

石垣島潮間帯域におけるコアマモ *Zostera japonica* 群落の 分布特性と季節的消長

山田 秀秋,^{1*} 谷田 巖²

(2023年7月23日受付, 2023年11月9日受理, 2024年2月20日J-STAGE早期公開)

¹(国研)水産研究・教育機構 水産技術研究所 長崎庁舎, ²同 八重山庁舎

Distributional patterns and their seasonal fluctuation of *Zostera japonica* in
the subtropical intertidal zone around Ishigaki Island, southern Japan

HIDEAKI YAMADA^{1*} AND IWAO TANITA²

¹Fisheries Technology Institute, Japan Fisheries Research and Education Agency, Tairamachi, Nagasaki 851-2213, ²Yaeyama Field Station, Fisheries Technology Institute, Japan Fisheries Research and Education Agency, Fukai-Ohta, Ishigaki, Okinawa 907-0451, Japan

Zostera japonica is an intertidal seagrass with a wide latitudinal distribution extending from tropical to temperate zones. We examined the distributional characteristics of *Z. japonica* in a subtropical intertidal zone. In a lagoon-like calm area with low current velocity and short emersion duration, *Z. japonica* had long vegetative shoots, high above-ground and below-ground biomasses, and sparse shoot density, compared to those in sites around the upper and lower distributional limits. At sites around the upper and lower distributional limits, shoot length of vegetative shoots, as well as above-ground and below-ground biomasses, showed moderate differences between June 2019 and February 2021. In the main distribution area with dense meadows, shoot length and above-ground biomass reached maximum values during June to August, while total shoot density increased during the winter season, suggesting that the above-ground biomass mainly depends on shoot length. The density of reproductive shoots indicated a high value only in February, implying that sexual reproduction occurs during a short duration around the lowest temperature period. Therefore, the progress of global warming may cause a decline of reproductive effort in subtropical populations.

キーワード: *Zostera japonica*, 亜熱帯, 海草藻場, 成熟期, 潮間帯, 分布

コアマモ *Zostera japonica* は、東アジアを中心とした温帯から熱帯域にかけての潮間帯に広く分布する海草である。^{1,2)} 本種の株長やバイオマス²⁾は、各種海草類³⁻⁵⁾と比較すると、潮間帯生育種の中では特に高い。株長が長い海草類が生育する藻場は魚類の生息密度が高いとされているほか、⁴⁾ コアマモ群落内には潮間帯域にもかかわらず多数の底生動物が分布することが知られている。⁶⁾ 加えて、本種は、海洋酸性化緩和機能が高いことで注目されている。⁷⁾ これらのことから、コアマモは潮間帯に分布する海草類としては生態系機能が特に高く、本種が潮間帯域に分布しているか否かでその地域の生態系サービスの質や規模が大きく左右されると考えられ

る。

東アジアの温帯域では、我が国の本州、²⁾ 中国、⁸⁾ 韓国⁹⁾などにコアマモ群落が認められる。また、本来の分布域ではない北米でも群落は拡大傾向にある。^{10,11)} これら温帯域のコアマモ個体群については、季節的消長、^{12,13)} 再生産戦略、⁸⁾ 干出耐性、¹⁴⁾ 発芽株の高温耐性¹⁵⁾など、詳しい研究が多数ある。これらのうち、上出ら²⁾は、和歌山県沿岸において、水深はほぼ等しいが地形の影響で流速が異なる地点間でコアマモの株密度・株長を比較し、内湾性で流速が遅い地点ほど、株密度が低く株長が長いことを明らかにした。韓国南岸の個体群を対象としたKim *et al.*⁹⁾の野外実験では、人為的に冠水させ

た区では、流速に違いが生じないように工夫された干出区と比較して、株密度は低下し株長は伸長した。これらのことから、流速増大と干出時間延長は、いずれも、株密度の増加と株長の短縮という共通の形態変化をもたらす可能性がある。

亜熱帯・熱帯域の個体群については、ベトナム北部で実施されたHuong *et al.*¹⁶⁾の研究によると、秋季以降にバイオマスおよび株密度が増大する。また、Lee¹⁷⁾は、香港地先個体群のバイオマスは春季に最大となることを示した。しかし、株長の時空間的变化や個体群の環境応答の詳細を調べた事例はなく、有性生殖についても生殖株出現期に関する断片的記述¹⁶⁻¹⁸⁾があるに過ぎない。また、沖縄では、コアマモ群落の多くが縮小傾向にあり、¹⁹⁾「レッドデータおきなわ」で絶滅危惧Ⅱ類に指定されている。²⁰⁾ 亜熱帯・熱帯のコアマモ個体群の保全手法を検討するためには、分布特性に関する基礎的知見を増やす必要がある。

近年、山田ら¹⁹⁾は、石垣島・西表島周辺では、潮間帯上部にラグーン状窪地が形成される閉鎖的水域にコアマモの大規模群落が生息していることを明らかにした。本研究では、石垣島のコアマモ群落について、水深帯別の株密度・生殖株密度・株長・バイオマスと、季節的消長

を調べた。なお、大場、宮田²¹⁾では、薩南諸島や沖縄の個体群は亜種（ナンカイコアマモ *Zostera japonica* subsp. *austroasiatica*）とされるが、本研究では、種内分類群ではなく種レベルで扱い、コアマモ *Z. japonica* と表記する。

材料と方法

調査地の地形 調査は、名蔵湾北部の砂泥域に山田ら¹⁹⁾が設定したLine-N2およびその近隣で実施した (Fig. 1)。Line-N2は、コアマモ分布上限地点の10 m 陸側を起点としており、起点陸側には、小河川の流れ込みがあり陸水が直接流入する。このライン上の25, 35, 90および110 m区のほか、25 m区から陸岸に平行に43 m東に位置するM区も加えた合計5区を地点間比較のための採集定點とし、35 m区では季節変化調査も実施した (Fig. 2)。同Line上の13, 25, 40, 60, 80, 100, 118 mの各地点においては、被度調査を周年行った。

2021年2月27日の潮位が高い時間帯に、Line-N2に沿って2-5 m毎に、1 m折尺で水深を3回測定した。加えて、M区でも同じ方法で水深を測定した。各地点の水深平均値と時刻、ならびに気象庁公開潮位表 (<https://>

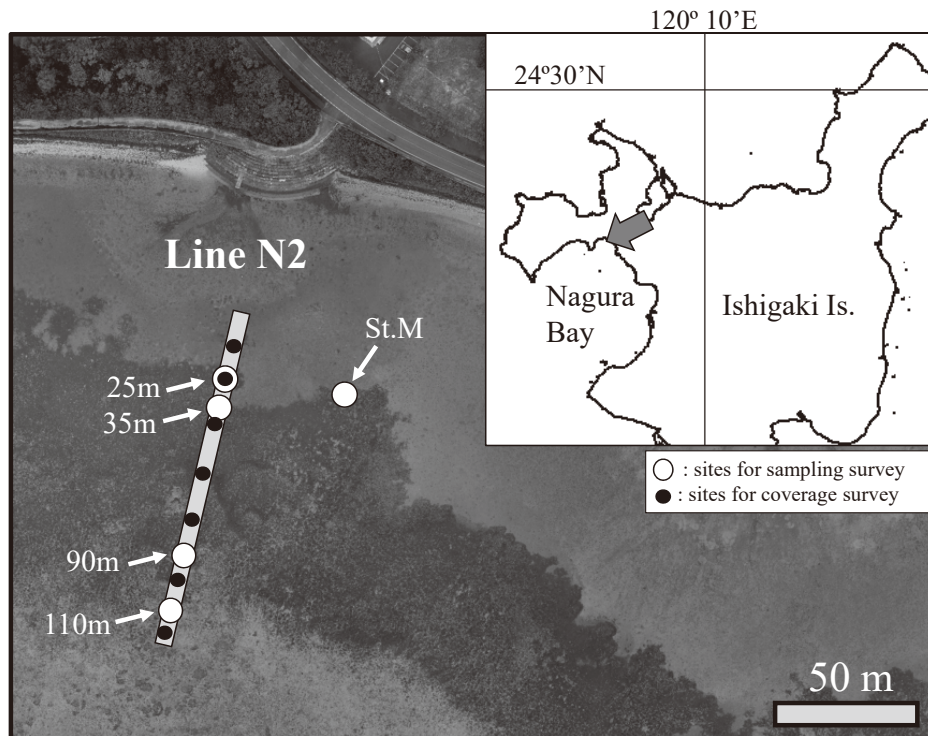


Fig. 1 Survey line (N2¹⁹⁾ and St. M, and photograph taken by drone in Nagura Bay, Ishigaki Island, Okinawa Prefecture. Open circles indicate sites for the sampling survey: the survey at all sites was conducted in July 2019 and February 2021. Additionally, the sampling survey at the site 35 m from the benchmark was conducted every few months throughout the two years. Closed circles indicate sites for the coverage survey.

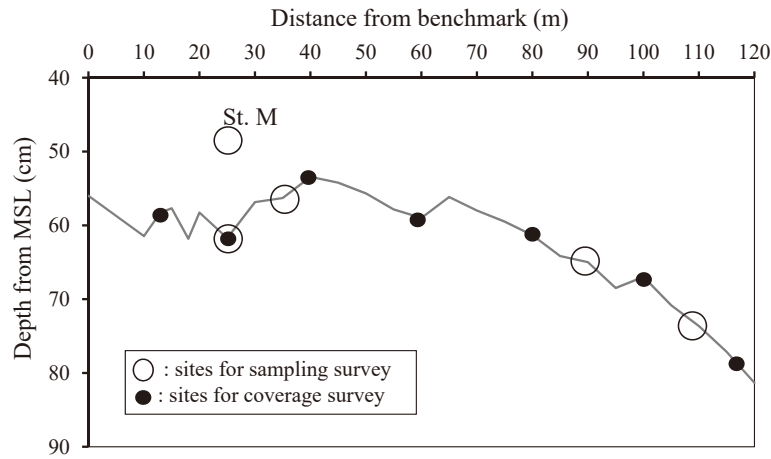


Fig. 2 Depth profile (gray line) along Line-N2¹⁹⁾ and St. M of Nagura Bay. Open circles indicate sites for the sampling survey. Closed circles indicate sites for the coverage survey.

www.data.jma.go.jp/gmd/kaiyou/db/tide/suisan/index.php)の石垣市の潮位を用いて、MSL(平均潮位)からの水深を求めた。その結果、Line-N2上では、起点から20 m付近に既述のラグーン状窪地¹⁹⁾が認められ、その後徐々に浅くなり40 m付近からは再び徐々に深くなった(Fig. 2)。採集調査実施5定点の水深は、25 m区で62 cm、35 m区で56 cm、90 m区で65 cm、110 m区で74 cm、M区で48 cmである。これらのうち、25 m区がラグーン状窪地内に、35 m区がその沖側縁辺域に位置し、これら両地点がコアマモの分布中心域(濃密群落¹⁹⁾)に最も近い。M区は、陸岸からの距離は25 m区とほぼ同じであるが、ラグーン状窪地ではないため水深が浅く、そのすぐ陸側にはコアマモは分布しないため、分布上限に位置する。Line-N2は、200 m部付近まで潮間帯(潮位表基準面の零点=平均海面下107 cmよりも浅い水域)が続き、コアマモは150 m部まで分布するが、120 m部より沖側は被度が5%未満となる。¹⁹⁾このため、110 m区はコアマモの分布下限域に近いとみなすことができる。

地点間比較(コアマモの採取と測定) 2019年6月5日および2021年2月28日の干潮時に、既述の5区で採集調査を実施した。調査に際しては、調査ラインの始点と終点に固定されたコンクリートブロックを支点に測量巻尺を張り、調査地点を定めた。各地点を中心とした5 m×5 mの範囲内で、コアマモが単独で濃密に分布している場所に、コア(塩化ビニル製パイプ; 内径9 cm, 長さ15 cm)を被せて底泥を深さ15 cmまでくり抜き、コアマモの地下部と地上部を同時に採取した。1地点あたり5-6サンプルを、お互いに1 m以上離して採取した。

採取したコアマモを実験室に持ち帰り、株密度(栄養

株と生殖株の合計)と生殖株密度(花枝を有する株の密度)をカウントした。株長(葉鞘基部から葉先端までの長さ)は、草体長が長く先端部に損壊が認められない栄養株を1サンプルあたり5株選んで測定し、その平均値を各コアにおける値とした。全ての草体を80°Cで24時間乾燥後、地上部バイオマスおよび地下部バイオマスを求めた。株密度・生殖株密度、地上部バイオマス、地下部バイオマスは、コア面積(63.585 cm²)から、1 m²あたりの値に換算した。なお、本研究における株長は、Kim *et al.*⁹⁾の「shoot height」および上出¹²⁾の「葉部長」とほぼ同等のものと判断される(本稿ではいずれも株長と称する)。

地点間比較(環境調査) 2019年6月5日の干潮時に実施したコアマモのコアサンプル採取毎に、以下の環境データを取得した。コア最下部の底泥(基質表面から15 cm深度部に相当)の酸化還元電位を、ORP計(藤原製作所, PRN-41)により測定した。同一部の泥を100 g程度採取し、強熱減量・粒度組成の試料とした。コア採集でくり抜いてできた冠水部で、水質計(AAQ-175, JFE-Advantec)により水温・塩分を測定したほか、シリンジで海水を採取し栄養塩濃度の分析試料とした。底泥は、105°Cで24時間乾燥させて乾燥重量を求めた後、550°Cで3時間乾燥させて再度秤量して、前後の重量差を強熱減量とした。粒度組成はステンレス製のふるいを用いて分析し、粒度組成63 μm以下の割合(重量比)を含泥率とした。栄養塩は、硝酸態窒素、亜硝酸態窒素、リン酸態リン、ケイ酸態ケイ素、アンモニア態窒素の濃度について、オートアナライザー(QuAAtro39, ビーエルテック)により分析した。

季節変化 Line-N2の35 m区において、2019年6月から2021年4月まで、1-3か月毎に計15回、コアマモ

をコアで採取した ($n=6-8$)。サンプル採取および測定は、地点間比較で記載の方法で行った。Line-N2の10 m部の海底に置いたコンクリートブロックの穴の中に、水温ロガー (Onset, HOBO U22-001) を設置した。2019年6月2日から2021年4月27日まで1時間間隔で水温を記録し、10日間移動平均値を求めて各調査日の水温値とした。

Line-N2の7地点における被度調査は、2019年6月から2021年4月までの期間、1-4か月毎に行った。既述の手順で調査地点を定め、各地点を中心とした1 m×2 mの範囲を50 cm方形枠8区画に分画し、コアマモとその他の海草類の被度を測定し、地点毎の被度の平均値を求めた。

統計検定 全ての統計検定は、フリーソフトウェアR (ver. 3.4.4) を用いて行った。

結 果

地点間比較 (環境) 2019年6月測定の実環境データのうち、水温は、25 m区、35 m区で35°Cを超えたのに対して、他の3区では33°C前後で、両グループ間に有意差 (Tukey-Kramer HSD test, $p<0.05$) が認められた (Table 1)。塩分は、25 m区、35 m区で26PSU台であったのに対して、他の地点では30PSU前後であったが、両グループ間で有意差は認められなかった ($p>0.05$)。含泥率は25 m区、35 m区、M区で高く、強熱減量は25 m区で高かったが、いずれにおいても地点間で有意差はみられなかった。酸化還元電位は、M区が他のすべての区よりも有意に高かったが、全般的に値が低く、還元傾向が強いとみられた。栄養塩類はいずれも、90 m区で最も低く、25 m区、35 m区、M区のうちいずれかで最も高く、一部の区間で有意差がみられた。

地点間比較 (コアマモ出現様式) 6月の株密度を地

点間で比較すると (Fig. 3a)、25 m区 (2,569株/m²) で最も低く、最も高い110 m区 (4,954株/m²) との間にのみ有意差 (Tukey-Kramer HSD test, $p<0.05$) が認められた。ライン上の4地点 (25, 35, 90, 110 m) でみると、25 m区で最も低く、沖側ほど高い値を示した。一方、M区は中間的な値を示した。2月の株密度は、6月と同様に25 m区 (5,001株/m²) で最も低かったが、最も高い90 m区 (7,266株/m²) も含めて地点間で有意差は認められなかった ($p>0.05$)。また、M区は110 m区に最も近い値を示した。

生殖株は、6月には出現しなかったが、2月には、いずれの地点からも出現した (Fig. 3b)。2月の生殖株密度は755-2,139株/m²の範囲にあり、地点間で有意差はなかった。2月の株密度に対する生殖株密度の割合は、25 mで15.1%、35 mで32.3%、90 mで29.4%、110 mで16.8%、M区で27.1%であった。

6月の株長を地点間で比較すると (Fig. 3c)、25 m区 (259 mm) で他の区よりも有意に長く、35 m、90 m区がこれに次いだ。110 m区 (110 mm) とM区 (115 mm) では他の区よりも有意に短かった。2月の株長は94-196 mmの範囲にあり、6月と比較して、地点間の違いがやや小さくなり、25 m区と35 m区との間、ならびに90 m区と110 m区およびM区との間の有意差がなくなった。このように、株長は、6月も2月も25 m区で最も長く沖側ほど短かった。M区は、110 m区に最も近い値を示した。

6月の地上部バイオマスは (Fig. 3d)、63-159 g/m²の範囲にあり、25, 35, 90 mの3区では、110 m区、M区の2区よりも有意に高い値を示した。2月の地上部バイオマスは、44-89 g/m²の範囲にあり、6月と同様の傾向を示したが、90 m区と110 m区との間にのみ有意差を示した。

Table 1 Physiochemical parameters in each site, measured in July 2019

Site	Temperature (°C)	Salinity (PSU)	Mud content (%)	Ignition loss (%)	Eh (mV)
25 m	35.97 ± 0.20 ^a	26.58 ± 1.00	1.04 ± 0.49	1.94 ± 0.39	-144.50 ± 33.45 ^b
35 m	35.30 ± 0.32 ^a	26.87 ± 4.39	1.01 ± 0.28	1.69 ± 0.30	-168.33 ± 0.82 ^{bc}
90 m	33.72 ± 0.48 ^b	32.40 ± 0.26	0.59 ± 0.09	1.57 ± 0.27	-187.83 ± 10.65 ^c
110 m	33.41 ± 0.65 ^b	29.67 ± 3.88	0.67 ± 0.18	1.54 ± 0.28	-188.50 ± 16.86 ^c
M	32.55 ± 1.44 ^b	29.86 ± 5.56	1.06 ± 0.36	1.56 ± 0.43	-84.33 ± 12.08 ^a
Site	NO ₃ -N (μM)	NO ₂ -N (μM)	SiO ₂ -Si (μM)	PO ₄ -P (μM)	NH ₄ -N (μM)
25 m	9.72 ± 8.53 ^{ab}	1.07 ± 0.58 ^{ab}	39.28 ± 4.11 ^a	1.58 ± 0.53 ^{ab}	13.60 ± 3.82 ^a
35 m	11.40 ± 10.24 ^a	1.61 ± 0.79 ^a	29.73 ± 3.38 ^a	1.48 ± 0.23 ^{ab}	13.90 ± 8.01 ^a
90 m	0.30 ± 0.12 ^b	0.34 ± 0.06 ^b	10.12 ± 1.27 ^b	0.59 ± 0.19 ^b	2.41 ± 0.81 ^b
110 m	0.81 ± 0.51 ^{ab}	0.74 ± 0.18 ^{ab}	34.45 ± 19.09 ^a	1.63 ± 1.44 ^{ab}	4.51 ± 2.38 ^b
M	6.09 ± 4.72 ^{ab}	0.64 ± 0.62 ^b	29.62 ± 7.88 ^a	2.07 ± 0.66 ^a	11.90 ± 2.52 ^a

Different letters (a, b, c) indicate a significant difference between sampling sites (Tukey-Kramer HSD test, $p<0.05$). Values are expressed as mean ± SD ($n=6$).

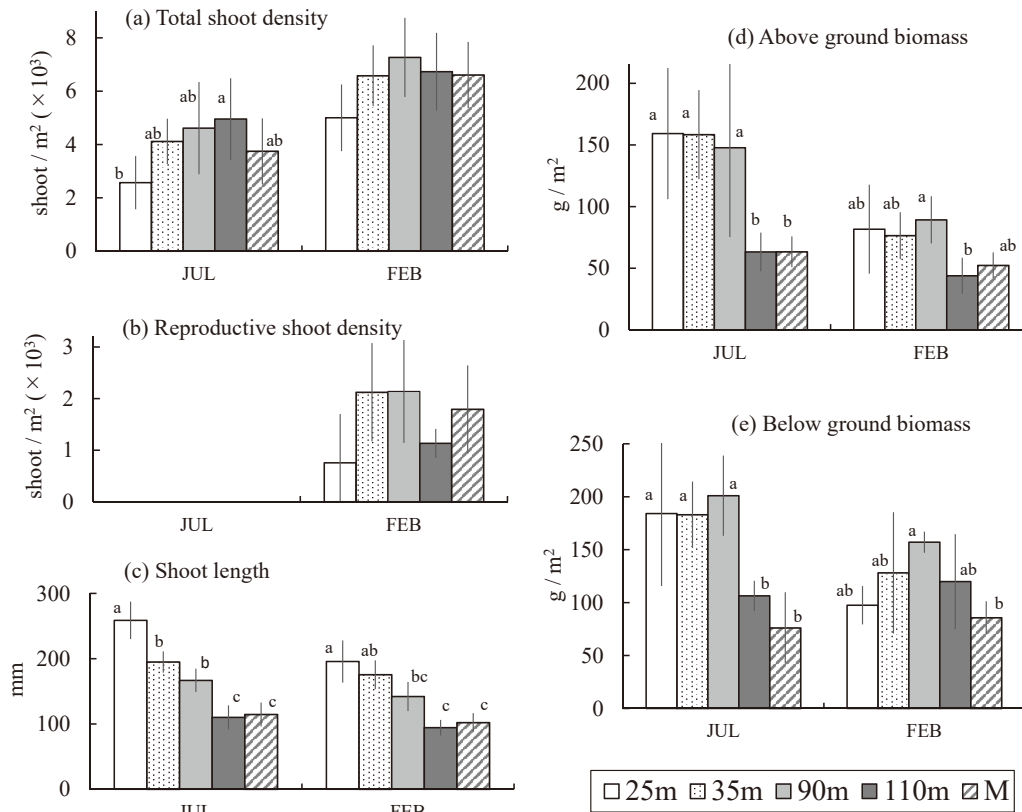


Fig. 3 Comparison of total shoot density (a), reproductive shoot density (b), shoot length of vegetative shoots (c), above-ground biomass (d) and below-ground biomass (e) of *Zostera japonica* among each site of Nagura Bay in July 2019 and February 2021. Different letters (a, b, c) indicate a significant difference between sites of each month (Tukey-Kramer HSD test, $p < 0.05$). Values are expressed as mean \pm SD ($n = 5-6$).

6月の地下部バイオマスは (Fig. 3e), 76-201 g/m² の範囲にあり, 25, 35, 90 mの3区では, 110 m区, M区の2区よりも有意に高い値を示した。2月の地下部バイオマスは, 86-157 g/m² の範囲にあり, 90 m区で最大, M区で最低となり, 両区間にのみ有意差が認められた。このように, 地上部バイオマスと地下部バイオマスは, 株長に類似したパターンで時空間変動を示した。

コアモのパラメータを6月と2月で比較すると, 株密度は2月に高かったが, 他のパラメータは6月に高い傾向が得られた。生殖株密度を除く4つのパラメータについて two-way ANOVA を実施したところ (Table 2), いずれのパラメータにおいても, 月間および地点間に有意差が認められた。月-地点間の交互作用は, 株長, 地下部バイオマスで有意となったが, 株密度および地上部バイオマスでは, 有意ではなかった。

各パラメータ間での相関関係を調べたところ, 株長-地上部バイオマス, 地上部バイオマス-地下部バイオマスについては, 6月と2月で共通して有意な正の相関 (r 範囲0.497-0.779) が認められた (Table 3)。その他,

株長-地下部バイオマスでは6月 ($r = 0.586$) のみ, 株密度-地下部バイオマスは2月 ($r = 0.611$) のみ, それぞれ有意な正の相関が認められた。

6月における環境データとコアモ測定値との関係を見ると (Table 4), 水温と株長 ($r = 0.777$), 水温と地上部バイオマス ($r = 0.536$) ならびに水温と地下部バイオマス ($r = 0.429$) との間には, それぞれ有意な正の相関 ($p < 0.05, n = 30$) が認められた。一方, 水温と株密度との間には有意な負の相関 ($r = -0.382$) がみられた。強熱減量と株長 ($r = 0.527$), 強熱減量と地上部バイオマス ($r = 0.369$) との間には, それぞれ有意な正の相関が認められた。その他, 酸化還元電位と地下部バイオマス ($r = -0.376$), リン酸態リンと地下部バイオマス ($r = -0.377$), アンモニア態窒素と株密度 ($r = -0.400$) との間に, それぞれ有意な負の相関がみられた。

季節変化 10 m部の海底で毎時測定された水温の瞬時値は, 最低水温は12.4°C (2020年2月18日), 最高水温は42.7°C (2019年8月13日) で, 著しい季節変動が認められた。10日間移動平均値は, 17.6°C (2021年

Table 2 Results of two-way ANOVA testing for the influence of sampling month (July vs. February), collection site, and interactive effects on each parameter of *Zostera japonica*

Total shoot density	df	Sum Sq	Mean Sq	F value	p
Month	1	3359	3359	48.353	<0.001
Site	4	1339	335	4.818	0.0025
Month:Site	4	73	18	0.262	0.9011
Residuals	46	3195	69		
Shoot length	df	Sum Sq	Mean Sq	F value	p
Month	1	9263	9263	20.877	<0.001
Site	4	126722	31681	71.401	<0.001
Month:Site	4	4657	1164	2.624	0.0467
Residuals	46	20410	444		
Above-ground biomass	df	Sum Sq	Mean Sq	F value	p
Month	1	1.3727	1.3727	26.61	<0.001
Site	4	2.2998	0.575	11.14	<0.001
Month:Site	4	0.4871	0.1218	2.36	0.0671
Residuals	46	2.3732	0.0516		
Below-ground biomass	df	Sum Sq	Mean Sq	F value	p
Month	1	0.5784	0.5784	9.482	0.00349
Site	4	2.7687	0.6922	11.348	<0.001
Month:Site	4	0.8274	0.2069	3.391	0.01635
Residuals	46	2.8059	0.061		

Table 3 Pearson correlation coefficient between parameters of *Zostera japonica* in June 2019 and February 2021

June 2019 (n = 30)	Shoot length	Total shoot density	Above-ground biomass
Total shoot density	-0.345	—	—
Above-ground biomass	0.714*	0.144	—
Below-ground biomass	0.586*	0.154	0.779*
Feb 2021 (n = 26)	Shoot length	Total shoot density	Above-ground biomass
Total shoot density	-0.125	—	—
Above-ground biomass	0.751*	0.309	—
Below-ground biomass	0.224	0.611*	0.497*

* Correlation is significant ($p < 0.05$).

1月15日) から 33.1°C (2019年8月1日) の範囲にあり (Fig. 4a), これらのうちコア採集日の値は, 20.8°C (2020年2月) から 32.4°C (2019年7月) の範囲にあった。

35 m区における周年サンプリングにおいて, 株密度は 3,486株/m² (2019年7月) から 8,309株/m² (2020年

Table 4 Pearson correlation coefficient for parameters of *Zostera japonica* with the physiochemical parameters in June 2019 (n = 30)

Parameter	Shoot length	Total shoot density	Above-ground biomass	Below-ground biomass
Temperature (°C)	0.777*	-0.382*	0.536*	0.429*
Salinity	-0.249	0.166	-0.077	-0.039
Mud content (%)	0.212	-0.092	0.013	0.003
Ignition loss (%)	0.527*	-0.172	0.369*	0.232
Eh (mV)	-0.060	-0.223	-0.111	-0.376*
NO ₃ -N	0.282	-0.346	0.098	0.101
NO ₂ -N	0.316	-0.117	0.315	0.217
SiO ₂ -Si	0.189	-0.111	-0.132	-0.214
PO ₄ -P	-0.069	0.118	-0.211	-0.377*
NH ₄ -N	0.359	-0.400*	0.166	-0.025

* Correlation is significant ($p < 0.05$).

12月) の範囲で変動し, 夏季に低く冬から春に高い傾向を示した (Fig. 4b)。生殖株は, 2020年2月 (970株/m²), 4月 (472株/m²), 2021年2月 (2,123株/m²), 4月 (52株/m²) の4回のみ確認され, その際の株密度に対する生殖株密度の割合は, それぞれ, 12.1, 6.4, 32.3, 0.9%であった (Fig. 4b)。これら生殖株が出現した調査日の水温移動平均値は, それぞれ 20.8, 24.2, 21.1, 24.1°Cであった。生殖株がはじめて出現した2月の水温は, 両年共に, コア採集日の値の中では最低値であった。

株長は 61 mm (2019年11月) から 195 mm (2019年6月), 地上部バイオマスは 49 g/m² (2019年11月) から 158 g/m² (2019年6月), 地下部バイオマスは, 115 g/m² (2019年12月) から 200 g/m² (2020年8月) の範囲でそれぞれ変動した (Fig. 4c, d)。このように, 株密度以外のコアマモの各パラメータは, 6月もしくは8月に最大値を, 11月もしくは12月に最小値を示しており, 類似した季節変動パターンを示した。

水温も含めた各パラメータ間の相関関係を調べた結果, 株長と地上部バイオマスとの間に有意な正の相関 ($r = 0.713$, $p < 0.05$), 株密度と水温 (過去10日間移動平均) との間に有意な負の相関 ($r = -0.694$, $p < 0.05$) が認められた (Table 5)。

被度調査の結果, コアマモは, 全調査地点で毎回出現し, うち 13, 25, 40, 80, 118 mの5地点では, 常に優占的に出現し, ほとんどの調査時に20%を超える被度を示した (Fig. 5)。これら5地点では, 他の海草類 (主にリュウキュウスガモ *Thalassia hemprichii*) の被度が10%を超えたのは, 25 m地点 (7回) のみであった。一方, 60, 100 m地点では, コアマモの被度は10%前後であったのに対して, 他の海草類 (リュウキュウスガモ等) の被度は30%前後を記録し, 100 m地点の

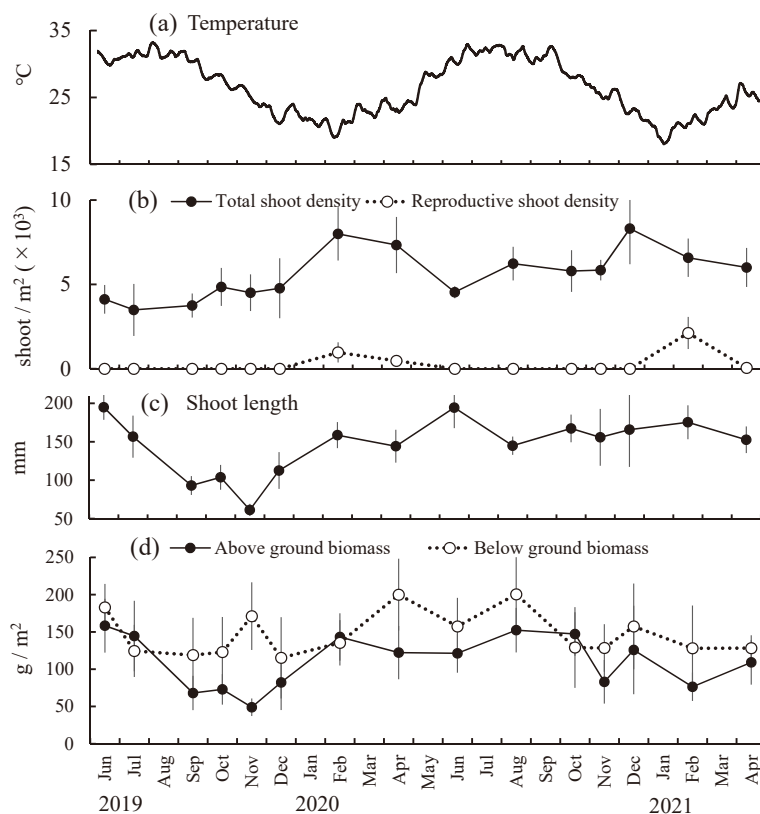


Fig. 4 Seasonal variations in the temperature at the site of 10 m (a), total shoot density (b, closed circle), reproductive shoot density (b, open circle), shoot length of vegetative shoots (c), and above-ground biomass (d, closed circle) and below-ground biomass (d, open circle) of *Zostera japonica* at the site 35 m from the benchmark of Nagura Bay, from June 2019 to April 2021. Temperatures are expressed as the 10-day moving average of values measured at 60-minute intervals, and other values are mean \pm SD ($n = 6-8$).

Table 5 Pearson correlation coefficient between parameters of *Zostera japonica* collected throughout the two years at the site 35 m from the benchmark ($n = 15$)

Parameter	Shoot length	Total shoot density	Above-ground biomass	Below-ground biomass
Total shoot density	0.281	—	—	—
Above-ground biomass	0.713*	0.236	—	—
Below-ground biomass	0.142	0.235	0.390	—
Temperature	0.148	-0.694*	0.380	0.274

* Correlation is significant ($p < 0.05$).

2019年12月を除いて、コアマモよりも他の海草類の被度が高かった。各地点におけるコアマモ被度の経月変化をみると、分布中心域にあたる25、40 m地点では、6月前後に高く11月前後に低いという季節的变化を示した。一方、分布縁辺域にあたる13 m地点および60 m以深の各地点では、2月頃にも被度が増大するなど、季節性は不明瞭であった。

考 察

地点間の相違と環境要因 ライン上の4地点 (25, 35, 90, 110 m) の株密度は、岸側ほど低い傾向が得られたのに対して (Fig. 3a), 株長は、沖側ほど短くなった (Fig. 3c)。一方、分布上限域に位置するM区では、株密度は高いが株長は短く、両パラメータは、6月の株密度を除き、110 m区に最も近い値を示し、距離的に近い25 m区とは最も離れた値を示した (Fig. 3a, c)。

このように25 m区、110 m区およびM区の間の特徴的な相違が求められたため、これら3区の環境条件の相違を考察する。ラグーン状窪地に位置する25 m区は (Fig. 2), 高水温・低塩分で各栄養塩濃度が高かった (Table 1)。閉鎖的で外洋水との交換も小さいために、気温および日射による水温上昇が生じやすい上に、陸水の影響を受けやすいとみられる。また、25 m区は、有機物量の指標となる強熱減量が高いほか、流速と逆相関傾向を示す含泥率²⁾も高かった。水深的に干出する潮位でもタイドプール状となるため、有機物が堆積しやすく流速も弱いと推察される。M区は、25 m区の近隣にあ

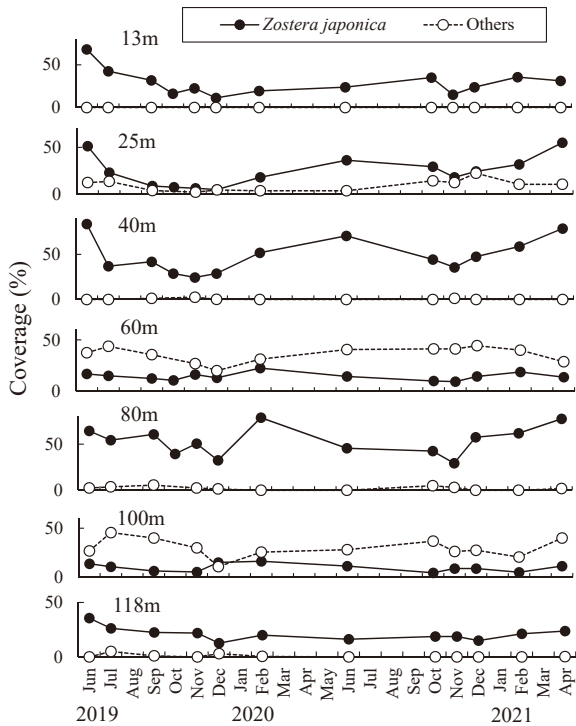


Fig. 5 Seasonal variations in the coverage of *Zostera japonica* (closed circle) and other seagrass species (open circle) at each site in Nagura Bay, from June 2019 to April 2021.

るものの、ラグーン状窪地ではないため、水深が浅く干出時間が最も長い。110 m区は、水深が最も深くサンゴ礁域に近く、低水温、高塩分で、含泥率、強熱減量、栄養塩（窒素）濃度も低いため、外洋水の影響を受けやすいとみなされる。また、含泥率と強熱減量が共に低い110 m区は、25 m区とは対照的に、流速が速い可能性が高い。

コアマモの株長・株密度と環境条件との関係に関する詳しい研究は、温帯個体群を対象とした上出ら²⁾とKim *et al.*⁹⁾などに限られている。このうち、上出ら²⁾は、流速が弱い場所ほど株密度が低く株長が長いことを指摘しており、本研究における25 m区と110 m区との間に認められた傾向と一致する。一方、韓国南岸のコアマモ個体群の操作実験を行ったKim *et al.*⁹⁾は、干出時間の短縮は環境好適化による株長伸長を引き起こし、その結果として、self-shading効果（草体が光を遮ることで自身の光合成が抑制される現象）により株密度の低下を招くとしている。本研究でも、干出時間が最も長いM区では、干出時間が短い25 m区に比べて、株密度が高く株長が短い。

以上のことから、温帯個体群と同様に、亜熱帯個体群を対象とした本研究でも、流速が早い、もしくは、干出時間が長い場所で、株密度が高く株長が短くなると考え

られる。その結果として、距離的に最も離れている110 m区とM区とで、株密度・株長の結果が類似していた可能性がある。また、株長と地上部バイオマスとの間には、地点間比較でも (Table 3)、周年調査でも (Table 5)、有意な正の相関が認められたが、株密度と地上部バイオマスとの間はいずれにおいても相関は有意ではなかった。したがって、干出しにくく流速が遅い場所で株長が伸長することが、本種の濃密群落（バイオマスが高い場所）が閉鎖的なラグーン状窪地とその縁辺に限定される¹⁹⁾原因となっている可能性がある。

Park *et al.*²²⁾は、潮間帯上部に分布するコアマモは、強光及び干出環境に適応した代謝・形態特性を有していると述べている。また、本来分布しない深場への移植実験が、温帯域個体群^{23,24)}ならびに亜熱帯個体群¹⁶⁾で行われており、いずれも株密度低下などが観察されている。本研究では光条件の測定を行っていないため、光量が株密度や株長に及ぼす影響の評価も今後の課題である。

季節変動様式 35 m区での周年調査では、株長、地上部バイオマス、地下部バイオマスは、いずれも、6月もしくは8月に最大値を示した (Fig. 4)。一方、株密度は、水温に対して有意な負の相関を示し (Table 5)、他のパラメータとは明瞭に異なる季節変化を示した。地点間比較調査でも、株密度は2月に高い値を示したのに対して、他のパラメータは6月に高かった (Fig. 3)。

コアマモの被度は、分布中心域付近では、6月頃に高く11月頃に低くなり (Fig. 5)、35 m区の株長や地上部バイオマス (Fig. 4c, d) と同様の季節変化を示した。これに対して、分布縁辺域（上限および下限）付近では、被度は不規則に変化した。地点間比較調査でも、6月と2月の株長の相違は、分布縁辺域付近よりも25 m区で大きく (Fig. 3c)、結果として株長のtwo-way ANOVAで月一地点間の交互作用が有意となった (Table 2)。地上部バイオマスにおいても、交互作用は有意ではなかったものの、同様の傾向が認められた。また、コアマモ1株あたり葉枚数は、35 m区での周年調査においては、株長で認められたような地上部バイオマスと同期した変動はみられない (山田未発表)。これらのことから、コアマモの株長が季節的に大きく変化する分布中心域では、それを反映して地上部バイオマスや被度が季節変化するのに対して、株長が長くない分布縁辺域付近では、株長とは季節変動パターンが異なる株密度変化の影響を相対的に強く受けるため、季節性が不規則になることが示唆された。

温帯域のコアマモ個体群では、株長・株密度・地上部バイオマスはいずれも概ね初夏前後に最大期を迎える例が多いが、^{12,13,25,26)} 本研究結果と同様に、株密度が他のパラメータとは異なる季節変化を示した例も韓国南岸個体群²⁷⁾などで認められる。亜熱帯個体群を対象とした既

往の知見では、株長の季節変化を調べた例はないが、ベトナム北部で実施されたHuong *et al.*¹⁶⁾の研究によると、バイオマスと株密度がほぼ同期して変動し、それらは秋季以降に増大する。本研究で示されたように、株長や株密度は狭い範囲内でも異なることから、温帯域と亜熱帯域とでフェノロジーの比較を行うためには、株長と株密度に及ぼす環境条件の影響を検証する野外実験⁹⁾などを、亜熱帯個体群でも実施する必要がある。

被度調査の結果、40 m地点までは、コアマモが常に卓越して出現した (Fig. 5)。60 m地点以深でも、他の海藻類 (リュウキュウスガモ等) の被度が常に低い80 m地点および118 m地点では、コアマモ被度は高かった。これに対して、他種の被度が高い60 m地点および100 m地点では、コアマモの被度は常に低かった。韓国南岸で調査を行ったKim *et al.*²⁷⁾は、アマモ *Zostera marina* との競合が、コアマモの潮間帯下部以深での繁茂を抑制する要因の一つとなっていると考察している。本研究結果も、リュウキュウスガモをはじめとした他の海藻類の消長の影響を受けていると考えられる。

有性生殖 本研究では、2月の生殖株密度に地点間で有意差は認められず (Fig. 3b)、株長が短いM区および110 m区でも他の地点と同程度の生殖株が出現した。このことから、コアマモは分布上限域および下限域付近でも有性生殖は活発に行われている可能性が示唆された。また、生殖株の割合は、本州個体群^{12,13)}と同等かやや高い。今後、コアマモの有性生殖の貢献度を評価するためには、温帯域個体群を対象として実施された、単位面積あたり種子生産数⁸⁾や個体群構造¹³⁾などの調査が必要である。

35 m区における周年調査の結果、生殖株は2020年2月、同年4月、2021年2月、同年4月に出現した (Fig. 4b)。これら4回の調査日の水温 (調査日までの10日間移動平均) は21–24°Cの範囲にあり、このうち2月の水温は調査日の中で年間最低値であった。生殖株密度および株密度あたり生殖株率は、両年ともに4月よりも2月の方が大幅に高かった。確認された生殖株はいずれも種子を有しており、花は確認できなかった。コアマモの受精から結実までに要する日数は不明であるが、12月の調査では生殖株は確認されていないことから、本種の有性生殖期間は、最低水温期の2月を中心とした2–3か月間であると考えられた。亜熱帯での他の研究^{16–18)}においても、コアマモの生殖株は主に低水温期に出現する。また、アジア熱帯域北部のコアマモ群落のバイオマス²⁸⁾は、石垣島 (本研究) ならびに温帯域 (上出ら²⁾ など) よりも著しく低い。これらのことから、熱帯域での本種の分布は限定的と考えられ、年間最低水温が高いことによる有性生殖の阻害がその要因の一つとなっている可能性がある。気候変動により最低水温が上昇すると、亜熱

帯域のコアマモ個体群の有性生殖期および分布域が縮小する恐れがある。

謝 辞

本研究は、JSPS 科研費 17H03628 の助成を受けた。

文 献

- 1) Short F, Carruthers T, Dennison W, Waycott M. Global seagrass distribution and diversity: a bioregional model. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2007; **350**: 3–20.
- 2) 上出貴士, 吉田吾郎, 山内 信, 高橋芳明, 井関和夫. 和歌山県田辺湾内ノ浦におけるコアマモの現存量と形態的变化に対する環境要因の影響. *水産増殖* 2011; **59**: 29–40.
- 3) Duarte CM, Chiscano CL. Seagrass biomass and production: a reassessment. *Aquat. Bot.* 1999; **65**: 159–174.
- 4) Hori M, Suzuki T, Monthum Y, Srisombat T, Tanaka Y, Nakaoka M, Mukai H. High seagrass diversity and canopy-height increase associated fish diversity and abundance. *Mar. Biol.* 2009; **156**: 1447–1458.
- 5) Vermaat JE, Agawin NSR, Duarte CM, Fortes MD, Marba N, Uri JS. Meadow maintenance, growth and productivity of a mixed Philippine seagrass bed. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1995; **124**: 215–225.
- 6) Lee SY, Fong CW, Wu RSS. The effects of seagrass (*Zostera japonica*) canopy structure on associated fauna: a study using artificial seagrass units and sampling of natural beds. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2001; **259**: 23–50.
- 7) Miller CA, Yang S, Love BA. Moderate increase in TCO₂ enhances photosynthesis of seagrass *Zostera japonica*, but not *Zostera marina*: implications for acidification mitigation. *Front. Mar. Sci.* 2017; **4**: 228.
- 8) Yue S, Zhang X, Xu S, Zhang Y, Zhao P, Wang X, Zhou Y. Reproductive strategies of the seagrass *Zostera japonica* under different geographic conditions in northern China. *Front. Mar. Sci.* 2020; **7**: 574790.
- 9) Kim SH, Kim JW, Kim YK, Lee KS. Growth responses of the intertidal seagrass *Zostera japonica* to manipulated sea level rise conditions. *Bull. Mar. Sci.* 2018; **94**: 1379–1393.
- 10) Kaldy JE. Production ecology of the non-indigenous seagrass, dwarf eelgrass (*Zostera japonica* Ascher. & Graeb.), in a Pacific northwest estuary, USA. *Hydrobiologia* 2006; **553**: 201–217.
- 11) Young D, Clinton P, Specht D, Collura TCM. Comparison of non-native dwarf eelgrass (*Zostera japonica*) and native eelgrass (*Z. marina*) distributions in a northeast Pacific estuary: 1997–2014. *Bot. Mar.* 2015; **58**: 239–250.
- 12) Uede T. Seasonal changes of *Zostera japonica* at intertidal zone in Takinai and Uchinoura, Tanabe bay, Wakayama prefecture, Japan. *Nippon Suisan Gakkai-shi* 2007; **73**: 478–486 (in Japanese with English abstract).
- 13) 阿部真比古, 横田圭五, 倉島 彰, 村瀬 昇, 前川行幸. 三重県英虞湾立神浦におけるコアマモ群落の構造と季節変化. *水産増殖* 2012; **60**: 215–225.
- 14) Shafer DJ, Sherman TD, Wyllie-Echeverria S. Do desiccation tolerances control the vertical distribution of intertidal seagrasses? *Aquat. Bot.* 2007; **87**: 161–166.

- 15) Abe M, Yokota K, Kurashima A, Maegawa M. High water temperature tolerance in photosynthetic activity of *Zostera japonica* Ascherson & Graebner seedlings from Ago Bay, Mie Prefecture, central Japan. *Fish Sci.* 2009; **75**: 1117-1123.
- 16) Huong TTL, Vermaat JE, Terrados J, Tien NV, Duarte CM, Borum J, Tri NH. Seasonality and depth zonation of intertidal *Halophila ovalis* and *Zostera japonica* in Ha Long Bay (northern Vietnam). *Aquat. Bot.* 2003; **75**: 147-157.
- 17) Lee SY. Annual cycle of biomass of a threatened population of the intertidal seagrass *Zostera japonica* in Hong Kong. *Mar. Biol.* 1997; **129**: 183-193.
- 18) 当真 武. 琉球列島の海草-I. 種類と分布. 沖縄生物学会誌 1999; **37**: 75-92.
- 19) Yamada H, Tanita I, Watanabe S, Nanjo K, Kon K. Distributional characteristics of a seagrass bed of *Zostera japonica* confirmed in the intertidal zone around the Yaeyama Islands. *Nippon Suisan Gakkaishi* 2021; **87**: 43-45 (in Japanese).
- 20) 横田昌嗣. コアマモ. 「改訂・沖縄県の絶滅のおそれのある野生生物 (菌類編・植物編) 第3版-レッドデータおきなわ-」(沖縄県文化環境部自然保護課編) 沖縄県, 那覇. 2018; 307.
- 21) 大場達之, 宮田昌彦. 「日本海草図譜」北海道大学出版会, 札幌. 2007.
- 22) Park SR, Moon K, Kim SH, Lee KS. Growth and photoacclimation strategies of three *Zostera* species along a vertical gradient: implications for seagrass zonation patterns. *Front. Mar. Sci.* 2021; **8**: 594779.
- 23) Kim SH, Kim JW, Kim YK, Park SR, Lee KS. Factors controlling the vertical zonation of the intertidal seagrass, *Zostera japonica* in its native range in the northwestern Pacific. *Mar. Environ. Res.* 2020; **157**: <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2020.104959>.
- 24) Zhang X, Zhou Y, Adams MP, Wang F, Xu S, Wang P, Liu P, Liu X, Yue S. Plant morphology and seed germination responses of seagrass (*Zostera japonica*) to water depth and light availability in Ailian Bay, northern China. *Mar. Environ. Res.* 2020; **162**: <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2020.105082>.
- 25) Zhang X, Zhou Y, Xu S, Wang P, Zhao P, Yue S, Gu R, Song X, Xu S, Liu JX, Wang X. Differences in reproductive effort and sexual recruitment of the seagrass *Zostera japonica* between two geographic populations in northern China. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2020; **638**: 65-81.
- 26) Lee SY, Oh JH, Choi CI, Shu Y, Mukai H. Leaf growth and population dynamics of intertidal *Zostera japonica* on the western coast of Korea. *Aquat. Bot.* 2005; **83**: 263-280.
- 27) Kim JH, Kim SH, Kim YK, Park JI, Lee KS. Growth dynamics of the seagrass *Zostera japonica* at its upper and lower distributional limits in the intertidal zone. *Est. Coast. Shelf Sci.* 2016; **175**: 1-9.
- 28) Abe Ito M, Lin HJ, O'Connor MI, Nakaoka M. Large-scale comparison of biomass and reproductive phenology among native and non-native populations of the seagrass *Zostera japonica*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2021; **675**: 1-21.