation to irradiance and dissolved nutrient concentrations. *Mar. Biol.*, **57**, 1-5.
- Chapman, A. R. O., Markham, J. W., and Lüning, K., 1978: Effects of nitrate concentration on the growth and physiology of *Laminaria saccharina* (Phaeophyta) in culture. *J. Phycol.*, **14**, 195-198.
- Chopin, T., Hourmant, A., Floc'h, J.-Y., and Penot, M., 1989: Seasonal variations of growth in the red alga *Chondrus crispus* on the Atlantic French coasts. II. Relations with phosphorus concentration in seawater and internal phosphorylated fractions. *Can. J. Bot.*, **68**, 512-517.
- Conolly, N. J. and Drew, E. D., 1985: Physiology of *Laminaria* III. Effect of a coastal eutrophication gradient on seasonal patterns of growth and tissue composition in *L. digitata* Lamour. and *L. saccharina* (L.) Lamour. *P.S.Z.N.I. Marine Ecology*, **6**, 181-195.
- Dean, T. A. and Jacobsen, F. R., 1984: Growth of juvenile *Macrocystis pyrifera* (Laminariales) in relation to environmental factors. *Mar. Biol.*, **83**, 301-311.
- DeBoer, J. A., Guigli, H. J., Israel, T. L. and D'Elia, C. F., 1978: Nutritional studies of two red algae. I. Growth rate as a function of nitrogen source and concentration. *J. Phycol.*, **14**, 261-266.
- De Casabianca, M.-L. and Posada, F., 1998: Effect of environmental parameters on the growth of *Ulva rigida* (Thau Lagoon, France). *Bot. Mar.*,

- 41, 157-165.
- Delgado, O. and Lapointe, B. E., 1994: Nutrient-limited productivity of calcareous versus fleshy macroalgae in a eutrophic, carbonate-rich tropical marine environment. *Coral Reefs*, **13**, 151-159.
- D'Elia, C. F. and DeBoer, J. A., 1978: Nutritional studies of two red algae. II. Ammonium and nitrate uptake. *J. Phycol.*, **14**, 266-272.
- 独立行政法人水産総合研究センター瀬戸内海区水産研究所, 2005: 瀬戸内海ブロック浅海定線調査観測30年成果集, pp.197.
- 道津光生, 野村浩貴, 太田雅隆, 岩倉裕二, 1999: 北海道南西部沿岸の磯焼け海域におけるホソメコンブ群落の形成要因について. *日水誌*, **65**, 216-222.
- Duarte, C. M., 1992: Nutrient concentration of aquatic plants. *Limnol. Oceanogr.*, **37**, 882-889.
- Espinoza, J. and Chapman A. R. O., 1983: Ecotypic differentiation of *Laminaria longicruris* in relation to seawater nitrate concentration. *Mar. Biol.*, **74**, 213-218.
- Flores-Moya, A., Fernandez, A. and Niell, F.X., 1995: Seasonal variations of photosynthetic pigments, total C, N, and P content, and photosynthesis in *Phyllariopsis purpurascens* (Phaeophyta) from the strait of Gibraltar. *J. Phycol.*, **31**, 867-874.
- Fujita, R. M., 1985: The role of nitrogen status in regulating transient ammonium uptake and nitrogen storage by macroalgae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **92**, 283-301.
- Fujita, R. M. and Goldman, J. C., 1985: Nutrient flux and growth of the red alga *Gracilaria tikvahiae* McLachlan (Rhodophyta). *Bot. Mar.*, **28**, 265-268.
- Fujita, R. M., Wheeler, P. A. and Edwards, R. L., 1989: Assessment of macroalgal nitrogen limitation in a seasonal upwelling region. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **53**, 293-303.
- Gagné, J. A., Mann, K. H., and Chapman, A. R. O., 1982: Seasonal patterns of growth and storage in *Laminaria longicruris* in relation to differing patterns of availability of nitrogen in the water. *Mar. Biol.*, **69**, 91-101.
- Gao, K. and Nakahara, H., 1990: Effects of nutrients on the photosynthesis of *Sargassum thunbergii*. *Bot. Mar.*, **33**, 375-383.
- 高坤山, 有賀祐勝, 浅田浩二, 石原利章, 赤野 徹, 清原正高, 1992: 流水条件下における紅藻スサビノリのCO₂固定の促進効果. *藻類*, **40**, 397-400.
- Gendron, L., 1989: Seasonal growth of the kelp *Laminaria longicruris* in Baie des Chaleurs, Québec, in relation to nutrient and light availability. *Bot. Mar.*, **32**, 345-354.
- Gerard, V. A., 1982a: Growth and utilization of internal nitrogen reserves by the giant kelp *Macrocystis pyrifera* in a low-nitrogen environment. *Mar. Biol.*, **66**, 27-35.
- Gerard, V. A., 1982b: *In situ* water motion and nutrient uptake by the giant kelp *Macrocystis pyrifera*. *Mar. Biol.*, **69**, 51-54.
- Gerard, V. A., 1982c: *In situ* rates of nitrate uptake by giant kelp, *Macrocystis pyrifera* (L.) C. Agardh: Tissue differences, environmental effects, and predictions of nitrogen-limited growth. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **62**, 211-224.
- Gerloff, G. C. and Krombholz, P. H., 1966: Tissue analysis as a measurement of nutrient availability for the growth of angiosperm aquatic plants. *Limnol. Oceanogr.*, **11**, 529-537.
- Gordon, D. M., Birch, P. B., and McComb, A. J., 1981: Effects of inorganic phosphorus and nitrogen on the growth of an estuarine *Cladophora* in culture. *Bot. Mar.*, **24**, 93-106.
- Haines, K. C. and Wheeler, P. A., 1978: Ammonium and nitrate uptake by the marine macrophytes *Hypnea musciformis* (Rhodophyta) and *Macrocystis pyrifera* (Phaeophyta). *J. Phycol.*, **14**, 319-324.
- Hanisak, M. D., 1979a: Growth patterns of *Codium fragile* ssp. *tomentosoides* in response to temperature, irradiance, salinity, and nitrogen source. *Mar. Biol.*, **50**, 319-332.
- Hanisak M. D., 1979b: Nitrogen limitation of *Codium fragile* ssp. *tomentosoides* as determined by tissue analysis. *Mar. Biol.*, **50**, 333-337.
- Hanisak, M. D., 1983: The nitrogen relationships of marine macroalgae, in "Nitrogen in the marine environment" (ed. by Carpenter, E. J. and Capone, D. G.), Academic Press, Inc., pp. 699-730.
- Hanisak, M. D. and Harlin, M. M. 1978: Uptake of inorganic nitrogen by *Codium fragile* subsp. *tomentosoides* (Chlorophyta). *J. Phycol.*, **14**, 450-454.
- Harlin, M. M. and Craigie, J. S., 1978: Nitrate uptake

- by *Laminaria longicruris* (Phaeophyta). *J. Phycol.*, **14**, 464-467.
- Harrison, P. J., Druehl, L. D., Lloyd, K. E., and Thompson, P. A., 1986: Nitrogen uptake kinetics in three year-classes of *Laminaria groenlandica* (Laminariales: Phaeophyta). *Mar. Biol.*, **93**, 29-35.
- 橋本俊也, 松田治, 山本民次, 米井好美, 1994: 広島湾の海況特性 - 1989~1993年の変動と平均像 -. *J. Fac. Appl. Biol. Sci. Hiroshima Univ.*, **33**, 9-19.
- 林知夫, 北森良之介, 長谷川彰, 水戸敏, 1965: 工業化と資源問題. 内海区水産研究所刊行物 C 輯, 47-75.
- Healey, F. P., 1980: Slope of the Monod equation as an indicator of advantage in nutrient competition. *Microb. Ecol.*, **5**, 281-286.
- Hernández, I., Corzo, A., Gordillo, F. J., Robles, M. D., Saez, E., Fernández, J. A., and Niell F. X., 1993a: Seasonal cycle of the gametophytic form of *Porphyra umbilicalis*: nitrogen and carbon. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **99**, 301-311.
- Hernández I., Fernández, J. A., and Niell, F. X., 1993b: Influence of phosphorus status on the seasonal variation of alkaline phosphatase activity in *Porphyra umbilicalis* (L.) Kützinger. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **173**, 181-196.
- 平岡喜代典, 後藤義雄, 寺脇利信, 岡田光正, 2001: 自然的要因によるアマモ場の消滅 - 氾濫河川からの浮泥供給による消滅事例の解析 -. 水環境学会誌, **24**, 153-158.
- Hurd, C. L., 2000: Water motion, marine macroalgal physiology, and production. *J. Phycol.*, **36**, 453-472.
- Hurd, C. L. and Dring, M. J., 1990: Phosphate uptake by intertidal algae in relation to zonation and season. *Mar. Biol.*, **107**, 281-289.
- Hurd, C. L. and Stevens, C. L., 1997: Flow visualization around single- and multiple-bladed seaweeds with various morphologies. *J. Phycol.*, **33**, 360-367.
- Hurd, C. L., Durante, K. M., Chia, F.-S., and Harrison, P. J., 1994: Effect of bryozoan colonization on inorganic nitrogen acquisition by the kelps *Agarum fimbriatum* and *Macrocystis integrifolia*. *Mar. Biol.*, **121**, 167-173.
- Hurd, C. L., Galvin, R. S., Norton, T. A., and Dring, M. J., 1993: Production of hyaline hairs by intertidal species of *Fucus* (Fuciales) and their role in phosphate uptake. *J. Phycol.*, **29**, 160-165.
- Hurd, C. L., Harrison, P. J., and Druehl, L. D., 1996: Effect of seawater velocity on inorganic nitrogen uptake by morphologically distinct forms of *Macrocystis integrifolia* from wave-sheltered and exposed sites. *Mar. Biol.*, **126**, 205-214.
- Hwang, R.-L., Tsai, C.-C., and Lee, T.-M., 2004: Assessment of temperature and nutrient limitation on seasonal dynamics among species of *Sargassum* from a coral reef in southern Taiwan. *J. Phycol.*, **40**, 463-473.
- Jackson, G. A., 1977: Nutrients and production of giant kelp, *Macrocystis pyrifera*, off southern California. *Limnol. Oceanogr.*, **22**, 979-995.
- 環境庁自然保護局, 財団法人海中公園センター, 1994: 第4回自然環境保全基礎調査 海域生物環境調査報告書 (干潟, 藻場, サンゴ礁調査) 第2巻 藻場. pp. 400.
- 川井唯史, 岡直宏, 平岡雅規, 四ツ倉典滋, 中明幸広, 2004: ホソメコンブ配偶体の生長に及ぼす硝酸塩の影響. 水産工学, **41**, 35-38.
- Koehl, M. A. R. and Alberte, R. S. 1988: Flow, flapping, and photosynthesis of *Nereocystis luetkeana*: a functional comparison of undulate and flat blade morphologies. *Mar. Biol.*, **99**, 435-444.
- 工藤孝浩, 1999: 第3章 静穏な海域で栄養繁殖する種, 3-2. 横浜市海の公園では. 「アオサの利用と環境修復」(能登谷正浩編著), 成山堂書店, 東京, pp.55-70.
- Lapointe, B. E., 1981: The effects of light and nitrogen on growth, pigment content, and biochemical composition of *Gracilaria foliifera* V. *angustissima* (Gigartinales, Rhodophyta). *J. Phycol.*, **17**, 90-95.
- Lapointe, B. E., 1986: Phosphorus-limited photosynthesis and growth of *Sargassum natans* and *Sargassum fluitans* (Phaeophyceae) in the western North Atlantic. *Deep-Sea Research*, **33**, 391-399.
- Lapointe, B. E., 1987: Phosphorus- and nitrogen-limited photosynthesis and growth of *Gracilaria tikvahiae* (Rhodophyceae) in the Florida Keys: an experimental field study. *Mar. Biol.*, **93**, 561-568.
- Lapointe, B. E., 1989: Macroalgal production and

- nutrient relations in oligotrophic areas of Florida Bay. *Bull. Mar. Sci.*, **44**, 312-323.
- Lapointe, B. E., 1995: A comparison of nutrient-limited productivity in *Sargassum natans* from neritic vs. oceanic waters of the western North Atlantic Ocean. *Limnol. Oceanogr.*, **40**, 625-633.
- Lapointe, B. E., 1997: Nutrient thresholds for bottom-up control of macroalgal blooms on coral reefs in Jamaica and southeast Florida. *Limnol. Oceanogr.*, **42**, 1119-1131.
- Lapointe, B. E. and Duke, C. S., 1984: Biochemical strategies for growth of *Gracilaria tikvahiae* (Rhodophyta) in relation to light intensity and nitrogen availability. *J. Phycol.*, **20**, 488-495.
- Lapointe, B. E. and O'Connell, J., 1989: Nutrient-enhanced growth of *Cladophora prolifera* in Harrington Sound, Bermuda: Eutrophication of a confined, phosphorus-limited marine ecosystem. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **28**, 347-360.
- Lapointe, B. E. and Ryther, J. H., 1979: The effects of nitrogen and seawater flow rate on the growth and biochemical composition of *Gracilaria foliifera* var. *angustissima* in mass outdoor cultures. *Bot. Mar.*, **22**, 529-537.
- Lapointe, B. E. and Tenore, K. R., 1981: Experimental outdoor studies with *Ulva fasciata* Delile. I. Interaction of light and nitrogen on nutrient uptake, growth, and biochemical composition. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **53**, 135-152.
- Lapointe, B. E., Littler, M. M., and Littler, D.S., 1987: A comparison of nutrient-limited productivity in macroalgae from a Caribbean barrier reef and a from a mangrove ecosystem. *Aquat. Bot.*, **28**, 243-255.
- Lapointe, B. E., Littler, M. M., and Littler, D. S., 1992a: Nutrient availability to marine macroalgae in siliciclastic versus carbonate-rich coastal waters. *Estuaries*, **15**, 75-82.
- Lapointe, B. E., Littler, M. M., and Littler, D.S., 1992b: Modification of benthic community structure by natural eutrophication: the Belize Barrier Reef. *Proc. 7th Int. Coral Reef Symp.*, **1**, 323-334.
- Lapointe, B. E., Littler, M. M., and Littler, D. S., 1997: Macroalgal overgrowth of fringing coral reefs at Discovery Bay, Jamaica: bottom-up versus top-down control. *Proc. 8th Int. Coral Reef Symp.*, **1**, 927-932.
- Larned, S. T., 1998: Nitrogen-versus phosphorus-limited growth and sources of nutrients for coral reef macroalgae. *Mar. Biol.*, **132**, 409-421.
- Larned, S. T. and Atkinson, M. J., 1997: Effects of water velocity on NH_4 and PO_4 uptake and nutrient-limited growth in the macroalga *Dictyosphaeria cavernosa*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **157**, 295-302.
- Larned, S. T. and Stimson, J., 1996: Nitrogen-limited growth in the coral reef chlorophyte *Dictyosphaeria cavernosa*, and the effect of exposure to sediment-derived nitrogen on growth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **145**, 95-108.
- Lavery, P. S. and McComb, A. J., 1991a: Macroalgal-sediment nutrient interactions and their importance to macroalgal nutrition in a eutrophic estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **32**, 281-295.
- Lavery, P. S. and McComb, A. J., 1991b: The nutritional eco-physiology of *Chaetomorpha linum* and *Ulva rigida* in Peel Inlet, western Australia. *Bot. Mar.*, **34**, 251-260.
- Lavery, P. S., Lukatelich, R. J., and McComb, A. J., 1991: Changes in the biomass and species composition of macroalgae in a eutrophic estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **33**, 1-22.
- Littler, M. M. and Arnold, K. E., 1982: Primary productivity of marine macroalgal functional-form groups from southwestern north America. *J. Phycol.*, **18**, 307-311.
- Littler, M. M. and Littler, D.S., 1980: The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: field and laboratory tests of a functional form model. *Am. Nat.*, **116**, 25-44.
- Littler, M. M., Littler, D.S., and Taylor, P. R., 1983: Evolutionary strategies in a tropical barrier reef system: functional-form groups of marine macroalgae. *J. Phycol.*, **19**, 229-237.
- Littler, M. M., Littler, D. S., and Titlyanov, E. A., 1991: Comparisons of N- and P-limited productivity between high granitic islands versus low carbonate atolls in the Seychelles Archipelago: a test of the relative-dominance paradigm. *Coral reefs*, **10**, 199-209.

- Lyngby, J. E., 1990: Monitoring of nutrient availability and limitation using the marine macroalga *Ceramium rubrum* (Huds.) C. Ag. *Aquat. Bot.*, **38**, 153-161.
- 町口裕二, 三本菅善昭, 岡田行親, 1985: 再生期におけるナガコンブの無機態窒素吸収と生長について. 北水研報告, **50**, 45-61.
- Maita, Y., Mizuta, H., and Yanada, M., 1991: Nutrient environment in natural and cultivated grounds of *Laminaria japonica*. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, **42**, 98-106.
- Mann, H. H., 1972a: Ecological energetics of the seaweed zone in a marine bay on the Atlantic Coast of Canada. I. Zonation and biomass of seaweeds. *Mar. Biol.*, **12**, 1-10.
- Mann, H. H., 1972b: Ecological energetics of the seaweed zone in a marine bay on the Atlantic Coast of Canada. II. Productivity of the seaweeds. *Mar. Biol.*, **14**, 199-209.
- Mizuta, H., Maita, Y., and Kuwada, K., 1994: Nitrogen recycling mechanism within the thallus of *Laminaria japonica* (Phaeophyceae) under the nitrogen limitation. *Fish. Sci.*, **60**, 763-767.
- Mizuta, H., Maita, Y., and Yanada, M., 1992: Seasonal changes of nitrogen metabolism in the sporophyte of *Laminaria japonica* (Phaeophyceae). *Nippon Suisan Gakkaishi*, **58**, 2345-2350.
- 内海区水産研究所資源部, 1967: 瀬戸内海域における藻場の現状. 「瀬戸内海域における藻場の現状(瀬戸内海水産開発協議会編)」, pp. 21-38.
- 南西海区水産研究所, 1974: 瀬戸内海の藻場-昭和46年の現状, pp.39.
- Neish A. C., Shacklock, P. F., Fox, C. H., and Simpson, F. J., 1977: The cultivation of *Chondrus crispus*. Factors affecting growth under greenhouse conditons. *Can. J. Bot.*, **55**, 2263-2271.
- Niel, F. X., 1976: C : N ratio in some marine macrophytes and its possible ecological significance. *Bot. Mar.*, **19**, 347-350.
- 西垣友和, 八谷光介, 道家章生, 和田洋蔵, 2004: ヤツマタモク, ヨレモクの栄養塩吸収能力. 京都府立海洋センター研究報告, **26**, 21-29.
- Norton, T. A., 1982: A review of some aspects of form and function in seaweeds. *Bot. Mar.*, **25**, 501-510.
- Novaczek, I., 1984: Development and phenology of *Ecklonia radiata* at two depths in Goat Island Bay, New Zealand. *Mar. Biol.*, **81**, 189-197.
- O'Brien, M.C., 1987: Nitrogen and phosphorus uptake by *Enteromorpha prolifera* (Mull.) J.Ag. M.S. thesis, Oregon State University, Corvallis, 126pp.
- 大房 剛, 荒木 繁, 桜井武磨, 斉藤宗勝, 1977: アマノリの日周変化に関する生理的研究-I 室内培養下の藻体にみられた細胞の大きさ・生理活性および光合成色素量について. 日水誌, **43**, 245-249.
- 大野正夫, 1988: 緑藻アオサ場の季節的消長, 付着生物研究, **7**, 13-17.
- 大野正夫, 1999: 第1章 アオサと大繁殖. 「アオサの利用と環境修復(能登谷正浩編著)」. 成山堂書店, 東京, pp.1-15.
- 岡本繁好, 2008: 栄養塩とノリの色落ち被害について-兵庫県播磨灘の事例-. 「第2回瀬戸内海水産フォーラム 食卓から海をのぞむ-海の栄養と漁業-成果集」, 独立行政法人水産総合研究センター瀬戸内海区水産研究所・同屋島栽培漁業センター・瀬戸内海ブロック水産試験場長会, 広島, pp.11-14.
- Parker, H. S., 1981: Influence of relative water motion on the growth, ammonium uptake and carbon and nitrogen composition of *Ulva lactuca* (Chlorophyta). *Mar. Biol.*, **63**, 309-318.
- Parker, H. S., 1982: Effects of simulated current on the growth rate and nitrogen metabolism of *Gracilaria tikvahiae* (Rhodophyta). *Mar. Biol.*, **69**, 137-145.
- Probyn, T. A. and Chapman, A. R. O., 1983: Summer growth of *Chordaria flagelliformis* (O. F. Muell.) C. Ag.: Physiological strategies in a nutrient stressed environment. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **73**, 243-271.
- Rivers, J. S. and Peckol, P., 1995: Summer decline of *Ulva lactuca* (Chlorophyta) in a eutrophic embayment: interactive effects of temperature and nitrogen availability? *J. Phycol.*, **31**, 223-228.
- Rosell, K.-S. and Srivastava, L. M., 1985: Seasonal variations in total nitrogen, carbon, and amino acids in *Macrocystis integrifolia* and *Nereocystis luetkeana* (Phaeophyta). *J. Phycol.*, **21**, 304-309.
- Rosenberg, G. and Ramus, J., 1982: Ecological growth strategies in the seaweeds *Gracilaria foliifera* (Rhodophyceae) and *Ulva* sp. (Chlorophyceae):

- soluble nitrogen and reserve carbohydrates. *Mar. Biol.*, **66**, 251-259.
- Rosenberg, G., Probyn, T. A., and Mann, K. H., 1984: Nutrient uptake and growth kinetics in brown seaweeds: response to continuous and single additions of ammonium. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **80**, 125-146.
- Ryther, J. H., Corwin, N., DeBusk, T. A., and Williams, L. D., 1981/1982: Nitrogen uptake and storage by the red alga *Gracilaria tikvahiae* (McLachlan, 1979). *Aquaculture*, **26**, 107-115.
- Schaffelke, B., 1999: Particulate organic matter as an alternative nutrient source for tropical *Sargassum* species (Fucales, Phaeophyceae). *J. Phycol.*, **35**, 1150-1157.
- Schaffelke, B. and Klumpp, D. W., 1997: Growth of germlings of the macroalga *Sargassum baccularia* (Phaeophyta) is stimulated by enhanced nutrients. *Proc. 8th Int. Coral Reef Symp.*, **2**, 1839-1842.
- Schaffelke, B. and Klumpp, D. W., 1998a: Nutrient-limited growth of the coral reef macroalga *Sargassum baccularia* and experimental growth enhancement by nutrient addition in continuous flow culture. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **164**, 199-211.
- Schaffelke, B. and Klumpp, D. W., 1998b: Short-term nutrient pulses enhance growth and photosynthesis of the coral reef macroalga *Sargassum baccularia*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **170**, 95-105.
- Schramm, W., Abele, D., and Breuer, G., 1988: Nitrogen and phosphorus nutrition and productivity of two community forming seaweeds (*Fucus vesiculosus*, *Phycodrys rubens*) from the Western Baltic (Kiel Bight) in the light of eutrophication processes. *Kieler Meeresforsch.*, **6**, 221-240.
- 清木徹, 駒井幸雄, 小山武信, 永淵修, 日野康良, 村上和仁, 1998: 瀬戸内海における汚濁負荷量と水質の変遷. *水環境学会誌*, **21**, 780-788.
- 芹澤如比古, 大野正夫, 1995: 土佐湾の内湾域に設置した人工礁上の海藻類の遷移. *水産増殖*, **43**, 437-443.
- Serisawa, Y., Taino, S., Ohno, M., and Aruga, Y., 1998: Succession of seaweeds on experimental plates immersed during different seasons in Tosa Bay, Japan. *Bot. Mar.*, **41**, 321-328.
- Sfriso, A., 1995: Temporal and spatial responses of growth of *Ulva rigida* C. Ag. to environmental and tissue concentrations of nutrients in the lagoon of Venice. *Bot. Mar.*, **38**, 557-573.
- Sfriso, A. and Marcomini, A., 1997: Macrophyte production in a shallow coastal lagoon. Part I: Coupling with chemico-physical parameters and nutrient concentrations in waters. *Mar. Environmental Research*, **44**, 351-375.
- 鳥袋寛盛, 寺田竜太, 外林 純, Nishihara, G. N., 野呂忠秀, 2007: 鹿児島県薩摩半島南部における褐藻フタエモク *Sargassum duplicatum* (Fucales, Phaeophyta) の季節的消長. *日水誌*, **73**, 454-460.
- 新村 巖, 武田健二, 1979: 出水干拓地先におけるアナアオサの生育試験, 昭和52年度鹿児島県水産試験場事業報告書 生物部編, 3-9.
- 新村 巖, 1979: 出水干拓地先におけるアナアオサの異常発生に関する一考察, 昭和52年度鹿児島県水産試験場事業報告書 生物部編, 10-13.
- Stimson, J., Larned, S., and McDermid, K., 1996: Seasonal growth of the coral reef macroalga *Dictyosphaeria cavernosa* (Forskål) Børgesen and the effects of nutrient availability, temperature and herbivory on growth rate. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **196**, 53-77.
- 鈴木健二, 2006: 人工基盤を用いたアマモ場造成の試み. 「第1回瀬戸内海水産フォーラム 瀬戸内海におけるアマモ場の現状と回復への取り組み-成果集」, 独立行政法人水産総合研究センター瀬戸内海区水産研究所・同屋島栽培漁業センター・瀬戸内海ブロック水産試験場長会, 広島, pp.18-21.
- 社団法人瀬戸内海環境保全協会, 2007: 平成18年度瀬戸内海の環境保全 資料集, pp.103.
- 多田邦尚, 2008: 沿岸海域における栄養塩とその重要性. 「第2回瀬戸内海水産フォーラム 食卓から海をのぞむ-海の栄養と漁業-成果集」, 独立行政法人水産総合研究センター瀬戸内海区水産研究所・同屋島栽培漁業センター・瀬戸内海ブロック水産試験場長会, 広島, pp.1-4.
- 高井則之, 三島康史, 星加章, 吉原喜好, 2003: 炭素・窒素安定同位体比分布から推察した安芸灘に生息する底生動物群集の炭素供給源. *水産海洋研究*, **67**, 148-162.
- 玉置 仁, 西嶋 渉, 新井章吾, 寺脇利信, 岡田光正,

- 1999: アマモ生育に及ぼす葉上堆積浮泥の影響, 水環境学会誌, **22**, 663-667.
- Tarutani, K., Niimura, Y., and Uchida, T. 2004: Short-term uptake of dissolved organic nitrogen by an axenic strain of *Ulva pertusa* (Chlorophyceae) using ^{15}N isotope measurements. *Bot. Mar.*, **47**, 248-250.
- 寺脇利信, 玉置 仁, 西村真樹, 吉川浩二, 吉田吾郎, 2002: 広島湾におけるアマモ草体中の炭素および窒素総量. 水研センター研報, **4**, 25-32.
- 寺脇利信, 吉川浩二, 吉田吾郎, 内村真之, 新井章吾, 2001: 広島湾における大型海藻類の水平・垂直分布様式. 瀬戸内水研研報, **3**, 73-81.
- Thomas, T. E. and Harrison, P. J., 1985: Effects of nitrogen supply on nitrogen uptake, accumulation and assimilation in *Porphyra perforata* (Rhodophyta). *Mar. Biol.*, **85**, 269-278.
- Thomas, T. E. and Turpin, D. H., 1980: Desiccation enhanced nutrient uptake rates in the intertidal alga *Fucus distichus*. *Bot. Mar.*, **23**, 479-481.
- Thomas, T. E., Turpin, D. H., and Harrison, P. J. 1987: Desiccation enhanced nitrogen uptake rates in intertidal seaweeds. *Mar. Biol.*, **94**, 293-298.
- Topinka, J. A., 1978: Nitrogen uptake by *Fucus spiralis* (Phaeophyceae). *J. Phycol.*, **14**, 241-247.
- Topinka, J. A. and Robbins, J. V., 1976: Effects of nitrate and ammonium enrichment on growth and nitrogen physiology in *Fucus spralis*. *Limnol. Oceanog.*, **21**, 659-664.
- 内村真之, 新井章吾, 吉川浩二, 吉田吾郎, 寺脇利信, 2003: 広島湾の岩礁性藻場をつくる海藻の現存量とその季節変化. 藻類, **51**, 123-129.
- Uchimura, M., Yoshida, G., Hiraoka, M., Komatsu, T., Arai, S., and Terawaki, T., 2004: Ecological studies of green tide, *Ulva* spp. (Chlorophyta) in Hiroshima Bay, the Seto Inland Sea. *Jap. J. Phycol.*, **52** (supplement), 17-22.
- Uno, S., Sakai, Y., and Yoshikawa, K., 1983: Distribution of *Ulva pertusa* and amount of nitrogen in Yamaguchi Bay. *Jpn. J. Phycol.*, **31**, 148-155.
- Waite, T. and Mitchell, R., 1972: The effect of nutrient fertilization on the benthic alga *Ulva lactuca*. *Bot. Mar.*, **15**, 151-156.
- Wallentinus, I., 1984: Comparisons of nutrient uptake rates for Baltic macroalgae with different thallus morphologies. *Mar. Biol.*, **80**, 215-225.
- Wheeler, P. A. and Björnsäter, B. R., 1992: Seasonal fluctuations in tissue nitrogen, phosphorus, and N:P for five macroalgal species common to the Pacific northwest coast. *J. Phycol.*, **28**, 1-6.
- Wheeler, P. A. and North, W. J., 1980: Effect of nitrogen supply on nitrogen content and growth rate of juvenile *Macrocystis pyrifera* (Phaeophyta) sporophytes. *J. Phycol.*, **16**, 577-582.
- Wheeler, P. A. and North, W. J., 1981: Nitrogen supply, tissue composition and frond growth rates for *Macrocystis pyrifera* off the coast of southern California. *Mar. Biol.*, **64**, 59-69.
- Wheeler, W. N., 1980: Effect of boundary layer transport on the fixation of carbon by the giant kelp *Macrocystis pyrifera*. *Mar. Biol.*, **56**, 103-110.
- Wheeler, W. N. and Srivastava, L. M., 1984: Seasonal nitrate physiology of *Macrocystis integrifolia* Bory. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **76**, 35-50.
- Wheeler, W. N. and Weidner, M., 1983: Effects of external inorganic nitrogen concentration on metabolism, growth and activities of key carbon and nitrogen assimilatory enzymes of *Laminaria saccharina* (Phaeophyceae) in culture. *J. Phycol.*, **19**, 92-96.
- Wong, S. L. and Clark, B., 1976: Field determination of the critical nutrient concentration for *Cladophora* in streams. *J. Fish. Res. Bd Can.*, **33**, 85-92.
- 山本民次, 高尾允英, 1988: スサビノリ *Porphyra yezoensis* 葉体のアンモニア態および硝酸態窒素の取り込みに及ぼす温度の影響. 藻類, **36**, 37-42.
- 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.
- 山本民次, 橋本俊也, 辻けい子, 松田 治, 樽谷賢治, 2002: 1991~2000年の広島湾海中における親生物元素の時空間的変動, 特に植物プランクトン態 C:N:P 比のレッドフィールド比からの乖離. 沿岸海洋研究, **39**, 163-169.
- 山崎 誠, 2008: 瀬戸内海の再生に向けて-漁業生産向上の視点から-. 「第2回瀬戸内海水産フォーラム 食卓から海をのぞむ-海の栄養と漁業-成果集」, 独立行政法人水産総合研究センター瀬

- 戸内海区水産研究所・同屋島栽培漁業センター・
瀬戸内海ブロック水産試験場長会, 広島, pp.
35-39.
- 八谷光介, 西垣友和, 道家章生, 和田洋蔵, 2008: 京
都府沿岸におけるホンダワラ科海藻の炭素・窒
素・リン含量の季節変化. 藻類, 56, 107-115.
- 吉田吾郎, 新村陽子, 寺脇利信, 2008: 堆積が藻場に
及ぼす影響. 藻類, 56, 134.
- 吉田吾郎, 内村真之, 吉川浩二, 寺脇利信, 2001: 広
島湾に生育する海藻類の炭素・窒素含量とその季
節変化. 瀬戸内水研研報, 3, 53-61.
- 吉田忠生, 1998: 新日本海藻誌, 内田老鶴圃, 東京,
pp.1222.
- Zimmerman, R. C. and Kremer, J. N., 1986: *In situ*
growth and chemical composition of the giant
kelp, *Macrocystis pyrifera*: response to temporal
changes in ambient nutrient availability. *Mar.
Ecol. Prog. Ser.*, 27, 277-285.