原著論文 ORIGINAL PAPER

汽水湖中海における塩分変動に応じた水質と沿岸藻場の変化

宮本 康*・国井 秀伸

島根大学汽水域研究センター 〒690-0881 島根県松江市西川津町1060

Yasushi MIYAMOTO* and Hidenobu KUNII: Changes in water quality and macroalgal assemblage in response to salinity change in brackish Lake Nakaumi. *Ecol. Civil Eng.* 9(2), 179-189, 2006.

Research Center for Coastal Lagoon Environments, Shimane University, 1060, Nishikawatsu-cho, Matsue, 690-8504, Japan

Abstract: We evaluated the “salinity - water quality” and “salinity - macroalgal assemblage” relationships in summer on the polyhaline brackish Lake Nakaumi in western Japan. Temporal data on water variables at the lake center in 21 years (1984-2004 yr) and spatial data of 15 coastal sites within the lake in 2 years (2003, 2004 yr) were analyzed with attention to the salinity - water variables relationship (Secchi-depth, chl.a, TN, TP, DTN, DTP, DO). To evaluate the salinity - algal assemblage relationship, 2 years data at 15 coastal sites was analyzed to quantify the relationship between salinity and 3 assemblage characteristics (maximum vegetated depth, species richness, abundance of algae species). The results showed that the salinity increase resulted in both transparency improvement with decreasing chl.a and nutrient contents (TN and DTN), and the assemblage development with higher values of the three characteristics, both temporally and spatially. Previous studies on oligohaline lakes reported the opposite salinity - water quality/vegetation characteristics relationship, that is, the eutrophication and vegetation decline in higher saline years. This study and previous ones suggest that salinity increase affects many aspects of the ecosystem, and its consequences may differ depending on the location of lake (i.e. distance from sea).

Key words: brackish lake, transparency, nutrients, dissolved oxygen, macroalgal assemblage

はじめに

汽水湖沼における塩分の増加は、生態系の様々な側面に変化を生じさせる「スイッチメカニズム」であることが、近年になり認識され始めた (Irvine et al. 1993; Jeppesen et al. 1994; Moss 1994; 宮本 2004)。わずか数%にすぎない塩分の増加が湖水の栄養塩濃度の増加、植物プランクトンの増殖、そして透明度の低下といった一連の富栄養化のスイッチになることが、イギリスとデンマークの汽水湖沼を中心に報告されている (Bales et al. 1993; Jeppesen et al. 1994, 1997)。

こうした塩分の増加が導く富栄養化のメカニズムについては、大別して次の2つの説明がなされている。1つめは「塩分の増加がグレージング圧の低下を導く」点に注目したものである。塩分の増加は(1)浸透圧の増加を通じて強力なグレーザーであるミジンコ類を激減させ (Jeppesen et al. 1994; Moss 1994; Schallenberg et al. 2003), (2)高塩分を好む捕食者(トゲウオやアミ類)の増加を通じて動物プランクトンを減少させる (Irvine et al. 1993; Aaser et al. 1995; Jakobsen et al. 2003)。こうした動物プランクトンの減少が植物プランクトンの大增殖に結びつき、最終的に富栄養化を導くのである。2つめの説明は「塩分の増加が栄養塩循環を加速させる」点に注目したものである。Scheffer (1998) は、塩分が増加する海

2005年11月16日受付, 2006年5月21日受理

* e-mail: miyamoto-Y@pref.tottori.jp

水流入の多い年には湖水中の硫黄が増加し、これが底質からの栄養塩（リン酸）の溶出を加速させる点を指摘している。この Scheffer の指摘は、塩分の増加が栄養塩の循環を加速させることで植物プランクトンの大増殖を導く可能性を示唆している。現時点では前者のメカニズムが有力視されており、後者を具体的に支持する事例はほとんどない。

塩分の増加が汽水湖生態系に引き起こす変化は、湖水の富栄養化のみに限られたものではない。塩分の増加は富栄養化を通じて、沈水植生に対して間接的に影響を及ぼすことがある。例えば、イギリスのノーフォークの汽水湖沼群では、塩分の増加により富栄養化が進行して透明度が低下した場合、沈水植生が衰退する傾向が見出されている (Bales et al. 1993; Irvine et al. 1993; Moss 1994)。しかし、デンマークの汽水湖沼群を対象とした研究では、ノーフォークにおける事例とは対照的に、透明度の低下が植生の衰退を導くとは限らないことが指摘されている (Jeppesen et al. 1994, 1997)。したがって、塩分の増加に応じた沈水植生の応答には、いくつかの異なるパターンが存在するようである。

上述した「塩分の増加に応じた汽水湖生態系の変化」に関する理解は、低塩分の汽水湖を対象とした研究事例に基づいたものである。事実、過去の汽水湖研究のほとんどが、5 psu 以下の塩分の低い汽水湖沼に注目してきた (Jeppesen et al. 1994, 1997; Moss 1994)。したがって、外海の近くに位置する高塩分な汽水湖、例えば潟湖（ラグーン）のようなシステムにおいて、低塩分の汽水湖で認められた生態系の特性が当てはまるのかどうかは未知である。そこで本研究は、外海の近くに位置する潟湖である中海（面積：86.8 km²；平均水深：5.4 m）に注目し、低塩分の汽水湖と同様に、塩分の増加に応じた水質の劣化と藻場の衰退が生じるのかどうか、その検証を試みた。中海においても、塩分の大規模な時空間変化が観察されること (Ishitobi et al. 2000; Uye et al. 2000)、それに応じた水質と藻類・植物相の変化が認められていることから (Kunii & Minamoto 2000; 清家 2001)、塩分の増加に応じた水質の変化と藻場の構造変化があることは確かである。しかし、低塩分の汽水湖で認められてきた傾向が中海においても認められるかどうかは、未だに検証がなされていない。

そこで本研究は、塩分の高い汽水湖である中海を対象に、塩分の増加がどのような水質の変化と藻場の構造変化を導くのかを明らかにすることを目的とした。さらに、観察された結果を低塩分の汽水湖で見出されてきたパタ

ーンと比較し、高塩分の汽水湖は低塩分のそれと同じ特徴を持つのか、それとも、高塩分の湖に特有の特徴を持つのかを考察した。具体的には、富栄養化が生じやすい夏季の中海に注目し、過去 20 年間における湖心の水質データと、過去 2 年間に中海沿岸域の 15 地点を対象に行った水質と藻場の野外調査の結果に基づいて、以下の 3 点を検証した。

- (1) 過去 21 年間 (1984–2004 年) において、夏季 (7・8 月) の水質 (透明度・クロロフィル *a* 量・栄養塩量・溶存酸素量) は塩分の高い年に劣化する傾向があったか。
- (2) 湖内 15 地点において、夏季の水質は塩分の高い地点で劣化する傾向があったか。
- (3) 過去 2 年間 (2003・2004 年)・湖内 15 地点において、夏季の藻場は塩分の高い年・地点で衰退 (垂直分布が縮小・種多様性が低下・各出現種の現存量が減少) したのか。

方 法

調査地

本研究は高塩分の汽水湖である中海を対象に行った。中海の北部は中浦水門を経て境水道と連結している (Fig. 1)。今日の中海において、湖水と外海水の交換のほとんどが中浦水門を通じて行われている。また、中海の西部は、本湖における主要な陸水の供給源である大橋川とつながっている。大橋川から流入する陸水は、本湖への総流入量の約 70% を占めている (Yamamuro 2000)。

Fig. 1. Map of Lake Nakaumi. Fifteen census sites and the lake center are represented.

本湖の塩分は季節間、および年間で変化する。表層の塩分は、一般に早春（2-3月）に低く、晩夏（8-9月）に高い（Ishitobi et al. 2000; Uye et al. 2000）。また、表層塩分は空間的にも変化する。表層塩分は中浦水門に近い地点ほど高い（Miyamoto unpublished）。

今日の中海において、藻場はほとんどが海藻種により占められている。本調査の期間にトランセクト内で認められた海藻種を Table 1 に示した。種子植物のコアマモも分布が確認されたが、数 10 cm 四方のごく小さなパッチがわずかに認められるのみであり、本調査で用いたトランセクト内には表れなかった。海藻類は主に沿岸域の水深 4 m 以浅に生育し（向井ほか 1995；宮本 未発表）、沿岸部に藻場を形成している。海藻の現存量には季節変化が認められ、早夏（6月）に最も現存量に富み、秋から冬にかけて減少する（向井ほか 1996）。また、藻場の構造には湖内変異が認められ、外海に近い地点ほど多種からなる発達した藻場が認められ、反対に、海から遠い地点ほど、少数の種からなる貧弱な藻場が観察される（宮本 未発表）。

水質調査

過去 21 年間（1984-2004 年）における夏季（7-8 月）の中海湖心の水質データを分析するために、ウェブ上で公開されている国土交通省の水門水質データベースを利用した（<http://www1.river.go.jp/>）。分析に供したデータは、

中海湖心（Fig. 1）の 1984-2004 年の期間の 7 月と 8 月における、透明度・塩分（上層）・クロロフィル *a* 量（上層）・総窒素量（上層・下層）・総リン量（上層・下層）・溶存態総窒素量（上層・下層）・溶存態総リン量（上層・下層）・溶存酸素量（上層・下層）である。

2003 年と 2004 年の夏季（7-8 月）に、中海沿岸に設けた 15 の調査点（Fig. 1）においてそれぞれ 4 回のボート調査を行った。この水質調査は、15 の各調査点において、沿岸から 30-50 m 沖合の水深が 3-5 m のところで行った。透明度はセッキ板を用いて 2003 年と 2004 年に測定した。塩分は上層（水面下 0.5 m）と下層（湖底上 0.5 m）を対象に 2003 年と 2004 年に、溶存酸素量は 2004 年にのみに上層と下層を対象に、多項目水質計（QUANTA, Hydrolab 社）を用いて測定した。さらに 2004 年には、クロロフィル *a* 量と栄養塩量の測定のため、上層と下層にて NISKIN 採水器（General Oceanics 社）を用いて採水を行った。クロロフィル *a* 量はアセトン抽出の後、ユネスコ法に基づいて定量を行った。栄養塩量（溶存態総窒素量・溶存態総リン量）は栄養塩自動分析装置（オートアナライザー II 型, BRAN+LUEBBE 社）を用いて測定した。

藻場調査

藻場の 3 つの構造特性（藻場の最大水深・出現種数・各海藻種の現存量）を明らかにするために、2003 年と

Table 1. List of the macroalgal species observed in the transects in summer in 2003 and 2004. Number of sites in that each species dominated (coverage > 20%) in either census depth were also presented.

Species name	2003	2004
CHLOROPHYTA		
<i>Chaetomorpha spiralis</i>	0	9
<i>Cladophora</i> spp.	2	6
<i>Codium fragile</i>	0	2
<i>Enteromorpha</i> spp.	3	5
<i>Polysiphonia</i> spp.	0	1
<i>Ulothrix flacca</i>	1	2
<i>Ulva pertusa</i>	2	7
RHODOPHYTA		
<i>Chondracanthus intermedius</i>	0	0
<i>Chrysomenia wrightii</i>	0	0
<i>Gracilaria vermiculophylla</i>	3	4
<i>Grateloupia divaricata</i>	5	3
<i>Gratelouia filicina</i>	0	2
<i>Prionitis ramosissima</i>	0	1
CHROMOPHYTA		
<i>Sargassum thunbergii</i>	3	4

2004 年の夏季（7–8 月）に、中海沿岸域に設けた 15 の調査点（Fig. 1）にて SCUBA 潜水による目視調査を行った。15 の調査点にて、湖岸の約 100 m の範囲に湖岸線に垂直なトランセクトを無作為に 4 本設け、その上の 10 水深（60, 90, 120, 150, 200, 250, 300, 350, 400, 450 cm）にて、50×50 cm の範囲における海藻類の種毎の被度を、コドラートを用いて目視により測定した。この調査により得られたデータを用いて、藻場の最大水深は 4 本のトランセクト上で海藻の生育が認められた最も深い水深として、出現種数は 4 本のトランセクト上で観察された海藻種数の合計値として算出した。

結 果

「塩分—水質」関係の時間パターン

夏季（7・8 月）の湖心における過去 21 年間（1984–2004）の観測結果から、透明度は表層塩分の高い年に高くなる傾向が認められた（Table 2, Fig. 2）。さらに、透明度だけではなく、他の水質項目も表層塩分の変化に応じた年変化を生じていた。上層のクロロフィル *a* 濃度は、透明度の変化を反映し、塩分が高い年に減少する傾向が見られた。同様に、栄養塩の濃度においても塩分変化に応じた年変化が認められた。特に、窒素量はクロロフィル *a* 濃度と同様の変化を示し、上・下層の総窒素と下層の溶存態総窒素の濃度が塩分が高い年に減少する傾向が見られた。しかし、リンにはそのような傾向は認められず、上層の総リンと溶存態総リンの濃度は、塩分が高い年に増加する傾向が認められた。

「塩分—水質」関係の空間パターン

夏季の沿岸域 15 地点における 2 年間（2003・2004 年）の観測結果からも、上述した年変化と同様の塩分変化に応じた水質の変化が認められた（Table 3, Fig. 3）。透明度は表層塩分の高い地点で高くなる傾向が認められた。さらに、表層塩分の湖内変異は、透明度だけではなく、他の水質項目の変化も伴っていることが 2004 年度の調査で明らかになった。上層のクロロフィル *a* 濃度は、透明度の変異を反映して、塩分が高い地点で低くなる傾向が見られた。下層の溶存態総窒素の濃度も、クロロフィル *a* 濃度と同様に、塩分が高い地点で低くなる傾向が認められた。溶存態総リンの濃度には、上層・下層ともに、塩分に応じた変化は認められなかった（Table 3）。

「塩分—植生」関係の時空間パターン

藻場の構造（藻場の最大水深・種多様性）も塩分に応じた年間変化と湖内変異を示した（Table 4, Fig. 4）。表層塩分の高い年（2004 年）は、塩分の低い年（2003 年）に較べて藻場の下限深度が深くなり（*Paired-t*=7.62, $P<0.0001$ ）、出現した海藻の種数が増加した（*Paired-t*=4.61, $P<0.0001$ ）（Fig. 4）。また、塩分の高い地点においても、藻場の下限深度が深くなり、出現した海藻の種数が増加する傾向が認められた。同時に、これらの構造値は、透明度の変化とも同調して変化する傾向が認められた。透明度の高い年（2004 年）は、塩分の低い年（2003 年）に較べて藻場の下限深度が深くなり（*Paired-t*=7.62, $P<0.0001$ ）、出現した海藻の種数が増加した（*Paired-t*=4.61, $P<0.0001$ ）。また、透明度の高い地点においても、藻場の下限深度が深くなり、出現種数が増加する傾向が認められた。両方の構造値とも、塩分よりも透明度と強

Table 2. Correlation coefficient between epilimnetic salinity and other water variables in summer on 21 years data (1984–2004) collected at the lake center. Significant *P* values are in bold.

Variables	<i>N</i>	<i>R</i>	<i>P</i>
Transparency	40	0.487	0.001
Epilimnetic chl. <i>a</i>	40	−0.589	<0.001
Epilimnetic TN	40	−0.349	0.027
Epilimnetic DTN	38	−0.227	0.171
Hypolimnetic TN	38	−0.605	<0.001
Hypolimnetic DTN	38	−0.605	<0.001
Epilimnetic TP	40	0.428	0.005
Epilimnetic DTP	38	0.653	<0.001
Hypolimnetic TP	38	−0.105	0.539
Hypolimnetic DTP	38	−0.118	0.483
Epilimnetic DO	36	−0.031	0.857
Hypolimnetic DO	37	0.500	0.001

Fig. 2. Significant relationships between epilimnetic salinity and other water variables (transparency, phytoplankton, nutrients, dissolved oxygen) for the 21 years data at the lake center in summer.

Table 3. Correlation coefficient between epilimnetic salinity and other water variables in summer at 15 coastal sites in 2004. Significant *P* values are in bold.

Variable	<i>N</i>	<i>R</i>	<i>P</i>
Transparency	15	0.568	0.026
Epilimnetic chl. a	15	−0.530	0.041
Epilimnetic DTN	15	−0.667	0.005
Hypolimnetic DTN	15	−0.612	0.014
Epilimnetic DTP	15	−0.009	0.976
Hypolimnetic DTP	15	0.119	0.680
Epilimnetic DO	15	−0.248	0.381
Hypolimnetic DO	15	0.775	<0.001

い相関関係を有していた。

藻場を構成する一部の種においても塩分と透明度に応じた現存量の年間変化と湖内変異が認められた。表層塩分と透明度がともに高い年（2004年）は低い年（2003年）に較べて、主分布域（水深0.6–1.2 m）における被度が14種中、4種の海藻において有意に大きく、有意な被度の減少は全ての種において認められなかった（Table 5）。湖内変異に関しては、2種の海藻において塩分の高い地点ほど被度が高い傾向が認められ、同時に、5種の海藻において透明度の高い地点ほど被度が高い傾

向が認められた（Table 6）。

考 察

塩分の変化に応じた水質の変化

夏季の湖心における21年間の観測において、塩分の高い年は水質が改善される傾向が認められた。具体的には、塩分の高い年には透明度が高くなり、上層のクロロフィル *a* 量と上・下層の総窒素量、および下層の溶存態総窒素量が低下し、下層の溶存酸素量が多くなった（Table 2,

Fig. 3. Significant relationships between epilimnetic salinity and other water variables (transparency, phytoplankton, nutrient, dissolved oxygen) for the 15 coastal sites data in summer in 2004. Mean values with 95% confidence intervals for four census are represented.

Table 4. Correlation coefficient between epilimnetic salinity and macroalgal assemblage characteristics (maximum vegetation depth and species richness), and between transparency and assemblage characteristics in summer at 15 coastal sites in 2004. Significant *P* values are in bold.

Assemblage characteristics	<i>N</i>	<i>R</i>	<i>P</i>
<i>vs. Salinity</i>			
Maximum vegetated depth	28	0.769	<0.001
Species richness	30	0.526	<0.001
<i>vs. Transparency</i>			
Maximum vegetated depth	28	0.811	<0.001
Species richness	30	0.764	<0.001

Fig. 2). このような塩分増加に応じた水質の改善を生み出すメカニズムとして、以下の2つを挙げることができる。1つは、流入海水による「栄養塩循環の抑制」である。潮汐を通じて流入する海水は中海の下層に酸素を供給する (Ohtake et al. 1984; 清家 2001)。一方で、夏季の貧酸素な下層は底質からの栄養塩の溶出を促す (Gunnars & Blomqvist 1997; 三瓶 2001; Rozan et al. 2002)。したがって、塩分が高い年、すなわち海水の流入が多い年は湖内への酸素の供給量が増えるため、底質からの栄養

塩の溶出が抑制される。その結果、上層の植物プランクトンの増殖が制限され、透明度が向上するのである。上に述べた過去21年間の観測結果は、この仮説を支持するものであった。2つめは、流入海水による「栄養塩の希釈」である。一般に、潟湖（ラグーン）の湖水は外海水に比べて栄養塩濃度が高い。そのため、潮汐により湖水と外海水の交換が生じる折には、湖内の栄養塩は外海へ持ち去られ、反対に、外海の栄養塩濃度の低い水が湖内に運び込まれる (Ohtake et al. 1984; Bianchi et al. 2004;

Fig. 4. Significant relationships between salinity and submerged vegetation characteristics (maximum vegetated depth, species richness), and between transparency and the characteristics at 15 coastal sites in 2003 and 2004.

Table 5. Coverage of each macroalgal species in 2003 and 2004 in the most abundant zone (0.6 – 1.2 m depth) in summer. Wilcoxon signed-rank tests were conducted to compare the cover between years. Significant *P* values are in bold.

Species name	Coverage (%)		Wilcoxon test	
	2003	2004	<i>Z</i>	<i>P</i>
<i>Chaetomorpha spiralis</i>	0.2±0.16	26.0±9.22	−2.934	0.003
<i>Cladophora</i> spp.	0	2.2±1.66	−1.893	0.058
<i>Codium fragile</i>	0.2±0.16	6.3±4.53	−1.604	0.109
<i>Enteromorpha</i> spp.	0	12.7±6.29	−2.032	0.042
<i>Polysiphonia</i> spp.	0	3.6±3.37	−1.826	0.068
<i>Ulothrix flacca</i>	0.1±0.09	3.1±2.32	−1.069	0.285
<i>Ulva pertusa</i>	4.0±2.64	8.5±4.05	−2.191	0.028
<i>Chondracanthus intermedius</i>	0	0.1±0.09	−1.633	0.102
<i>Chrysomenia wrightii</i>	0	0.3±0.16	−1.826	0.068
<i>Gracilaria vermiculophylla</i>	5.2±2.68	1.9±0.86	−1.260	0.218
<i>Grateloupia divaricata</i>	0.5±0.18	1.9±1.59	−0.254	0.799
<i>Gratelouia filicina</i>	10.1±3.42	6.1±2.99	−1.512	0.130
<i>Prionitis ramosissima</i>	0	6.5±3.21	−2.366	0.018
<i>Sargassum thunbergii</i>	9.4±4.60	5.2±3.21	−1.690	0.091

Gaćić & Solidoro 2004). したがって、塩分が高く海水の流入が多い年は湖内の栄養塩がより希釈され、その結果として植物プランクトンの増殖が制限され、透明度が向上することが予想される。過去 21 年間の観測結果はこの

仮説も支持していた。以上、塩分の増加に応じた水質の変化を生み出すメカニズムを 2 つ示したが、現時点ではどちらのメカニズムが生じているのかは分からない。これらは互いに排他的ではないので、両方が同時に生じて

Table 6. Correlation coefficient between epilimnetic salinity and algal species coverage, and between transparency and the cover in the most abundant zone (0.6 – 1.2 m depth) in summer at 15 coastal sites. Both years data (2003 and 2004) were pooled in the analyses. Significant *P* values are in bold.

Species name	vs. Salinity		vs. Transparency	
	<i>R</i>	<i>P</i>	<i>R</i>	<i>P</i>
<i>Chaetomorpha spiralis</i>	0.371	0.044	−0.072	0.705
<i>Cladophora spp.</i>	0.261	0.164	−0.043	0.820
<i>Codium fragile</i>	0.325	0.079	0.508	0.004
<i>Enteromorpha spp.</i>	0.357	0.053	−0.033	0.862
<i>Polysiphonia spp.</i>	0.230	0.221	0.310	0.096
<i>Ulothrix flacca</i>	0.246	0.190	0.237	0.207
<i>Ulva pertusa</i>	0.221	0.240	0.513	0.004
<i>Chondracanthus intermedius</i>	0.337	0.069	0.540	0.002
<i>Chrysomenia wrightii</i>	0.366	0.047	0.452	0.012
<i>Gracilaria vermiculophylla</i>	−0.212	0.260	0.163	0.389
<i>Grateloupia divaricata</i>	0.091	0.632	0.065	0.734
<i>Gratelouia filicina</i>	−0.181	0.339	−0.029	0.879
<i>Prionitis ramosissima</i>	0.243	0.196	0.194	0.304
<i>Sargassum thunbergii</i>	−0.029	0.879	0.557	0.001

いる可能性が十分に考えられる。

上述のように、夏季の湖心における 21 年間の観測結果は塩分の高い年に水質が改善される傾向を示したが、1つの水質項目にのみ例外が認められた。それは上層の総リン量と溶存態総リン量である。これは塩分の高い年に多くなる傾向があった (Table 2, Fig. 2)。この傾向はクロロフィル *a* 量・窒素量とは反対である (Table 2, Fig. 2)。ただし、沿岸域 15 地点における観測結果からは、このような傾向 (塩分が高くクロロフィル *a* 量が多い地点での上層の溶存態総リン量の増加) は認められなかった (Table 3, Fig. 3)。本研究ではこのような上層のリンの傾向を解釈することができず、この点の解明は今後の課題である。

沿岸域 15 地点における観測により、塩分の高い地点は水質が良好な傾向が認められた。年変化のパターンと同様に、塩分の高い地点では透明度が高く、上層のクロロフィル *a* 量と上・下層の溶存態総窒素量が少なく、下層の溶存酸素量が多い傾向があった (Table 3, Fig. 3)。この結果は、塩分の増加に応じた空間的な水質の改善が、過去 21 年間の変化パターンと同じメカニズム、すなわち海水による (1) 栄養塩循環の抑制と (2) 栄養塩の希釈、を通じて生み出されていることを示唆している。そして年変化パターンと同様、これらのメカニズムは同時に生じている可能性が考えられる。

本研究が明らかにした、夏季の中海における「高塩分

下での水質の改善」は、塩分の低い汽水湖で認められたパターンとは正反対のものであった (Bales et al. 1993; Irvine et al. 1993; Moss 1994; Jeppesen et al. 1997)。上述の通り、中海で認められた高塩分下での水質の改善は、流入海水による (1) 栄養塩循環の抑制と (2) 栄養塩の希釈によって生み出されていることが示唆された。しかし、このような流入海水の機能は、先行研究 (Bales et al. 1993; Irvine et al. 1993; Moss 1994; Jeppesen et al. 1997) が注目してきた塩分の低い汽水湖にはないものと考えられる。なぜなら、そのような湖は海から離れているので、そこに行き着くまでに海水が運ぶ酸素が有機物の分解によって消費されてしまい (Ohtake et al. 1984)、そのため、海水が下層の貧酸素化を防ぐことができず、それゆえに底質からの栄養塩溶出を抑制できないからである (清家 2001)。さらに、海から離れた汽水湖では湖水と海水の交換頻度が低いために、流入海水による栄養塩の希釈効果も小さくなるだろう。そのような湖では、反対に、流入海水は水質を劣化させる要因となる。なぜなら、海水は塩分躍層の形成を通じて下層に貧酸素状態を生み出し (Mikami et al. 2002; 清家 2001)、同時に硫黄を供給することで (Scheffer 1998; 三瓶 2001)、底質からの栄養塩の溶出を促進するからである。以上の点をまとめると、先行研究が注目してきた塩分の低い (上流部の) 湖と、本研究が注目した塩分の高い (下流部の) 中海の間で異なった「塩分の増加に応じた水質の変化」が認められた理

由は、「流入海水の働き」が湖の立地条件（外海からの距離）に応じて異なるためであると考えられる。

塩分の変化に応じた植生構造の変化

沿岸域 15 地点における 2 年間の観測により、藻場は塩分の高い地点・年において発達する傾向が認められた (Table 4, Fig. 4)。この結果は、塩分が藻場の構造に対して強い影響を与えていることを示唆している。しかし、このような塩分の影響は直接的ではなく、むしろ間接的なものと考えられる。そして、この間接的な塩分の効果を介在するものは透明度であると考えられる。なぜなら、塩分の時空間的な増加は透明度の増加を伴っており (Tables 2, 3)、かつ、2 つの藻場の構造値 (藻場の最大深度・出現種数) は塩分よりも透明度と強い相関関係を持っているからである (Table 4, Fig. 4)。さらに、我々が中海で優占種のアナアオサ *Ulva pertusa* (緑藻) とオゴノリ *Gracilaria vermiculophylla* (紅藻) を用いて行った生育実験においても、これらの海藻種の成長率が塩分の違いよりも透明度の違いに応じて変化することが示されている (宮本 未発表)。これらの点は、本研究で認められた塩分変動に応じた藻場構造の変化が、透明度の変化を仲立ちとした間接的な塩分の効果であるとする考えを支持するものである。同じように、塩分と沈水植生の関係をイギリスの汽水湖で調べた Bales et al. (1993) や Moss (1994) も、塩分の変化に応じた植生構造の変化は透明度の変化を介した間接的な影響であると解釈している。

さらに、各海藻種に関する結果においても、藻場が塩分よりも透明度の変化に応じた空間変異を生じることが示された。主分布域 (水深 0.6–1.2 m) において被度が塩分と有意な相関関係を有していたものは 2 種のみであったが、透明度と相関関係を有していたものは 5 種であった (Table 6)。さらに、塩分と透明度の両方と関連が認められた種 (*Chrysomenia wrightii*) は、塩分よりも透明度とより強い相関を有していた (Table 6)。これらの結果は、塩分変動に応じた藻場構造の変化が、透明度の変化を仲立ちとした間接的な塩分の効果であるとする考えを支持するものである。

本研究で認められた「塩分-藻場構造」関係は、先行研究で認められたパターンとは異なるものであった。我々は高塩分の中海において、塩分の時空間的な増加に応じて藻場が発達する傾向を見出したが (Tables 4–6, Fig. 4)、低塩分の汽水湖を対象とした過去の研究は正反対の傾向、すなわち、塩分の高い年に沈水植生が衰退する傾向を見出している (Bales et al. 1993; Moss 1994)。この違いを生み出す原因として次の 2 つを挙げることができる。1 つ

は塩分レベルの異なる湖間で沈水植生の主な構成種が異なることである。低塩分の湖では種子植物と淡水性藻類が (Bales et al. 1993; Jeppesen et al. 1994)、そして高塩分の汽水湖では海藻が主な構成種である。もしこれらの間で光に対する反応が異なるなら、塩分レベルの異なる湖間で「塩分-植生構造」関係に違いが生じる可能性がある。しかし、この説は考えがたい。なぜなら、海藻類においても種子植物と同様に、成長や分布構造が光制限になることが先行研究 (Nielsen et al. 2002)、および我々の予備実験の結果から明らかにされているからである (宮本 未発表)。もう 1 つの考えられる原因は、塩分レベルの異なる湖間で「塩分-透明度」関係が異なることである。事実、高塩分の中海では塩分の増加は透明度の増加を伴っていたが (Tables 2, 3, Figs. 2, 3)、反対に、低塩分の湖では、塩分の増加が透明度の低下を導くことが報告されている (Jeppesen et al. 1994, 1997; Scheffer 1998)。したがって、本研究の結果と先行研究の「塩分-植生/藻場構造」関係の違いは、塩分の高い汽水湖と低い湖の間で正反対の「塩分-透明度」関係が生じていることが原因であると考えられる。

結 論

本研究を含む汽水湖沼を対象とした一連の研究は、湖水の塩分の増加が水質と植生をはじめとする様々な生態系の要素に変化をもたらすことを見出してきた。しかし、本研究で見出された塩分増加に応じた水質と藻場構造の変化は、先行研究で見出されたパターンとは異なっていた。本研究は、塩分が比較的高い (10–20 psu) 中海を対象に、塩分の増加が水質の改善 (透明度の増加・クロロフィル *a* 量と栄養塩量の低下) と藻場の発達 (垂直分布の拡大・種多様性の増加) を伴うことを示した。これに対し、塩分の低い (5 psu 以下) 汽水湖を対象とした過去の研究は、中海で認められたパターンとは正反対の傾向、すなわち、塩分の増加が水質の劣化 (透明度の低下・クロロフィル *a* 量と栄養塩量の増加) と植生の衰退 (分布域の縮小・種多様性の低下) を伴うことを見出している。このような、本研究と先行研究の対照的な結果は、塩分の増加に応じた各生態系要素の変化パターンが、汽水湖の立地条件 (海からの距離) に応じて大きく異なることを示唆している。したがって、外海の海面変動や河口域の改修に伴う海水流入の変化は、同じ汽水域の中でも低塩分域と高塩分域の生態系に正反対の変化をもたらす可能性が十分に考えられる。この点は、汽水域の生態

系管理において十分に配慮されなくてはならない点であろう。

謝 辞

過去 21 年間 (1984-2004 年) における夏季 (7・8 月) の水質データを解析するために、国土交通省の河川データベースを利用した。また、独立行政法人海洋研究開発機構 (JAMSTEC) の坂井三郎博士からは多項目水質系 (QUANTA) を、島根大学教育学部の大谷修司博士からは、ニスキン採水器を貸借させていただいた。さらに、島根大学生物資源学科の山口啓子博士と中村雅子氏には、水質分析を行う上で便宜を図っていただいた。加えて、担当編集委員と 2 人の校閲者には、丁寧かつ適切なコメントを頂いた。以上の機関と方々に、この場を借りて厚くお礼申し上げる。なお、本研究は (財) 河川環境管理財団の平成 16 年度河川整備基金助成事業によって実施した。

摘 要

低塩分の汽水湖では、塩分の増加が湖水の富栄養化と沈水植生の衰退を招くことが報告されている。しかし、河口域に位置する塩分の高い汽水湖においては、このような塩分増加に応じた生態系の変化は明らかにされていない。本研究は河口域に位置する中海において、塩分の時空間的な増加が湖水の富栄養化と藻場の衰退を導くのかどうかを明らかにした。資料収集・資料解析・現地調査により (1) 過去 21 年間 (1984-2004 年) の夏季 (7・8 月) の湖心における塩分の変化に応じた栄養塩濃度 (TN・TP・DTN・DTP) と Chl. a 濃度、および透明度 (セッキ板深度) の変化、(2) 夏季 (7・8 月) の沿岸域 15 地点における塩分の変化に応じた栄養塩濃度 (DTN・DTP) と Chl. a 濃度、および透明度の変化、(3) 夏季の沿岸域 15 地点における塩分の変化に応じた藻場の構造 (分布の下限深度・種数・各出現種の被度) の変化を調べた。その結果、低塩分の汽水湖沼とは反対に、中海では塩分の高い年に水質が改善される傾向 (TN・DTN・Chl. a 量の減少と透明度の向上) が示された。同様に、沿岸域 15 地点を対象とした調査結果からも、塩分の高い地点ほど水質が良好である (DTN・Chl. a 量の低下と透明度の向上) 傾向が認められた。さらに、塩分の高い地点・年には藻場が発達する傾向 (垂直分布の拡大・出現種数の増加・一部の出現種の被度増加) が、沿岸域 15 地点における 2 年間の観測結果から示された。本研究が明らかにした、高塩分の汽水湖 (中海) における塩分

の増加に応じた水質の変化、および藻場の構造変化は、これまでに低塩分の汽水湖で認められたパターンとは正反対であった。この結果は、湖水の塩分増加は汽水湖沼において水質や植生に代表される様々な生態系要素に変化を生じさせるものの、その変化パターンは汽水湖の立地条件 (海からの距離) に応じて大きく異なることを強く示唆している。

引用文献

- Aaser H.F., Jeppesen E. & Søndergaard M. (1995) Seasonal dynamics of the mysid *Neomysis integer* and its predation on the copepod *Eurytemora affinis* in a shallow hypertrophic brackish lake. *Marine Ecology Progress Series* **127**: 47-56.
- Bales M., Moss B., Phillips G., Irvine K. & Stansfield J. (1993) The changing ecosystem of a shallow, brackish lake, Hickling Broad, Norfolk, U.K. II. Long-term trends in water chemistry and ecology and their implications for restoration of the lake. *Freshwater Biology* **29**: 141-165.
- Bianchi F., Ravagnan E., Acri F., Bernardi-Aubry F., Boldrin A., Camatti E., Cassin D. & Turchetto M. (2004) Variability and fluxes of hydrology, nutrients and particulate matter between the Venice Lagoon and the Adriatic Sea. Preliminary results (years 2001-2002). *Journal of Marine Systems* **51**: 49-64.
- Gačić M. & Solidoro C. (2004) Lagoon of Venice: Circulation, water exchange and ecosystem functioning. *Journal of Marine Systems* **51**: 1-3.
- Gunnars A. & Blomqvist S. (1997) Phosphate exchange across the sediment-water interface when shifting from anoxic to oxic conditions: An experimental comparison of freshwater and brackish-marine systems. *Biogeochemistry* **37**: 203-226.
- Irvine K., Moss B., Bales M. & Snook D. (1993) The changing ecosystem of a shallow, brackish lake, Hickling Broad, Norfolk, UK I. Trophic relationships with special reference to the role of *Neomysis integer*. *Freshwater Biology* **29**: 119-39.
- Ishitobi Y., Hiratsuka J., Kuwabara H. & Yamamuro M. (2000) Comparison of fish fauna in three areas of adjacent eutrophic estuarine lagoons with different salinities. *Journal of Marine Systems* **26**: 171-181.
- Jakobsen T.S., Hansen P.B., Jeppesen E., Grønkjær P. & Søndergaard M. (2003) Impact of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* on zooplankton and chl a in shallow, eutrophic, brackish lakes. *Marine Ecology Progress Series* **262**: 277-284.
- Jeppesen E., Søndergaard M., Jensen J.P., Kanstrup E. & Petersen B. (1997) Macrophytes and turbidity in brackish lakes with special emphasis on the role of top-down control. In: The structuring role of submerged macrophytes in lakes (eds. Jeppesen, E., Søndergaard M., Søndergaard M. & Kristoffersen K.), pp. 369-377. Springer Verlag, New York.
- Jeppesen E., Søndergaard M., Kanstrup E., Petersen B., Eriksen R.B., Hammershøj M., Mortensen E., Jensen J.P. & Have A. (1994) Does the impact of nutrients on the biological structure and function of brackish and freshwater lakes differ? *Hydrobiologia* **275/276**: 15-30.
- Kunii H. & Minamoto K. (2000) Temporal and spatial variation

- in the macrophyte distribution in coastal lagoon Lake Nakaumi and its neighboring waters. *Journal of Marine Systems* **26**: 223-231.
- Mikami H., Hino S., Sakata K. & Arisue J. (2002) Variations in environmental factors and their effects on biological characteristics of meromictic Lake Abashiri. *Limnology* **3**: 97-105.
- 宮本康 (2004) 汽水湖の生物相：塩分による直接・間接的な生物相の維持. *LAGUNA* **11**: 97-107.
- Moss B. (1994) Brackish and freshwater shallow lakes - different systems or variations on the same theme? *Hydrobiologia* **275-276**: 1-14.
- 向井哲也・中村幹雄・山根泰道・清川智之・川瀬恭子・岩井克己 (1995) 中海・宍道湖底質改良実証実験事業 (中海藻場生息状況調査). 平成7年度島根県水産試験場事業報告, pp. 119-124.
- 向井哲也・中村幹雄・山根泰道・清川智之・川瀬恭子・岩井克己 (1996) 中海・宍道湖底質改良実証実験事業 (中海藻場生息状況・分布調査). 平成8年度島根県水産試験場事業報告, pp. 195-204.
- Nielsen S.L., Sand-Jensen K., Borum J. & Geertz-Hansen O. (2002) Depth colonization of eelgrass (*Zostera marina*) and macroalgae as determined by water transparency in Danish coastal waters. *Estuaries* **25**: 1025-1032.
- Ohtake H., Kato S. & Date Y. (1984) The role of tides in removing phosphorus from Lake Nakanoumi, a coastal lagoon in Japan. *Archiv für Hydrobiologie* **99**: 443-462.
- Rozan T.F., Taillefert M., Trouwborst R.E., Glazer B.T., Ma S., Herszage J., Valdes L.M., Price K.S. & Luther III G.W. (2002) Iron-sulfur-phosphorus cycling in the sediments of a shallow coastal bay: Implications for sediment nutrient release and benthic macroalgal blooms. *Limnology and Oceanography* **47**: 1346-1354.
- 三瓶良和 (2001) 汽水域の底質特性—“ヘドロ”と湖底環境—, 「汽水域の科学」(高安克己編), pp. 38-47. たたら書房, 米子.
- Schallenberg M., Hall C.J. & Burns C.W. (2003) Consequences of climate-induced salinity increases on zooplankton abundance and diversity in coastal lakes. *Marine Ecology Progress Series* **51**: 181-189.
- Scheffer M. (1998) *Ecology of Shallow lakes*. Chapman and Hall, London, UK.
- 清家泰 (2001) 汽水域の水質特性. 「汽水域の科学」(高安克己編), pp. 10-18. たたら書房, 米子.
- Uye S., Shimazu T., Yamamuro M., Ishitobi Y. & Kamiya H. (2000) Geographical and seasonal variations in mesozooplankton abundance and biomass in relation to environmental parameters in Lake Shinji-Ohashi River-Lake Nakaumi brackish-water system, Japan. *Journal of Marine Systems* **26**: 193-207.
- Yamamuro M. (2000) Chemical tracers of sediment organic matter origins in two coastal lagoons. *Journal of Marine Systems* **26**: 127-134.