

三重県英虞湾立神浦における 一年生アマモ群落の構造と季節変化

阿部真比古^{1†}, 川原利恵², 横田圭五^{2,3}, 後藤真樹^{2,4}, 倉島 彰², 前川行幸²

Structures and seasonal changes of annual *Zostera marina* population in Tategami-ura, Ago Bay, Mie Prefecture, central Japan

Mahiko Abe^{1†}, Rie Kawahara², Keigo Yokota^{2,3}, Masaki Goto^{2,4},
Akira Kurashima² and Miyuki Maegawa²

Abstract: This study clarified the structures and seasonal changes of the annual *Zostera marina* population from April 2003 to November 2004, growing at Tategami-ura, Ago bay, Mie prefecture. Productive structures showed the graminous types excluding flowering period (May-June). Biomass and shoot density reached maximum values in May-June. At that time, over 80% of shoots were flowering shoots. And then, all shoots were disappeared in summer. From October-November, a lot of seedlings recruited and grew to flowering shoots by next spring. Maximum daily net production showed $4.50 \text{ g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ in June, which was similar level to that of the perennial *Zostera marina* population. However, yearly net production ($305.0 \text{ g m}^{-2} \text{ year}^{-1}$) showed lower than that of the perennial type. Yearly maximum biomass was 152.6 g m^{-2} , and production/biomass (P / B) ratio was 2.0. It is necessary to more research in the production because the biomass and shoot density of the annual population verify drastically year to year.

Key words: *Zostera marina*, annual plant, population structure, seasonal change

緒 言

海草アマモ*Zostera marina*は北半球の亜寒帯から温帯にかけて広く分布し、日本沿岸では北海道から九州の内湾砂泥域にアマモ場と呼ばれる大規模な群落を形成する¹⁾。アマモは基礎生産者であるとともに、アマモ場が作り出す立体構造は沿岸生物にとって重要である²⁾。近年は、アマモ場を含む海草藻場、海藻藻場や海藻養殖が二酸化炭素の吸収源と

なるブルーカーボン生態系としても注目されている³⁾。

日本沿岸のアマモ場の面積は、解析手法が異なるため単純に比較することはできないものの、1998年に実施された第5回自然環境保全基礎調査：海辺調査では 255.78 km^2 であったが、2018～2020年に実施された全国の藻場分布状況調査では 329.9 km^2 と増加している⁴⁾。アマモは一般的には多年生種であるが、高水温や低塩分などの生育環境が厳しい閉鎖的な海域では一年生個体群が知られている⁵⁻¹²⁾。近

2025年7月11日受付; 2025年9月9日受理; 2025年12月25日発行 (Received 11 July 2025; Accepted 9 September 2025; Published 25 December 2025)

¹水産大学校生物生産学科 (Department of Applied Aquabiology, National Fisheries University)

²三重大学大学院生物資源学研究科 (Graduate School of Bioresources, Mie University)

³現所属: 三重県農林水産部水産基盤整備課 (present address: Department of Agriculture, Forestry and Fisheries, Marine Infrastructure Division, Mie Prefecture)

⁴現所属: 岡山県東京事務所 (present address: Tokyo Office Okayama Prefectural Government)

[†]責任著者 (corresponding author): abemahi@fish-u.ac.jp

年では、海域によっては多年生から一年生への生活環の変化 (私信) や、一年生で維持されていた個体群の衰退・消失が起こっている^{12,13)}。つまり、地球温暖化等に起因する海洋環境の変化によって、今後アマモの生活環が多年生から一年生へシフトする海域が増加していくと予想される。

一年生アマモは、種子のみで繁殖を行うものの、形成された花枝 (生殖シュート) の多くがラフティング (植物体が浮いて浮遊すること) するため、生産された種子の多くが群落外に流出すると報告されている^{6,14,15)}。一年生のアマモ場が形成されている海域では、個体群維持において海域内だけでなく、近隣のアマモ場で形成された生殖シュートのラフティングによる種子供給とその発芽が重要になる^{15,16)}。一年生アマモに比べラフティングが少ない多年生アマモでは、複数の世代にわたる種子分散によって広域な遺伝的交流が行われているが、海峡地形などの影響により遺伝的交流が分断される場合もある¹⁷⁾。一年生のアマモ場が形成されやすい閉鎖的な海域では、種子分散による遺伝的交流が起きにくく、草体自体の弱体化や個体群の適応度の低下などが指摘されている¹⁸⁾。これらの報告から考えると、ア

マモ場は多年生や一年生に関わらず、近隣に生育するアマモ場との関係性が深く、複数の世代にわたる種子分散によって広域な遺伝的交流が行われている。したがって、ある海域に生育するアマモ場がその海域だけではなく、隣接する複数の海域に生育するアマモ場によって維持されていると考えられる。しかし、海洋環境の変化に起因するアマモ場の衰退や消失等によって種子供給の役割を担ってきたアマモ場が減少し、多年生や一年生のアマモ場の急速な衰退に繋がっていると考えられる。

これまでのアマモ場造成は、多年生アマモ群落を対象とすることが多く、海洋環境の変化を考慮すると、今後は一年生アマモ群落の造成手法や適正な管理手法などを検討していく必要がある。しかしながら、一年生アマモ群落の維持において重要となる、群落構造などの基礎的な知見は少ない^{13,19)}。そこで本研究では、三重県志摩市英虞湾立神浦の一年生アマモ群落を対象として、2003年4月3日から2004年11月30日まで月1~3回、計39回実施した方形枠調査から、群落構造の季節変化と現存量法による生産量推定を行った。

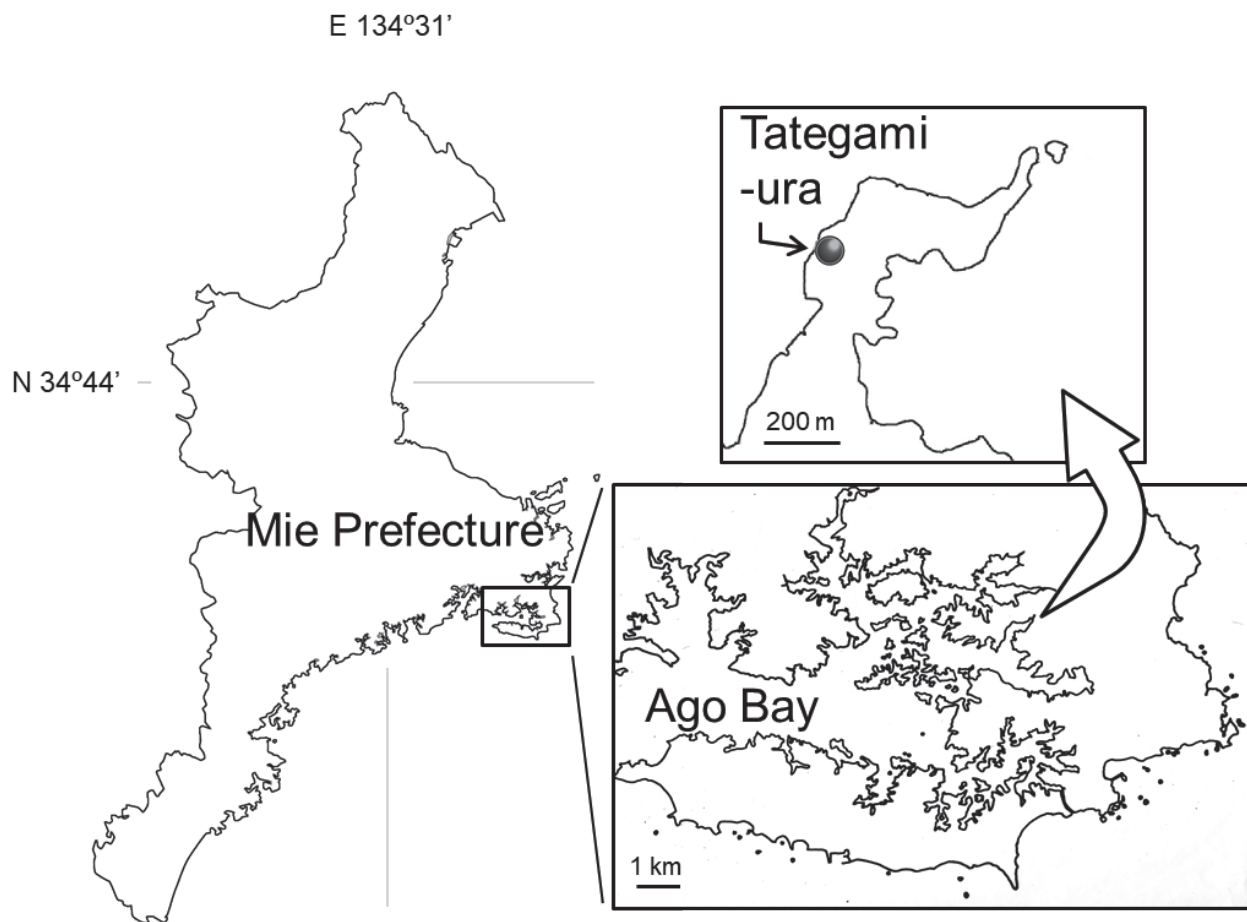


Fig. 1. Maps showing the sampling site of annual *Zostera marina* at Tategami-ura, Ago Bay, Mie Prefecture.

材料と方法

調査地点

調査地点をFig. 1に示す。本調査は三重県志摩市英虞湾立神浦で2003年4月3日から2004年11月30日まで行った。本海域は英虞湾の湾奥部に位置し、波静かで沿岸には干潟が多く形成されている。本海域では、水深D.L. -1.5～-3.0 mには一年生アマモ群落、水深 -0.5～-1.0 mにはコアマモ群落が発達している²⁰⁾。

水温データは三重県科学技術振興センターにより、立神浦において水深0.1～3 mの範囲を10 cm間隔で測定された1999～2004年の6年間の値を用いた (<http://www.agobay.jp/agoweb/index.jsp>, 現在は運用停止中)。

群落構造の調査

本調査では、一年生アマモ群落の立体構造を解明する目的で、陸上植物群落においてよく用いられる層別刈り取り²¹⁾を行った。2003年4月3日から2004年11月30日まで11日～26日間隔で月1～3回、計39回サンプリングを行った。目視により群落内の平均的な密度・草体長を示す場所に50 cm×50 cm方形枠を1ヶ所設置し、枠内にあるアマモの地上部と深さ約20 cmまでの地下部を全て採集した。試料は淡水で泥や付着物を洗浄した後、阿部ら²²⁾を基にシュートの形態と生育状況から、実生 (seedling)、栄養シュート (vegetative shoot)、側生シュート (lateral shoot) および生殖シュート (reproductive shoot) に区分し、地上部の草体長を測定するとともに、単位面積当たりのシュート密度を算出した。本研究では、地下茎の先端部に生育するものを栄養シュート、地下茎の途中から生えているものを側生シュート、花穂および茎を形成しているものを生殖シュート、種子から発芽しているものを実生とした。次に、地上部 (aboveground-organ) と地下部 (belowground-organ) に分け、地上部を水中での状態を想定し、基部を0 cmとして10 cm毎に切り分けた。試料は、さらに、生葉 (alive leaf blade)、枯死葉 (dead leaf blade)、花穂 (spadix)、葉鞘 (leaf sheath) および茎 (stem) の各部位に分け、EPSON Color Image Scanner GT-4000およびVisual Basicで自作した海草生体面積測定プログラムにより、茎以外の葉面積を測定した。葉面積を測定後、60℃で48時間送風乾燥させ乾重量を求めた。地下部に関しても生きていた地下茎 (alive rhizome)、枯死している地下茎 (dead rhizome) および不定根 (roots) に分け、地上部同様60℃で48時間送風乾

燥させ乾重量を測定した。得られた乾重量からは、生産構造図を作成するとともに、単位面積当たりの現存量を算出した。また、得られた葉面積からは単位面積当たりの葉面積 (葉面積指数, Leaf Area Index, LAI) を算出した。生産構造図は、植物に必要な不可欠である光に主眼を置き、植物群落の垂直的な空間構造を光合成による物質生産の面から捉えたものである。つまり、生産構造図を作成することにより、群落内のどの高さにどれくらいの光合成器官と非光合成器官が存在しているのかという空間配置を把握することができる。LAIは、群落内に存在する光合成器官の量を表す指標であり、単位面積あたりに存在する光合成器官の総面積で表す。生産構造図の作成およびLAI算出の際、生葉と枯死葉だけでなく花穂および葉鞘も光合成色素を持つため光合成器官として扱った。また、草体長の階級分布とシュート密度も求めた。さらに、葉の厚さの季節変化を求めるために生葉の単位面積当たりの乾重量 (葉面積重, Leaf Mass Area, LMA) を算出した。

年間純生産量および日純生産量

年間純生産量は、層別刈り取りにより得られた立神浦のアマモ群落の生産構造図を基に、上出²³⁾および阿部ら²⁴⁾による現存量法を用い、2003年9月から2004年9月までの1年間 (計26回) を推定した。アマモを含むアマモ属の葉寿命および葉間周期はそれぞれ30～160日および10～30日とされ^{25,26)}、葉部は枯死した状態でもしばらくの間は脱落せず、地上部植物体に付着している。また、葉部の脱落周期は物理的環境に大きく作用されるが、概ね葉間周期と同調する²⁰⁾。したがって、上出²³⁾ および阿部ら²⁴⁾ の手法では、アマモの葉寿命や葉間周期を超えない間隔での調査、つまり、生産量を評価するためには葉が枯れて流失しない間隔での調査が必要である。本調査は、12～26日間隔で行っており、純生産量の推定が可能と判断した。連続する2回の調査毎に葉部 (葉身・葉鞘)、生殖器官 (花穂・茎) および地下部 (地下茎・不定根) の各部位における枯死脱落量を推定し、1年分を積算することにより年間純生産量とした。また、調査間隔毎に推定された各部位における純生産量を調査間隔日数で割り、1日あたりの純生産量を算出した。

結 果

調査地点の水温変化

調査地点の水深0.1～3 mにおける1999～2004年の6年間

の月別の平均水温および調査期間である2003年および2004年の月別の平均水温の変化をFig. 2に示す。調査期間である2003~2004年の平均水温は8月に28.4℃の最高値を示し、1月に9.2℃の最低値を示した。2003年6~8月は平均水温の同時期と比較して0.7~1.9℃低く、2004年6~7月においては0.6~1.7℃高かった。

シュート密度の季節変化

シュート密度の季節変化をFig. 3に示した。調査を開始した2003年4月には、シュート全体で密度が860~1,212 shoots m^{-2} であり、生殖シュートが384~752 shoots m^{-2} とシュート全体の44.7~62.0%であった。また、側生シュートが23.4~41.9% (284~360 shoots m^{-2}) 認められた。その後、6月中旬までシュート密度は同程度で推移しながらも、生殖シュートの割合が72.0~84.1% (596~860 shoots m^{-2})まで増加した。この期間は側生シュートが20~116 shoots m^{-2} まで減少し、栄養シュートと合わせて15.5~24.0% (156~204 shoots m^{-2})であった。6月下旬になると生殖シュートの流失が始まり、シュート密度は472 shoots m^{-2} (2003年6月下旬), 308 shoots m^{-2} (2003年7月下旬)と減少した。8月下旬には生殖シュートは観察されなくなり、栄養シュート

と側生シュートで236 shoots m^{-2} となった。一方、この期間中に側生シュートと栄養シュートは合わせて160~260 shoots m^{-2} の範囲で推移した。その後、これらのシュートは9月下旬にかけて76 shoots m^{-2} まで減少した。10月になると、栄養シュートや側生シュートが流失し、実生が1,592 shoots m^{-2} 加入した。12月までは実生のみで群落が構成され、実生のシュート密度は緩やかに減少した。実生は2004年3月まで確認された。2004年1~3月の全体のシュート密度は、416~508 shoots m^{-2} であり、1月からは栄養シュートや側生シュートが、3月からは生殖シュートが形成された。生殖シュートが形成されると徐々に全体のシュート密度が減少し、5~6月は204~232 shoots m^{-2} で推移した。4~6月の生殖シュートの割合は26.6~51.2% (72~172 shoots m^{-2})であった。7月以降は生殖シュートを含め、栄養シュートや側生シュートの流失が始まり、8月中旬にはシュートは消失した。その後、11月になると実生の加入を確認したが、16~284 shoots m^{-2} と2003年と比較して低密度であった。

現存量の季節変化

現存量の季節変化をFig. 4に示した。地上部の現存量は

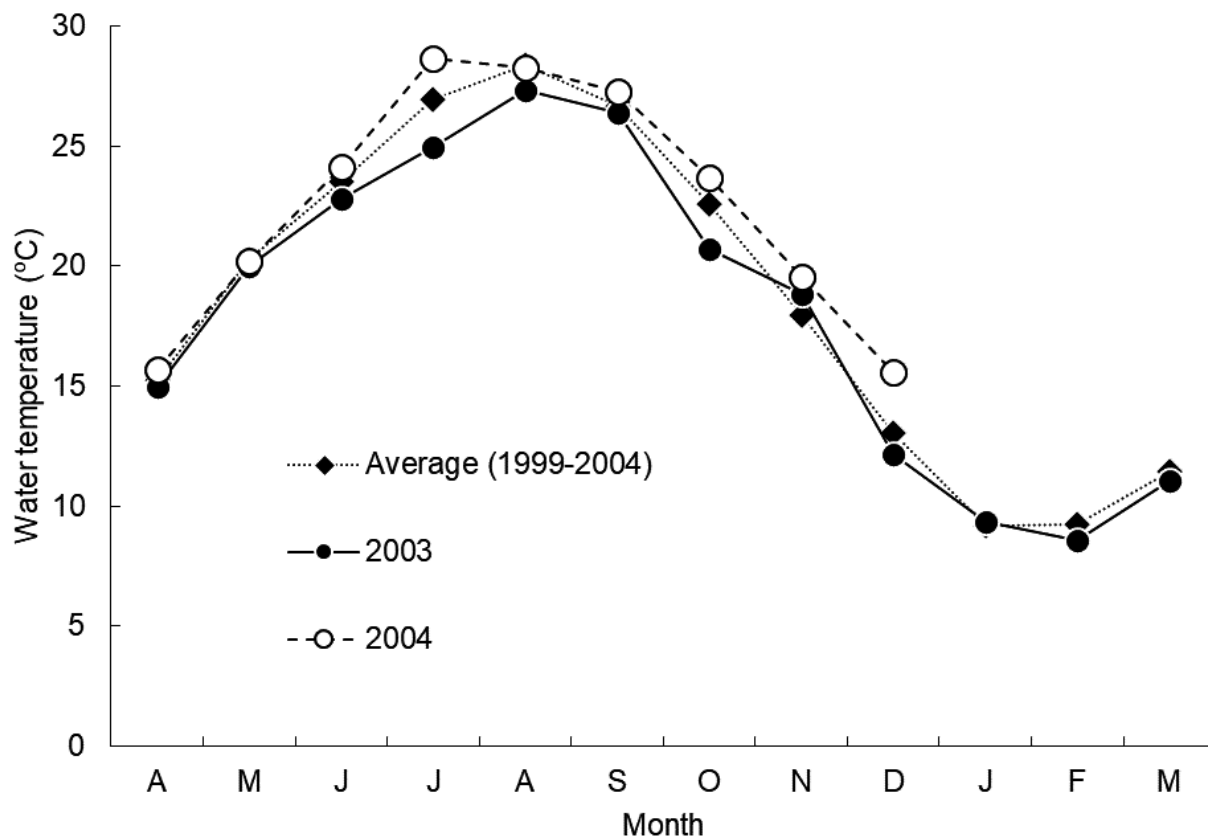


Fig. 2. Seasonal changes in mean water temperatures (0.1-3 m depth range) in 2003 (—●—), 2004 (---○---) and averaged values from 1999 to 2004 (.....◆.....) around Tategami-ura by Mie Prefectural Technology Promotion Center.

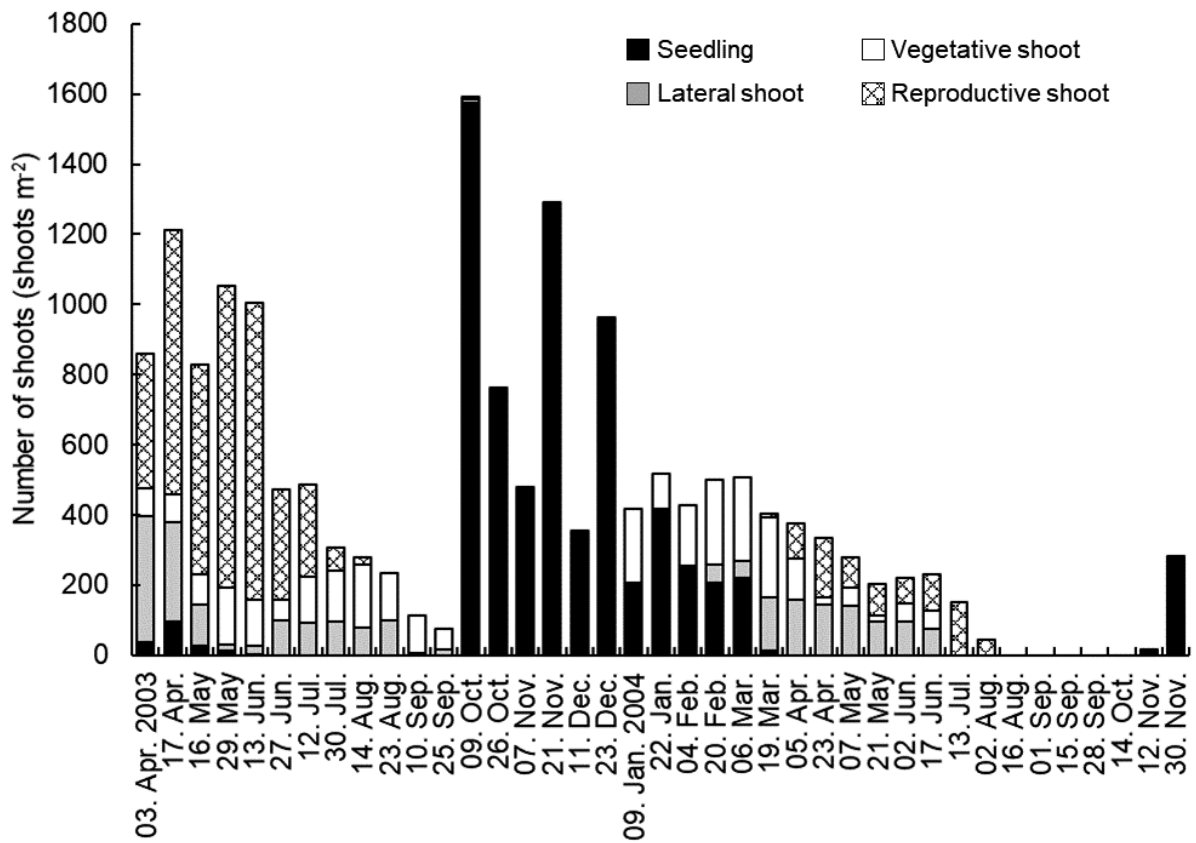


Fig. 3. Seasonal change in a number of shoots of the annual *Zostera marina* population from April 2003 to November 2004.

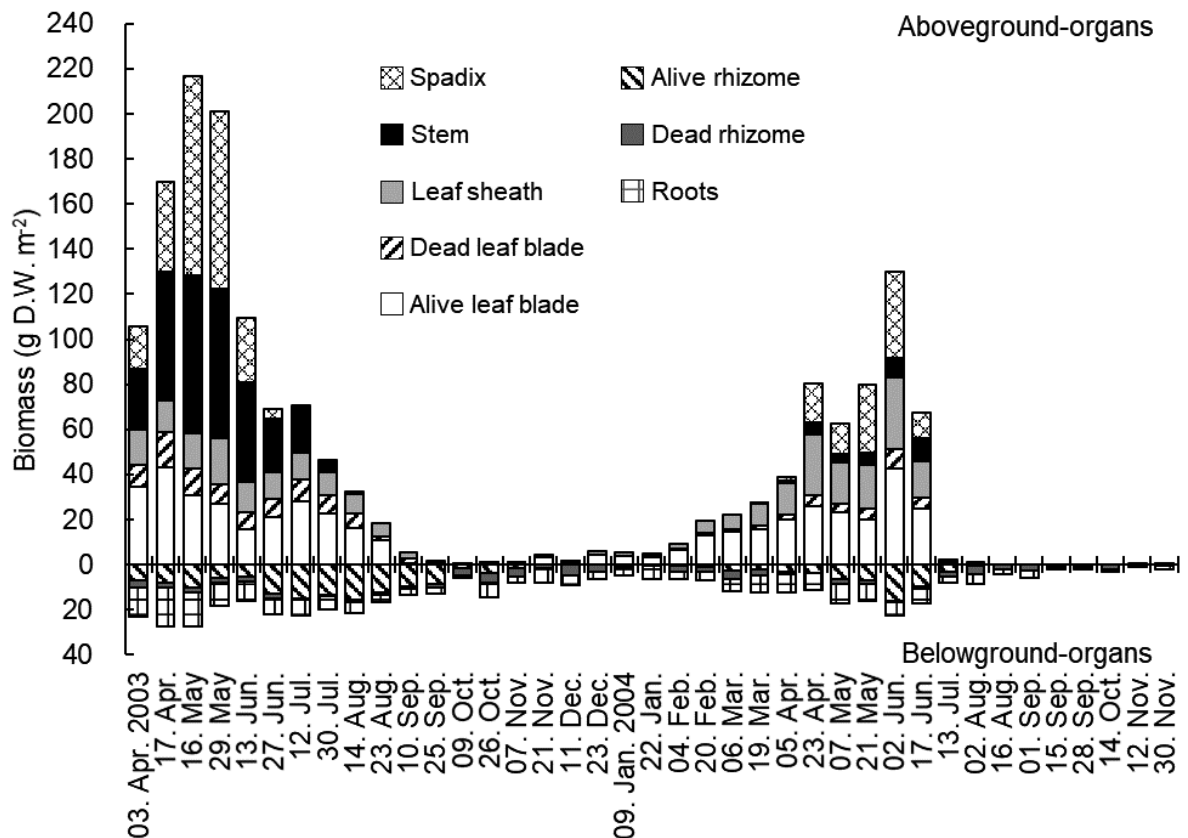


Fig. 4. Seasonal changes in biomass of aboveground and belowground organs of the annual *Zostera marina* population from April 2003 to November 2004.

2003年5月および2004年6月にそれぞれ 216.5 g m^{-2} および 129.9 g m^{-2} と最大になった。2003年および2004年ともに、6月以降に急激に地上部の現存量が減少し、9～2月には $0 \sim 10 \text{ g m}^{-2}$ 程度の低い値となった。地下部の現存量は地上部の増減とはほぼ同様に推移したが、地上部の現存量で見られたような急激な減少は示さなかった。地下部の現存量も5月または6月に $22.7 \sim 27.3 \text{ g m}^{-2}$ と最大になった。その後、徐々に減少し、10～2月には 10 g m^{-2} 以下の低い値を示した。地上部と地下部を合わせた現存量は、2003年5月に 243.8 g m^{-2} 、2004年6月に 152.6 g m^{-2} と最大値となり、2003年10月に 6.3 g m^{-2} 、2004年11月に 2.1 g m^{-2} と最小値となった。地上部の現存量においては、現存量の増加していく10～6月では生葉の現存量が地上部現存量全体の20.0～73.5%を占め、4～6月では花穂の現存量が19.8～60.3%を占めた。葉鞘の現存量は、発芽直後の実生が確認される10月以降の現存量の増加していく11～6月では10.4～37.2%であった。枯死葉の現存量は、調査期間中概ね20%以下であった。地下部の現存量は、生殖シュート

形成が起こる3月から生きている地下茎の現存量の割合が高くなり、6～9月には地下部現存量全体の34.1～74.7%を占めた。発芽実生が出現する10月以降は、不定根の現存量の割合が増加し、最大79.1%を占めた。また、枯死している地下茎の現存量の割合は、9～3月にかけて28.9～54.6%を占めた。地上部および地下部現存量の割合は、発芽実生が確認される10月では底質中に残存する地下部器官が多いことから90%以上は地下部が占めた。その後、地上部の割合が徐々に高くなり、5～6月には76.0～91.6%となった。地上部の流失が起こる夏期には再び地下部の割合が増加した。

葉面積指数 (LAI) と葉面積重 (LMA) の季節変化

LAIの季節変化をFig. 5-aに示した。調査を開始した2003年4月上旬ではLAIは2.7であり、4月中旬では3.7と調査期間中で最も高い値を示した。5月には低下し始め、6～7月には1.1～1.2であった。8月になると、LAIはさらに低下し、9月には0になった。10月からは実生が出

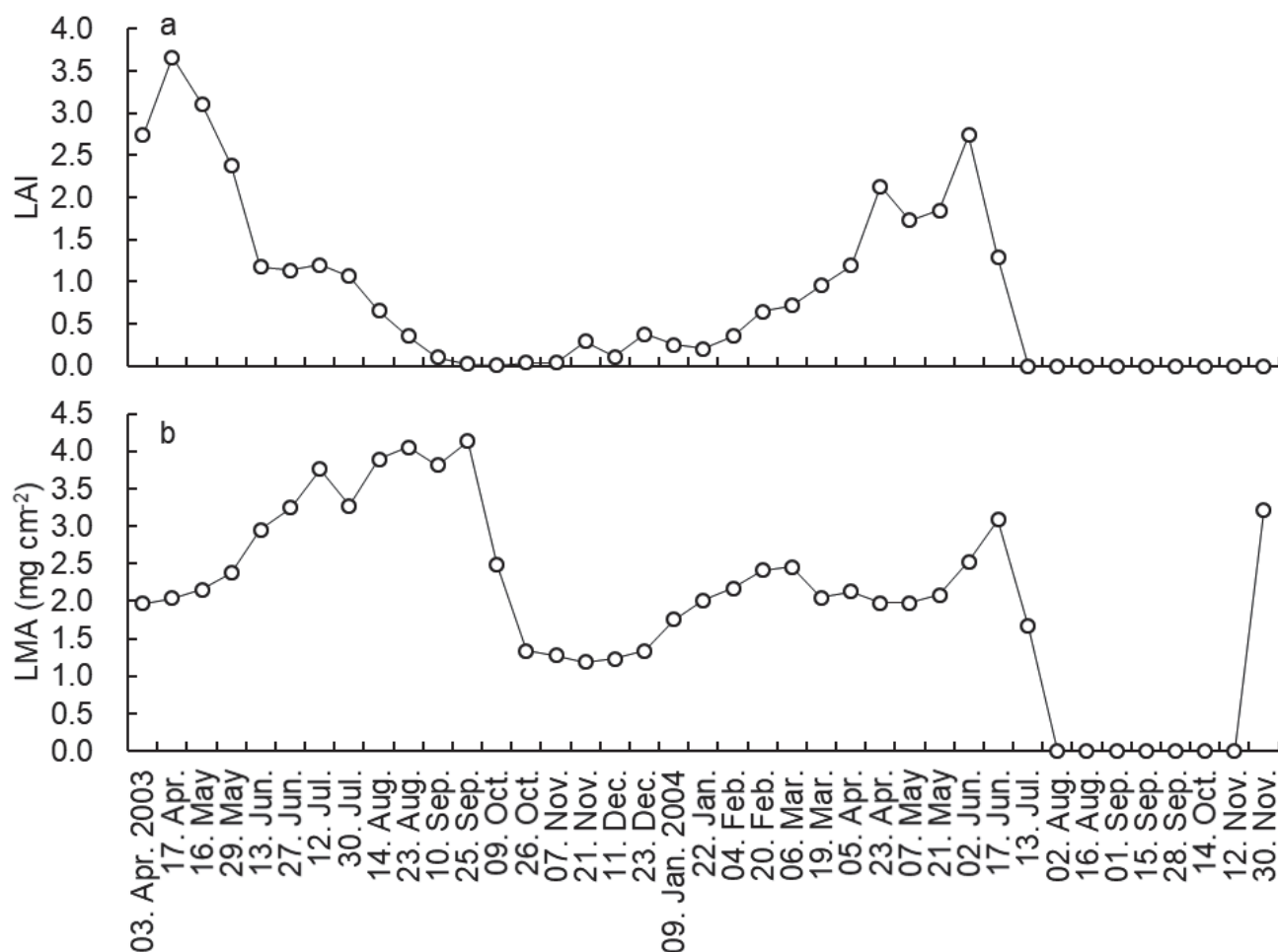


Fig. 5. Seasonal changes in Leaf Area Index (LAI, a) and Leaf Mass per Area (LMA, b) of the annual *Zostera marina* population from April 2003 to November 2004.

現するものの、LAI は低い値で推移し、11 月から増加し始めた。LAI は 6 月上旬の 2.7 まで増加し続けた。その後、LAI は 9~10 月には 0.01 まで低下した。11 月には再び実生が出現したが、LAI は低い値のままであった。LAI は実生が確認される 10~11 月頃から増加し始め、生殖シュートの割合が高くなる 4~6 月に高い値を示し、草体の流失が起こる 7 月以降には低い値を示した。

LMA の季節変化を Fig. 5-b に示した。調査を開始した 2003 年 4 月上旬では LMA は 2.0 mg cm^{-2} であった。その後、9 月まで緩やかに増加し 4.1 mg cm^{-2} となった。10 月には LMA は低下し、10~12 月には $1.2\sim 1.3 \text{ mg cm}^{-2}$ と安定した値を示した。その後、2004 年 3 月にかけて $2.0\sim 2.5 \text{ mg cm}^{-2}$ まで値が上昇し、5 月までは約 2.0 mg cm^{-2} で安定した。6 月中旬に 2.5 mg cm^{-2} から 3.1 mg cm^{-2} と再び値が上昇した。7 月になると LMA は低下し、草体が流失した。11 月下旬になると実生が確認され、LMA は 3.2 mg cm^{-2} を示した。一年生アマモの LMA は実生が出現する 10 月

頃から、生殖シュートが認められる 6~9 月にかけて高くなった。

生産構造図と草体長階級分布の月別変化

本研究における一年生アマモ群落の生産構造図および草体長の階級分布の月別変化をそれぞれ Fig. 6 および Fig. 7 に示した。測定は月 1~3 回、計 39 回行ったが、それぞれの図には、各月の特徴的もしくは変化の著しい構造の結果を示した。

各月の生産構造図 (Fig. 6) は、図の左側に光合成器官 (Foliage) として生葉、枯死葉、花穂および葉鞘を示した。一方、図の右側には非光合成器官 (Column) として茎、生きている地下茎、枯死している地下茎および不定根を示した。調査を開始した 2003 年 4 月では草体長 20~50 cm の群落中部で現存量が高くなった。また、花穂は草体長 10 cm 以上で確認された。非光合成器官の茎は群落下部ほど現存量が高くなった。生産構造図としては、群落上部に現

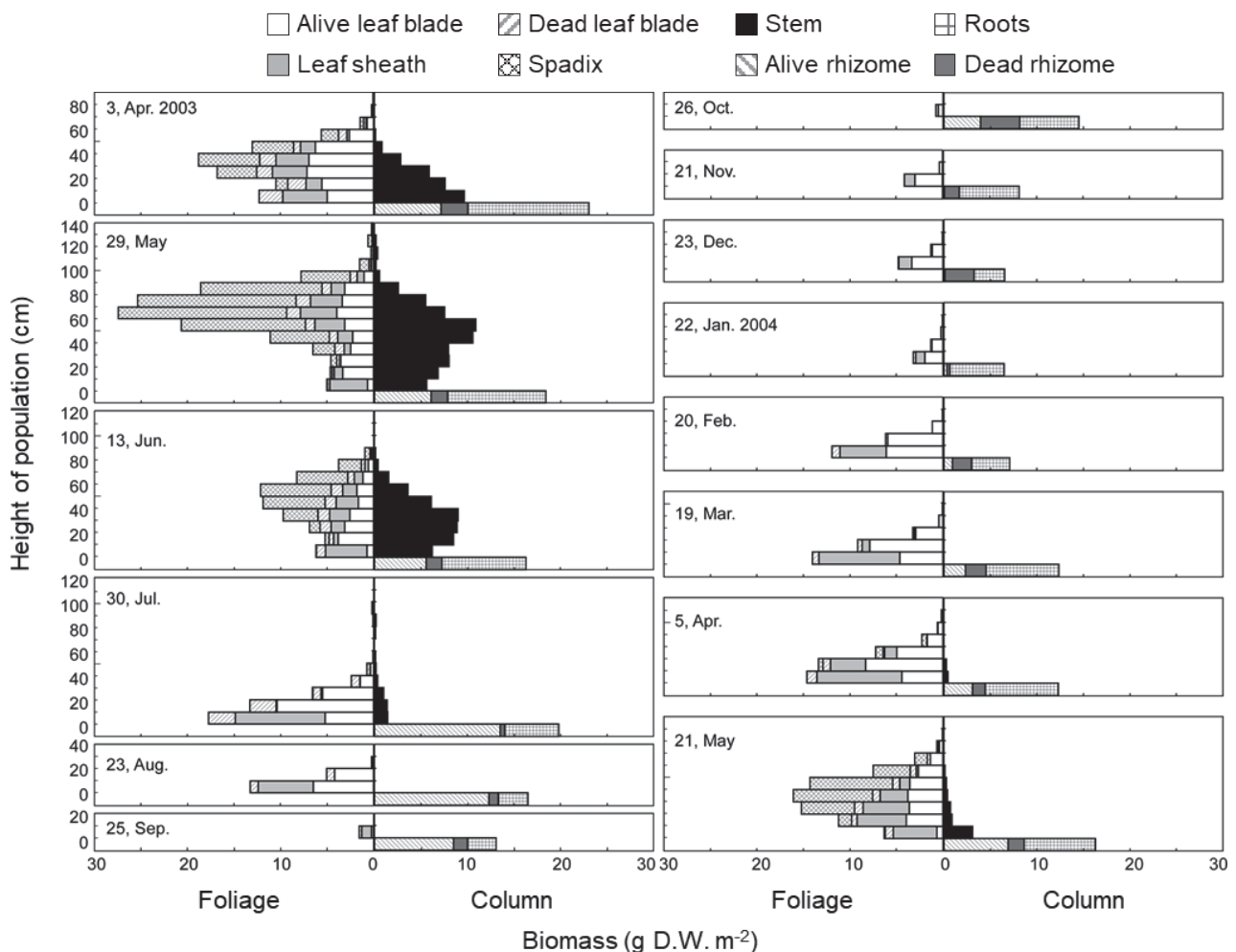


Fig. 6. Seasonal change in production structure of the annual *Zostera marina* population from April 2003 to May 2004.

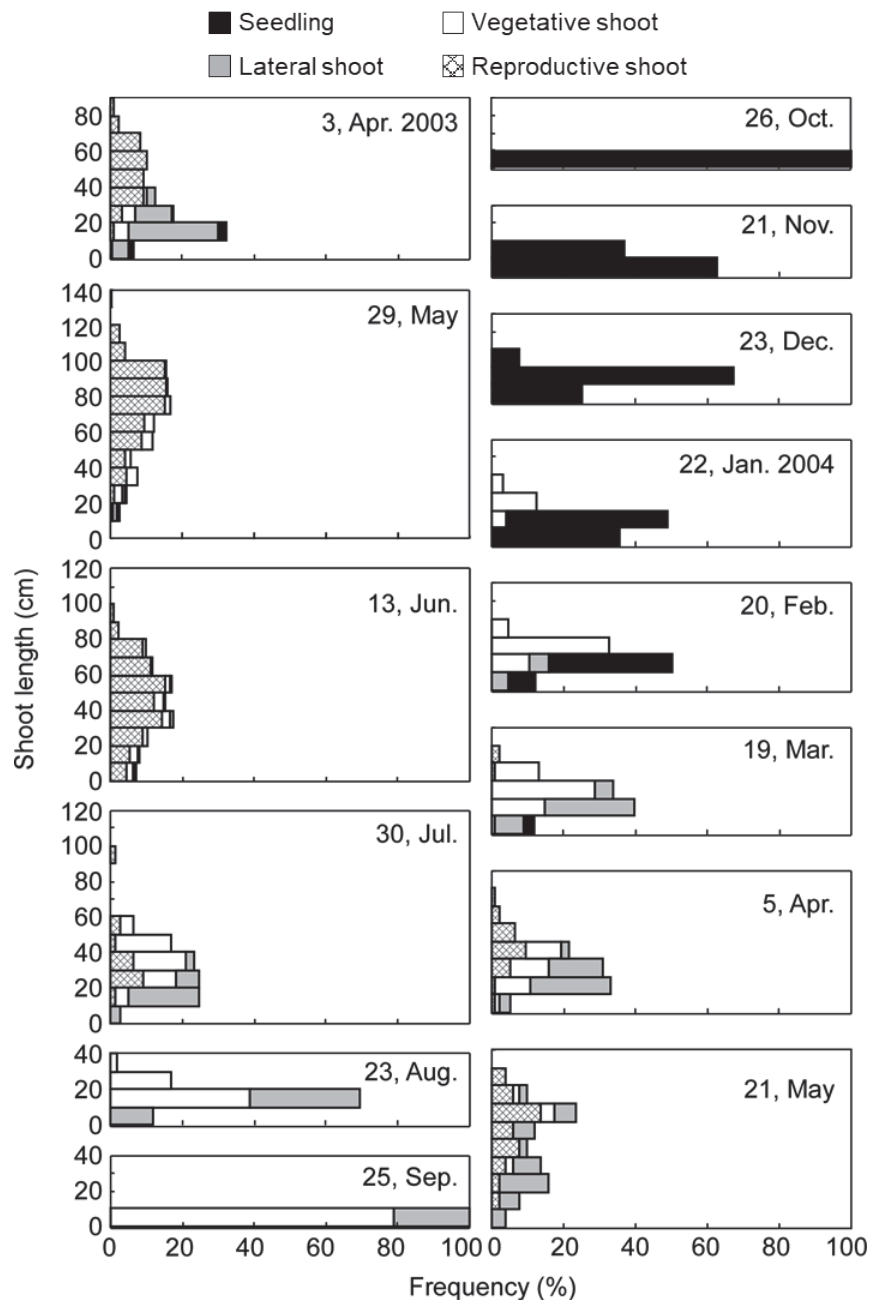


Fig. 7. Seasonal change in frequency distribution of shoot length of the annual *Zostera marina* population from April 2003 to May 2004.

存量が多い広葉型と群落下部に現存量が多いイネ科型の中間の形を示した。5 月では草体が伸長し、草体長 50~90 cm の比較的群落上部で現存量が高くなった。花穂は 4 月同様に草体長 10 cm 以上で確認された。非光合成器官の茎の現存量は、草体長 40~60 cm で多かった。5 月の生産構造図はより広葉型に近い形を示した。6 月の生産構造図は、5 月とほぼ変化しないが、各層の現存量が減少した。7 月では、生殖シュートの流失に伴い光合成器官の群落上部および非光合成器官の茎の現存量が急激に減少した。そ

の結果、群落下部に現存量が多いイネ科型の生産構造図となった。8~9 月は草体の流失が続いたため、地上部の現存量が低下した。10 月に入ると群落には草体長 10 cm 程度の大量の実生が加入したが、光合成器官の現存量としては 0.8 g m^{-2} と少なかった。その後は、3 月まで草体の伸長と群落全体の現存量を増加させながら、生産構造図は群落下部に現存量が多いイネ科型を維持した。3 月には生殖シュートが形成され、草体長 20~30 cm の高さで花穂が、非光合成器官の茎が認められた。4 月になると草体長はさ

らに伸長し、草体長 10~50 cm の範囲で花穂が認められた。3 月や 4 月は生殖シュートが形成されているものの、群落下部に現存量が多いイネ科型を示した。5 月には最大草体長は 85 cm となり、草体長 10~80 cm の範囲で花穂が認められた。また、草体長 20~50 cm で現存量が高くなり、広葉型とイネ科型の中間の生産構造図を示した。

草体長の階級分布 (Fig. 7) については、調査を開始した 2003 年 4 月では、最大草体長が 90 cm であり、草体長 20~90 cm の生殖シュートが 44.7%、草体長 20 cm 程度の側生シュートが 41.9%を占めた。5 月には草体は伸長し、最大草体長は 134 cm となった。草体長 70~100 cm の草体が多く、生殖シュートが 81.7%であった。4 月に群落下部で確認された草体長 20 cm 程度の草体が急激に減少した。6 月になると生殖シュートの割合は 84.1%と高い状態であったが、草体長 20~60 cm の草体の割合が高くなった。7 月には生殖シュートの流失が起こり、草体長 10~50 cm の栄養シュートや側生シュートが 78.0% (栄養シュート 46.8%, 側生シュート 31.2%) を占めた。8 月にはさらに栄養シュートや側生シュートの流失も起こり、9 月には

消失した。10 月からは実生が加入し、それらは 12 月まで伸長した。1 月になると草体長 20 cm 以下の実生と草体長 10~40 cm の栄養シュートで構成され、2 月には側生シュートも形成された。3 月からは生殖シュートが形成され、それらは草体長 30 cm 以上であった。4 月には草体長 10~70 cm の範囲で生殖シュートが確認され、草体長 20~50 cm が 21.3%であった。栄養シュートと側生シュートは草体長 40 cm 以下であり、全体の 73.4%を占めた。5 月になると草体長 50~80 cm の生殖シュートと草体長 20~40 cm の側生シュートによる 2 つの分布が認められた。

日純生産量の季節変化と年間純生産量の推定

2003 年 9 月から 2004 年 9 月までの日純生産量の季節変化を Fig. 8 に示した。葉部の日純生産量は、9 月下旬から実生が出現するものの $0.1 \text{ g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ 以下であった。その後、12 月までは同様に低い値で推移した。1 月からは $0.24 (1 \text{ 月}), 0.38 (2 \text{ 月}), 0.46 (3 \text{ 月}) \text{ g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ と徐々に日純生産量は増加し、6 月には $2.93 \text{ g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ に達した。生殖器官は 3 月から形成され、4~6 月は $0.86 \sim 1.23 \text{ g m}^{-2}$

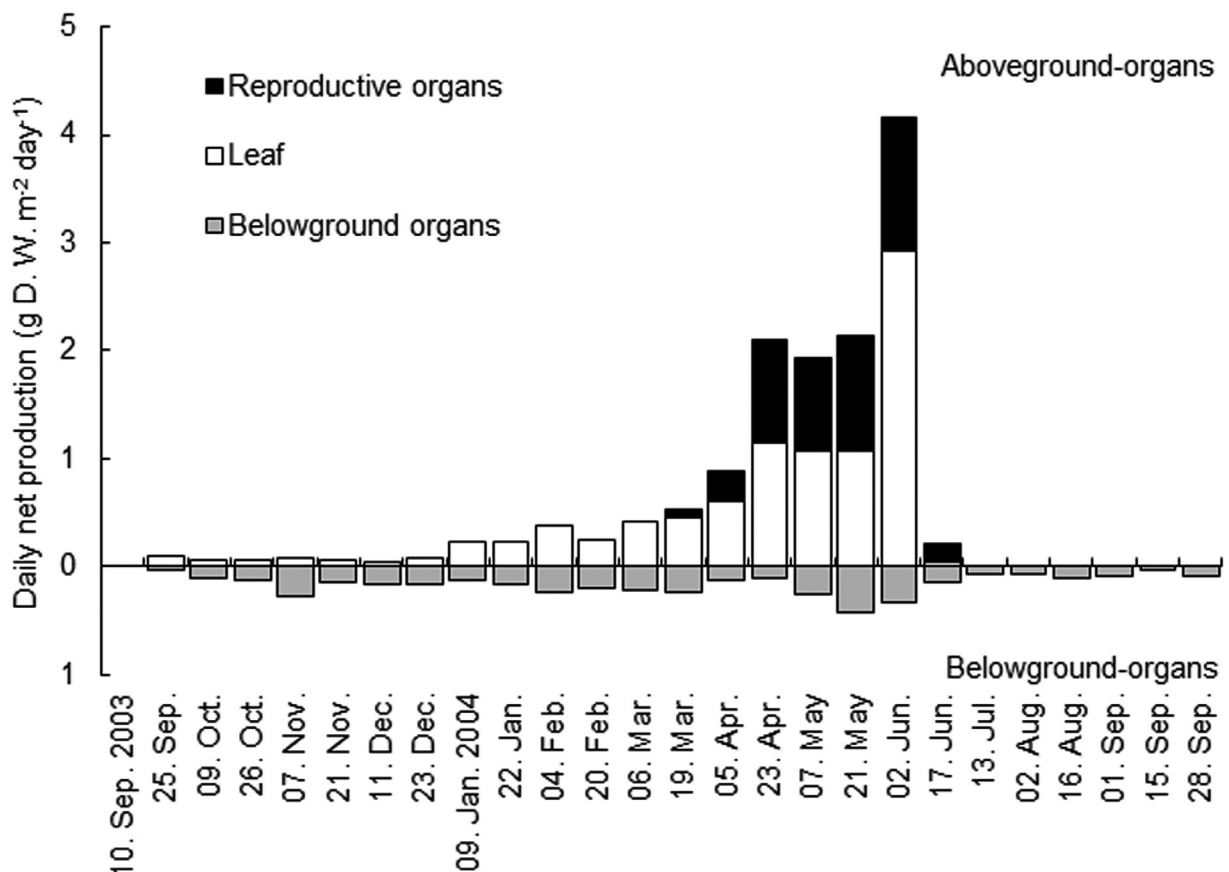


Fig. 8. Seasonal changes in daily net productions of leaves, reproductive organs (spadices and stems) and belowground-organs (rhizome and roots).

day⁻¹の範囲で安定していた。地下部は葉部や生殖器官に比べると日純生産量は低い値であった。実生が出現する9～10月の日純生産量は0.10 g m⁻² day⁻¹程度であった。その後は、地上部の生長に伴い5～6月の0.33～0.43 g m⁻² day⁻¹まで徐々に増加した。6月下旬になると、草体が流失したことにより、葉部、生殖器官、地下部の生産はほぼ認められなかった。葉部、生殖器官および地下部を合わせた日純生産量は、実生が出現する9月下旬から徐々に増加していき、6月下旬には4.50 g m⁻² day⁻¹と最大値を示した。成熟盛期にあたる4～6月は、生殖器官の日純生産量の割合が全体の27.4～47.3%を占めた。2003年9月から2004年9月までの1年間における年間純生産量は、地上部および地下部でそれぞれ199.5 g m⁻² year⁻¹および105.5 g m⁻² year⁻¹となり、合計305.0 g m⁻² year⁻¹となった。同期間における地上部および地下部を合わせた最大現存量は、6月の152.6 g m⁻²であることから、年間純生産量と最大現存量の比 (P / B比) は2.0であった。

考 察

三重県志摩市英虞湾立神浦における一年生アマモ群落は、9月下旬～11月に種子からの実生が大量に出現し、個体数を減らしながら伸長するとともに、側生シュートも形成された。3月下旬～6月は生殖シュートが形成され、最大で群落の80%程度が生殖シュートとなった。種子が放出され、7～9月上旬になると地上部の草体はほぼ消失し、10月頃から再び実生が出現するという季節変化を示した。一年生アマモ群落が形成される主な条件としては、高水温や低塩分などが挙げられている^{13,14,19,27}。英虞湾立神浦の8月の水温は、2003年で24.8～28.8℃、2004年で26.9～29.8℃であり、アマモの培養実験による生育限界水温の28℃^{28,29}を超える。このため英虞湾では、夏期に高水温により草体が消失する一年生アマモ群落として成立していると考えられる。本研究において、2003年10月に実生が1,592 shoots m⁻²も出現したが、2004年では2003年よりも遅い11月から実生が出現し、密度も284 shoots m⁻²と2003年に比べ低かった。2003年および2004年の10～11月水温はそれぞれ20.7～18.8℃および23.7～19.5℃であり、2004年の方が高かった。多年生アマモの発芽適温は10～15℃である²⁸。

英虞湾の一年生アマモ種子も発芽適温は10～15℃であるが、7℃や20℃でも40～60%の発芽率を示し、25℃では

発芽率は低い³⁰。2003年は10月頃から発芽可能な水温帯が維持されたことから、高密度で実生が確認されたと考えられる。一方、2004年は2003年に比べやや高水温で推移したことから10月には発芽が起こらず、発芽可能な水温帯に降下した11月に実生が確認されたと思われる。鹿児島湾の一年生アマモでも11月(20.9℃)で実生が1,417 shoots m⁻²も確認されている¹³。これらのことから、一年生アマモ群落が形成される海域では、種子の発芽は水温20℃前後から起こることが考えられた。典型的な一年生アマモの形態は、生殖シュートを形成し、地下茎は短くほとんど発達しない⁵。一方、英虞湾の一年生アマモは、実生から単独の生殖シュートになるタイプと生殖シュートに栄養シュートを形成するタイプの2タイプが確認されている³¹。英虞湾立神浦で実施された本研究においても、発芽した実生が確認されてから流失するまでの間に、生殖シュート、栄養シュートおよび側生シュートのいずれも確認された。鹿児島県鹿児島湾では、典型的な一年生アマモが分布し、多くの場合は生殖シュートのみが形成されるが、わずかに側生シュートが確認される時もある^{13,27}。また、静岡県浜名湖、富山県小境海岸、徳島県鳴門地先では、一年生アマモと多年生アマモとが混在、あるいは近隣に分布している^{9,11,32}。一年生アマモの生殖シュートの形成は、環境要因によって規定されるものではなく、遺伝的な特性が関係しているとされる²⁷。また、一年生アマモ群落から採取された種子は、発芽後は全て生殖シュートを形成するが、種子の発芽時の水温が20℃程度の場合は生殖シュートが栄養シュートを分枝し、10℃程度の低水温で発芽した場合は生殖シュートしか形成されないことが報告されている³¹。この現象は、多年生アマモの種子ではほとんど認められない¹⁶。これらのことから、一年生アマモの種子には、多年生アマモの種子に比べ、可塑性が存在し、それによって各海域に適応した繁殖方法を行っていると考えられる³¹。本海域では、発芽実生が10～11月から確認されることから、種子の発芽が20℃前後に降下するタイミングで起こっており、発芽した草体は生殖シュートを形成しながら栄養シュートまたは側生シュートを形成したと考えられる。

陸上植物の一年生草本では、しばしば高密度な個体群を形成し、実生時に密度依存的な死亡が生じ、個体のサイズや繁殖率も密度依存的に調節されていることが知られている³³。2003年10～12月に認められる、調査毎の実生のシュート密度の大きなばらつきは、実生の密度において空間的に偏りが生じていると考えられる。また、その後の密度の減

少は、密度依存的な死亡が生じ、2004年1月には安定したシュート密度になったと考えられる。2003年4～6月および2004年4～6月におけるシュート密度と現存量を比較すると、いずれの期間も栄養シュートと側生シュートを合わせたシュート密度は200～400 shoots m^{-2} 、生葉と葉鞘をあわせた現存量は60 g D.W. m^{-2} 程度であった。一方、生殖シュートのシュート密度や花穂や茎の現存量は2003年の方が多くなった。アマモでは生殖シュート形成初期に高温になった場合、形成される生殖シュートの長さが短くなったり、生殖シュートの形成が抑制されたり、花穂中の雌蕊や葯の数の減少や発達異常などの割合が増加することが報告されている^{8,34,35}。生殖シュート形成時期である2004年3～6月の水温は11.1～24.1℃であり、2003年3～6月の10.5～22.8℃に比べ、0.2～1.3℃高く推移した。先述したように、一年生アマモは、実生時の密度や発芽温度による形態変化を起こすだけでなく、生長過程での水温環境が生殖シュート形成に影響した可能性がある。

本海域のLAIは最大3.7 (4月)であった。多年生アマモ群落では、三重県松名瀬で8.8、小田和湾で5.1～5.5、宮城県大槌湾で3.2～4.8、山口県柳井湾で1.5～2.5と報告されている^{22,36-38}。英虞湾の一年生アマモは、群落として発達する3～6月では多年生アマモと同等のLAIを有することが明らかとなった。LMAに関しては、冬季に低く、夏季に向けて高くなる傾向がみられた。多年生アマモやコアマモでも冬季に低く、夏季に高いことから、同様の傾向であった^{26,39,40}。また、多年生アマモとコアマモのLMAは2.0～4.0 mg cm^{-2} 程度^{26,39,40}であり、本研究と同程度であった。したがって、一年生アマモ、多年生アマモおよびコアマモでは現存量やシュート密度などの季節変化は若干異なるものの、葉は夏季に厚くなり、冬季には薄くなる。LMAは葉の物理的強度や光合成に関連する光や同化産物などと相関性を持つ指標である⁴¹ことから、生産生態学的観点からも知見を蓄積していく必要がある。

英虞湾の一年生アマモ群落の日純生産量は、発芽後から徐々に増加し、6月に4.50 $\text{g m}^{-2} \text{day}^{-1}$ (葉部+生殖器官, 4.17 $\text{g m}^{-2} \text{day}^{-1}$; 地下部, 0.33 $\text{g m}^{-2} \text{day}^{-1}$)と最大値であった。多年生アマモ群落の日純生産量は、静岡県鍋田湾で4～6月では地上部5.2 $\text{g m}^{-2} \text{day}^{-1}$ 、地下部2.0 $\text{g m}^{-2} \text{day}^{-1}$ ⁴²、12～2月では地上部0.8 $\text{g m}^{-2} \text{day}^{-1}$ 、地下部0.7 $\text{g m}^{-2} \text{day}^{-1}$ ³⁶、山口県柳井湾で4～7月では地上部7.4 $\text{g m}^{-2} \text{day}^{-1}$ 、地下部2.7 $\text{g m}^{-2} \text{day}^{-1}$ ⁴³、北海道厚岸湾で7～8月に地上部で3.4 $\text{g m}^{-2} \text{day}^{-1}$ ⁴⁴、神奈川県油壺湾で0.7～6.5 $\text{g m}^{-2} \text{day}^{-1}$ ⁴⁵、

三重県松名瀬で2月下旬に地上部で8.0 $\text{g m}^{-2} \text{day}^{-1}$ 、5月下旬に地下部で2.7 $\text{g m}^{-2} \text{day}^{-1}$ ²⁴、フランス・Roscoffで1.7～8.7 $\text{g m}^{-2} \text{day}^{-1}$ ⁴⁶、アメリカ・オレゴン州・Netarts Bayでは最大値の変動が4.7～13.6 $\text{g m}^{-2} \text{day}^{-1}$ ⁴⁷などであった。Duarte and Chiscano⁴⁸は様々な海域の海草藻場についてレビューし、アマモにおける日純生産量の最大値の平均は、地上部5.2 $\text{g m}^{-2} \text{day}^{-1}$ 、地下部1.7 $\text{g m}^{-2} \text{day}^{-1}$ と、海草群落の純生産量の平均は2.7 $\text{g m}^{-2} \text{day}^{-1}$ と報告した。英虞湾の一年生アマモ群落の日純生産量は多年生アマモ群落と同程度であったが、地下部の日純生産量は多年生に比べ低い値であった。英虞湾の一年生アマモ群落の年間純生産量は305.0 $\text{g m}^{-2} \text{year}^{-1}$ であった。多年生アマモ群落における年間純生産量は、神奈川県小田和湾で466.4～1,017.3 $\text{g m}^{-2} \text{year}^{-1}$ ³⁶、神奈川県油壺湾で1,090 $\text{g m}^{-2} \text{year}^{-1}$ ⁴⁵、三重県松名瀬で1,332.8 $\text{g m}^{-2} \text{year}^{-1}$ ²⁴、フランス・Roscoffで1,608 $\text{g m}^{-2} \text{year}^{-1}$ ⁴⁶、アメリカ・オレゴン州・Netarts Bayで461.3～1,413.4 $\text{g m}^{-2} \text{year}^{-1}$ ⁴⁷、アメリカ・ワシントン州・San Juan Islandsで1,767 $\text{g m}^{-2} \text{year}^{-1}$ ⁴⁹などであった。アマモ属全体の年間純生産量は約1,300 $\text{g m}^{-2} \text{year}^{-1}$ と報告されており⁵⁰、多年生アマモ群落に比べると低い値を示した。また、本研究の2003年9月から2004年9月における年間最大現存量は152.6 g m^{-2} であることから、年間純生産量 / 年間最大現存量 (P / B) 比は2.0であった。この値は、これまでに報告されている3.3～5.3に比べて低い値を示した^{24,46,51-53}。このようにP / B比が低い値を示す要因として、一年生アマモ群落が夏季に消失してしまうため夏季の生産力がないこと、多年生アマモに比べて1シュートあたりの乾重量が軽いこと、地下茎などの地下部器官が発達しないことなどが挙げられる。また、本研究から最大現存量の年変動も大きく、群落への種子供給や発芽状況も年間純生産量に大きく影響すると考えられる。

本研究により、一年生アマモ群落の季節変化を示すとともに、これまでに報告のなかった日純生産量と年間純生産量を明らかにすることができた。一方で、一年生アマモ群落は多年生アマモ群落に比べて、水温などの環境変化に敏感に対応していることが予想される。このため、一年生アマモの種子の管理や、発芽実生からの群落を対象とした造成手法や適正な管理手法を改めて考えていく必要がある。

謝 辞

本研究を行うにあたり、アマモの採集に御理解と御協力をいただいた志摩の国漁業協同組合立神支所(現 三重外湾漁業共同組合立神管轄事務所)に深く感謝致します。

引用文献

- 1) Green EP, Short FT: World Atlas of Seagrasses. University of California Press, Berkeley, California (2003)
- 2) Williams S, Heck KL Jr: Seagrass Community Ecology. In: Bertness MD, Gaines S, Hay ME (eds) Marine Community Ecology. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts, 317-337 (2001)
- 3) 堀 正和, 桑江朝比呂: ブルーカーボン. 浅海におけるCO₂隔離・貯留とその活用. 地人書館, 東京 (2017)
- 4) 環境省生物多様性センター: <https://www.biodic.go.jp/moba/> (2025年6月18日閲覧)
- 5) Keddy CJ, Patriquin DG: An annual form of eelgrass in Nova Scotia. *Aquatic Botany*, **5**, 163-170 (1978)
- 6) McMillan C: Seed germination for an annual form of *Zostera marina* from Sea of Cortez, Mexico. *Aquatic Botany*, **16**, 105-110 (1983)
- 7) Meling-Lopez AE, Ibarra-Obando SE: Annual life cycles of two *Zostera marina* L. populations in the Gulf of California: Contrasts in seasonality and reproductive effort. *Aquatic Botany*, **65**, 59-69 (1999)
- 8) 小見山秀樹: アマモの花枝形成と水温の関係. 岡山県水産試験場報告, **17**, 66-69 (2002)
- 9) 鷺山裕史, 吉川康夫, 永谷隆行, 石渡達也: 浜名湖におけるアマモの分布について. 静岡県水産試験場研究報告, **37**, 37-40 (2002)
- 10) 土橋泰史, 奥村宏征, 国分秀樹, 森田晃央: 英虞湾のアマモ場およびヒトエグサ養殖が湾内の環境に与える影響. 三重県水産研究所研究報告, **17**, 33-44 (2009)
- 11) 東 義詔, 川住清貴, 川窪伸光: 富山県氷見市小境海岸で分布確認された一年生の形態と生態. 富山県中央植物園研究報告, **23**, 1-8 (2017)
- 12) 新北成美, 寺田竜太: 鹿児島湾のアマモ場: 2021年の分布状況と長期的な衰退. 日本水産学会誌, **89**, 510-520 (2023)
- 13) 河野敬史, Gregory N Nishihara, 寺田竜太: 日本産アマモ *Zostera marina* の分布南限群落における季節的消長と光合成特性. 日本水産学会誌, **78**, 692-704 (2012)
- 14) Phillips RC, Backman TW: Phenology and reproductive biology of eelgrass (*Zostera marina* L.) at Bahia Kino, sea of Cortez, Mexico. *Aquatic Botany*, **17**, 85-90 (1983)
- 15) Morita T, Tsuchihashi Y, Okumura H, Kurashima A, Maegawa M: Reproductive strategy of annual and perennial *Zostera marina* in Mie, central Japan. *Aquaculture Science*, **57**, 531-540 (2009)
- 16) 森田晃央, 柿沼 誠, 藤井瑞穂, 今井亜美, 倉島 彰, 前川行幸: 多年生アマモ種子の異なる発芽温度による草体の繁殖特性. 水産増殖, **64**, 391-398 (2016)
- 17) 乳原 材, 内山雄介, 小裕大地, 細川真也: マルコフ連鎖に基づく瀬戸内海アマモ場の多世代コネクティビティ解析. 土木学会論文集, **79**, 23-17136 (2023)
- 18) 島袋寛盛, 堀 正和, 吉満 敏, 徳永成光, 猪狩忠光, 佐々木謙介, 仲岡雅裕, 川根昌子, 吉田吾郎, 浜口昌己: 鹿児島湾に生育する一年生アマモ局所個体群間の遺伝的分化. 日本水産学会誌, **78**, 204-211 (2012)
- 19) 今尾和正, 伏見 浩: 浜名湖におけるアマモ (*Zostera marina* L.) の生態, 特に一年生アマモの成立要因. 藻類, **33**, 320-327 (1985)
- 20) 三重県: 平成9年度県単英虞湾漁場改善計画策定調査報告書, 114pp (1998)
- 21) Monsi M, Saeki T: Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Japanese Journal of Botany*, **14**, 22-52 (1953)
- 22) 阿部真比古, 橋本奈央子, 倉島 彰, 前川行幸: 三重県松名瀬沿岸におけるアマモ群落の構造と季節変化. 日本水産学会誌, **70**, 523-529 (2004)
- 23) 上出貴士: 和歌山県田辺湾湾内及び内ノ浦の潮間帯に生育するコアマモ *Zostera japonica* の年間純生産量とC, N, Pの年間蓄積量. 日本水産学会誌, **73**, 851-858 (2007)
- 24) 阿部真比古, 倉島 彰, 前川行幸: 現存量法を利用したアマモ群落の生産力推定. 水産増殖, **56**, 567-572 (2008)
- 25) Short FT, Duarte CM: Methods for the measurement of seagrass growth and production. In: Short FT, Coles RG (eds) Global Seagrass Research Methods. Elsevier Science B. V., Amsterdam, 155-182 (2000)

- 26) 細川真也, 三好英一, 内村真之, 中村由行: メソコスム水槽におけるアマモ地上部の現存量と生長・脱落速度の季節変動. 港湾空港技術研究所報告, **45**, 25-45 (2006)
- 27) 菊池弘太郎, 佐藤秋生, 本多正樹: 電源立地点の藻場造成技術の開発 第7報 環境要因とアマモの花枝形成. 電力中央研究所報告, **U86044**, 1-10 (1987)
- 28) Abe M, Kurashima A, Maegawa M: Temperature requirements for seed germination and seedling growth of *Zostera marina* from central Japan. *Fisheries Science*, **74**, 589-593 (2008)
- 29) Abe M, Kurashima A, Maegawa M: High water-temperature tolerance in photosynthetic activity of *Zostera marina* seedlings from Ise Bay, Mie Prefecture, central Japan. *Fisheries Science*, **74**, 1017-1023 (2008)
- 30) Morita T, Kakinuma M, Mizuno G, Okumura I, Kokubu H, Kurashima A, Maegawa M: Morphological characteristics of annual *Zostera marina* shoots at various germination temperatures. *Aquatic Botany*, **92**, 49-54 (2010)
- 31) 森田晃央, 柿沼 誠, 倉島 彰, 前川行幸: 一年生アマモ生殖株からの栄養株の分岐過程及びその分岐要因について. 水草研究会, **94**, 1-9 (2010)
- 32) 團 昭紀, 森口朗彦, 三橋公夫, 寺脇利信: 鳴門地先におけるアマモ場と底質および波浪との関係. 水産工学, **34**, 299-304 (1998)
- 33) Silvertown JW: 植物の個体群生態学 (河野昭一, 高田壯則, 大原 雅 共訳), 東海大学出版会, 東京 (1992); Introduction to Plant Population Ecology. Longman group UK Ltd., London (1987)
- 34) 川崎保夫, 寺脇利信, 飯塚貞二, 後藤 弘, 下茂 繁: アマモへの温度の影響. II 栄養株の生長と有性生殖. 電力中央研究所報告, **486019**, 1-23 (1986)
- 35) 川崎保夫: 藻場造成の現状と課題 ②アマモ場. 水産の研究, **7**, 44-48 (1988)
- 36) Aioi K: Production of eelgrass, *Zostera marina* L., and its growth types in subtidal environments in Odawa Bay, central Japan. PhD dissertation, Tokyo Metropolitan University, Tokyo (1981)
- 37) 川端豊喜, 長谷川恒孝, 富田伸明: 柳井湾におけるアマモの生長様式とアマモ場造成試験. 沿岸海洋研究ノート, **27**, 146-155 (1990)
- 38) Aioi K, Komatsu T: A preliminary report on the recovery process of *Zostera marina* in Otsuchi Bay, northern Japan after disturbance by large atmospheric depressions. In: Kuo J, Phillips RC, Walker DI, Kirkman H (eds) Seagrass Biology, Proceedings of an international workshop, Rottneest Island, Western Australia, Faculty of Sciences, University of Western Australia, Nedlands, 319-322 (1996)
- 39) 今村正裕, 本多正樹, 松梨史郎, 川崎保夫: アマモ場生態系モデルの構築とその適応. 電力中央研究所報告, **U03063**, 1-22 (2004)
- 40) 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, **60**, 215-225 (2012)
- 41) 寺島一郎, 彦坂幸毅, 竹中明夫, 大崎 満, 大原 雅, 可児直毅, 甲山隆司, 露崎史朗, 北山兼弘, 小池孝良: 植物生態学. 朝倉書店, 東京 (2004)
- 42) Mukai H, Aioi K, Iizumi H, Ohtsu M, Hattori A: Growth and organic production of eelgrass (*Zostera marina* L.) in temperate waters of the Pacific coast of Japan. I. Growth analysis in spring-summer. *Aquatic Botany*, **7**, 47-56 (1979)
- 43) 川端豊喜, 茅田弘莊, 乾 政秀, 平山和次: 柳井湾における春期から夏期のアマモ *Zostera marina* の純生産量の推定. 日本水産学会誌, **59**, 455-459 (1993)
- 44) Watanabe M, Nakaoka M, Mukai H: Growth and productivity of *Zostera asiatica* and *Zostera marina* in Akkeshi, Northern Japan. *Biologia Marina Mediterranea*, **7**, 156-159 (2000)
- 45) 本多正樹, 今村雅裕, 松梨史郎, 川崎保夫: アマモ現存量・生産力推定法の開発と油壺湾アマモ場への適用. 電力中央研究所報告, **U03062**, 1-15 (2004)
- 46) Jacobs RPWM: Distribution and aspects of the production and biomass of eelgrass, *Zostera marina* L., at Roscoff, France. *Aquatic Botany*, **7**, 151-172 (1979)
- 47) Kentula ME, McIntire CD: The autoecology and production dynamics of eelgrass (*Zostera marina* L.) in Netarts Bay, Oregon. *Estuaries*, **9**, 188-199 (1986)
- 48) Duarte CM, Chiscano CL: Seagrass biomass and production: a reassessment. *Aquatic Botany*, **65**, 123-139 (1999)
- 49) Nelson TA, Waaland JR: Seasonality of eelgrass,

- epiphyte, and grazer biomass and productivity in subtidal eelgrass meadows subjected to moderate tidal amplitude. *Aquatic Botany*, **56**, 51-74 (1997)
- 50) McRoy CP, McMillan C: Production ecology and physiology of seagrasses. *In*: McRoy CP, Helfferich C (eds) *Seagrass Ecosystems: A Scientific Perspective*. Marcel Dekker Inc., New York, 53-87 (1977)
- 51) Sand-Jensen K: Biomass, net production and growth dynamics in an eelgrass (*Zostera marina* L.) population in Vellerup Vig, Denmark. *Ophelia*, **14**, 185-201 (1975)
- 52) Wium-Andersen S, Borum J: Biomass variation and autotrophic production of an epiphyte-macrophyte community in a coastal Danish area: I. Eelgrass (*Zostera marina* L.) biomass and net production. *Ophelia*, **23**, 33-46 (1984)
- 53) Olesen B, Sand-jensen K: Demography of shallow eelgrass (*Zostera marina*) population -shoot dynamics and biomass development. *Journal of Ecology*, **82**, 379-390 (1994)

三重県英虞湾立神浦における 一年生アマモ群落の構造と季節変化

阿部真比古, 川原利恵, 横田圭五, 後藤真樹, 倉島 彰, 前川行幸

要旨: 本研究では, 2003年4月から2004年11月において三重県英虞湾立神浦に生育する一年生アマモ群落の構造と季節変動を明らかにした。生産構造は, 開花期 (5~6月) を除いてイネ科型を示した。現存量およびシュート密度は5~6月に最大値を示し, 密度の80%以上が花枝であった。また, 夏季には全てのシュートが消失した。10~11月にかけては多くの実生が加入し, 翌春までに生殖シュートへと生長した。6月に日純生産量は $4.50 \text{ g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ と最大値を示し, 多年生アマモ群落と同程度であった。しかし, 年間純生産量 ($305.0 \text{ g m}^{-2} \text{ year}^{-1}$) は多年生アマモ群落よりも低かった。年間最大現存量は 152.6 g m^{-2} であり, 年間純生産量と年間最大現存量の比 (P / B比) は2.0であった。一年生アマモ群落は現存量およびシュート密度が毎年大きく変動するため, 生産量に関する研究をさらに進める必要がある。