大阪湾の人工護岸域に形成された海藻群落の 維持に及ぼすウニ類の影響 —ウニ類の密度操作による海藻群落の変化—

米田佳弘,¹ 藤田種美,² 中原紘之,³ 豊原哲彦,^{4*} 金子健司⁴

(2006年10月16日受付, 2007年5月1日受理)

¹財団法人関西空港調査会, ²関西国際空港株式会社,
³京都大学大学院農学研究科, ⁴株式会社日本海洋生物研究所

Role of grazing by sea urchins on the persistence of a seaweed bed on
a seawall in Osaka Bay; the effect of experimental density manipulation

YOSHIHIRO YONEDA,¹ TANEMI FUJITA,² HIROYUKI NAKAHARA,³
TETSUHIKO TOYOHARA^{4*} and KENJI KANEKO⁴

¹Kansai Airport Research Institute, Chuo, Osaka 540-0012, ²Kansai International Airport, Co. Ltd., Izumisano, Osaka 549-0001, ³Graduate school of agriculture, Kyoto University, Sakyou, Kyoto 606-8502, ⁴Marine Biological Research Institute of Japan, Co. Ltd., Suita, Osaka 564-0051, Japan

The effect of grazing by sea urchins was monitored in a three-year field experiment (June 2002 to June 2005) on a seaweed community established on a seawall in Osaka Bay. In the experiment, three levels of urchin density were used: one was unmanipulated (control), one from which urchins were removed manually every month (removal), and one to which urchins were added manually to twice that of the unmanipulated one (double density). The seaweed community was composed mainly of perennial red algae, such as *Gelidium elegans* and *Chondrus* spp., when the experiment commenced. At the double density of sea urchins, urchin grazing reduced these algae drastically in winter 2003, resulting in formation of large barren patches. A large annual alga, *Undaria pinnatifida*, occurred at a high density in the patches and flourished in the spring, followed by an increase in the density of large perennial algae, *Ecklonia* spp. The recruits of *Ecklonia* spp. grew rapidly from autumn to winter and dominated in biomass though they were damaged by typhoon from summer to autumn 2004. These results suggest that the grazing pressure of sea urchins plays an important role in the development and persistence of the seaweed community in the eutrophic waters.

キーワード：ウニ, 海藻群落, 人工護岸, 生活型, 内湾, 密度操作実験

近年, 日本の主要な内湾では, 土地造成や港湾整備により自然海岸が減少し, 新たに人工構造物が増加している。当初は直立断面の人工構造物が主体であったが, 最近では魚介類の保育場としての機能を持つ藻場生態系の発達を期待し, 護岸に緩やかな傾斜を設けた構造物が導入されている。¹⁾ 大阪湾南東部の沖合埋め立て地に形成された緩傾斜護岸域では大型褐藻類と小型多年生紅藻類からなる海藻群落形成されている。そこでは海藻, 底生動物ならびに魚介類の分布が調査されており, 海藻を

摂食するウニ類の生息が確認されている。^{2,3)} その後の詳細な調査では, 護岸域にウニ類が高密度で生息することが確認されており,⁴⁾ それらは多量に海藻を摂食していると考えられるが, ウニ類が藻場に与える影響については明らかにされていない。

沿岸域の岩礁地帯に形成された海藻群落内にはさまざまな植食動物が生息し, それらは物理的攪乱とともに, 海藻群落の遷移や安定性に大きな影響を与えている。世界各地では古くから大型褐藻を中心とした海藻群落が消

* Tel : 81-6-6369-3811. Fax : 81-6-6369-3812. Email : ttoyohara@sat-gis.co.jp

失する現象, すなわち磯焼けが深刻な問題となっている。そのような海域では, 高密度のウニ類の生息が確認されており, 植食動物の摂食圧の増大は磯焼けを発生させる主要な要因と考えられている。⁵⁻⁸⁾ 国内においても, これまで岩礁域におけるウニ類の生息分布調査や野外実験などからウニ類と大型海藻の関係が調べられてきた。⁹⁻¹³⁾ その中には, ウニ類の除去により海藻群落を回復させた例も報告されているが,^{12,13)} これらの研究は外洋に面した貧栄養の海域を対象としており, 富栄養の内湾域を対象とした研究は数少ない。

金子ら⁴⁾は, 大阪湾南東部に位置する関西国際空港の1期空港島の東側護岸域には, 磯焼け地帯に匹敵するほどの高密度でウニ類が生息していることを報告した。護岸域に創出された藻場を維持し, 適切に管理するためには, その場に生息する植食動物が藻場に与える影響を明らかにすることは重要である。そこで, このようなウニ類が高密度に生息する環境下で, どのように海藻群落が維持されているのかを明らかにするため, 2002年から2005年の3年間にわたりウニ類の密度を人為的に操作した野外実験を行い, ウニ類が海藻群落に及ぼす影響を調べた。また, 2004年8~10月には台風が頻繁に大阪湾周辺を通過した。それによる物理的攪乱が海藻群落に与えた影響についても併せて考察する。

試料および方法

調査地点の概要 調査地点は, 前報⁴⁾と同様に関西国際空港1期空港島(以下, 単に空港島という)の東側護岸域に設定した(Fig. 1)。関西国際空港は大阪湾南東部の約5 km 沖に位置する海上空港である。空港島の東側護岸では, 垂直護岸から離岸距離約5 mの部分と離岸距離約15~25 mの部分は平坦部で, その間は緩やかな傾斜を持つ石積み護岸となっている。空港島護岸は1988年に完成し, その後の現地調査により, ワカメ *Undaria pinnatifida* とホンダワラ類の自然着生およびカジメ *Ecklonia cava* とクロメ *E. kurome* 人工種苗の定着・繁茂が確認されている。^{2,3)}

海藻類ではワカメ, クロメおよびカジメ, シダモク *Sargassum filicinum*, アカモク *S. horneri* およびタマハハキモク *S. muticum*, マクサ *Gelidium elegans*, カイノリ *Chondracanthus intermedius*, シキンノリ *C. teedii* およびスギノリ *C. tenellus*, オオバツノマタ *Chondrus giganteus* およびツノマタ *Chondrus ocellatus*, ミゾオゴノリ *Gracilaria incurvata* およびカバノリ *G. textorii* が主な出現種で, このうちホンダワラ属, スギノリ属およびツノマタ属については, 生活型区分による解析以外では属レベルでまとめて扱った。これら各種・属の3年間の平均被度をTable 1に示してある。水深約3 mまでの護岸表面には主としてツノマタやマクサなどの小型

Fig. 1 Map showing the study site.

Table 1 Percent coverage of algal species as an average $\pm$ SD of all quadrats during the three-year experimental period

Class	Species	Coverage (%)
Ulvophyceae	Total	0.5 $\pm$ 0.8
Phaeophyceae	<i>Undaria pinnatifida</i>	2.8 $\pm$ 2.8
	<i>Ecklonia</i> spp.	12.2 $\pm$ 7.2
	<i>Sargassum</i> spp.	8.1 $\pm$ 6.0
	Others	1.2 $\pm$ 2.6
Rhodophyceae	Corallinaceae	2.2 $\pm$ 0.5
	<i>Gelidium elegans</i>	9.4 $\pm$ 2.8
	<i>Chondracanthus intermedius</i>	11.5 $\pm$ 5.6
	<i>Condrus giganteus</i>	33.8 $\pm$ 6.1
	<i>Gracilaria incurvata</i>	4.4 $\pm$ 2.9
	<i>Gracilaria textorii</i>	4.5 $\pm$ 5.2
	Others	3.2 $\pm$ 0.9
	Unidentified small algae	1.6 $\pm$ 0.7

多年生海藻が繁茂し, 水深4~7 mの範囲には大型多年生海藻のクロメとカジメが年間を通して優占する。季節的には水深3 m以浅に一年生のシダモクと根部越年生のタマハハキモクを主とするホンダワラ属および大型一年生海藻のワカメの繁茂が観察される。ウニ類は水深3 mまでの石の間に多く生息し, ウニ類の中ではバフンウニ *Hemicentrotus pulcherrimus* とムラサキウニ *Anthodiaris crassispina* が優占する。調査地点におけるバフンウニとムラサキウニの密度は, 密度の高い水深2 m以浅でそれぞれ20~40 個体/m², 4~7 個体/m²と推定されており, 全国の磯焼け地帯におけるウニ類の密度と比較しても非常に高いことが報告されている。⁴⁾

実験区の設置とウニ類の密度の維持 2002年6月に, 緩傾斜護岸域においてウニ類の密度を操作した実験区を設置した(Fig. 2)。実験区は垂直護岸に沿って54 mの範囲を9区画に分け, 各区画の大きさは護岸傾斜

Fig. 2 Experimental design for sea urchin density manipulation on a gradually sloped seawall at Kansai International Airport Island. The figures show the view from a) the side and b) the top of the experimental area.

に沿って幅 6 m, 垂直護岸から沖への水平距離を約 25 m とした。ウニ類の密度区は、肉眼で確認された個体を可能な限り除去した除去区, 人為的操作を加えない対照区, および密度を対照区の 2 倍にした 2 倍区の 3 段階とし, それぞれランダムに 3 区画ずつ設定した。2 倍区では実験区域外の護岸上から採集したムラサキウニを約 200 個体 (主に殻径 40~70 mm の個体), バフンウニを約 2000 個体 (主に殻径 30~50 mm の個体) をそれぞれ導入することにより, 実験区設置時における護岸域のウニ類の約 2 倍の密度とした。各区画間と外周には高さ 30 cm のナイロン製のネット (約 20 mm 目) で仕切りを設けた。ネットの下部には亜鉛製のチェーンをつけて自重性を持たせ, さらに土嚢によりチェーンと石の間の隙間, および区画間の石の隙間を埋めて区画間のウニ類の移動を防いだ。ネットに付着した生物はダイバーの手により随時取り除いた。ウニ類は垂直護岸から沖合約 8 m (水深約 4 m) までの石積みの部分に生息し, 主に沖合約 5 m (水深約 2 m) までに分布が集中していること, および護岸の平均的な植生がみられる水深帯を考慮し, 各区画内の海藻の観察枠は垂直護岸から約 5 m 沖 (水深 2 m) に設け, 枠数は区画ごとに 3 ヶ所とした。ただし, 観察枠は設置せず, 水中ボンドで目印を付けた場所に方形枠 (1×1 m) を置くことで, 毎回同じ場所を観察した。ウニ類の密度の操作に当たっては, 毎月, 後述のベルトトランセクト法による個体数の確認の後,

Table 2 Life form of each algal species observed in the experimental area

Life form	Large annuals	Small annuals	Large perennials	Small perennials
Species	<i>Undaria pinnatifida</i> ^{14,16)} <i>Sargassum filicinum</i> * <i>Sargassum horneri</i> ^{14,16,17)}	<i>Enteromorpha</i> spp. ¹⁴⁾ <i>Ulva</i> spp. ¹⁴⁾ <i>Cladophora</i> spp. ¹⁴⁾ <i>Codium fragile</i> ¹⁴⁾ <i>Bryopsis</i> spp. ¹⁵⁾ <i>Ectocarpaceae</i> ¹⁴⁾ <i>Dictyopteris</i> spp. ¹⁴⁾ <i>Dilophus okamurae</i> ^{14,16,17)} <i>Padina arborescens</i> ¹⁴⁾ <i>Spatoglossum pacificum</i> ¹⁴⁾ <i>Colpomenia sinuosa</i> ^{16,17)} <i>Pterocladia tenuis</i> ¹⁶⁾ <i>Halarachnion latissimum</i> * <i>Grateloupia filicina</i> ^{16,17)} <i>Grateloupia lanceolata</i> ^{16,17)} <i>Prionitis</i> spp.* <i>Hypnea</i> spp.* <i>Schizymenia dubyi</i> ¹⁶⁾ <i>Chrysymenia wrightii</i> * <i>Rhodymenia intricata</i> ¹⁵⁾ <i>Acrosorium</i> spp. ^{16,17)}	<i>Ecklonia kurome</i> ¹⁴⁾ <i>Ecklonia cava</i> ¹⁴⁾ <i>Sargassum muticum</i> ¹⁶⁾	<i>Gelidium elegans</i> ¹⁴⁻¹⁷⁾ <i>Chondracanthus intermedius</i> ^{16,17)} <i>Chondracanthus teedii</i> * <i>Chondracanthus tenellus</i> ¹⁵⁾ <i>Chondrus giganteus</i> ¹⁴⁾ <i>Chondrus ocellatus</i> ^{14,15)} <i>Peyssonneliaceae</i> * <i>Ahnfeltiopsis flabelliformis</i> * <i>Gracilaria incurvata</i> ¹⁴⁾ <i>Gracilaria textorii</i> ¹⁴⁾ <i>Gracilaria</i> sp. ¹⁴⁾ <i>Symphyclocladia marchantioides</i> * <i>Ceramiales</i> ¹⁵⁻¹⁷⁾

* : Author's personal observation based on this study.

区画内のウニ類の除去および導入をダイバーの手で行うことにより, 区画間の密度差の維持を図った。

海藻の観察とデータ処理 海藻の観察は2002年6月から2005年6月の3年間にわたり毎月1回スキューバ潜水により行った。上で述べた観察枠内に出現する海藻各種の分布範囲, 被度および藻長を記録した。大型褐藻のワカメ, カジメ属およびホンダワラ属については観察枠内に見られた個体数(株数)の計数, および各密度区につき50個体を上限として全個体の藻長(付着器直上部から側葉最先端までの藻体最長の長さ)の測定も行い, 年級群ごとの成長を解析した。海藻の現存量は前報⁴⁾の算出方法に従って観察枠内の各種の被度と藻長より求めた。海藻類の被度, 個体密度および現存量は各密度区における9つの方形枠の平均値として求めた。

調査地点で観察された海藻種とそれらの生活型をTable 2に示した。海藻の生活型については, 既往の報告¹⁴⁻¹⁷⁾を参照して小型一年生海藻, 小型多年生海藻, 大型一年生海藻, 大型多年生海藻に分類し, 目視では同定の難しいイギス目などの紅藻類は微小紅藻類としてまとめた。

海藻の観察と同時に枠内の裸地の割合を観察した。裸地は海藻類の生育が見られない空間と定義し, 観察枠に占める割合を目視により記録した。

ウニ類の観察 実験期間の各区画におけるウニ類の密度の変化を調べるため, 上述した海藻の観察時に方形枠(1×1 m)を用いたベルトトランセクト法によるウニ類の計数を行った。区画を仕切るネットに沿って垂直護岸から沖方向に向けて, 各区画間のネットから1 m離して方形枠を置き, 枠内のウニ類を計数した。バフンウニは護岸の縁や間隙に密集する傾向にあり, 敷石の陰にも生息していることが推測されたが, 表面からの観察のみを行った。

結 果

バフンウニおよびムラサキウニの個体数 各密度区のパフンウニおよびムラサキウニの観察個体数を垂直護岸から5 m, 水深約2 mまでの個体数の平均値としてFig. 3に示した。バフンウニの個体数は明瞭な季節変化を示し, 対照区, 2倍区とも2~3月に多く, 8~12月に少ない傾向が見られた。2003年3月の2倍区におけるバフンウニの個体数は57個体/m²であり, 2004年と2005年の同月の個体数はこれより少なかった。平均個体数は除去区で0.8個体/m², 対照区で10個体/m², 2倍区で17個体/m²であり, 密度区間のバフンウニの密度差は実験開始から終了まではほぼ維持されていた。ムラサキウニの個体数は2003年の春~夏季に少なかったが, 平均個体数は除去区で0.2個体/m², 対照区で3個体/m², 2倍区で8個体/m²であり, 実験期間中はほぼ設

Fig. 3 Densities of sea urchins *Hemicentrotus pulcherrimus* and *Anthocidaris crassispina* observed in the shallow area (less than 2 m depth) from July 2002 to June 2005. Marks indicate three density levels; removal (×), control (○) and double density (●).

定どおりの密度差が維持されていた。2倍区のパフンウニとムラサキウニの合計個体数は, 密度が最も増加する3月には約40~70個体/m²であり, 1枠の最大値では120個体/m²に達した。なお, 実験期間中にウニ類の顕著な新規加入は観察されなかった。したがって, 観察個体数の増加は主に敷石の間隙から表面へ多くの個体が出てきたことにより, 個体数の減少は主に敷石の陰に隠れた個体が観察されなかったことによると判断した。

紅藻類の被度および現存量 最も優占していた紅藻類の被度および現存量の季節変化を, それぞれFig. 4およびFig. 5に示した。マクサの被度は, 実験開始時から2002年10月まで顕著な変化は見られなかったが, その後2倍区で低下し, 2003年4月には他の密度区の1/5程度となった。現存量について見ると, 2003年4月では除去区および対照区で現存量が約60 gD.W./m²であるのに対し, 2倍区では約10 gD.W./m²であった。ツノマタ属の被度は2002年冬から翌春にかけて全般的に減少した。特に, 2倍区では12月頃から顕著に減少し, 2003年4月には他の密度区の1/2以下となり, この間の現存量を見ると, 約200 gD.W./m²から

Fig. 4 Percent coverage of six dominant red algae including crustose coralline algae from June 2002 to June 2005. Marks indicate three density levels (see the caption for Fig. 3).

約 30 gD.W./m² まで低下した。2 倍区のツノマタ属の被度および現存量は、その後も他の区より低い状態が続いた。スギノリ属の被度および現存量は、2004 年の 3～6 月に除去区でやや高い傾向が見られ、2004 年 9 月以降になると、すべての密度区で上昇が見られた。2005 年 4 月以降は対照区と 2 倍区で被度および現存量が減少した。カバノリについては春から初夏にかけて現存量が増加するという明瞭な季節変化を繰り返したが、同属のミゾオゴノリとともに密度区間の明瞭な差は見られなかった。無節石灰藻の被度は調査期間を通して常に 20% 以下であり、密度区間の差は明瞭ではなかった。

大型褐藻類の個体密度 大型褐藻類の個体密度の季節変化を Fig. 6 に示した。ワカメの個体密度は 3～5 月に増加し、6～7 月に減少した。2003 年ではどの密度区も 5 月に最大となり、除去区で 3 個体/m²、対照区で 5 個体/m²、2 倍区で 21 個体/m² であり、2 倍区で最も高か

Fig. 5 Biomass of five dominant red algae from June 2002 to June 2005. Marks indicate three density levels (see the caption for Fig. 3).

った。しかし、2004 年ではどの密度区でもワカメは最大 3 個体/m² であり、2005 年ではさらに低く 1 個体/m² 未満であった。カジメ属の個体密度は、実験開始時から 2003 年 5 月にかけてどの密度区も 0.5～5 個体/m² であったが、2003 年 6～7 月に新規加入が見られ、2 倍区で顕著に増加し、7 月には最大の約 30 個体/m² となった。一方、対照区と除去区の個体密度の増加はそれほど顕著ではなく、また、両者の差は顕著ではなかった。2 倍区におけるカジメ属の個体密度は 8～10 月に急激に減少し、その後 2004 年 3 月にかけて密度は徐々に減少した。2004 年 3～7 月にはカジメ属の密度の減少は見られなかったが、8 月以降再び減少した。対照区と除去区では、低密度のまま推移し、実験終了時まで 2 倍区より低い傾向は続いていた。ホンダワラ属は 3 カ年とも明瞭な季節的増減を繰り返し、10 月前後に新たな個体の加入が見られ、個体密度は 10 個体/m² 前後となった。密度区別では、2002 年 9 月から 2003 年 2 月まで 2 倍区でやや高く、2 年後の同時期には反対に除去区で高い傾向が見られたが、密度区間の差はワカメ、カジメ属と比べて顕著ではなかった。

大型褐藻類の現存量 大型褐藻類の現存量の季節変化

Fig. 6 Densities of large brown algae from June 2002 to June 2005. Marks indicate three density levels (see the caption for Fig. 3).

を Fig. 7 に示した。ワカメの現存量は、2003 年では 5 月に最大となり、除去区で 100 gD.W./m²、対照区で 200 gD.W./m²、2 倍区で 440 gD.W./m² と 2 倍区で最も大きかった。しかし、2004 年では、ワカメの最大現存量が除去区および対照区で約 100 gD.W./m²、2 倍区で約 50 gD.W./m² であり、どの密度区でも前年と比較して小さく、特に 2 倍区での低下が顕著であった。2005 年になると、どの密度区でもワカメの現存量はさらに低下した。カジメ属は 2003 年 11 月までは除去区が対照区、2 倍区よりも大きな現存量を示した。ところが、2003 年 12 月頃から 2 倍区で現存量が顕著に増加し、2004 年 6 月には最大の約 550 gD.W./m² となり、前年同期のおよそ 10 倍であった。この期間の除去区のカジメ属現存量は天然区と比べると大きかった。その後、2004 年 8～12 月にすべての密度区でカジメ属の現存量は急激に減少した。2005 年 1 月以降、2 倍区の現存量は増加し始めたが、対照区と除去区ではほとんど増加しなかった。ホンダワラ属の現存量はどの年においても 2～5 月に大きい。密度区間で差は見られず常に 100 gD.W./m² 未満であり、ワカメおよびカジメ属に比べて周年小さい傾向にあった。

大型褐藻類の藻長 ワカメおよびカジメ属の藻長の季

Fig. 7 Biomass of large brown algae from June 2002 to June 2005. Marks indicate three density levels (see the caption for Fig. 3).

節変化を Fig. 8 に示した。ワカメの藻長は 1～3 月の短期間で急激に増加し、3～4 月頃に最大となり、100 cm 前後に達した。その後、4～6 月には藻体の先枯れのため減少した。ワカメの平均藻長は、2005 年においては、特に対照区と 2 倍区で個体の多くが成熟する前に枯死し、前年よりも著しく小さかった。カジメ属は夏季にはほとんど成長せず、秋～冬季に急成長し、春季にはほぼ成体のサイズに達した。除去区では 2002 年加入群の成長が良好であり、2004 年 1 月から 9 月にかけて平均藻長は 80 cm 程度に維持され、他の密度区より 20 cm 程度大きかった。2003 年加入群の成長はどの密度区も同様の傾向を示し、2004 年の春～夏季に藻長約 60 cm に達した。

生活型別現存量の変化 海藻類の生活型別現存量の季節変化を Fig. 9 に示した。微小な紅藻類の現存量はわずかであったため、これ以外の生活型について示した。大型多年生海藻（カジメ属とタマハハキモク）では、カジメ属が総現存量のほとんどを占めた。2 倍区では、2004 年 1～9 月に大型多年生海藻の現存量が大きく、他の生活型の現存量を上回った。小型多年生海藻ではツノマタ属の現存量が最も大きく、マクサとスギノリ属がこれに次いだ。2 倍区では 2003 年 4 月頃にこれらの海藻の現存量が著しく低下した点で他の密度区と明らかに異

Fig. 8 Seasonal changes in the body length (average $\pm$ 1 SD) of *Undaria pinnatifida* and *Ecklonia* spp. at the three density levels.

なっていた。2004年8～12月ではどの密度区でもスギノリ属の増加が顕著であった。大型一年生海藻（シダモク、アカモクおよびワカメ）では、2倍区では2003年4～6月にワカメの増加により他の密度区よりも著しく現存量が大きくなった。一方、小型一年生海藻では密度区間の差は見られず、期間後半にアミシグサ科の一年生種の出現により現存量がやや増加したが、多年生海藻と比べると小さかった。

裸地の変化 裸地の割合の季節変化を Fig. 10 に示した。裸地は実験区内にパッチ状に形成された。2003年1～3月では、裸地の割合が2倍区で最も増加し、2003年3月には最大の約40%となった。2004年および2005年の同期においても2倍区で裸地の割合が高い傾向にあったが、2003年ほど密度区間の差はなかった。2004年7月頃から9月にかけてはどの密度区も裸地が増加し、35%以上であったが、その後は海藻の入植により急激に減少した。

考 察

関西国際空港の人工護岸は、造成されてから2005年

で約16年が経過し、現在では護岸上に多年生の紅藻類とカジメ属が優占し、一年生のワカメやホンダワラ類も生育する海藻群落が成立している。また、ウニ類や他の魚介類も共存する藻場生態系が形成されている。このような海域における海藻群落の安定性のメカニズムを解明するためには、高密度に生息しているウニ類が海藻群落に与える影響を明らかにすることが重要である。そのためにはウニ類の密度を操作した実験により海藻群落の変化を追跡するのが適した方法である。しかし、これまでに野外でウニ類の密度を長期にわたり操作し、それによる海藻群落への影響を調べた研究はほとんどない。これは、操作実験を行うには実験区と対照区が不可欠であり、微地形や植生が同様で、ある程度の広がりを持った岩礁地帯で行う必要があるが、このような岩礁海岸は天然海域ではそれほど多くないためである。さらに、ウニ類のように比較的大型で移動力のある動物を対象とした場合に、野外で密度を一定に維持するのが困難なこともその理由として挙げられる。本研究では、天然石で構成され、ほぼ同一の微地形を持った緩傾斜護岸に、ウニ類の密度を維持するための大規模な実験区画を設置し、人

Fig. 9 Biomass and species compositions of four life form groups from June 2002 to June 2005 at the three density levels.

為的な密度調整を高頻度で行うことにより密度区を維持し、ウニ類がそれらの藻場に対する効果を明らかにすることができた。

ウニ類の密度を調節した後、半年間は各密度区間で藻場の景観に差は見られなかったが、ウニ類を高密度にした2倍区（バフンウニで平均57個体/m²、ムラサキウニで平均7個体/m²）では約半年後の2003年の冬季に裸地が拡大した（Fig. 10）。この時期には、特にバフンウニの消化管内容物指数が増加し、消化管内にはツノマタ属やマクサを主とする多年生の紅藻類が多く観察されており、⁴⁾ 現地では2倍区においてこれらの紅藻類の現

存量が明瞭に減少している（Fig. 9）。したがって、裸地の拡大は、ウニ類がそれまで優占していたこれらの紅藻類を摂食したことに起因すると推察される。形成された裸地の大きさと、新たに加入したワカメおよびカジメ属の孢子体密度とには正の相関関係が見られた（Fig. 11）ことから、2倍区での大型一年生海藻のワカメの大量出現、およびこれに続く大型多年生海藻のカジメ属の大量出現には裸地の大きさが関係していると考えられる。ワカメでは秋～冬季に配偶体上で受精し孢子体が形成され、カジメ属では秋季に配偶体上で受精して発芽し、冬季に微小な孢子体として基質に付着する。¹⁸⁾ した

Fig. 10 Barren area (%) from June 2002 to June 2005. Marks indicate three density levels (see the caption for Fig. 3).

Fig. 11 Relationships between barren areas and densities of new sporophytes for a) *Undaria pinnatifida* and b) *Ecklonia* spp. in 2003. The data were obtained during the peak period for barren areas (in March), *U. pinnatifida* recruitment (in May) and *Ecklonia* spp. recruitment (in July).

がって、ウニ類の摂食によりツノマタ属などの競合種が除去され、裸地が形成されたことにより、これらの胞子体が利用できる光などの資源が増加し、生残および成長が促進されたと考えられる。また、調査海域ではバフンウニはスギノリ科の海藻、ムラサキウニは寄り藻となり

やすいイバラノリ属とホンダワラ属をより多く摂餌する傾向があり、バフンウニ、ムラサキウニともにワカメとカジメ属に対しては摂餌選択性が低かった⁴⁾ことから、これらの大型褐藻の大量入植が可能であったと推察される。ワカメとカジメ属の出現時期のずれは、主に各胞子体の発芽初期における成長速度の違いによるものであろう (Fig. 8)。ワカメと同じ大型一年生海藻であるホンダワラ属については、ウニ類の密度と関係なく毎年同程度の個体密度および現存量で出現した。ホンダワラ属の成体はウニ類に摂食されるが、主に寄り藻や倒伏した藻体が食物として利用されている。^{13,19)} また、ホンダワラ属の幼体も摂食されやすいことが報告されているが、^{13,20)} 幼体として過ごす時期はバフンウニとムラサキウニによる摂食圧が比較的低い夏～秋季⁴⁾である。これらのことから、ホンダワラ属はウニ類の密度に影響されず、通常の季節変化を示したと考えられる。

外洋に面した岩礁海岸では、ウニ類の摂食圧が高くなると直立海藻が減少し、無節石灰藻などの殻状海藻が優占する磯焼けとなる。^{5,8,21)} 本研究のバフンウニとムラサキウニを合わせた年別平均密度は、先に述べたとおり2倍区で約40～70個体/m²、最大では120個体/m²であり、この密度は北海道南西部の磯焼け地帯でのキタムラサキウニの最大密度136個体/m²²²⁾や瀬戸内海の磯焼け事例として報告されている香川県女木島周辺のバフンウニの最大密度160個体/m²²³⁾にも匹敵するほどの密度である。しかし、本調査海域ではウニ類を高密度にすることで部分的に裸地が形成されたとしても、無節石灰藻が優占することではなく、直立海藻類が繁茂する植生が短期間のうちに回復し、このことが多年生のカジメ属ならびに一年生のワカメやシダモクなどの大型種が混在する安定した海藻群落が長期間にわたり維持される要因となっていることが示された。前報⁴⁾でも述べたように、大阪湾は栄養塩濃度の高い海域（冬季の溶存態無機窒素濃度：約0.2～0.3 mg/L、リン酸態リン濃度：約0.02～0.04 mg/L）であり（国土交通省近畿地方整備局、大阪湾環境データベース：<http://kouwan.pa.kkr.mlit.go.jp/kankyo-db/index2.asp>）、磯焼けが発生しやすい北海道の南西部海域（冬季の溶存態無機窒素濃度：約0.1 mg/L、リン酸態リン濃度：約0.014 mg/L²⁴⁾）と比較して2～3倍の栄養塩を含んでいる。そのため、この豊富な栄養塩供給により海藻の高い生産力が維持され、ウニ類の高い摂食圧が生じた場合でも直立海藻が除去されることがなく、磯焼けは発生しにくいと推測される。

磯焼け海域においてウニ類を除去し、海藻群落の成立過程を調べた例では、直立海藻の生育しない状態から、最初に小型一年生海藻、次いで大型一年生海藻と小型多年生海藻が順次入植し、最後に大型多年生海藻の群落が形成されるというように、小型から大型、一年生から多

年生へという生活型群の交代による遷移系列が見られている。^{5,10)} 本研究では、複数の生活型群が混生する条件でウニの除去が海藻群落の成立に及ぼす影響を調べたが、除去による群落構造ならびに優占種の生活型に大きな変化は見られなかった。ただし、ウニ類の除去区ではカジメ属の現存量が天然区をやや上回った。除去区では、カジメ属の個体密度は天然区とほとんど差がなく、2003 年加入群の成体サイズが対照区や 2 倍区よりも 20 cm 程度大きかったことから、個体の成長が良好であったことがその理由と考えられる。カジメ属の茎は高く伸長するため、通常はウニ類に摂食されにくい、藻体が大きく成長すると葉状体の先端部が垂れ、それが石の表面に接触することでウニ類に食べられやすくなり、実際に目視観察によって藻体先端部に明瞭な摂食跡が確認されている。ウニを除去した場合には藻体先端部の摂食を受けず、その分だけ個体あたりの藻長が増し、これが現存量の増加に寄与したと考えられる。

ウニ類の高密度の生息以外に調査海域で海藻群落に大きな影響を与えた要因として、台風による波浪が挙げられる。2004 年に調査地点付近を通過した台風は 8 個に上り、調査初年の 0 個および 2 年目の 1 個と比較して非常に多かった。2004 年 8~10 月には台風により生じた波浪の影響により、それまで優占していたカジメ属の現存量がすべての密度区で大きく減少し (Fig. 7), 裸地が顕著に増加した (Fig. 10)。台風通過後には、スギノリ属を主とした小型多年生海藻の被度が拡大し (Fig. 4), 裸地が比較的短期間で減少した (Fig. 10)。これは、夏~秋季が小型多年生海藻の繁茂期であり、¹⁶⁾ 台風による裸地化により発芽・成長が促進されたためと考えられる。このように台風で生じた波浪によってカジメ属が主に減少し、約 2 年かけて形成されたカジメ属の大型個体が目立つ景観から小型多年生海藻が優占する景観へと変化した。その後、2005 年にかけては、カジメ属の現存量が生残した個体の成長により増加し、それと同時にスギノリ属の現存量が天然区と 2 倍区で顕著に減少した。

ワカメは調査海域では毎年見られ、2003 年には 2 倍区で密度、現存量ともに著しく増加した。これは先ほど述べたようにウニの摂餌による裸地の形成が関係していると考えられる。一方、2004 年以降、ワカメはウニ類の密度に関係なく低密度でしか出現せず、特に 2 倍区の密度が低かった。この 2 倍区でワカメの密度の増加が見られなかった要因としては大型褐藻類間の競争、すなわち、2004 年には 2003 年に増加したカジメの藻体が岩盤を覆い、これらがワカメの遊走子の着生や胞子体の成長を阻害したことが考えられる。しかし、2005 年ではワカメの現存量、成長量ともに極端に低かったことから、ワカメの減少にはこの他の要因も関与していた可

Fig. 12 Temporal changes in surface water temperature around Kansai International Airport. The average water temperature indicates that of the past seven years. The data was provided from Kinki Regional Development Bureau, Ministry of Land, Infrastructure and Transport (Osaka Bay environmental database: <http://kouwan.pa.kkr.mlit.go.jp/kankyo-db/>).

能性がある。Thorner *et al.*²⁵⁾は、加入期の約 8 週間前に水温が 15°C 以下に低下し、加入期間中に低水温が持続することが、ワカメの配偶体および胞子体の発達を促進し、生残率を増加させると報告した。関西国際空港付近では、ワカメ加入前 (11~12 月) の水温は、2002 年では 13~17°C, 2004 年では 18~21°C, 加入期間中の 1~3 月の水温は 2003 年では約 8~9°C, 2005 年では約 9~11°C であり (Fig. 12), 調査初年のワカメの加入期前および加入期間中の水温は平年より低く、3 年目の当該期間の水温は平年よりも高かった。したがって、調査初年では適した水温の下でワカメが大量に入植したが、3 年目では晩秋から冬にかけて高水温で推移したことによりワカメの受精ならびに胞子体の初期成長が抑制された可能性がある。また、高水温以外にも、懸濁物や堆積物の増加がワカメの着生、生残および成熟を阻害することが知られているため、^{26,27)} 台風の影響が強かった 3 年目の夏~秋季には、懸濁物の増加とそれに伴う護岸上への再堆積の増加が生じ、ワカメの生育に負の影響を与えた可能性もある。

以上の 3 年間にわたるウニ類の密度操作実験の結果から、関西国際空港島人工護岸域に形成された、多年生紅藻類と大型褐藻類が混生する藻場の安定性と維持には、ウニ類の摂食、物理的攪乱、水温などの複数の要因が関与していることが示唆された。これらの要因のうち、ウニ類の摂食は海藻群落の変化に大きな影響を与え、冬季に摂食圧が小型多年生海藻に対して加えられることが、カジメ属ならびにワカメやシダモクなど一年生の大型種が混在する群落が維持される重要な要因であることが明らかとなった。また、外洋に面した貧栄養海域とは異なり、高密度のウニ類が磯焼けを引き起こすことはなく、むしろ海藻群落の発達と維持に有利に働くことが示された。このような多様な藻場を維持し、適正に管

理するためには、最優占している多年生の紅藻類の一部が植食動物の摂食などにより除去され、大型種の生育可能な場所が形成されることが必要である。北海道や青森県の沿岸域では、コンブ科海藻群落の安定的な維持のため、季節的に小型多年生海藻などを人為的に除去することが有効であるとされる。^{28,29)}例えば北海道南西部のホソメコンブ群落を安定的に維持する効果的な方法として、夏季にウニ（キタムラサキウニ）の摂食圧を加えて競合する他の海藻を除去し、冬季に摂食圧を除くというウニ類の摂食圧を季節的に制御する方法も考案されている。¹³⁾

このようにウニ類などの植食動物は、海藻を摂食することで一方的に群落構造を破壊するのではなく、適当な密度での存在は、さまざまな生活型を持つ多様な種からなる群落の維持に重要な役割を果たしている。そして、その群落構造の維持に必要なウニ類の密度は、その海域の海藻類の生産力に大きな影響を与える栄養塩濃度と関係している可能性が高い。今後は、海域ごとの植食動物の摂食特性、栄養塩濃度および海藻群落の生産量の把握とそれらの相互関係にかかわる研究により、藻場の適切な維持・管理方法に役立つ多くの知見を収集することが重要である。

謝 辞

本研究の遂行に当たり、近畿大学水産研究所の坂本亘教授、北海道大学大学院水産科学研究科の門谷茂教授、独立行政法人水産総合センター瀬戸内海区水産研究所企画連絡室長の玉井恭一博士には貴重なご教示、ご助言を頂いた。また、関係機関の方々から多大なるご助言、ご協力を頂いた。ここに、謝意を表する。

文 献

- 村上和男. 緩傾斜護岸による生物環境の造成. 「沿岸の環境圏」(平野敏行監修) フジ・テクノシステム, 1998; 1206-1214.
- 森 政次, 野田頭照美, 新井洋一. 人工護岸の造成とその生物的效果について. 沿岸海洋研究ノート 1991; **29**: 37-50.
- 中村 充, 加藤久品, 吉田和久, 芳我幸雄. 関西国際空港護岸における藻場造成事例とその生物的效果について(その2). 瀬戸内海 1997; **10**: 35-40.
- 金子健司, 豊原哲彦, 米田佳弘, 藤田種美, 中原紘之. 大阪湾の人工護岸上に形成された海藻群落の維持と高密度に生育するウニ類の摂食活動. 日水誌 2007; **73**: 443-453.
- Breen PA., Mann KH. Destructive grazing of kelp by sea urchins in eastern Canada. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 1976; **33**: 1278-1283.
- Duggins DO. Sea urchins and kelp. The effects of short term changes in urchin diet. *Limnol. Oceanogr.* 1981; **26**: 391-394.
- Johnson CR, Mann KH. Diversity, patterns of adaptation, and stability of Nova Scotian kelp beds. *Ecol. Monogr.* 1988; **58**: 129-154.
- Keats DW, South GR, Steele DH. Effects of an experimental reduction in grazing by green sea urchins on a benthic macroalgal community in eastern Newfoundland. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1990; **68**: 181-193.
- 名畑進一, 阿部英治, 垣内政宏. 北海道南西部大成町の磯焼け. 北水試研報 1992; **38**: 1-14.
- 吾妻行雄. キタムラサキウニの個体群動態に関する生態学的研究. 北水試研報 1997; **51**: 1-66.
- 吾妻行雄, 松山恵二, 中多章文, 川井唯史, 西川信良. 北海道日本海沿岸のサンゴモ平原におけるウニ除去後の海藻群落の遷移. 日水誌 1997; **63**: 672-680.
- 桑原久実, 川井唯史, 金田友紀. 北海道日本海南西部磯焼け海域におけるホソメコンブ群落の形成機構. 水産工学 2001; **38**: 159-165.
- 川井唯史, 金田友紀, 新井章吾, 桑原久実. 磯焼け地帯におけるウニ侵入防止フェンスによるホソメコンブ群落の造成とキタムラサキウニ生殖巣の発達. 水産工学 2002; **39**: 15-20.
- 片田 実. 海藻の生活形と遷移. 日水誌 1963; **29**: 798-808.
- 斎藤 譲, 長縄三郎, 宮坂広司. 潮間帯の海藻植生における極相とその査定. 日本生態学会誌 1977; **27**: 33-43.
- 谷口和也. 牡鹿半島沿岸の漸深帯における海底面剥離後の海藻の再入植. 東北水研研報 1991; **53**: 1-5.
- 山田秀秋, 河村知彦, 浅野昌充, 谷口和也. 牡鹿半島沿岸漸深帯に設置した人工岩礁上における海藻群落の遷移. 東北水研研報 1992; **54**: 89-95.
- 堀 輝三. 「藻類の生活史集成 第2巻 褐藻・紅藻類」内田老鶴圃, 東京. 1993; 128-137.
- Yatsuya K, Nakahara H. Density, growth and reproduction of the sea urchin *Anthodidaris crassispina* (A. agassiz) in two different adjacent habitats, the *Sargassum* area and *Corallina* area. *Fish. Sci.* 2004; **70**: 233-240.
- 道家章生, 霞矢護, 井谷匡志. 植食動物の摂食によるホンダワラ科海藻の消長. 京都府立海洋センター研究報告 2003; **26**: 15-20.
- Prince J. Limited effects of the sea urchin *Echinometra mathaei* (de Blainville) on the recruitment of benthic algae and macroinvertebrates into intertidal rock platforms at Rottneest Island, Western Australia. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1995; **186**: 237-258.
- 藤田大介. 北海道大成町の磯焼け地帯の海藻の分布. 南紀生物 1989; **31**: 109-114.
- 寺脇利信, 新井章吾. 14. 香川県高松市沖・女木島北端部の磯地先. 藻類 2003; **52**: 177-179.
- 道津光生, 野村浩貴, 太田雅隆, 岩倉祐二. 北海道南西部沿岸の磯焼け海域におけるホソメコンブ群落の形成要因について. 日水誌 1999; **65**: 216-222.
- Thornber CS, Kinlan BP, Graham MH, Stachowicz JJ. Population ecology of the invasive kelp *Undaria pinnatifida* in California: environmental and biological controls on demography. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2004; **268**: 69-80.
- 荒川久幸, 松生治. 褐藻類カジメ・ワカメの遊走子の沈降速度および基質着生に及ぼす海中懸濁粒子の影響. 日水誌 1990; **56**: 1741-1748.
- 荒川久幸, 松生治. 褐藻類カジメ・ワカメの遊走子の着生と成長, 生残および成熟に及ぼす海底堆積粒子の影響. 日水誌 1992; **58**: 619-625.
- 沢田 満, 三木文興, 足助光久. コンブ漁場. 「水産学シリーズ 38 藻場・海中林」(日本水産学会編) 恒星社厚生閣, 東京. 1981; 130-141.
- 名畑進一. コンブ漁場の造成と管理. 「藻場の海藻と造成技術」(能登谷正浩編著) 成山堂, 東京. 2003; 209-216.