世界における海草藻場研究の現状

菊池 泰二

(九州大学理学部天草臨海実験所)

Recent advances in the studies on seagrass ecosystem

Taiji KIKUCHI

今から六年前筆者は東大海洋研究所でおこなわれたシンポジウムで海産植物群落とベントスの結びつきについて綜説し、その概要を本誌1号に投稿した。日本での海草群落に関する研究は沿岸漁業との関連で魚類の生態に重点をおいておこなわれて来た。わが国での研究成果については菊池(1973)がまとめているが、近年海草群落の生態学的意義に関し各国で興味が集められるようになり、さまざまな角度からの研究成果が急増している。これらの知見や集積と、著者自身の見聞のひろがりによって海草藻場群集、あるいは生態系の相互比較もある程度可能になってきた。たまたま昨年秋オランダのライデンで開かれた海草生態系に関する国際集会に出席する機会を得たので、その席での報告のため集めた内外の資料と集会での討論を通して得た知見を加えてこの方面の研究の現状を紹介する。

1. 海草の分類、分布、生育型

海草の分類分布に関する論文は多いが、最近Den Hartog (1970)は分類学的知見の統合整理をおこない各種や属の全世界的な分布についてとりまとめをおこなった。海草Seagrass と呼ばれる海産の維管束植物はヒルムシロ科Potamogetonaceae 9属36種、ドチカガミ科Hydrocharitaceae 3属11種の計47種が現存するが、Zostera属、Phyllospadix属、Posidonia属を除く大部分は、熱帯、亜熱帯に分布する。11種と最大の種を擁するZostera属は葉の幅が広く草丈の長いZostera (s.s) 亜属と葉が小さいZosterella 亜属に分かれるが、Zostera 亜属が北半球の温帯亜寒帯に分布するのに対し、Zosterella 亜属は南北の暖温帯に広く分布する。Posidonia 属では地中海特産のP. oceanica が大きな藻場を形成することと非常に詳しく研究されていることで著名であるが、遠く離れたオーストラリア南岸の温帯域に同属の2種を産する。Cymodocea はインド・西太平洋区亜熱帯のほか地中海全域から北アフリカ西岸ヴェルデ岬まで分布する。それ以外の多くの属は海流により部分的例外はあるが南北両回歸線に囲まれた熱帯亜熱帯に分布し、なかでもアフリカ東岸から南西太平洋に至るいわゆるインド・西太平洋区に分布するものが多い。Thalassia, Holodule, Syringodium の各属はインド・西太平洋区と大西洋側のカリブ海とに分かれて分布する。そのうちThalassia は藻場形成種として重要で、インド・西太平洋区にはT. hemperichii が広汎に分布し、カリブ海ではT. testudinum が繁茂し米国の研究者によって詳しく研究されている。(図1)

わが国における海草相については古く三木(1933, 1934a, b)の研究があり、アマモ属Zostera では北方系のZostera 亜属のものが4種、そのうちZ. marina アマモが北海道から九州

図1. 世界における海草主要属の地理的分布. 上段: *Zostera*属の分布. *Phyllospadix* 属の分布も*Zostera* (s. s.)と同じく太平洋両岸に分布するが北限がもっと北にある。

下段: 実線は*Posidonia*属. Aは*P. oceanica*, Bは*P. australis*, 点線は*Thalassia*属, Aは*T. hemprichii*, *Enhalus*属は*T. hemprichii*とほぼ同じ範囲に分布する。

den Hartog (1970)より改変

南端まで分布し量的にもっとも重要である。*Zosterella*では*Z. nana*が北海道から南西諸島以南まで全域に分布する。スガモ属*Phyllospadix*は*Zostera* (s. s.)と同じく北太平洋の両岸に分布するが分布南限はより北にあり、日本産の2種の場合*P. iwatensis*は太平洋岸では常盤以北、日本海岸では能登半島以北に、*P. japonicus* の場合はそれよりやや南に広がるが、太平洋岸では三河湾以北、日本海岸では対馬海峡以北に限られる。亜熱帯性の海草は日本内地にまで分布するのはウミヒルモ*Halophila ovalis* 1種であとは奄美、沖縄、八重山の南西諸島に限られる。三木の研究の後、田中・野沢・野沢 (1962a, b)、野沢 (1972) によって*Enhalus*属1種、*Thalassia* 1種、*Cymodocea* 3種、*Diplanthera* 2種が分布することが明らかにされている。

生育型: Den Hartog (1967) はこれらの海草を葉の形、つき方、枝分かれ、地下茎の形態など

によって次のような生育型 *growth form* に分けている。

(A) 葉は互生、葉内に気道あり

(a) 葉は線状または紐状、気道あり

1) *Parvozosterids*; 細い線状の葉; *Halodule*, *Zostera* 属中の *Zostereilla* 亜属。

2) *Magnozosterids*; 紐状の葉、葉鞘は完全に脱落分解するか残っても膜状、決して繊維束が残らない。 *Zostera* (s.s.), *Cymodocea*, *Thalassia*。

3) *Syringoiids*; 長い円錐状の葉, *Syringodium*。

4) *Enhalids*; 滑らかな革質で線状または太い紐状の葉を持つ。葉鞘は葉の脱落后も植物基部の地下茎末端に厚い画筆状の繊維束として残存する。 *Enhalus*, *Posidonia*, *Phyllospadix*。

(b) 葉は長円形または卵型、気道を欠く。

5) *Halophilids*; *Halophila*。

(B) 植物体は水平の地下茎から分枝する直立の茎を生じ、その先にふさ状に葉を列生する。茎はしばしば木化。

6) *Amphibolids*; *Amphibolis*, *Thalassodendron*, *Heterozostera*。

これらの生育型のちがいは群落内の環境条件に影響し、葉が短く細い *parvozosterids* では底表への日光の照射をさえぎれないし、波の動きをおだやかにする作用も弱いのに対し、*magnozosterids* や *enhalids* の場合には繁茂した葉による遮光効果や水の動きを妨げ静穏な条件を作り出す作用が大きい。そのため付着藻類や動物も、海草群落上面には好光性 *photophil* な種が多く、葉の下面や基部には好陰性 *scyaphil* な種が多くとすみ場所の分化を生じ、微細で比重の軽い粒子も群落内に沈降する。また *Posidonia oceanica* のように基部に直立しブラシ状の繊維におおわれた仮根を持つ種では特有の微小生活場所を生じることになる。生育型はほぼ種によって決っているが *Zostera marina* は本来 *magnozosterids* の代表的な種であり乍ら生育条件によっては葉幅がせまく短い *parvozosterids* 型をとる。小型化をひき起す要因は単純ではないがその一つに低塩分があるらしく、著者の経験ではバルト海奥部や国内では汽水湖の中海で小型細葉の *Zostera marina* をみた。これが遺伝的な変異であるかどうかは明らかでない。これらの生育形は底質や水の流動の安定化、底表面への日光の照射のさえぎり方の差によってそこにすむ動物群集の組成にも影響する。

藻場の形成と遷移：海草群落のうち *Zostera* は内湾砂泥地に生え、繁茂して砂泥地の大部分が藻場になったり、遂に衰退してふたたび裸地になったりという単純な消長をくり返す。これに対し岩礁底に生育する *Phyllospadix* の場合には裸の岩礁面に微小な *epilithic algae* が付着し以後主な植物が逐次置き換って大型多年生褐藻群落に至る遷移の中間段階として位置づけられている。さらに地中海の *Posidonia oceanica* やカリブ海の *Thalassia testudinum* の場合には、岩盤であれ、砂底や泥底であれ、一連の植物群落遷移の極相としてこれらの海草群落が形成される。したがってこれらの種では急激な藻場の展開は望み難い代り、現存する藻場はいずれもきわめて長期間に続いていることになる。Den Hartog (1971) は海藻群落の遷移について図2のようにまとめている。ただし *Zostera* 群落と相互置換される砂泥地の裸地を二枚貝群集とするのは基準が異なりすぎて奇異な感じがする。

ここできわめて特徴的な *Posidonia oceanica* の場合を詳しく述べよう。この植物は地中海全

図2. 各海草群落の遷移過程における位置

den Hartog (1971)より してのバイオニアであるCymodocea nodosa により底質が変化して好適

になったところへPosidonia が侵入してくる。やがてPosidonia 群落内は植物によって捕捉沈降させられた無機、有機の懸濁粒子と葉に付着生育する石灰藻、コケムシ、管棲多毛類の棲管、有孔虫の殻などが堆積して周囲よりも隆起する。埋没を防ぐため地下茎、垂直仮根系全体が上方に伸長し、そこで新たな堆積を生ずる結果、Posidonia 群落は海中にあって次第にはっきりした台地 (underwater terrace, mattes (仏)) を形成するようになる。現在知られているPosidonia

図3. Posidonia oceanicaとZostera marinaの地下茎、仮根のちがい(原図)

台地の最大のものは10 mに達し、その基底部の泥炭化した地下茎から台地上に生えている現生の*Posidonia* 地下茎の間には連続がみられ表面から30 cm内は生きた仮根層の分岐がみられる。堆積速度から考えると、少なくともこのような群落は数千年の間存続していると考えられている。このような永続的な群落形成は地形、水力学的条件によって左右されるが、逆に群落の存在によって地形、水力学的条件をも変化させる。波当りの強い所では波が仮根層の間の堆積物を持ち去ってしまうので群落の上方への伸長は早期に停止ししばしば死んだ仮根は礁のようになる。やや波の弱いところでは*Posidonia* 台地は上方に伸長し、その上面が波の作用で侵蝕されるような浅さで停止する。小さな内湾では湾口にこのような*Posidonia* 群落が発達すると台地は生長して葉が水面になびくまでになり、岸からしかるべき距離において平行に走る1種の防波堤を形成する。この湾口の*Posidonia* 群落が発達すると台地は生長して葉が水面になびくまでになり、岸からしかるべき距離において平行に走る1種の防波堤を形成する。この湾口の*Posidonia* 台地の内側は1種の礁湖のようになり、そこには粗い懸濁粒子を*Posidonia* に捕捉沈降させられたあとの微細粒子だけが到達して静かな環境のもとで堆積する。*Cymodocea nodosa* がこういう環境に生育し、*Posidonia* および*Cymodocea* 由来の植物性デトリタスはそこに堆積して有機物に富んだ環境を形成している。カリブ海の*Thalassia*の場合は*Posidonia*ほどではないがやはり群落は自ら捕捉堆積させた堆積物によって次第に隆起し、波当たりの強い場所では仮根によって固められた堆積層が波によって侵蝕され、リップルマークを大きくしたような特異なパターンを形成することがある(Scott, 1970)。Zieman (1972)はフロリダのビスケイン湾で*Thalassia testudinum*群落がみな円形の特異なパターンをなすことを空中写真によって発見し、*Thalassia* 藻場でボーリングをおこなって底質を調べた結果、*Thalassia* は例外なく今は低潮線下に沈降し、死滅した昔のマングローブ群落の上に生育しており、円形のパターンはマングローブ群落が現在でも海辺の最前線で示す形であることがわかった。古いマングローブの根系はすでにビート化しているが、*Thalassia*の根系はそれをたどって基岩中に貫入しているという。

2. 海草藻場の動物群集

海草藻場の動物群集のうちわが国では魚類について重点的に研究がおこなわれてきたが、これについてはすでに他の機会に論じているので、今回はベントスである無脊椎動物を中心にふれたい。

藻場周辺のマクロハビタートとしてKikuchi (1966) は、a)藻場上の水層、b)藻場内の葉の間の水中空間、c)葉や茎の表面、d)底表面、e)底質中、の5つの層を分け、a)はプランクトンと表層、中層魚から成り本質的には藻場と無関係なものであるとした。底質中の埋入動物については、量的に周囲の裸地の砂泥底より豊富だという特徴はあるがどちらかといえば周囲の砂泥底群集の延長であり独自性に乏しい。その後地中海やマダガスカル海草藻場を研究したEndoume 学派も同じことを強調し、ソ連、米国の資料をみても傾向は同じである。したがってここでは海草の存在と不可分の関係にある固着性あるいは移動性の付着動物*epiphytic fauna*, *epibiota* について述べる。Kikuchi (1966)は*Zostera* 藻場のヨコエビ類その他の移動性付着動物を、天草、瀬戸内、陸奥湾の各地の資料について比較し、いちじるしい類似性を見出した。多くの動物群について属、

または種の段階で強い共通性があり、天草と陸奥湾ではチグサガイとエゾチグサ、カギノテクラゲとキタカギノテクラゲのように地理的分布を異にする同属の種が同じ生態的地位を占めている。その後 Nagle (1968) は米国東部の *Zostera* 藻場とデンマークの *Zostera*、フロリダの *Thalassia* 藻場の移動性付着動物を比較しその類似性を論じた。最近、

Kikuchi and Pères (1973) は、現在までに得られた世界各地の海藻藻場の生物相に関する知見を比較しその一般性を検討した。微生活場所 (microhabitat) および生活様式によって生物群を次の5つの階層群集または部分群集に分けることができる。(1)植物体上に付着する藻類と固着性動物、(2)フェルト状の葉上微小藻類とデトリタスの中にすむ微小動物、(3)緑の葉の上を這ったり歩行する動物、(4)遊泳もするがしばしば葉上に休止する動物、(5)葉間の水中を遊泳する動物。さらに藻場内の底表面堆積した腐葉に生息する動物を付け加えることもでき

	Posidonia beds	Zostera beds
Epiphytic algae and sessile animals	1) benthic diatoms 2) algae: <u>Melobesia Lejolisi</u> <u>Ectocarpus</u> , <u>Ascocyclius</u> , <u>Enteromorpha</u> , <u>Ceramiales</u> <u>Nemalionales</u> , <u>Castagnea</u> 3) sessile fauna: Hydrozoa (<u>Monotheca</u> , <u>Sertularia</u>), Actinia (<u>Parastephanos</u>); Bryozoa (<u>Electra</u> , <u>Microporcella</u>) Annelida (<u>Spirorbis</u>) Ascidea (<u>Botryllus</u> , <u>Botrylloides</u>)	benthic diatoms <u>Enteromorpha</u> , <u>Ectocarpus</u> <u>Hypnea</u> , <u>Polysiphonia</u> <u>Ceramium</u> , (<u>Clytia</u> , <u>Obelia</u> , <u>Tubularia</u>); (<u>Boroceloides mcmurrici</u>); (<u>Bugula</u> , <u>Crisia</u> , <u>Lichenopora</u> , <u>Microporcella</u> , <u>Hippothoa</u>) (<u>Dexispira</u> , <u>Hydroides</u>), (<u>Botryloides</u>)
Microfauna living in the algal felt	1) Protozoa (Ciliata, Flagellata, Foraminifera) 2) Nematoda, Harpacticoida, Tardigrada, Rotifers (<u>Natommata</u> , <u>Colurus</u>) 3) minute polychaeta: <u>Pionosyllis</u> , <u>Typosyllis</u> , <u>Exogone</u> , <u>Polyophthalmus</u>	Ciliata, Flagellata, Foraminifera, not examined in detail Nematoda, Harpacticoida, other minute groups are not examined in detail, <u>Typosyllis</u> , <u>Exogone</u> , <u>Polyophthalmus</u>
Animals creeping and walking on the leaves	1) Spiders: <u>Cantharidus</u> , <u>Scabula</u> <u>Risosa</u> , <u>Alveolus</u> , <u>Bitrium</u> 2) Opisthobranchs: <u>Elysia</u> , <u>Lovigera</u> , <u>Aplysia</u> , <u>Aplysiella</u> , <u>Polycera</u> , <u>Glossodoris</u>) 3) Crustacea: (Harpacticoida) <u>Porcellidium fimbriatum</u> (Isopoda) <u>Idotea</u> , <u>Synidotea</u> , <u>Munna</u> , <u>Cymodoce</u> , <u>Dynamene</u> (Tanaidacea) <u>Leptochelia</u> , (Amphipoda) <u>Erichthonius</u> , <u>Corophium</u> , <u>Ampithoe</u>	<u>Cantharidus</u> , <u>Australoba</u> , <u>Diala</u> <u>Bitrium</u> <u>Elysia</u> , <u>Petalifera</u> , <u>Aplysia</u> <u>Polycera</u> , <u>Goniadoris</u> , <u>Baenolidia</u> <u>Porcellidium</u> sp. <u>Idotea</u> , <u>Munna</u> , <u>Cymodoce</u> , <u>Leptochelia</u> , <u>Erichthonius</u> , <u>Ampithoe</u> , <u>Corophium</u>
Swimming animals able to rest on leaves	1) Mysids: <u>Sirriella clausi</u> 2) <u>Spadella cephaloptera</u> 3) Shrimps: <u>Hippolyte</u> , <u>Thorulus</u> <u>Palaeomon</u> 4) medusae (<u>Cladonema</u> , <u>Olinidias</u> , <u>Gonionemus</u> , <u>Scolionema</u>) 5) squid (<u>Sepiella rondeletii</u>) 6) fish (<u>Hippocampus</u> , <u>Siphonostoma</u> , <u>Nereophis</u> , <u>Lepadogaster</u>)	<u>Sirriella longipes</u> <u>Spadella cephaloptera</u> <u>Hippolyte</u> , <u>Latereutes</u> , <u>Hippocampus</u> , <u>Palaeomon</u> (<u>Cladonema</u> , <u>Olinidias</u> , <u>Gonionemus</u> , <u>Scolionema</u>) (<u>Idiosepius paradoxa</u>) (<u>Hippocampus</u> , <u>Syngnathus</u>)

表1. 地中海の *Posidonia* 藻場と九州天草の *Zostera* 藻場における葉上動物群の各生活形群の対応を示す。

る。(3)の移動性葉上動物は昼夜移動、季節移動によって底表面にすむものともなる。地中海の*Posidonia* 藻場と日本の*Zostera* 藻場の生物相のうち各階層の主要種について対比したのが表1である。真の遊泳性動物については省略した。日本海のシベリア沿岸におけるSkarlatovら(1967)や、米国におけるNagle (1968), Marsh (1973), Thayer ら(印刷中)の報告をみても同様の生息場所、生活様式の区分に分類学的に近似した種が存在する。

しかし*Zostera*藻場と*Posidonia* 藻場の間には重要な差がある。それは先に生育型のところで述べた*Posidonia*における繊維束におおわれた直立した仮根層の存在である。この仮根層は厚みとしては5~15 cmにすぎないが半永久的な複雑な構造は底生動物に対し独得の微生息場所を提供する。仮根の間隙には岩礁底を好むような十脚甲殻類、貝類などがすみ、仮根系の間の淘汰の悪い砂中には*Venus verrucosa*などの重厚な大型二枚貝がすんでいる。中型、大型の移動性動物は日中はこの仮根層に多く見出されるが、そのうちの多くの部分は夜間は上層へ移動するものと思われる。一例としてイタリア、ナポリ湾のイスキア島において著者が採集した資料をかかげる(図4)。

図4. ナポリ湾イスキア島Carta Romana における*Posidonia*藻場の動物群、葉部と仮根部の生物密度の差を示す。(原図)

採集地はやや水の動きの大きいところで水深2 m草丈は40~50 cm、仮根層は5~8 cmを大型ナイフで切りとったがそれよりやや厚い。GG 54相当の網地で作った直径20 cmのネットをかぶせて層別に刈り取り持ち帰り後ホルマリン液中で動物を殺し、くり返し洗って沈澱した動物をネットで集め選別した。一地点からサンプルの平均により1 m²当りに換算したものが図示してある。仮根層の動物中には上層の葉を刈り取る際転落しあるいは逃げ込んだものも多少は含まれるが、動物相はきわめて豊富である。イスキア実験所のSchiecke (未発表)によると、仮根層の上部の酸素供給の多いところには*Apseudes intermedius*が、下層の泥炭化して酸素の乏しい層には*A. latifrons*が垂直的にすみわけている。

海草群落内では海草の光合成に伴う酸素の生成とおびただしい堆積有機物中の微生物、底生および付着動植物による酸素消費のため酸素溶存量の昼夜変化が大きい。Ledoyer (1962, 1964, 1969)は*Posidonia*藻場において移動性ベントスの多くが夜間葉の上層にのぼってくる現象を記録し、それが走光性などばかりによるのではなく、藻場内底層の酸素不足と結びついていることを野外におけるこまかい層別観測と低酸素条件による室内実験にもとずき主張している。

藻場内の底泥中にすむ埋存動物は藻場外の同様の底質の動物群集と本質的に差がないことはすでに述べたが、富栄養な環境を反映して、種類相、密度とも周囲より高いことが多い。Kikuchi (1966), 東ほか (1970)もそのことを認めているがOrth (1973), Marsh (1973)は米国ヴァージニア州の*Zostera*藻場でそれぞれ埋存動物群集と表在動物群集を調べ、群集多様度指数を用いて藻

場における群集が周囲の裸地より変化に富むことを記述している。

同じく米国のノースカロライナ州のある河口で *Zostera* 藻場生態系に関する多面的研究をおこなっている Thayer らのグループは、群集の系統的、生態的特徴が地中海の *Posidonia* 藻場や日本の *Zostera* 藻場と比べてよく似ていることを認めるとともに、主要な表在動物は藻場外では見出されない、表在無脊椎動物の密度と現存量は周辺に比べ藻場内ではるかに高い、埋込動物相に関しては藻場の内外で本質的な差はないが密度は藻場内の方がずっと高い、一般的に藻場内には小型種および大型動物の幼期のものが多いと述べているが、これらはすべて日本やフランスの研究者の結論と一致する。彼らは藻場生態系全体のエネルギー収支について、植物プランクトン、海草、付着藻類のそれぞれの一次生産、デトリタスと粒状有機物の量を測定し系外との流入流出を試算した。動物群集についても大まかな分類群別現存量にそのグループを代表する種若干についての呼吸値、呼吸/同化比などの数字を使って大まかなながらエネルギー流通の図を作ることに成功している。魚については一応種毎に漁獲量の季節変化を追い Ricker の式によって藻場内での生産を試算している。

アマモ場の衰退に伴う諸変化

“Wasting disease”をめぐって：1930年代の前半から半ばにかけ、北西ヨーロッパ、英国および北アメリカ太平洋岸の広範な地域において *Zostera marina* の藻場が一斉に衰退し、かなり広い地域ではほとんど完全に死滅してしまった。図1の *Z. marina* の分布図に斜線で示したのがその範囲である。そのためかつて C. G. J. Petersen がカテガット海域だけで現存量2400万トンと見積った莫大な量のデンマーク海域の *Zostera* もいじろしく減少した。その当時ほとんど原因がわからぬまま “Wasting disease” の名で呼ばれたこの異変は、やがて各地の衰弱した *Zostera* の葉から *Rhizanthura* 属を主とする子囊菌が検出されたため、菌類を病原とする *Zostera* 個々の疫病の結果であろうと信じられて来た。ところがごく最近になって、デンマークの Rasmussen (1973) は大西洋の両岸における *Zostera marina* の衰退がきわめて広汎な地域において1933-1934年ごろほとんど同時に生じたことを多くの資料の追跡によって明らかにし、病原の伝染にしてはあまりに広く同時的であることに疑念を持って気候変化に注目した。彼は世界各地の水温変化の永年統計資料を検討した結果、1930年代に入ってから概当地域の夏季水温がそれ以前に比べ高くなり、20℃を越える日数の積算値が大いことを指摘し、高温による暑熱麻痺にもとづく生理異常が大地域的な衰退の原因で、菌類が弱った葉を攻撃して分解するのは副次的な現象であると考えた。彼は大西洋両岸の被害域が緯度にしてややずれていることはメキシコ湾流の直接的影響を受ける地域と考えるとよく理解できるとして、長期的な水温変動をメキシコ湾流の勢力の永年消長に求めようとしている。バルト海、地中海などの暖流と無関係な海域では衰退は起らなかったし、北西ヨーロッパにおける近年の *Zostera* の復活、その過程での一進一退の変動も水温の長期変動とよく一致するという。しかし *Z. marina* の分布は先に図示したように日本では夏季水温が25℃をこえる九州に達し、ヨーロッパでも地中海やイベリア半島西岸の暖海にまで及んでおり、この事実からみるとわずかな水温上昇が致命的であるとはなかなか信じがたい。この点に関し Rasmussen は、*Z. marina* のように北半球全体と言った広い分布を示す種ではかなり生理的屬性のこととなった地理的品種の分化があり、wasting disease によって衰退したのはこの種のうちの低温

適応品種であると主張し、北海における *Z. marina* は 20°C を越えると高温障害を起すと述べている。アラスカでは *Z. marina* は葉丈が 2 m 、葉面積指数が 2.0 (日本や地中海では $4 \sim 5$) に達するというおどろくべき繁茂を示すが、McRoy はアラスカの *Z. marina* は生理的最適温度が 15°C 前後にあり、1964 年夏には高温障害で現存量が激減したと Rasmussen の仮説を支持している。この説の当否は生理的品種分化の有無の立証にかかっているといえよう。研究集会の席上、英国のある研究者は、*Z. marina* の衰退の際やや葉幅がせまく草丈の低い *Z. Hornemannia* という種あるいは品種は枯死せず、次第に分布を拡げて *Z. marina* (s.s.) をおきかえるようになり、それが近年 *Z. marina* の復活に伴い逆に排除される傾向のあることを述べた。

種と状況はちがうが、近年米国フロリダ州ビスケイン湾では、発電所温廃水により水温が $2 \sim 3^{\circ}\text{C}$ 上昇した範囲では *Thalassia testudinum* が枯死してしまい、温廃水の排出を中止すると共に人工的に採集発芽させた種子を植えつけることによる原状回復がおこなわれている (Roessler ほか 1969, Thorhaug, Leiden Symposium 講演)。

藻場衰退に伴う地形と生物相の変化：原因に関する論議はひとまずおくとして、大規模な海草藻場の消失は沿岸生態系、漁業にどのような影響を与えたであろうか。Petersen (1918) はカテガット全水域の生物生産は *Zostera* の一次生産に支えられていると考えた。若しそれが正しければ藻場が消滅した地方では動物相一般、殊に漁業に大きな影響が生じることが懸念された。wasting disease の進行による藻場の消滅過程とそれに伴う諸変化は、運の悪いことに被害がもっとも大きかった北西ヨーロッパがその時期第二次大戦の激動の過中にあったため十分な記録が残されていない。しかし Petersen の予言に反して同海域の漁業に破局が訪れなかったことは確かである。むしろ戦中のやむをえない漁獲努力の減少は、北海の水産資源保護の役割をなし、戦後の漁獲はかえって戦前より高い水準に達していた。Rasmussen によれば、このことが一時海草藻場に対する関心をいちじるしく減退させたという。

一方 *Zostera* の衰退によって生じた大きな変化は海岸侵蝕の激化による地形変化であり、海草藻場がもつ sediment trap としての機能の大きさが証明された。図 5 にかかげたのはデンマークにおける *Zostera* 藻場の全盛期と衰退後における海岸のプロファイルの変化である。*Zostera* 生育時泥質粒子におおわれていた低潮帯の底質は *Zostera* 消失後洗い流されてしまい、固くしまった底質の上に洗い出された転石が散在し、*Fucus vesiculosus* などの大型褐藻がその上に付着するようになった。葉上性の動物は *Fucus* に付着して残ったものを除いてはほとんど消失し、一方底質中には大型の管棲多毛虫類が増加した。英国でも同様の変化が Wilson (1949) によって報告されている。Rasmussen はさらに、*Zostera* が完全になくなった場合大規模な砂の移動が起り、以前は低潮線下の藻場だったところが干潟になったり、大きな砂洲を生じた例を示している (図 6)。

わが国でも近年全国的にアマモ場の衰退が起っている。明らかに藻場およびその適地が埋立によって減少したり、水質汚濁に起因すると考えられる事例も知られる一方、めだった汚濁や埋立を伴わずに *Zostera* が減ってしまった例も多い。他の生物と同様まったく自然的にも *Zostera* 群落の消長は存在するのであろうが、減少した事例はおびただしいものの、顕著に回復し藻場が広がった例はまったく知られていないといっても過言ではない。天草富岡湾の場合 1967 年までかなり繁茂

図5. A, 1932~33以前多くのデンマークの内湾、フィヨルドにおいてみられた典型的な条件の海浜景観。アマモ帯、潮間帯砂泥地、打ち上げたアマモ枯葉堆積物のはっきりした帯状構造がみられる。B, アマモ消滅後の極端な状態。波当りの強さによっていろんな度合の移行がみられる。

Rasmussen (1973)

図6. デンマーク、ユットランド半島Horsens FjordのVorsø 島付近におけるアマモ場消失後の地形の変化。右図：1933年以前は極浅部はことごとくアマモに占められていた。左図：1950年代以降アマモの消失によって堆積環境が変り、砂嘴や干潟が形成された。Rasmussen (1973)

していたアマモ場が'68年から衰退をはじめ、'73年現在わずか数十平方メートルの群落数箇を残すだけとなった。その間沿岸埋立もごく僅かで人為汚濁もほとんど増加せず原因は不明である。その結果第1表に掲げたような移動性付着動物や葉間にすむプランクトンは激減し、藻場に定住する小形魚類や季節的定住する磯魚の幼稚魚も裸地の泥底になってしまった藻場の跡ではほとんど採れなくなった。

瀬戸内海は全体としても水深が浅い上多くの二次的内湾が多くアマモ場もホンダワラ類の藻場も豊富であるが、近年の沿岸埋立と臨海工業の影響を受けて各地で藻場の減少がいちじるしい。大規模なさきとり調査により藻場の現状をとりまとめた内海区水研(1967)によると、1966年当時ですでに各灘におけるアマモ場の面積は1950年代の半分になっており、海域によってはその後さらに減少している。漁民達は伝統的に魚介類の産卵場、幼稚期の成育場としての価値を信じ藻場の衰退が沿岸内湾の漁業資源の減少につながることを恐れているが、海岸地形の変更、工業廃水の直接的影響と分離して藻場衰退の影響の大きさを立証するのは非常に困難である。岡山水試は1922-24年にアマモ場にすむ幼稚魚に関し先駆的な調査をおこなった歴史を持つが、近年東幹夫(現在長崎大)を中心にアマモ場に関する一連の研究をおこなった。最近東ら(1973)は、古くから藻場の分布と魚類相の調査記録が残っている岡山県下沿岸の数箇の湾において現状調査をおこなった。成育状態のちがいがきわだった三箇所のアマモ場が比較されたがいずれも古い記録では大きな藻場が存在していたところで、水質汚濁やアマモの分布や密度の差は近年における荒廃の系列を代表していると考えられている。スレッジネットを使用して採集された移動性表棲動物を比較すると、種数、個体数ともよく保存された藻場で圧倒的に多く、殊にモエビ類、端脚類など魚類の餌となる小型甲殻類が多い。東らはまたこれらの地点間での魚類相の比較、それぞれの場所における過去の魚類相との比較をおこない、アマモが衰退するにつれアミメハギなどの周年定住種が減るばかりでなく、マダイ、クロダイ、スズキ、タケノコメバルなどの有用魚幼稚魚がとれなくなる傾向を指摘している。

海藻藻場生態系における一次生産物の動物による利用

海藻による一次生産が数千あるいは数万平方キロにおよぶ海域の全消費者を支えているというPetersenの考えは、現存量と生産速度に関する概念が明らかになり、一次生産測定法が進歩するにつれて否定された。米国フロリダ州Boca Ciega Bayで大型海藻、*Thalassia testudinum*と底生珪藻植物プランクトンの一次生産に対する貢献度を比較したPomeroy(1960)は、かなり海藻がよく茂っている湾でも数メートル以深では植物プランクトンによる生産の方が重要であることを示している。

しかし局地的には海藻群落の生産力はきわめて高く、その地域的分布と、デトリタスを経由した食物連鎖への寄与の重要性は近年改めて注目を集めるようになって来た。表2に示すように潮間帯、潮下帯における大型植物の生産量は平均的にみても年間 $500 \sim 1000 \text{ g C/m}^2$ で、Ryther(1969)があげた沿岸域で $100 \text{ g C/m}^2/\text{yr}$ 外洋で $50 \text{ g C/m}^2/\text{yr}$ という植物プランクトンの生産にくらべてはるかに大きく、温帯の海藻群落は温帯森林に、大型褐藻群落はよく管理された牧

群落名	測定値	純生産量
<i>Subtidal</i>		
<i>Laminaria</i>	太西洋岸	1225-1900
<i>Macrocystis</i>	カリフォルニア U. S. A	400- 820
	インド洋	2000*
<i>Thalassia</i>	カリブ海	590-9000
	インド洋	500-1500
<i>Zostera</i>	デンマークおよび	58- 340
	ワシントン州 U. S. A	
	アラスカ	50-1500*
<i>Intertidal</i>		
<i>Fucoids</i>	カナダ太西洋岸	640- 800
		Possibly 1000*
<i>Spartina</i>	カナダ太西洋岸	
	および U. S. A	130- 897
<i>Mangrove</i>	プエルトリコ	400*
	フロリダ州 U. S. A	352
低値および高値の各平均値		440-1100

* 印は短期間の測定より年間当りに外挿計算したもの

表2. 沿岸大型植物の純生産力 $g\ C/m^2/year$ Mann (1972)

草地や熱帯降雨林に匹敵する。今までに記録されたもっとも大きな生産速度はフロリダにおける付着藻類を含めた *Thalassia testudinum* 群落に関する Thorhoug and Stearns (印刷中——国際海藻藻場所研究集会資料より) による $7200\ g\ C/m^2/yr$ という数字である。このような高い生産性が沿岸極浅部に局在することと、その依存栄養生物への利用され方、有機物質の系内における蓄積と系外への流出は生態学的にきわめて興味ある問題を提起している (Wood, Odum & Zieman 1969, Odum, Zieman & Heald 1971, Mann 1972, McRoy 1973)。

海草の生葉を食物とする動物：海草を直接食物とする動物が乏しいことは世界的に共通の現象として認められている。大型の脊椎動物では北半球冷温帯の場合干潮時干出するような場所では雁鴨類の大型水禽の *grazing* が知られており、30年代の *wasting disease* のあとシジュウカラガン *Branta canadensis* とブレンタ *Branta barnicla* の数が北欧では激減したという。熱帯亜熱帯ではウミガメ類とジュゴンが海草を食うことが知られているが (Bertram & Bertram 1968, Hirth & Carr 1970), いずれも動物の絶対量がそれほど多くなく、一般的には海草群落はほとんど影響を受けない。魚類では植物食の魚類でも海草を主食とするものではなく、胃内に見出されるものほとんどが付着藻類を食う際副次的にとり入れたものとみられている。例外的に Randall

(1965, 1967) はカリブ海においてブダイ科とニザダイ科の魚が部分的に海草群落に裸地を作るほどの強度で *grazing* をおこなうことを述べている。海草無脊椎動物中軟体動物では大型のアメフラシ類やカリブ海のピンクガイ *Strombus gigas* (スイショウガイ科) が草食性で海草を食うことも知られているが (Randall 1964a), これもどちらかといえば混生する藻類に対する依存度が大きい。活発に海草を食うことが確実に明らかにされているのはわずかにカリブ海における数種のウニ類だけである (Moore et al. 1963a, 1963b, Randall 1964b, Ogden et al. 1973, Greenway 1973), Moore らは *Tripneustes esculentus* と *Lytoechinus variegatus* の 2 種について野外における海草藻場中での密度と *overgrazing* の状態を調べると共に、*Thalassia* の緑葉を餌にして室内飼育をおこない、摂食速度、生長度、転換効率などを計算しているが、ウニの密度の高いところでは *Thalassia* の月間生産量にほぼ相当する量がウニによって消費されているという。Ogden らは西インド諸島のある島で、海草藻場が暗礁に隣接するところでは *overgrazing* によってすり切れ輪状の裸地ができることに注目し、その原因は Randall (1965) のような魚類によるものではなく岩礁にすむガンガゼの 1 種 *Diadema antillarum* であることを確かめた。このウニは昼間は岩礁上に静止しているが夜間砂底において藻場中で *Thalassia* の緑葉を食い朝までにふたたび礁に戻る事が個体識別と潜水による昼夜観察によって確かめられている。しかしブダイ科、ニザダイ科の魚類やウニ類は広くインド洋、太平洋の熱帯亜熱帯に分布するが、カリブ海以外ではこのような強力な *grazing* は知られていない。わが国の場合各地の藻場に多いサンショウウニにその可能性が考えられるが、筆者の乏しい経験では胃内容は緑葉ではなく付着藻と分解しかけた古葉であった。しかし、東ら (1970) はサンショウウニがアマモを食害することにふれており、八重山群島の鳩間島で海草藻場に多いシラヒゲウニの消化管にボウアマモの緑葉がつまっていたという短報 (高松 1972) もあるので今後の検討が必要である。

海草が一般的に植食動物によって利用されない理由として、組織が硬いことのほかに消化の可能性がないのではないかという疑いがある。さまざまな海産無脊椎動物の消化酵素の活性を研究した Kristensen (1972) は、ほとんどの種が大型褐藻の体を作っているラミナリンを分解する酵素はあっても、海草の体組織の主体をなすセルローズやキシランをほとんど分解できないことを発見している。このことは海草が死後微生物に分解され生きた微生物によって *enrich* されてはじめて動物に利用されるようになるという事実の必然性を裏付けるものである。

デトリタス食物連鎖を通して： 直接の *grazer* が乏しいため生産された海草の有機物の大部分は破碎され微生物の分解を受けいわゆるデトリタスになってはじめて動物に利用可能になる。水圏における植物有機質の分解は好気条件下と嫌気条件ではまったくちがった経過をたどる。以下主として Fenchel (1973) によって分解過程を追ってみることにする。

好氣的分解の場合まず水溶性有機物がきわめて短期間に溶出する。その量は新鮮なアマモ葉の場合有機炭素の 20%、枯れかけた葉では 12% 前後であるという。これらの溶出物は溶存有機物 DOM のプールに入り、水中の細菌に利用されたり、粒状化する場合もあれば底泥に吸着され底泥中の微生物に消費されたりする。残りの植物性細片はほとんどが動物には消化困難な構造多糖類となり、*Pseudomonas*, *Cytophaga* などの細菌と各種菌類によって徐々に分解される。ついで細菌を食う鞭毛虫、繊毛虫などの原生動物があらわれ、さらにこれらをくう大型原生動物と多細胞動

物が出現する。一方菌類は線虫によって利用される。Meyers & Hopper(1966, 1967)は、*Thalassia* の枯葉の分解に *Lindra thalassiae* その他の囊子菌類がはたらき、線虫が菌類にひきつけられ、菌類が増殖する時期に線虫の密度も増加することを報じている。図7は実験条件下で人工のアマモ細片に自然海水と栄養塩を加えて培養した場合の微生物全数の変化を示したものであるが、実験開始直後急増してピークに達する水中の細菌は溶出有機物に依存しているものと推測されている。

デトリタス中の細菌の活性に關与する諸要因のうち第1にあげられるのはデトリタス粒子の表面積の大きさ、粒子のこまかさである。自然海水中に海草起因のデトリタスを入れて培養すると 10^2 当り2~10箇の細菌であったものがたちまち $10^9 \sim 10^{10}$ に増加するが、細菌が付着分解できるのは表層のみに限られるため、同一重量であれば粒子がこまかいほど細菌数、酸素消費量または CO_2 発生量が増加する (Odum & de la Cruz 1967, Fenchel 1970)。そこで化学的な物質分解のほかに機械的破碎の程度が大きな意義を持つてくる。この点マクロベントスによる摂餌は重要な意義を持つている(後出)。第2の要因は酸素供給の度合で、実験系で攪拌と通気をおこなうと細菌数と酸素消費量がいちじるしく上昇するが、藻場の自然条件下では底泥の最表層を除いてはしばしば還元状態になりがちで好氣的条件の重要な限定要因となり得るであろう。

もっとも重要なのは栄養塩類である。一般に教科書に示されている例では有機物が分解される過程では無機栄養塩が溶出し水圏へ帰る。この図式はもちろんある程度真実であるが海草起原の細胞壁からなる粒状デトリタスに關する限り、必須栄養塩類をほとんどふくまず、一方付着増殖する細菌は高い濃度のNとPを持つている。アマモの生葉および枯葉のC/N比はそれぞれ8と15であり (Mann 1972), 生きている維管束植物のC/P比は約200である (Spector 1956) のに対し、細菌のC/N比は5.7, C/P比は27とN, Pの濃度がきわめて高い (Spector 1956, Pomeroy 1970)。細菌は水中の栄養塩類を吸収同化しながら増殖するので海草起原のデトリタスを対象として考えると、時間経過につれ有機Nの含有比が増大し、高次生物に対する餌料価値が向上することになる。図8は乾草を自然海水中で通気分解した場合、栄養塩の添加によっていちじるしく分解が促進されるさまを示したものである。Egglislow (1972) もセルローズ繊維を自然水中で培養分解させる場合栄養塩を加えると分解がすすむことを報じている。構造多糖類は分解の過程でさまざまな段階の多糖類となり、ことなった微生物によりことなった酵素のはたらきで分解されねばならない。

図7. 0.5 gの *Zostera* 細片と栄養塩を200 mlの自然海水に加え、20℃で振とう培養した場合の細菌、鞭毛藻、纖毛虫の全数の変化 (Fenchel 1973)

図8. 放射性炭素でラベルした乾草粒子の海水中における分解速度に及ぼす栄養塩の影響 (Fenchel 1973)

排出された糞は海水中にあると、たちまちおおくの微生物が付着増殖するため数日のうちに生きた細菌たん白質の含有度が高まり、ふたたび動物の餌料としての価値を回復する。デトリタスとその付着細菌の同化可能性について、Adams & Angelovic (1970) は放射性炭素で標識した餌を動物に食わせて同化量を測ることを試みややちがった結果を得ている。あらかじめ ^{14}C で標識した重炭酸塩を含む水中でアマモを育て、トレーサーが吸収されるのを待ってアマモの一部を取り上げ乾燥粉砕し自然海水を加えて振とう培養し ^{14}C を含むデトリタスを調製する。これを滅菌すれば標識された無菌のデトリタスを得ることができる。実験動物としては北米のアマモ場にもっとも普通のデトリタス食の小巻貝 *Bittium varium* と小エビ *Palaemonetes pugio*、肉食性多毛類の *Glycera dibranchiata* の3種を用いた。アマモ生葉、アマモ起原デトリタス、付着性細菌を単独あるいは組合わせてそれぞれ3日間給餌した後測定したところ、*Glycera* はほとんど ^{14}C をとり込んでなかったが、*Bittium* と *Palaemonetes* は共に付着細菌を同化すると同じように殺菌したデトリタスそのものからも ^{14}C をとりこんでおり、殊に *Bittium* の場合、同化効率は滅菌したデトリタスそのものからも46.3%、生きた細菌を伴う場合48.6%とほぼ等しかった。一方 ^{14}C で標識された生きたアマモはどの種もまったく同化していなかった。Odumら (1970) は端脚類、アミ類などの小甲殻類、各種エビ類、汚濁食の貝類、少数種の魚類などが大型植物起原のデトリタスを主要な食物源としているとのべている。Odum (1970) はボラが河口域では主たる栄養源として大型植物起原のデトリタスに依存することについて詳細な研究を発表している。デトリタスのかなりの部分は懸濁有機物粒子として漂泳性食物連鎖にも利用される。Sutcliffe (1972) はカナダの Nova Scotia 沿岸で春の植物プランクトン増殖期にさがけて非生物有機懸濁物の量がピークに達することをみたが、これはMann (1972) によれば大型褐藻の分解期と一致し、C/N比からもそのことがたしかめられるという。

大型消費者であるいわゆるデトリタス食の動物が消費できるのは実は生きた細菌や原生動物のたん白質であり、死んだ植物破片だけではほとんど消化吸収できないということが Newell (1965), Hargrave (1970a, 1970b), Fenchel (1970, 1972) などの研究により明らかになって来た。小甲殻類、貝類などに摂取される時のデトリタス粒子はおびただしい付着細菌におおわれているのに、排出される糞中のデトリタスは、微生物の90%以上が消化される一方大型植物起原の非生物粒子そのものはほとんど変化を受けないのである。

好氣的分解に際し粒子がこまかいほど細菌の量が多くなり分解速度が早くなる。マクロベントスや魚類はそれ自身は構造炭水化物を分解する能力を持たないが、かみちぎったり消化管内での物理的破碎を通してその分解に寄与している。Fenchel(1970) は同じ粒度組成に調製した *Thalassia* 起原のマクロデトリタスのサンプルにヨコエビの一種 *Parhyalella whepleyi* を加えたものと加えないもの2通りの実験区を作り、92時間後に調べたところ、ヨコエビを加えた実験区では対象区よりデトリタスの粒径がこまかくなり、動物の呼吸量を差し引いても酸素消費量が対照区より増大した。これはヨコエビのかむ作用によってデトリタスが碎かれ、それが微生物の増殖を促進したためと考えられる。Fenchel(1972) はこの観点をさらに追求し、アマモ起原の人工デトリタスの分解に対する小巻貝 *Hydrobia ventricosa* の影響を研究したがやはり *Hydrobia* の密度が高い方が単位表面積当りの細菌数も増加した(図9)。貝密度に対するデトリタスの O_2 消費量の図(図

第9図 ことなつた密度に巻貝 *Hydrobia ventricosa* を加えた場合のデトリタス 粒子表面積当りの細菌数、水温20℃、他の条件は右と同じ。(Fenchel 1972)

第10図 *Hydrobia* 密度とデトリタスの O_2 消費量の関係、10 cm³ の容器に温重3gの半に分解しかけた *Zostera* の葉を入れ、異つた密度に *Hydrobia* を加えて25℃で5日間おいた後測定。(Fenchel 1972)

10) をみるとある最適密度を越えると細菌活性の低下がみられるが、これは貝による細菌の消費が破碎による好影響を上廻つたためと解される。Fenchel(未発表) はまた ^{14}C で標識したデトリタスを、細菌だけ、細菌+原生動物、細菌+原生動物+多細胞動物の三通りのマイクロシステムで分解させると、細菌だけの場合がもっとも分解がおそく、三者を含む系でもっとも分解速度が大きいことを見出している。

嫌氣的条件下での分解は発酵によりさまざまな低次の有機化合物を生じるが、分解が進行するためには硫黄細菌による酸化還元がきわめて重要な役割をなしている。この *Sulfide System* については詳説することをさけるが Fenchel(1969, 1972), Fenchel & Riedl(1971), Wood(1965) らによって詳しく研究され、このような H_2S をを発生する環境でも豊富な生物相が存在することが知られている。デンマークのフィヨルドの奥などでは打ち上げたアマモの枯葉が堆積し、独特の還元的環境、生物群集を形成しているという。

稿を終るに当り文献の入手に便宜を計ってくださいたり、未発表または印刷中の資料の閲覧引用を許された内外の同学の諸氏に感謝の意を表したい。

文

献

Adams, S. M. and J. W. Angelovic, 1970. Assimilation of detritus and its associated bacteria by three species of estuarine animals. *Cheesapeake Science* 11: 249-254.

Atkins, W. R. G. 1938. The disappearance of *Zostera marina*. *J. mar. biol. Assoc.* 23: 207-210.

Atkins, W. R. G. 1938. The disappearance of *Zostera marina*. *Nature, Lond.*, 159: 477.

東 幹夫・松村真作 1970. 魚類生産における藻場の意義(Ⅳ). クロダイの現存量推定とその他の調査結果. 漁場改良造成研究報告書, 昭和44年度, 岡山県42Pp.

東 幹夫・腹部洋年・松村真作 1973. 岡山県におけるアマモ場動物群集の比較, 日本水産学会, 昭和48年秋季大会講演.

Egglisshaw, H. J. 1972. An experimental study of the breakdown of cellulose in fast-flowing streams. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 29 suppl.: 405-428.

Fenchel, T. 1970. Studies on the decomposition of organic detritus derived from the turtlegrass *Thalassia testudinum*. *Limnol. Oceanogr.* 15: 14-20.

Fenchel, T. 1971. The reduction-oxidation properties of marine sediments and the vertical distribution of the microfauna. *Vie et Milieu Suppl.* 22: 509-521.

Fenchel, T. 1972. Aspects of decomposer food chains in marine benthos. *Verh. Deutsch zool. Gesell.* 65, Jahresversamml 14: 14-22.

Fenchel, T. 1973. Aspects of the decomposition of seagrasses. Review paper for the International Seagrass Workshop, 22-26 October, 1973. Leiden, 18pp.

Fenchel, T. and R. Riedl, 1971. The sulfide system. A new biotic community underneath the oxidized layer of marine sandbottoms. *Mar. Biol. (Berlin)* 7: 255-268.

Hargrave, B. T. 1970a. The effect of a deposit feeding amphipod on the metabolism of benthic microflora. *Limnol. Oceanogr.* 15: 21-30.

Hargrave, B. T. 1970b. The utilization of benthic microflora by *Hyalella azteca* (Amphipoda). *J. Anim. Ecol.* 39: 427-437.

Hargrave, B. T. 1972. Aerobic decomposition of sediment and detritus as a function of particle size area and organic content. *Limnol. Oceanogr.* 17: 583-596.

- Hartog, C. den, 1967. *The structural aspect in the ecology of seagrass communities*. *Helgolander wiss. Meeresunters.* 15: 648—659.
- Hartog, C. den, 1970. *The Sea-grasses of the World*. North-Holland, Amsterdam, 275pp.
- Hartog, C. den, 1971. *The dynamic aspect in the ecology of seagrass communities*. *Thalassia Jugoslavica* 7: 101—116.
- Hartog, C. den, 1973. *Structure, function and classification in seagrass communities*. *Review paper for the International Seagrass Workshop*, 22—26 October, 1973, Leiden, 21pp.
- Kikuchi, T. 1966. *An ecological study on animal communities in the Zostera marina belt in Tomioka Bay, Amakusa, Kyushu*. *Publ. Amakusa Mar. Biol. Lab.*, 1: 1—106.
- 菊池泰二 1973. 藻場生態系. 山本護太郎編海洋生態学, 23—37. 東大出版会, 東京.
- Kikuchi, T. and J. M. Pérès, 1973. *Animal communities in the seagrass beds: A review*. *Review paper for the International Seagrass Workshop*, 22—26 October, 1973, Leiden, 27pp.
- Kristensen, J. H. 1972. *Carbohydrases of some marine invertebrates with notes on their food and on the natural occurrence of the carbohydrates studied*. *Mar. Biol. (Berlin)*, 14: 130—142.
- Ledoyer, M. 1962. *Étude de la faune vagile des herbiers superficiels Zosteracées et de quelques biotopes d'algues littorales*. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, Bull. 25, Fasc. 39, 117—235.
- Ledoyer, M. 1964. *Les migrations nycthemerales de la faune vagile en sein des herbiers de Zostera marina de la zone intertidale en Manche et comparaison avec les migration en Meddieteranee*. *Rec. Trav. Sta. Mar. Endoume Bull.* 34 (Fasc. 50), 241—247.
- Ledoyer, M. 1969a. *Écologie de la faune vagile des biotopes Méditerranéens accessibles en scaphandre autonome, V. Étude des phénomènes nycthemeraux: les variations nycthemerales des populations dans les biotopes*. *Tethys* 1: 291—308.
- Ledoyer, M. 1969b. *Écologie de la faune vagile des biotopes Méditerranéens accessibles en scaphandre autonome, VI. Étude des phénomènes nycthemeraux: les peches a la lumière*. *Tethys* 1: 309—320.
- Ledoyer, M. 1969c. *Écologie de la faune vagile des biotopes Méditerranéens accessibles en scaphandre autonome, VII. Étude des phénomènes nycthemeraux: les variations nycthemerales des gas dissous au sein des biotopes*. *Tethys* 1: 321—340.

- Mann, K. H. 1972. *Macrophyte production and detritus food chains in coastal waters*. Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 29 Suppl.: 353-383.
- Marsh, G. A. 1973. *The zostera epifaunal community in the York river, Virginia*. Chesapeake Science 14: 87-97.
- Meyers, S. P. and B. E. Hopper, 1967. *Studies on marine fungal-nematode association and plant degradation*. Helgoländer wiss. Meeresunters. 15: 270-281.
- Molinier, R. et F. Duguën, 1961. *Contribution à l'étude des sols dans les pelouses et prairie de Phanérogames marines méditerranéennes. Les sols phanérogamiques de la formation lagunaire du Brusc (Var.)*. Bull. Inst. Oceangr. Monaco, no. 1197.
- Molinier, R. et J. Picard, 1952. *Recherche sur les herbiers de Phanérogames marines du littoral méditerranéen français*. Ann. Inst. Oceanogr., XXVII(3).
- McRoy, C. P. 1970. *Standing stocks and other features of eelgrass (Zostera marina) populations on the coast of Alaska*. J. Fish. Res. Bd. Canada 27: 1811-1821.
- Moore, H. B., T. Jutare and J. A. Jones, 1963a. *The biology of Lytechinus variegatus*. Bull. Mar. Sci. Gulf and Carib. 13: 23-53.
- Moore, H. B., T. Jutare, J. S. Jones and B. F. Mcpherson, 1963b. *A contribution to the biology of Tripneustes esculentus*. Bull. Mar. Sci. Gulf and carib. 13: 267-281.
- Nagle, J. S. 1968. *Distribution of the epibiota of macroepibenthic plants*. Contr. Mar. Sci. Univ. Texas 13: 105-144.
- 内海区水産研 1967. 瀬戸内海の藻場の現状. 内水研刊行物C輯. 5-5.
- Newell, R. 1965. *The role of detritus in the nutrition of marine deposit feeders, the prosobranch Hydrobia ulvae and the bivalve Macoma balthica*. Proc. Zool. Soc. Lond. 144: 25-45.
- 野沢ユリコ 1972. 石垣島の sea-grass について、鹿児島純心女子短大研紀 2: 56-64.
- Odum, E. P. and A. de la Cruz, 1967. *Particulate organic detritus in a Georgia salt marsh-estuarine system*. In Lauff, G. H. (ed.) Estuaries. AAAS., 383-388.
- Odum, W. E. 1970. *Utilization of the direct grazing and plant detritus food chains by the striped mullet Mugil cephalus*. In: J. H. Steele (ed.) Marine Food Chains, 222-240, Univ. Calif. Press.
- Odum, W. E., Zieman, J. C. and E. J. Heald, 1971. *The importance of vascular plant detritus to estuaries*. Proc. Coastal Marsh and Estuary Management Symposium, 91-114.
- Ogden, J. C., R. A. Brown, N. Salesky (in press). *Grazing by the echinoid Diadema antillarum Philippi: Formation of halos around West Indian patchy reefs*. Science,
- Ogden, J. C., D. P. Abbot and I. Abbott, 1973. *Studies on the activity and food of the echinoid Diadema antillarum Philippi on a West Indian Patch reef*. West

- Indies Laboratory Spec. Publ. No. 295pp.
- Orth, R. J. 1973. Benthic infauna of eelgrass, *Zostera marina* beds. *Chesapeake Sci.* 14: 258-269.
- Pomeroy, L. R., 1960. Primary productivity of Boca Ciega Bay, Florida, *Bull. Mar. Sci. Gulf and Carib.* 10: 1-10.
- Randall, J. E. 1964a. Contributions to the biology of the queen conch, *Strombus gigas*. *Bull. Mar. Sci. Gulf and Carib.* 14: 246-295.
- Randall, J. E. 1964b. Notes on the biology of the echinoid *Diadema antillarum*. *Carib. J. Sci.* 4: 421-433.
- Randall, J. E. 1965. Grazing effect on seagrasses by herbivorous reef fishes in the West Indies. *Ecol.* 46: 255-260.
- Roessler, M. A. and J. C. Zieman, 1969. The effects of thermal additions on the biota of southern Biscayne Bay, Florida. *Proc. Gulf and Carib. Fish. Inst. 22nd Ann. Session*, 136-145.
- Rasmussen, E. 1973. Systematics and ecology of the Isefjord marine fauna. *Ophelia* 11: 1-495.
- Ryther, J. H. 1969. Photosynthesis and fish production in the sea. *Science* 166: 72-76.
- Scoffin, T. P. 1970. The trapping and binding of subtidal carbonate sediments by marine vegetation in Bimini Lagoon, Bahamas. *Jour. Sedim. Petrol.* 40: 249-273.
- Skarlato, O. A., N. A. Golikov, S. V. Vasilenko, N. I. Tzretkova, E. N. Gruzov and K. N. Nesis, 1967. Sostav, struktura i raspredelenie donnyh biotsenozov v pribrezhnyh vodah zaliva Possjet (Japonskoe More), 5-61, In: Biotsenozy zaliva Possjet. Japonskogo Morja. abstracts translated by J. M. Peres.
- 田中剛・野沢治治・野沢ユリ子, 1962. 南西諸島に産するSea-grassについて, 鹿児島大南産科研報, 3: 105-111.
- Thayer, G. W., S. M. Adams and M. W. LaCroix, 1973. Structural and functional aspects of a recently established *Zostera marina* community. Preprint for Second Intern. Estuarine Res. Conf. Myrthe Beach, S. C. 15-18, Oct. 1973, 37pp.
- Tutin, T. G. 1934. The fungus on *Zostera marina*. *Nature Lond.*, 134: 573.
- Wilson, D. P. 1949. The decline of *Zostera marina* L. at Salcombe and its effects on the shore. *J. mar. biol. Assoc.* 28: 395-412.
- Wood, E. J. F., W. E. Odum and J. C. Zieman, 1969. Influence of seagrasses on the productivity of coastal lagoons. *Lagunas Costeras, Un Simposio. Mem. Simp. Intern. Lagunas Costeras*, Nov. 1967, Mexico, 495-502.
- Wood, E. J. F. and J. C. Zieman, 1969. The effects of temperature on estuarine plant communities. *Chesapeake Sci.* 10: 172-174.

Zieman, J. C. 1972. *Origins of circular beds of Thalassia (Spermatophyta: Hydrophyta: Hydrocharitaceae) in south Biscayne Bay, Florida, and their relationship to mangrove hammocks.* Bull. Mar. Sci. 22: 559-574.

Zieman, J. C. (in press) *Quantitative and dynamic aspects of the ecology of turtle grass, Thalassia testudinum.* Preprint from "Recent Advances in Estuarine Ecology, a Symposium at Myrthe Beach, S. C. 24pp.