

吉備国際大学研究紀要

(医療・自然科学系)

第29号, 1-20, 2019

アマモ (*Zostera marina*) の再生産機構

福田 富男・香田 康年*¹・水谷 雅年*²・坂本 竜哉*³

草加 耕司*⁴・泉川 晃一*⁴・濱崎 正明*⁴

Discussion about Reproductive Mechanism of Eel-Grass (*Zostera marina*)

Tomio FUKUDA, Yasutoshi KOHDA*¹, Masatoshi MIZUTANI*², Tatsuya SAKAMOTO*³,
Koji KUSAKA*⁴, Koichi IZUMIKAWA*⁴ and Masaaki HAMAZAKI*⁴

Abstract

The seaweed bed has a lot of roles for many animals in coastal area, and especially eelgrass (*Zostera marina*) plays extremely important role to yearling of useful fishes. And, researchers are reporting about the role of eelgrass bed in Seto Inland Sea. However, recently the eelgrass bed of Seto Inland Sea is assumed to be a decrease to about 25-50% compared with 1950. Therefore, to obstruct the reduction, positive eelgrass bed creation is attempted in Hinase-cho fishery cooperative (Okayama prefecture). Main methods of eelgrass bed creation are sowing of eelgrass seeds. Many findings concerning following are admitted. The eelgrass growth, distribution, seed collecting methods, vegetative shoots, germination test, and so on. These are mainly researched at Seto Inland Sea, Mikawa bay, Lake Hamana. However, these researches are in the narrow range limited in Japan.

On the other hand Phillips et.al. (1983) examines reproduction, flowering frequency, the seed production, germination, and others widely by the earth scale. Thus, we describe this

吉備国際大学

〒716-8508 岡山県高梁市伊賀町8

Kibi International University

8, Iga-machi Takahashi, Okayama, Japan (716-8508)

* 1 吉備国際大学保健医療福祉学部作業療法学科

〒716-8508 岡山県高梁市伊賀町8

Kibi International University

8, Iga-machi Takahashi, Okayama, Japan (716-8508)

* 2 吉備国際大学保健医療福祉学部理学療法学科

〒716-8508 岡山県高梁市伊賀町8

Kibi International University

8, Iga-machi Takahashi, Okayama, Japan (716-8508)

* 3 岡山大学大学院理学部附属牛窓臨海実験所

〒701-4303 岡山県瀬戸内市牛窓町鹿忍130-17

Ushimado Marine Institute, Faculty of Science, Okayama University

130-17, Kashino, Ushimado, Setouchi, Okayama, Japan (701-4303)

* 4 岡山県農林水産総合センター水産研究所

〒701-4303 岡山県瀬戸内市牛窓町鹿忍6641-6

Okayama Prefectural Technology Center for Agriculture, Forestry, and Fisheries Research Institute for Fisheries Science

6641-6, Kashino, Ushimado, Setouchi, Okayama, Japan (701-4303)

review in addition of authors' research results and others to the content of the Phillips et.al. (1983) report.

The distribution of the eelgrass in North America west coast is widely distributed from California to Alaska. Also distribution is admitted in the east coast of North America. In North Carolina state, Pennsylvania state, and New England state, and so on. Reproduction styles are variously changed responding to the environment of the inhabiting place. For example, the vegetative shoots or the flowering shoots. The factor of the environment is salinity, temperature and climate etc.

Seto Inland Sea (Okayama) and districts of Japan show the distribution and reproduction of the eelgrass almost resembling to North America. But, it is a similar latitude region. However, the growth limiting factor of Japan is more complex, because of depth which relate to the light condition.

Key words : Eel-Grass, *Zostera marina*, Reproductive Mechanism, North-America, Seto-Inland-Sea

キーワード : アマモ, 再生産機構, 北アメリカ, 瀬戸内海

1. アマモ再生産機構研究の背景

藻場は沿岸水族の生産に関して多くの意義があり、特にアマモ *Zostera marina* は、有用魚類幼稚魚の生活にきわめて重要な役割を果たすことは、瀬戸内海のアマモ場を中心に多くの研究者によって報告されている（東ら^{8, 9}、布施³⁷、服部ら⁵²、倉敷市⁶⁵、前川⁷¹、岡山県水産試験場^{92, 93}）。また畑中ら⁴⁶は宮城県、大島⁹⁰は愛知県のアマモ場で、さらに東^{10, 11}、菊池⁶⁶、向井⁸²らは広く全般的な視点からその重要性を述べている。しかし、特に瀬戸内海のアマモ場は昭和25年頃に比べ25から50%位に減少しているとされる（福田ら^{16, 19}、片山ら⁶⁰、向井⁸²、内海区水産研究所資源部⁸³、南西海区水産研究所^{84, 85}、大島⁹¹）。部分的には回復しつつあるアマモ場も報告されている（福田ら¹⁷⁻¹⁹、広島県⁵⁴）が非常に稀な例と言える。そこで、アマモ場の減少を阻止し積極的なアマモ場造成が岡山県日生町漁協（福田ら^{23, 30, 31, 34}）などで試みられている。

従来は種子によるアマモ場造成は効果が低く、アマモの栄養株ごと柱状に採取したもの（Plug）、同

様に栄養株をスコップなどで採取したもの（Sod）、あるいはアマモの実生苗移植などの方が効果的であるとしている文献が多い（Addy^{4, 5}、Phillips⁹⁶、幡手ら⁴⁷⁻⁵⁰）。さらに直接的に播種する方法は長期における効果は不明であるとし、コンクリート枠、モジ網施設を利用する方が数倍効果が良好であるとしている（幡手ら^{50, 51}）。しかし、これらの方法は経費や手間の面で、広範囲におけるアマモ場造成は、かなり困難であろうと思われる。そこで著者らは新崎^{6, 7}、幡手ら⁵¹の研究を基に、播種によるアマモ場造成の中でも、特に直接播種法の確立を目指し、実証実験を行い、その一部を報告した（福田ら^{21, 22, 24, 25, 26}）。

播種法の基礎になるのは当然種子に関する基礎的な知見であるが、種子の採集方法、発芽試験、種子の分布と栄養株の生育状況などについては多くの研究が見られる（福田ら²⁰⁻²⁶、Fukudaら²⁷、福田²⁸⁻³⁰、福田ら³²⁻³⁶、川崎ら⁶²、Miki⁷⁸、Mukaiら⁸¹、大井ら⁸⁹、安家ら^{107, 108}）。また、分布や増減、造成実証試験などについても上述の文献類中で種々報告されている。

しかし、これらの知見は日本における地域的に限られた範囲での検討と言える。その点Phillipsら⁹⁷⁾は種子について、再生産を中心に、開花頻度、種子産生、発芽と環境などについて広く地球規模でその現象を検討している。そこで、この論文の内容を中心に、著者らの研究結果の一部やその他の知見なども加えて、アマモの再生産機構について総合的に検討したので、教育・研究に資することを目的としてここに報告する。

2. はじめに

Phillipsら⁹⁷⁾が調査した地域は北米の西海岸が主体で、カリフォルニア湾からアラスカのベーリング海までに及んでおり、さらに一部は東部海岸（北カロライナ州，ロードアイランド州，メイン州）が含まれている（図1，表1，2）。

アマモ標本の採集は、アマモの開花中央時期に、水深を垂直的に階層分けして採集し、その花枝の

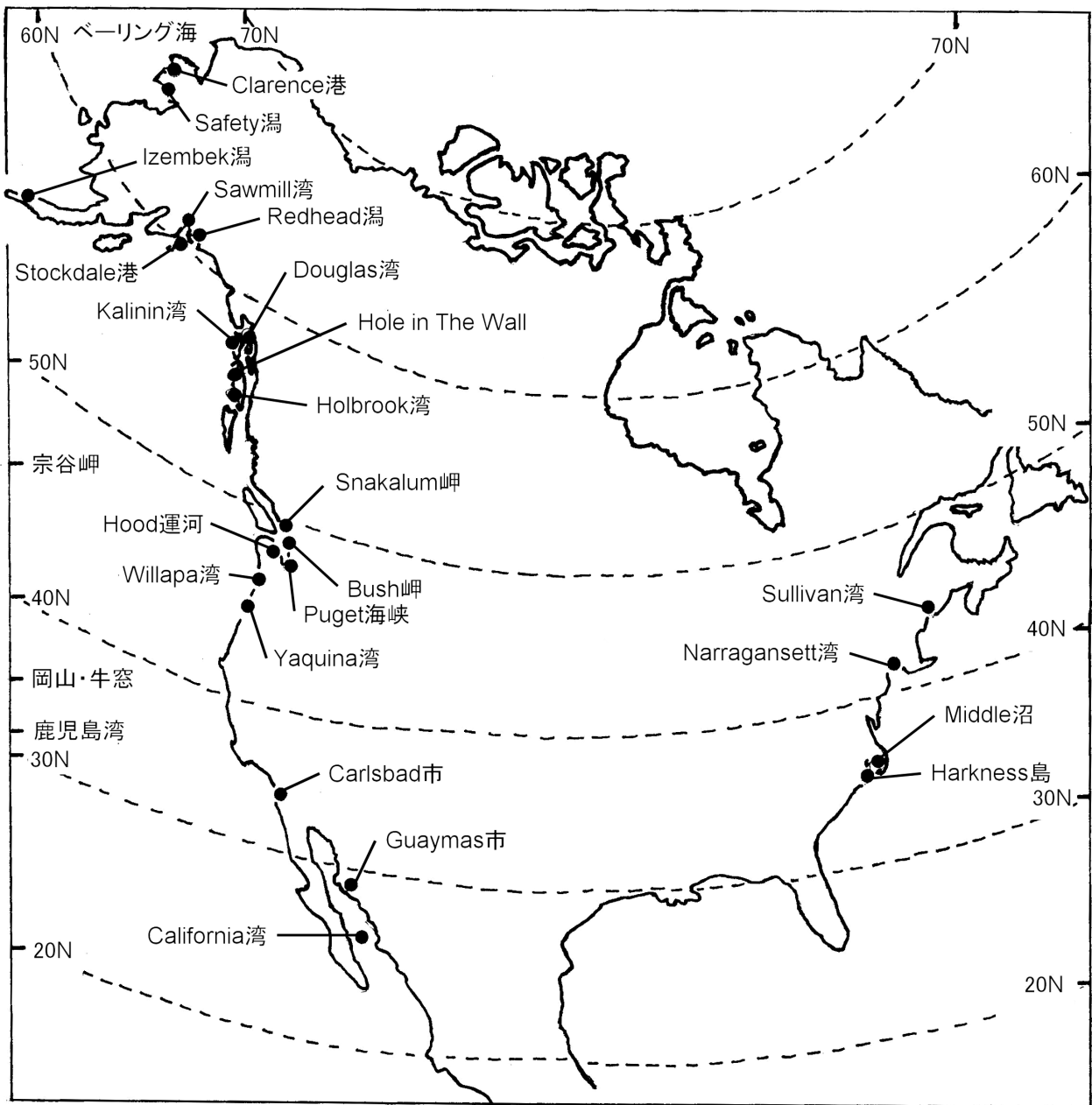


図1 野外観察場所及び発芽試験種子採取場所（Phillipsら⁹⁷⁾から引用。
宗谷岬，岡山・牛窓，鹿児島湾の北緯は福田が参考のため付け加えた。

表1 太平洋沿岸アマモの単位面積 (m²) 当たりの、栄養株数、花枝株数、花枝株%, 花枝株当たり花穂数、花穂当たり種子数、種子数の平均値と標準偏差、Phillipsら⁹⁷⁾ から引用

調査地	年月	潮位帯	栄養株数/m ²	花枝株数/m ²	花枝株%	花穂数/花枝株	種子数/花穂	種子数/m ²
California湾								
El Infiernillo	1974年4月	潮下帯	0	555.0 ± 351.8	100	4.9 ± 2.2	7.3 ± 0.8	19783 ± 619
California ^a								
Carlsbad	'74年6月	潮下帯	—	—	33	—	—	—
Oregon ^b								
Yaquina 湾	'74年7月	潮間帯 (上部)	—	—	91	—	—	—
		潮間帯 (下部)	—	—	33	—	—	—
		潮下帯	—	—	17	—	—	—
Washington州								
Willapa 湾 ^c	'76年9月	潮間帯	0	120.0	100	—	—	—
		潮下帯	0	36.8	100	—	—	—
Hood 運河	'78年4月	潮間帯	287.5 ± 68.5	10.0 ± 8	3	—	—	—
		潮下帯	62.5 ± 20.6	7.5	11	—	—	—
Snakalum 岬	'69年8月	潮下帯	—	11.7 ± 5.8	—	9.9 ± 3.0	7.4 ± 2.1	875 ± 37
Bush 岬	'64年8月	潮間帯	861.0 ± 37.5	66.0 ± 33.6	7	6.5 ± 4.7	8.4 ± 1.6	2059 ± 253
		潮下帯	323.0 ± 115.0	13.8 ± 8.6	4	15.1 ± 6.6	5.7 ± 1.9	1188 ± 108
Manchester ^c	'77年6月	潮間帯	Few	0	0	—	—	—
		-0.2m	172.0 ± 54.3	4.8 ± 3.3	3	—	—	—
		-1.0m	187.2 ± 61.0	6.4 ± 7.3	3	—	—	—
		-1.7m	97.6 ± 47.8	8.8 ± 5.2	8	—	—	—
		-2.6m	71.2 ± 22.5	6.4 ± 3.6	8	—	—	—
Alaska州								
Hole in the Wall	'75年7月	潮間帯	770.0 ± 501.0	86.0 ± 9.0	10	7.6 ± 0.1	10.5	6862
Holbrook 湾	'75年8月	潮下帯	1339.0 ± 509.0	405.0 ± 284.0	4	4.8 ± 4.3	19.0	36936
Kalinin 湾	'75年8月	潮間帯	783.0 ± 60.0	35.0 ± 57.0	4	12.0 ± 5.6	17.0	7140
Douglas 湾	'75年8月	潮間帯	921.0 ± 262.0	35.0 ± 79.0	4	1.4 ± 3.3	8.0	392
Redhead 潟 ^d	'67年6月	潮下帯	290.5	9.5	3	—	—	—
Sawmill 湾 ^d	'67年6月	潮下帯	646.5	3.5	1	—	—	—
Stockdale 港 ^d	'67年6月	潮下帯	242.5	7.5	3	—	—	—
Izembek 潟	'77年7月	潮間帯	740.0 ± 253.8	416.0 ± 249.0	36	5.0 ± 6.3	3.9 ± 1.5	8112 ± 2355
		潮だまり	4380.9 ± 1147.1	652.8 ± 407.2	13	3.3 ± 1.7	4.8 ± 6.3	10340 ± 4361
		潮だまり	2513.0 ± 1340.3	217.6 ± 289.5	8	5.4 ± 2.5	3.3 ± 3.5	3878 ± 2533
		潮下帯	1652.0 ± 295.3	48.0 ± 36.0	13	6.0 ± 3.4	5.1 ± 6.1	1469 ± 747
Safety 潟 ^d	'67年9月	潮下帯	650	100	13	—	—	—
Clarence 港 ^d	'67年9月	潮下帯	260	90	25	—	—	—

^a Backman and Barilotti (1976), Keller and Harris(1966)

^b Bayer (1979).

^c T.W. Backman, 1983(未発表)

^d McRoy (1970a).

表2 大西洋沿岸アマモの単位面積当たりの栄養株数、花枝株数、花枝株率 (平均値 ± 標準偏差) (Phillipsら⁹⁷⁾)

調査地	年月	潮位帯	栄養株数/m ²	花枝株数/m ²	花枝株%
北Carolina州					
Middle 沼	1978年3月	潮間帯	629.2 ± 358.4	67.4 ± 73.0	10
		潮下帯	2044.9 ± 1216.4	67.4 ± 73.2	3
		潮下帯	1876.4 ± 704.6	67.4 ± 47.0	3
Harkness 島	'78年3月	潮間帯	1022.5 ± 373.5	78.7 ± 109.5	7
		潮下帯	1314.6 ± 219.7	33.7 ± 50.2	2
		潮下帯	1157.3 ± 436.3	33.7 ± 30.8	3
Narragansett 湾					
Charleston 池	'78年6月	潮間帯	262.5 ± 119.9	343.8 ± 42.7	57
		潮下帯	275.0 ± 118.2	22.5 ± 15.0	8
		潮下帯	87.5 ± 20.6	7.5 ± 5.0	8
Fort Weatherall	'78年6月	潮間帯	880.0 ± 425.0	131.3 ± 90.0	13
		潮下帯	287.5 ± 96.8	12.5 ± 14.4	4
		潮下帯	356.3 ± 62.5	50.0 ± 55.0	12

表3 全体総括表

地域	緯度的区分・地名他	区分特徴	潮間帯	潮だまり	潮下帯
① アラスカ州北部 ベーリング海	高緯度 アマモ生育北限	暗く過酷な条件下でも アマモが生育すること 以外あまり知見がない	一年性含多年性 (RC型) 花枝率高い4-36% 過酷な条件 冬には枯死 氷で磨耗, カモによる食害	多年性(C型) 花枝率低い	多年性(RC型) 花枝率は中緯度より 相対的に高い
	Izembek潟		花枝率高い36%		花枝率13%
	Safety潟				花枝率13%
	Clarence港				花枝率高い25%
② オレゴン州~アラス カ州中南部	中高緯度	急激な塩分, 水温変動 などが無く温和な条件	多年性(C型)	多年性(C型)	多年性(C型) 花枝率低い1-13%
	Puget海峡	周年高塩分	花枝率低い0-11%		花枝率低い3-11%
③ オレゴン州 ワシントン州 メイン州	中緯度	急激な塩分, 水温変動 などが無く温和な条件	一年性(R型) 多年性とは異なる成長型 だが遺伝的に他種とは 思われない		多年性(C型) 花枝率低い
	Yaquina湾		花枝率高い91%		花枝率17%
	Willapa湾		花枝率高い100%		
	Nova Scotia				
④ カリフォルニア州沿 岸	中緯度	夏季の水温が極度に上昇しない	一年性(R型)		多年性(C型) 花枝率中くらい, 地下茎の 増殖で無性的に繁殖
	Carlsbad市				花枝率中くらい33%
⑤ カリフォルニア湾	低緯度 アマモ生育南限	高塩分で高水温にさらされる 14-32°C 高塩分でも, 発芽し 温度の低下が発芽の要因	アマモ生育無し		一年性(R型) 花枝率高い100% 夏季に高水温のため枯死 すべて生殖的に増殖
⑥ 岡山県	中緯度	温和な海域	上部域; アマモ生育無し 最下部域; 多年性(C型)		上部域; 多年性(C型) 下部域; 一年性(R型) 水深(光条件)が制限要因
⑦ Harrison バンクーバー近く	中緯度	Z. marinaの一年性株が繁殖して いない試験地なのが悔やまれる	Z. americana が繁殖 生殖株の割合が多い		Z. marina が繁殖
⑧	C型	安定的な生育地	競争型		
⑨	S型	生産性が低い土地	長命型		
⑩	R型	障害が多い生育地	短命で生殖型		

割合を調べた。採集はコードラート (0.25m²) を用い、密度が非常に高い場所 (アラスカ州における Izembek 潟; Puget 海峡の全ての場所; カリフォルニア湾; 北カロライナ州; ロード島) では、0.1m² のコードラートを用いている。栄養株と花枝の平均密度は各々の階層から最低限 4 標本で計算し、アマモ 1 本当たりの花穂の平均数と花穂 1 個当たりの種子数は、予備標本株 (各々 15 本) から算出している。

論文の構成はアマモの緯度的な生息域に加え、水温、塩分などの環境、潮間帯と潮下帯の生息区分などについて広く検討しているため、煩雑で理解しにくい。そこで、著者らは表 3 にそれらを総括して表現し、理解を深める一助とした。また、表 1 の結果から著者らが追加した項目も含まれる。また、参考として岡山県下で調査した著者らの結果も追加した。

発芽に対する塩分と温度の効果を調べるためメキシコのカリフォルニア湾からアラスカ州の Izembek 潟に至る太平洋沿岸の各標本、及び大西洋沿岸の 1 か所の標本 (メイン州 Sullivan 湾) を用いて発芽試験を実施している (図 1, 表 4)。方法は、調査地で成熟した種子を採集し、航空便でシアトルに運搬後、到着と同時に海水中に移した。種子の予備標本は希釈海水を用い 1 週間の範囲内で塩分と温度処理を実施した後、シャーレに入れ 16 時間の明期と 8 時間の暗期を持つグロルックス蛍光灯の下で 9 か月間育成した。シャーレに届く光の強度は 49 ルックスであった。培養液は 1 週間おきに交換し、その際、腐敗した種子や発芽した種子は計数記録後除去した。試験の期間中、育成容器内温度は 5, 10, 15°C に保った。

表4 アマモ種子の発芽率 (%) と腐敗率 (%) への温度と塩分の影響 (Phillipsら⁹⁷⁾)

種子採集地	潮汐帯	観察年月日	塩分 (%)	5°C		10°C		15°C	
				発芽率	腐敗率	発芽率	腐敗率	発芽率	腐敗率
California湾									
Guaymas市	潮下帯	1972年5月13日～ '72年8月12日	28			94			
California州									
Carlsbad市	潮下帯	'74年8月29日～ '75年3月26日	5			46			
			10			30			
			30			13.3			
		'75年9月12日～ '76年1月8日	28			14.7			
Maine州									
Sullivan湾	潮下帯	'70年10月15日～ '70年12月24日	5			68			
			10	31		52		41	
			30	0		10		5	
Washington州									
Snakalum岬	潮下帯	'69年9月30日～ '70年5月6日	10	31.2	0.0	41.6	32.4	61.2	24.0
Bush岬	潮下帯	'69年9月30日～ '70年5月6日		39.5	35.0	65.5	0.0	70	26.0
Bush岬	潮間帯	'69年9月30日～ '70年5月6日		15	65.0	28.3	45.0	46	10.0
Snakalum岬	潮下帯	'69年9月30日～ '70年5月6日	17			13.1	50.8		
Bush岬	潮下帯	'69年9月30日～ '70年5月6日				25.7	30.4		
Bush岬	潮間帯	'69年9月30日～ '70年5月6日				26.6	0.0		
Snakalum岬	潮下帯	'69年9月30日～ '70年5月6日	30	0	5.6	2	7.2	0.8	32.8
Bush岬	潮下帯	'69年9月30日～ '70年5月6日		3.5	27.5	3.5	8.0	6	19.5
Bush岬	潮間帯	'69年9月30日～ '70年5月6日		6.6	55.0	5	35.0	2	62.0
Alaska州									
Izembek湾	潮だまり	'75年8月16日～ '76年3月3日	28			0.9			

3. 北米西海岸を中心とするアマモの基本的な生活史

アマモは北アメリカの太平洋沿岸に沿ってカリフォルニア湾からベーリング海まで分布し、河口入江や波静かな湾の中などで不連続なパッチ状あるいは連続する群落状に生育する (表1, Phillipsら⁹⁷⁾)。

なお、生活史型 (C型, S型, R型) について詳細は後述するが、表3にまとめている。C型は環境が安定的な生育地に繁茂する競争型, S型は生産性が低い環境における長命型, R型は障害 (ストレス) が多い環境における短命で生殖型である。

(1) 分布の南限域 (カリフォルニア湾, カリフォルニア州)

この地域の特徴は高塩分で冬季においてはめったに12から14°C以下に水温が低下せず、通常は6から9月に水温が28°Cに達する (Robinson¹⁰¹⁾)。カリフォルニア湾では花枝は1月から成長が始まり、4月までには大部分の種子が成熟する。一年性で潮下帯のみに生育し、冬に成長、春に開花し、おそらく高水温のためと思われるが、夏に枯死する (表3, ⑤, 潮下帯R型, 表5), (Felger and McRoy¹⁵⁾)。これらの一年性のアマモ全てが開花結実し、後述する発芽試験の結果、種子はその環境における高塩分海水中で簡単に発芽する。まとめると、カリフォルニア

表5 地域別, 月別, 花枝, 発芽の関係

	月	5	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3	4	5
Puget海峡	温度 (°C)	10			14			9			8			10
	花枝の状態				最大	結実	結実	結実					成長開始	
	種子発芽の状態		発芽 (前年産)											
発芽試験	温度 (°C)						10	10	10	10	10			
	種子発芽の状態						発芽	発芽	発芽	発芽				
岡山 (福田ら ²⁰⁾)	温度 (°C)		24	27	27	26	25	17	13	9	8	11	14	
	塩分 (%)		32		32	31	32	31	31		32	31	31	
	花枝の状態		結実	結実	結実	枯死			成長開始	成長	成長	成長		
	種子発芽の状態							発芽						
カリフォルニア湾	温度 (°C)	23			28			23			18			23
	花枝の状態				枯死	枯死				成長開始	成長	成長	結実	結実
	種子発芽の状態							発芽						

湾では群落は潮下帯で生育し, 夏季に高水温により全てのアマモが枯死するが, 100%が開花結実し種子は高率で発芽する。そして群落を構成するアマモは毎年完全に実生から成長したものである (Phillipsら⁹⁷⁾)。

岡山県下もほぼ同様の生活史であり, 花枝は12から翌1月頃から観察され始め, 6月頃に最大量となる。従って, 一年性アマモは, 全体としてカリフォルニア湾のアマモの生活史に近いと思われる (表5)。しかし, カリフォルニア湾は, 日本におけるアマモ分布の南限とされる鹿児島湾より緯度が低いので一概に比較はできない (図1)。

次にカリフォルニア州沿岸では, 夏季の水温が極度に上昇しないために潮下帯において多年性アマモが生育している (表3, ④, 潮下帯C型)。そのため, 開花し種子を生産することは群落の維持と成長にさほど重要ではない。例えば, Carlsbad市では, 単に33%のみが花枝を作っている。

(2) 分布の中央域 (オレゴン州から中央アラスカ)

この分布域の特徴は夏季と冬季は温和な温度と曇りによる日照が低いことである。これらの温和な条件のため, 入江の泥場部分の潮間帯域に広くアマモが繁茂している。ワシントン州のPuget海峡では早春に多年性の地下茎から栄養株が生え始め, 春季を通じて成長して7月にピークに達する (Phillips⁹⁵⁾)。秋季と冬季には葉体の多くは枯死, あるいは嵐によって消滅した。そして, 南部では早期から成長が

始まり, 北部では遅くから成長が始まる (McRoy⁷⁴⁾, Felger and McRoy¹⁵⁾)。花枝は3から5月に観察され始め (Phillips⁹⁵⁾), そして7から8月に最大量になる (Phillips⁹⁵⁾, Moody⁷⁹⁾)。花枝が地下茎から切れる8から10月中旬頃に種子は成熟し花穂から放出される (De Cock¹⁴⁾ (表5)。栄養株の成長と同じように, 開花も南部では早く, 北部では遅く始まる傾向がある (Setchell¹⁰²⁾, Jacobs and Pierson⁵⁸⁾)。

潮間帯と潮下帯のアマモの生活史を検討すると, まず潮間帯のアマモについては一年性の比率が高く, 高い開花率を示している (Phillipsら⁹⁷⁾)。例えば, Yaquina湾でBayer¹³⁾ が平均低潮上部の植物体の91%が開花し, これらのほとんど100%が一年性であったことを報告している。同様に, T.W. Backmanが, Willapa湾では潮間帯株の100%が開花し, それらのほとんどが一年性であったことを報告している (表3, ③, 潮間帯R型)。しかし, Puget海峡と南東アラスカ・南中央アラスカ沿岸域において調査した全ての潮間帯域では, 多年性だが開花するものや一年性のものは非常に少なかった。これらの場所における潮間帯標本の開花の割合は0から11%の範囲であり, 多年性アマモが圧倒的に多かった (表3, ②, 潮間帯C型), (Phillipsら⁹⁷⁾)。

次に潮下帯のアマモ開花率は, 非常に低く, 例えばYaquina湾 (Bayer¹³⁾) では潮下帯株の17%が開花し, Puget海峡では平均6.8% (3か所), 南東アラスカと南中央アラスカでは2.8%が開花していた (4か所)。つまり一年性アマモの出現と開花の割合

は非常に低く、多年性地下茎からの栄養株が、群落維持と成長を支えている（表3，②③，潮下帯，多年性C型）。

後述する種子発芽試験の結果からも推測されるが、温和な沿岸沿いに2タイプの再生産機構（1つは潮間帯で一年性，R型，もう1つは潮下帯で多年性，C型）が存在することは、別種のアマモである可能性がある。しかし、以下の文献が示すように遺伝的に別の種類とは思われない。Nova Scotiaからの種子の発芽試験においてKeddyとPatriquin⁶³⁾は多年性の種子がそうであったように、一年性の種子も一年性と多年性の両型を発達させることを見いだした。またメイン州ではGagnonら³⁹⁾が、電気泳動法を用いて一年性と多年性のアマモ間で蛋白質の分布には差がないことを見いだしている。これらのことを総合的に考えるとアマモ自体は同種であるとしても、温度、塩分などの環境的なことが引き金になって、表現形を柔軟に変える環境順応反応と、あるいはその復元反応であろうと思われる（Phillipsら⁹⁷⁾）。

以上述べたアメリカ西部沿岸域におけるアマモ分布の緯度的中央域における再生産機構の生活史型をまとめると、アマモは2タイプの再生産機構を持っていることになる。潮間帯では高率で開花が起こり生殖による再生産により一年性群落を繰り返している。そして後述発芽試験から推察し、発芽を引き起こす要因は季節的な低塩分であると思われる。一方、塩分の変動が少ない潮下帯においては、多年性の濃密な群落が栄養繁殖によって維持される（Phillipsら⁹⁷⁾）。

(3) 分布の北限域（アラスカ，ベーリング海）

分布の北限域であるベーリング海では、氷結するような低水温と北極地方の長い暗黒の期間を通してアマモが生き残ること以外、生活史全般についてわずかな知見しか得られていない（McRoy⁷⁵⁾）。そ

して冬季に氷が海を覆っている潮下帯のみに多年性のアマモが生残し、Safety潟とClarence港などで開花率は各々13%、25%であった（McRoy⁷⁶⁾）。一方、やや温和な気候が支配しているアラスカ半島の北側にあるIzembek潟においては、アマモの濃密な群落が緩やかに傾斜する広大な潮間帯部分と潮下帯を覆っている。そしてそこでは渡り鳥、特に黒ガン（*Branta bernicla*）が夏の終わり頃アマモを激しく食べている（表3，①，潮間帯RC型，潮下帯RC型），（McRoy⁷⁷⁾）。その食害に加え冬季には、潮だまりの中か潮下帯に生えているアマモを除いて、氷により擦り潰されたり凍結自体によって潮間帯のアマモはほとんど枯死する。開花率について、潮間帯株は平均36%と高率を示し、潮だまりと潮下帯株では8から13%に減少する（表3，①，潮間帯RC型，潮だまりC型，潮下帯RC型）。つまり、この地域の潮間帯においては高率で開花が発生し、そして実生からの群落再生がアマモ群落の維持において重要な役目を演じている（表3，①，潮間帯RC型）。

以上分布北限域をまとめると、潮間帯域では低水温及び冬の流水による磨耗破砕などが重要な要因で枯死が起こるため花枝率も高く一年性含多年性（表3，①，潮間帯RC型）で、大部分のアマモは潮だまりあるいは潮下帯で成長する。潮下帯における多年性の群落では、生殖による再生産の割合が緯度的な分布中央域に比較し、相対的に高かった（表3，①，潮下帯RC型）。

4. アマモ再生産について環境との関係に関する基本的知見

Abrahamson^{1, 2)}, Abrahamsonら³⁾, Gainesら⁴⁰⁾, Harperら⁴²⁾, Hickman⁵³⁾, Hollerら⁵⁵⁾, Kawanoら⁶¹⁾, Pitelka⁹⁹⁾, Primack¹⁰⁰⁾らは植物は継続的に生存できる繁殖地を越え厳しい繁殖地の中でも、生殖による再生産を高めることで分布を広げて

おり、またこのことは分類学的には関係が認められないような種類でも多く認められたとしている。加えて、植物が繁殖地に対応して生活史のパターンを変えてその場所に適応するとしている。そしてこれらの種類では、生殖による生産量が全体の生産量の大部分を占めているとされる。また、植物は繁殖地の差に対して、生殖による再生産の効果をうまく調節するような機構も持っており、例えば生産された種子についてその環境下でうまく発芽する種子の割合を調節することができるかとされている。

次にアマモ再生産方法に目を向けると、多くの場所におけるアマモ群落は、原則的に多年性であり、地下茎から横に成長する栄養株によって維持されている (Phillips⁹⁵, Tomlinson¹⁰⁴)。一方他の群落では毎年種子から一年性の植物体が形成されている場合もある (Felger and McRoy¹⁵, Keddy and Patriquin⁶³, Bayer¹³, Harrison⁴⁵, 福田ら²⁰)。そしてこれら種々の場所で再生産の方法が異なるのは地球的規模での地理的な塩分と温度の変動が開花頻度と種子生産などに影響するとされる。

(1) 環境と花枝の割合

北アメリカの西部沿岸と東部沿岸での、栄養株と花枝の密度、花枝のパーセントを各々表1と2に示した (Phillipsら⁹⁷)。そして太平洋沿岸のいくつかの場所での花枝1本当たりの花穂の平均値、花穂1個当たりの種子の数、1m²当たりの種子生産数の推定平均値を表1に示した。そしてYaquina湾 (Bayer¹³)、Willapa湾とPuget海峡 (Bush岬) の1か所 (T.W. Backman (未発表データ))、加えてアラスカ (McRoy⁷⁶) での他の研究データも含めている。

これらによると、花枝の割合について2つのタイプが見られ、まず第1のタイプは1年周期の塩分変動を示す河口域において潮間帯の標本は花枝の割合が多い傾向にあることだ (表3, ③)。オレゴ

ン州のYaquina湾において潮間帯上層部は91%が花枝であるが、下層部は33%、潮下帯では17%が花枝である。ワシントン州Willapa湾の標本では、潮間帯と潮下帯の100%が花枝である。アラスカ州のIzembek湾では潮間帯36%、潮下帯は13%が花枝であった。また、この場所では潮下帯と似た繁殖地である潮だまりから多くの潮間帯標本が得られたが花枝の割合は潮下帯と同じような頻度を示している (8, 13%)。東部沿岸でも花枝数の割合が潮下帯より潮間帯の方が高い傾向がある (表2)。

河口域ではなく周年高塩分を示すような場所では上述した傾向に対する例外が見られる。Puget海峡 (Bush岬) と南東アラスカ (Holbrook湾, Kalinin湾, Douglas湾) から採集された標本は潮間帯と潮下帯における花枝の割合に差が認められなかった (表1, Phillipsら⁹⁷)。

第2のタイプは太平洋沿岸の潮下帯標本間で認められ、アマモの緯度的な分布範囲において中央部よりも縁辺部の方が花枝の割合が高いことである。まず、南限であるカリフォルニア湾では一年性のアマモしか生えていないのだが、100%が花枝である。それよりやや北のカリフォルニア州南部Carlsbad市の標本では33%が花枝である。中央部付近では、カナダとの国境付近のYaquina湾では17%、Hood運河が11%、Puget海峡 (Bush岬) では約4%が花枝だった。最後に北部の南東アラスカ、中央アラスカにおける潮下帯標本での花枝率は約5%であった。そしてアマモ分布の北限付近のベーリング海では、Norton湾のSafety湾で花枝株率は13%、最北のSeward半島Clarence港で25%であった (表3, ①, Phillipsら⁹⁷)。

(2) 花枝, 花穂, 種子の関係

太平洋沿岸において、花穂1個当たりの種子数と花枝1本当たりの花穂数を計数したが、これらの結果は潮間帯から潮下帯へかけての差も、地理的な

差も示さなかった。花枝1本当たりの平均花穂数はアラスカの南東部における1.4個/本からPuget海峡 (Bush岬) 15.1個/本の範囲であるが、平均すると6.8個/本となる。花穂1個当たりの平均種子粒数はIzembek潟における潮間帯標本の3.3粒/個から南東アラスカの潮下帯における19粒/個の範囲で、平均種子粒数は8.4粒/個であった。m²当たりの種子密度は、花枝が観察されなかった場所における0/m²から、南東アラスカの1か所における36,939/m²と非常に変動が激しかった。花枝標本間での種子密度は、潮間帯と潮下帯あるいは緯度も含めて場所による変異は認められなかった。しかし、このことは不思議に思われる。というのは、個人的な観察結果から潮下帯の花枝はいつも潮間帯の花枝よりも長く、おそらく多くの花穂と種子を生産するはずだからである。しかしそうでなかったことにより、花枝当たりの種子数はその場所におけるアマモの遺伝子によって左右されていることがうかがわれる (Phillipsら⁹⁷⁾)。

この問題点に関して、著者らも花枝採集時の観察結果からその差について長年疑問に思ってきた。花枝と花穂の個数、ひいては花枝1本当たりの種子粒数の関係については、その時々に応じてデータは採集したものの正確な検討を実施していない。そこで、今後花枝の長さとの関係も含め、岡山県下のアマモを中心に近日中に明らかにする計画である。

(3) 塩分濃度と発芽の関係

Phillipsら⁹⁷⁾ の発芽試験では、他の場所で採取した種子については処理のために必要なデータが完全でなかったため、ワシントン州のPuget海峡と東部沿岸メイン州Sullivan湾の潮間帯と潮下帯の種子の発芽率を逆正弦変換し分散分析を実施した結果、Puget海峡 (Bush岬) の潮間帯種子では、塩分、温度とも発芽に影響を及ぼさなかった。しかし同様に処理したPuget海峡 (Bush岬, Snakalum岬) と

Sullivan湾の潮下帯種子の発芽については塩分の影響が有意の差を示している。

そこで、表4の結果を中心に塩分について詳細に検討した。Puget海峡 (Bush岬, Snakalum岬) 潮下帯種子の処理間について10%の塩分中で発芽率は種々の温度 (5から15℃) 処理において31.2から70%の範囲を示したが、30%では0から6.0%の範囲であった。Sullivan湾の潮下帯種子間でも、同様の傾向が認められ、低塩分濃度5%で最高発芽率68%を示し、10%の塩分濃度では種々の温度処理で31から52%の種子が発芽した。しかし、30%の高塩分濃度では0から10.0%の種子が発芽しただけであった。

ここまでの結果をまとめて見ると、全標本の種子は5%あるいは10%以下に希釈した海水中で、発芽率が最大であった。温度区分を除外して集計すると、各処理中における平均発芽率は5%で57% (処理数2)、10%で42.5% (処理数13) であったが28から30%では単に5.2% (処理数16) であった。10%の海水中で試験したPuget海峡産の種子は、試験開始後の最初の数か月において、発芽率が最大であった (Phillipsら⁹⁷⁾)。

全て高塩分が発芽を阻止することが暗示されたので、仮説を実証するためにワシントン州の標本 (表4) を主体に低塩分への移転試験を実施した。30%塩分処理試験で発芽せずに残存した9か月後の種子を10%海水に移し発芽状態を観察した。種子は6時間10%海水に浸され、その半数は通常海水 (28%前後) に戻された。1970年5月に10%に移した後、2週間内に13%の種子が発芽した。通常海水に戻された種子はただの1個も発芽しなかった。この結果は自然状態の生態と一致する。つまり、自然界では春季における降雨の増加と陸水の流出が低塩分を引き起こす。そしてそれが引き金となり高塩分中で阻止されていた発芽が開始すると考えられるのである。一方、カリフォルニア湾のGuaymas市の潮下帯で

は28%の高塩分中でも94%が発芽し、高塩分中でも簡単に発芽することが示されている(表4)。また、McMillan⁷²⁾は、カリフォルニア湾産のアマモ種子発芽は、塩分の影響より、温度の影響の方が大きいことを見いだした(Phillipsら⁹⁷⁾)。

低塩分に反応してアマモの種子発芽が増加する事象については、多くの塩水域生育植物でも同様の発芽形態を示すことと同結果であると言えよう(Lesko⁶⁸⁾, Leskoら⁶⁹⁾, Mooringら⁸⁰⁾, Waisel¹⁰⁶⁾)。このように高塩分によって発芽が阻止されるアマモと高塩分でも簡単に発芽するアマモが存在することは、おそらくPielou⁹⁸⁾が提案した同一地域で新種が生じ始めることに近い一例であろう(Phillipsら⁹⁷⁾)。

以上の結果から塩分環境が異なる生育地に対応する2タイプの生活史型が認められることになる。これが前述した環境と花枝の割合における2タイプの要因であると推察される。

まず1番目のタイプは周期的な塩分変動を示す潮間帯の生育地だけに認められ、一年性アマモの生育が主体でその場所では高率の開花が見られる(表3, ③, 潮間帯, 一年性R型)。大西洋沿岸の温かなアマモ群落もこの事例のように思われる。Verhoevenとvan Vierssen¹⁰⁵⁾がオランダで、年平均塩分濃度が25.3%のいわば分離された汽水湖内で一年性のアマモを発見した。そして彼らは、これらのアマモはおそらく夏に花枝をつけ、栄養株は冬に完全に枯死消失し、4月に大量の種子が発芽するのであろうと述べている。KeddyとPatriquin⁶³⁾はNova Scotiaで、通常は汽水域である平らな泥場あるいは*Spartina*(葦の一種)湿地の周辺で一年性アマモを認めている。Nova Scotiaでは種子は4月に発芽する一方、未成熟の花枝が6月終わりから7月初めにかけて見られ、成熟した種子は9月初めに認められる。10月の終わりまでに、ひげ根と地下茎は退化し、植物体の多くは消失する(Keddy and Patriquin⁶³⁾)。メ

イン州ではGagnonら³⁹⁾が、Bagaduce川の洲の潮間帯において一年性アマモの生育を報告している(Phillipsら⁹⁷⁾)。

2番目のタイプは塩分変動が極めて小さい温かな沿岸の潮下帯繁殖地への反応と思われる。その場所においては一年性アマモの出現と開花の割合は非常に低く、多年性地下茎からの栄養株が、群落維持と成長を支えている(表3, ②③, 潮下帯, 多年性C型)。また、これらの場所におけるアマモ場再生試験(Phillips⁹⁵⁾)でも、多年性の地下茎の栄養株繁殖がアマモ群落の成長と維持に最も効果的であった。これはおそらく潮下帯が潮間帯よりストレスが少なくC型を示す証拠であろう。

また潮下帯のみに注目して比較すれば、前述環境と花枝の割合で述べているとおり、花枝の割合は緯度的中央部の方が縁辺部より低い傾向にある。このことは潮下帯も潮間帯に比較しストレスは少ないかもしれないが、緯度的な点で比較すれば潮下帯と言えど、緯度的縁辺部ほどストレスが高く、南部は高水温、逆に北部は低水温や氷などによる破碎、水鳥の食害などストレスが多いため、結果的に中央部がC型で、縁辺部はR型が多くなると推測できる(表3, 潮下帯)。

岡山県下の潮下帯において上部域はC型を示す2番目のタイプの生活史型であり、下部域は1番目のタイプのR型生活史型が多いと思われる(福田ら²⁰⁾)。岡山県の塩分は比較的高いが周年大きな変動は認められない(表5)。さらに潮下帯の2つの区分でも塩分環境に差は認められず、岡山県におけるタイプの差は水深による光の影響の方が大きいと思われる。

(4) 温度と発芽の関係

表4に示す発芽試験のデータが多い潮下帯で、しかも10°Cの結果について詳細な検討を実施した。それによると28から30%の高塩分(図2, ○)の範囲

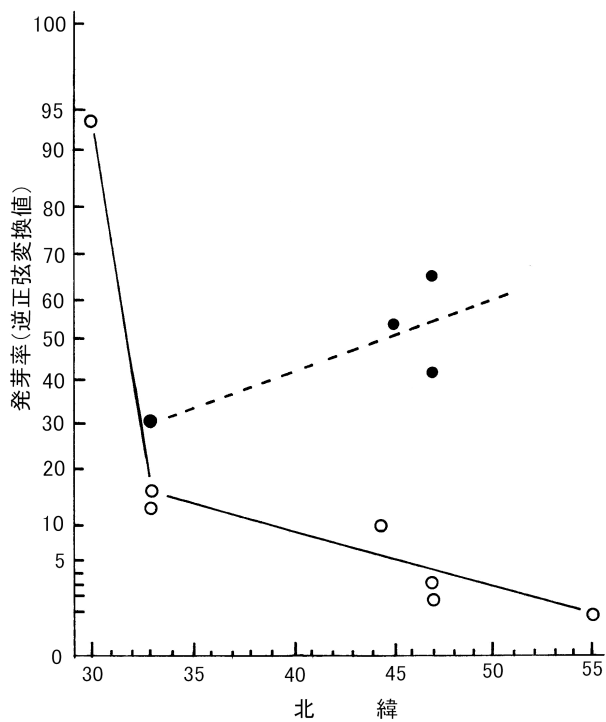


図2 発芽試験結果，種子採取北緯と発芽率の関係 (Phillipsら⁹⁷⁾ から引用。

温度：10℃，塩分：(●) 10%。(○) 28-30%。

では、低緯度の定点ほど高い発芽率（逆正弦変換値）を示す傾向が見られた。カリフォルニア湾産の種子は94%が発芽したが、カリフォルニア州Carlsbad産の種子は14%が発芽し、顕著に少なかった。北部地域の種子の発芽率について、Puget海峡とメイン州産の種子では2から10%であったが、Izembek湾産の種子では1%よりも低かった。

一方、10%の低塩分（図2，●）では、高緯度の定点ほど高い発芽率を示す傾向が見られた。水温10℃，塩分10%において、カリフォルニア州Carlsbad産の種子の発芽率は30%であった，一方，メイン州とワシントン州産の種子間での発芽率は41.6から65.5%の範囲を示した。

まとめてみると高塩分では低緯度の定点ほど高い発芽率を示し、低塩分(10%)では逆の結果となった。この点について、真に地理的傾向があるのかどうか、あるいは北よりの定点が高い傾向を示すのは試験的な誤りによるものかどうか、数少ないデータを基に

決定することはできない。また、種子の腐敗に関して、いずれの処理も塩分と水温に関係するような明白な傾向は認められなかった (Phillipsら⁹⁷⁾)。

ワシントン州Puget海峡での数年にわたる野外観察で、種子は通常4から6月の成長期の初期に発芽し、これらは前年の種子である。根拠として、当年産の種子は7月あるいはそれ以降でない成熟しないとされる（表5）(Phillipsら⁹⁷⁾)。岡山県下では12月頃から発芽が開始されPuget海峡の4から6月に比較し早期から発芽する（福田ら²⁰⁾）がこれらの種子は当年産の種子である点がPuget海峡と異なっている（表5）。岡山県はPuget海峡に比較し緯度がかなり低く、カリフォルニア州に近いことにより差が出ていると思われる。

著者らの発芽試験では水温が7℃から15℃（平均10℃）の時期に発芽が開始されることが多く、水温が高い時期に播種しても発芽しなかった。しかし、泥中深度20mmに播種し恒温室で10℃で静置した場合、33日（約1.1か月）で幼芽鞘が地表に出始め、発芽が開始することが判明した（NHK，岡山大学理学部と共同研究，未発表）。この数値を元に播種してから幼芽鞘が地表に出芽するまでの積算温度を求めると330℃となる。また、大井ら⁸⁹⁾が約10℃の自然条件下で行ったほぼ同様の発芽試験で、積算温度208.9℃を得ている。従来アマモの発芽に際して積算温度が検討された例はない。しかし、播種によるアマモ場造成などを図る場合、発芽までの積算温度は重要な指標となるとと思われるので追試などで正確な数値を求める計画である。

以上を総合的に考えると岡山県下のアマモの自然発芽を引き起こす要因としては水温の低下で、一定の温度（10℃前後）になり、その温度においてある積算温度（200から300℃）に達すると発芽すると思われる。このことは後述するカリフォルニア湾のアマモも水温が30℃以下に低下する秋に発芽することと類似する。但し、カリフォルニア湾は上述したカ

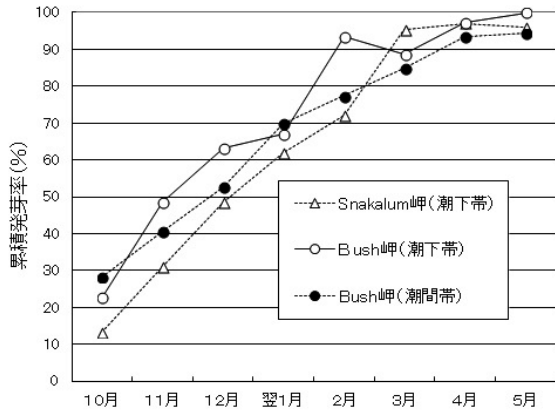


図3 10%海水で培養したアマモ種子発芽率の月ごとの累積発芽率 (Phillipsら⁹⁷⁾ から引用.

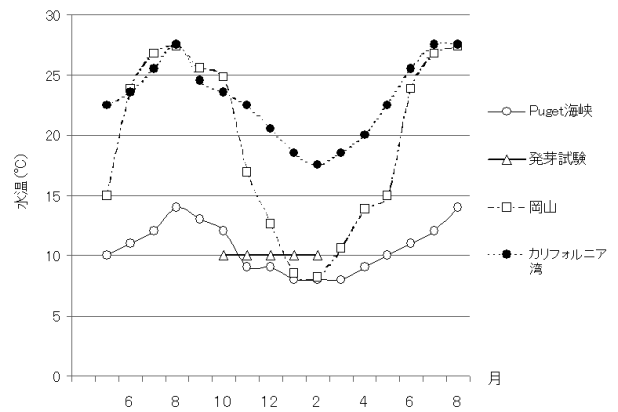


図4 各調査地における越冬, 月別水温変動.

リフォルニア州や岡山に比較してもさらに緯度が低く冬季 (12から翌3月) の水温の平均水温がかなり高い (図4)。しかし, 高温期を経て水温が低下することが発芽を引き起こす要因となる点は共通していると言えよう (図4, 表5)。

Phillipsら⁹⁷⁾ は, 試験に使ったPuget海峡産種子の発芽タイミングについて, 種子間で固有のパターンがあるかどうかを調べている。10%で発芽した種子の各々の累積百分率を時間軸を横軸として図示した (図3)。高塩分培養区では不十分な発芽データしかなかったので解析ができていない。初期において温度効果には有意差が認められなかったため, 結果は全温度を合算して求めた。データは月ごとにまとめて百分率を計算した。図3のラインの傾斜は種子の発芽率に比例している。

自然ではほとんど, あるいは全く発芽が観察されないような時期において, 育苗試験では試験開始後の最初の4か月に, 最大の発芽率を示した。続いて, 自然では種子発芽が普通となる春季において, 育苗区の大部分の種子は既に発芽してしまい発芽率は非常に減少した。この点に関して, Puget海峡では岡山, カリフォルニア湾などに比較し花枝の成長が遅れて始まり3月頃から開始される。そして7月頃最高となり8月に結実する。水温は10℃以下から15℃位まで次第に上昇するが30℃のような高温は経験し

ない。そして6月頃 (水温約10℃) から発芽が開始されるが, これは前年産の種子である (表5, 図4)。そして発芽試験は10℃で実験しており, 高水温は経験していないが, 6月頃の水温10℃に試験区を設定したため, 一斉に発芽が開始されたのではないと思われる。

その点に注目して検討すると, アマモの温度と発芽のタイミングは岡山県, 北米西部沿岸中央部とも, 10℃前後の水温が発芽を促進させる点が類似していると考えられる。しかし, 緯度が完全に異なり, また岡山県では自然状態で30℃の高水温を経験するが北米西部中央部では夏季においても15℃以上に水温は上昇しない (図4)。さらに岡山県産及びその周辺で採集した種子を使用して実施した発芽試験では, 種子は25から30℃の高温期に採集された後, 約5℃の冷蔵庫内で2から3か月間保存されており複雑な温度変化を経験している。もちろん自然状態での種子は冷蔵庫内におけるような低温は経験しているわけではない。

従って個々の調査地の結果について詳細に, 塩分も考慮して温度と発芽のタイミングについて関係性を検討してみる必要がある。しかし, いずれにしても温度に限って言えば10℃前後の水温がアマモ種子発芽に関して重要な意味を持つことは類推できる。

5. 総合的検討とまとめ

(1) 植物の生活史の3パターン

植物は一般的に、制限されたエネルギー収支を生殖による再生産と植物体保持との間に適当に配分する。地球上の植物における生殖による再生産に関する多彩な研究によると、ストレスが連続的に起こるような生育地において成長している関連の種類間では、環境的に不安定な生育地における植物ほど生殖による再生産に大きな努力を払っていることが示されている。GadgilとSolbrig³⁸⁾は、ストレスが連続する場所に沿って生育する群落の大きさを決定する最も重要な要因が、密度とは無関係に枯死する量の度合いであると主張した。彼らは、密度とは無関係に多くの量が枯死しているタンポポ (*Taraxacum officinale* L.) 群落の間では、より多くの生産量を生殖による再生産に回し、それほどストレスがない場所における群落より多数の種子を生産していることを見いだした。同様な実験結果は多くの他の地球上の植物の間で見いだされてきた (Ogden⁸⁸⁾, McNaughton⁷³⁾, Lawら⁶⁷⁾。

海産被子植物種の再生産努力についても、同様な傾向が存在するように思われる。Harrison⁴⁴⁾は2つの海草、すなわち潮間帯の中位から上位部分に生育する *Zostera americana* は潮間帯下位か潮下帯のようなより安定的な生育地に繁殖する *Zostera marina* よりも生物生産量における生殖株の占める割合が多いことを見いだした。しかしながら彼の結果は、アマモ (*Zostera marina*) の一年性型が生育していない研究場所を選択していることに問題が残される (表3, ⑦)。

また、Grime⁴¹⁾は、植物の生活史が基本的な3型に分類できることを示唆した (表3, ⑧-⑩)。C型(競争型)植物は安定的な生育地にある資源を最大限に利用して生産する高い競争能力を持っている。S型(ストレス型)植物は長命で成長が遅く、恒常的に

生産性が低い生育地に順応している。R型(荒地型)植物は物理的にストレスが多い生育地に適応しており、短命で高い種子生産性を示している。上述した生活史分類は、ストレス耐性への生活史適応を、独特な植物の戦略として認めているr-及びK-分類 (MacArthur⁷⁰⁾) の理論とは異なっている。ここではGrime⁴¹⁾の3分類を基に北アメリカ西部沿岸域及び瀬戸内海域(特に岡山県)のアマモ生活史型を以下にまとめる。

(2) 北アメリカ西部沿岸域におけるアマモ生活史型

どんな植物体も生き残ることができない盛夏の高温を示し、アマモ生育域南限であるカリフォルニア湾では、毎年、全てのアマモが開花し次年は新群落となる。これらのアマモ群落は、R型植物の多くの特徴を持っており、その生活史は荒地型(一年性)として特徴づけられる。

温かな環境で代表される、アマモ生育域の緯度的中央部においては2タイプの生活史戦略が明らかに認められる。まず、潮下帯域では物理的にも生物的にも比較的ストレスが少ないので多年性の植物体が繁殖し、群落の維持と拡張は、地下茎の無性的成長を通して行われる。これらの群落は、明確にC型(表3, ②③④)の多くの特徴を持っている。次に潮間帯の生育地は潮汐や1年を通しての周期性によって環境が大幅に変動する。つまり潮間帯のアマモは湿度、温度、及び塩分などの点で潮下帯のアマモに比較し、より幅広い変動にさらされる。さらに水鳥による食害に加え、波によるストレスや浸食も問題となる。そのため開花の発生は潮下帯域より高くR型(表3, ②)を示し、低塩分が種子発芽を促し生殖による再生産を有効に利用している。

緯度的分布北限のベーリング海では大部分の場所で植物体が潮下帯に生育している。そして生殖による再生産の占める割合は物理的なストレスに呼応して増大している。また、潮間帯のアマモは、競争的

荒地型（一年性含多年性RC型）として特徴づけられる生活史型を示している（Phillipsら⁹⁷⁾）。

参考として、ヨーロッパでは、Jacobs⁵⁹⁾がアマモについて「1. 競争型（多年性），2. 競争的荒地型（一年性）」の2つの生活史型を報告した。

(3) 瀬戸内海域（特に岡山県）におけるアマモの生活史型

岡山県瀬戸内市牛窓町のアマモ場において、潮汐基準面（DL）+16から-84cm（潮間帯最下部域から潮下帯上部域）では、周年濃密なアマモの分布が認められる（表3，⑥，潮間帯最下部から潮下帯上部域C型）福田ら²⁰⁾。そして，-84から-174cm（潮下帯上部域から潮下帯下部域）では一年性のアマモが季節的消長を繰り返すことが観察され，これらのアマモは毎年完全に実生から成長したものである（表3，⑥，潮下帯下部域R型）福田ら²⁰⁾。そして，潮下帯下部以深ではアマモの生育は全く認められない。

Phillipsら⁹⁷⁾は緯度的分布の中央域（表3，②③）では2タイプの生活史型を示すとしており，潮間帯，潮下帯はC型（一部R型）を示すとしている。これによれば岡山県の結果とはC型，R型を示す潮汐帯域が異なっていることになる。

しかし，これらの現象は基本的に同一の要因が関係していると思われる。つまり，植物の生活史の3パターンに示される，ストレスの多い場所のアマモは一年性の生活史を示し生殖株で繁殖（表3，⑩，R型），温和な環境の場合は多年性の生活史で栄養株による繁殖（表3，⑧，C型）が具現化した結果であろう。すなわち，アメリカ西海岸におけるアマモの分布中央域では，潮間帯は葉体の干出や光が強すぎるなどのストレスが多く一部はR型（表3，③）を示し，潮下帯はこれらが軽減されるためC型（表3，②③）を示しているであろう。岡山県沿岸では，潮間帯の一部（最下部域）から潮下

帯の上部域（+16から-84cm）が快適な環境でC型繁殖域にあたる。一方，潮下帯の下部域（-84から-174cm）はストレスが多くR型繁殖地になり，おそらくその要因は水質などの関係で光条件が悪くそれがストレスとなっているのであろう。さらに深部（-174cm以深）では必要な光条件が得られず，アマモは全く生育していない。また，岡山県沿岸の潮間帯では上，中部域は干出や光のストレスが強すぎるためR型も含めアマモは全く生育できず，最下部のわずかの範囲（+16から0cm）しかC型繁殖を示さないであろう。

Harrisonら⁴³⁾はNova Scotia半島（カナダ）で福田ら²⁰⁾と類似した調査を実施しており，アマモは短葉型と長葉型に分かれて別々に分布するとしている。その中で福田ら²⁰⁾が調査したアマモは長葉型に属するが，これは水深5から10mに濃密分布するとしており，福田ら²⁰⁾の結果とはアマモの分布水深範囲がかなり異なる。また，分布水深範囲に関してOstenfeld⁹⁴⁾はデンマークにおいて11mまで，新崎⁶⁾は三河湾で3から10m，Nienhuisらはオランダで7.5m⁸⁶⁾，4.0m⁸⁷⁾まで，Jacobs⁵⁷⁾はフランスで2から5.5mがアマモ生育の適水深であると報告している。多くの研究者，あるいは観察地点で結果は大きく異なっており，福田ら²⁰⁾で得られた水深範囲は岡山県牛窓水域における，1979から'80年当時の透明度，栄養塩類などに限定されるものであろう。

また，静岡県¹⁰³⁾，今尾ら⁵⁶⁾は，浜名湖でアマモを「春もく（主に水深2から3mに分布）」と「大べら（水深1.5m）」に分けており，「春もく」は実生の一年性のもので環境の悪い水域で，越年せず，「大べら」は多年生で環境のよい湖南部に多いとし，特に塩分と水温が関係するとしている。浜名湖と岡山県牛窓水域ではかなり環境も異なり，単に水深に規定されているとは思われないが，福田ら²⁰⁾の結果と現象面は類似しており，これもR型，C型の表現形の一部であろうと推察され，興味深い。

引用文献

- 1) Abrahamson, W. G., 1975a. Reproductive strategies in dewberries. *Ecology*, 56: 721-726
- 2) Abrahamson, W. G., 1975b. Reproduction of *Rubus hispidus* L. in different habitats. *Am. Midl. Nat.*, 93: 471-478
- 3) Abrahamson, W. G. and Gadgil, M. D., 1973. Growth form and reproductive effort in goldenrods (*Solidago*, Compositae). *Am. Nat.*, 107: 651-661
- 4) Addy, C. E., 1947a: Eel grass planting guide. *Md. Conserv.*, 24, 16-17
- 5) Addy, C. E., 1947b: Germination of eelgrass seed. *J. Wildl. Manag.*, 11, 279
- 6) 新崎盛敏, 1950: アマモ, コアマモの生態 (I). *日本水産学会誌*, 15 (10), 567-572
- 7) 新崎盛敏, 1951: アマモ, コアマモの生態 (II). *日本水産学会誌*, 16 (2), 70-76
- 8) 東幹夫・原田徳三, 1968: 魚類生産における藻場の意義 (I) 藻場における動物相の消長について. 昭和42年度指定調査研究「漁場改良造成」研究報告書, 岡山県水産試験場, 29pp.
- 9) 東幹夫・原田徳三, 1969: 魚類生産における藻場の意義 (II) 藻場における動物相の消長について (つづき). 昭和43年度指定調査研究「漁場改良造成」研究報告書, 岡山県水産試験場, 22pp.
- 10) 東幹夫, 1981: 稚魚育成場としてのアマモの役割. *日本水産学会編, 水産学シリーズ38. 藻場・海中林* (恒星社厚生閣), 34-56
- 11) 東幹夫, 1982: アマモ場の消長と漁業生産. *漁場環境調査検討事業藻場特別部会昭和56年度報告* (日本水産資源保護協会), 106-149
- 12) Backman, T. W. and Barilotti, D. C., 1976. Irradiance reduction: effects on standing crops of the eelgrass *Zostera marina* in a coastal lagoon. *Mar. Biol.*, 34: 33-40
- 13) Bayer, R. D., 1979. Intertidal zonation of *Zostera marina* in the Yaquina Estuary, Oregon. *Syesis*, 12: 147-154
- 14) De Cock, A. W. A. M., 1981. Development of the flowering shoot of *Zostera marina* L. under controlled conditions in comparison to the development in two different natural habitats in The Netherlands. *Aquat. Bot.*, 10: 99-113
- 15) Felger, R. S. and McRoy, C. P., 1975. Seagrasses as potential food plants. In: G. F. Sommers (Editor), *Seedbearing Halophytes as Food Plants*. Proc. Univ. Delaware, June 1974. Univ. Delaware, Newark, DE, 62-68
- 16) 福田富男・松村眞作・安家重材・篠原基之・寺嶋朴, 1976: 保護水面内に設置した網魚礁および投石等の効果 - II (1975). *岡山水試事報*, 昭和50年度, 149-176
- 17) 福田富男・松村眞作・安家重材・篠原基之・寺嶋朴, 1978: 保護水面内に設置した網魚礁および投石等の効果 - IV (1977). *岡山水試事報*, 昭和52年度, 40-61
- 18) 福田富男・唐川純一・安家重材・寺嶋朴, 1979: 保護水面内に設置した網魚礁および投石等の効果 - V (1978). *岡山水試事報*, 昭和53年度, 54-96
- 19) 福田富男・唐川純一, 1980a: 保護水面内に設置した網魚礁および投石等の効果 - VI (1979). *岡山水試事報*, 昭和54年度, 110-140
- 20) 福田富男・安家重材, 1980b: 天然モ場におけるアマモの分布と消長. *岡山水試事報*, 昭和54年度, 147-152
- 21) 福田富男・安家重材, 1981: アマモ種子の保存方法, 処理等が発芽におよぼす影響について. *栽培技研*, 10 (2), 7-13
- 22) 福田富男・土屋豊・寺嶋朴, 1983a: アマモ場における種子の分布と成体の生育状態との関連 - 微小な範囲における検討 -. *岡山水試事報*, 昭和58年度, 27-35

- 23) 福田富男・土屋豊・寺嶋朴, 1983b: アマモ場造成実用化試験 実生の生育状況について. 南西海区ブロック会議藻類研究会誌, 昭和58年度, 27-35
- 24) 福田富男・安家重材・土屋豊・寺嶋朴, 1984a: アマモ場造成に関する研究 - I 種子の採集及び保存法について. 栽培技研, 13, 77-82
- 25) 福田富男・勝谷邦夫・寺嶋朴, 1984b: アマモ場造成に関する研究 - II 播種と敷砂の効果について. 岡山水試事報, 昭和58年度, 50-56
- 26) 福田富男・寺嶋朴, 1986: アマモ場造成に関する研究 - III アマモの生長及び敷砂の変化について. 栽培技研, 15, 101-114
- 27) Fukuda, T. and Tsuchiya, Y., 1987a: Development of the techniques for marine macrophyte (*Zostera marina*) bed creation-IV Relation between shoot and seed distributions of eelgrass bed. Nippon Suisan Gakkaishi, 53, 1755-1758
- 28) 福田富男, 1987b: アマモ場造成に関する研究 - V 天然におけるアマモの生育状況と環境条件. 岡山水試報, 2, 21-26
- 29) 福田富男, 1987c: アマモ場造成に関する研究 - VII アマモ種子の播種深度. 岡山水試報, 2, 32-34
- 30) 福田富男, 1987d: アマモ場造成に関する研究 - VIII 播種によるアマモ場造成手法. 岡山水試報, 2, 35-37
- 31) 福田富男・佐藤二郎, 1987e: 日生町におけるアマモ場造成. 岡山水試報, 2, 195-200
- 32) 福田富男・植木範行, 1996: アマモ種子の埋没深度と発芽の関係. 岡山水試報, 11, 1-6
- 33) 福田富男・香田康年, 2010: 走査型電子顕微鏡観察によるアマモ種子発芽時の外部形態について. 吉備国際大学短期大学部研究紀要, 39, 27-36
- 34) 福田富男・香田康年, 2014a: 種子による人工アマモ (*Zostera marina*) 場造成の可能性について. 吉備国際大学研究紀要 (医療・自然科学系), 24, 1-13
- 35) 福田富男・香田康年・坂本竜哉, 2014b: 環境保全を考慮したアマモ (*Zostera marina*) 場造成研究 - I アマモ種子の播種深度と子葉の成長開始について. 吉備国際大学保険福祉研究所研究紀要, 15, 7-12
- 36) 福田富男・香田康年・坂本竜哉, 2014c: 環境保全を考慮したアマモ (*Zostera marina*) 場造成研究 - II アマモ種子発芽における幼芽鞘の機能 - 底泥表面認知要因について -. 吉備国際大学保険福祉研究所研究紀要, 15, 13-19
- 37) 布施慎一郎, 1962: アマモ場における動物群集. 生理生態, 11 (1), 1-22
- 38) Gadgil, M. D. and Solbrig, O. T., 1972. The concept of r- and K-selection: evidence from wild flowers and some theoretical considerations. Am. Nat., 106: 14-31
- 39) Gagnon, P. S., Vadas, R. L., Burdick, D. B. and May, B. P., 1980. Genetic identity of annual and perennial forms of *Zostera marina* L. Aquat. Bot., 8: 157-162
- 40) Gaines, M. S., Vogt, K. J., Hamrick, J. L. and Caldwell, J., 1974. Reproductive strategies and growth patterns in sunflowers (*Helianthus*). Am. Nat., 108: 889-894
- 41) Grime, J.P., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. Am. Nat., 111 : 1169-1194
- 42) Harper, J. L. and Ogden, J., 1970. The reproductive capacity of higher plants. I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L. J. Ecol., 58: 681-698
- 43) Harrison, P. G. and Mann, K. H., 1975: Chemical changes during the seasonal cycle of growth and decay in eelgrass (*Zostera marina*) on the Atlantic Coast of Canada. J. Fish. Res. Board. Can., 32 (5), 615-621
- 44) Harrison, P. G., 1979. Reproductive strategies in intertidal populations of two co-occurring seagrasses. Can. J. Bot., 57: 2635-2638
- 45) Harrison, P. G., 1982. Spatial and temporal patterns in abundance of two intertidal seagrasses, *Zostera*

- americana* den Hartog and *Zostera marina* L. Aquat. Bot., 12: 305-320
- 46) 畑中正吉・飯塚景記, 1962: モ場の魚の群集生態学的研究 - I. 優占種をとりまく魚類の栄養生態的地位. 日本水産学会誌, 28 (1), 5-16
 - 47) 幡手格一・上城義信・小川和敏・国武和人, 1974: アマモの増殖に関する研究 - I. 種子の採取とその発芽および生長について. 栽培技研, 3 (1), 123-131
 - 48) 幡手格一・小川和敏・国武和人, 1975a: アマモの増殖に関する研究 - II. 種子の大量採取と野外での播種について. 栽培技研, 4 (1), 7-13
 - 49) 幡手格一・上城義信・小川和敏・国武和人, 1975b: アマモの増殖に関する研究 - III. 播種によるアマモ場造成について. 栽培技研, 4 (2), 21-26
 - 50) 幡手格一・上城義信・小川和敏・国武和人, 1976: アマモの増殖に関する研究 - IV. 播種と地下茎の移植による藻場造成について. 栽培技研, 5 (2), 17-22
 - 51) 幡手格一, 1981: アマモ場. 日本水産学会編, 水産学シリーズ38, モ場・海中林 (恒星社厚生閣), 93-115
 - 52) 服部洋年・松村眞作・福田富男・篠原基之・東幹夫, 1972: 牛窓地先における3つのアマモ場の動物相の比較. 岡山水試事報, 昭和46年度, 223-257
 - 53) Hickman, J. C., 1975. Environmental unpredictability and plastic energy allocation strategies in the annual *Polygonum cascadenae* (Polygonaceae). J. Ecol., 63: 689-701
 - 54) 広島県, 1978: 保護水面管理事業調査報告書. (昭和53年度), 36pp.
 - 55) Holler, L. C. and Abrahamson, W. G., 1977. Seed and vegetative reproduction in relation to density in *Fragaria virginiana* (Rosaceae). Am. J. Bot., 64: 1003-1007
 - 56) 今尾和正・伏見浩, 1985: 浜名湖におけるアマモ (*Zostera marina* L.) の生態, 特に一年性アマモの成立要因. 藻類, 33, 320-327
 - 57) Jacobs, R. P. W. M., 1979: Distribution and aspects of the production and biomass of eelgrass, *Zostera marina* L., at Roscoff. France. Aquat. Bot., 7, 151-172
 - 58) Jacobs, R. P. W. M. and Pierson, E. S., 1981. Phenology of reproductive shoots of eelgrass, *Zostera marina* L., at Roscoff.
 - 59) Jacobs, R. P. W. M., 1982. Reproductive strategies of two seagrass species (*Zostera marina* L. and *Zostera noltii* Hornem.) along west European coasts. In: J. J. Symoens, S. S. Hooper and P. Compere (Editors), Studies on Aquatic Vascular Plants. R. Bot. Soc. Belgium, Brussels, 150-155
 - 60) 片山勝介・篠原基之・石田公行・野上安久・小野秀次郎・土屋豊・鎌木昭久, 1979: 岡山県沿岸海域の藻場調査 - 藻場の分布について - . 沿岸海域藻場調査瀬戸内海関係海域藻場分布調査報告 - 藻場の分布 -, 南西海区水産研究所, 77-101
 - 61) Kawano, S. and Nagai, Y., 1975. The productive and reproductive biology of flowering plants. I. Life history strategies of three *Allium* species in Japan. Bot. Mag., 88: 281-318
 - 62) 川崎保夫・飯塚貞二・後藤弘・寺脇利信・渡辺康憲・菊池弘太郎, 1988: アマモ場造成法に関する研究. 電力中央研究所報告, 総合報告U14, 231pp.
 - 63) Keddy, J. and Patriquin, D. G., 1978. An annual form of eelgrass in Nova Scotia. Aquat. Bot., 5: 163-170
 - 64) Keller, M. and Harris, S. W., 1966. The growth of eelgrass in relation to tidal depth. J. Wildl. Manage., 30: 280-285
 - 65) 倉敷市大島地先アマモ場環境・調査委員会, 1994: 倉敷市大島地先アマモ場環境調査学術報告書. 83pp.
 - 66) 菊池泰二, 1982: アマモ場の魚類群集・動物にとっての藻場の機能. 漁場環境調査検討事業藻場特別部会 昭和56年度報告 (日本水産資源保護協会), 49-105
 - 67) Law, R., Bradshaw, A. D. and Putwain, P. D., 1977. Life history variation in *Poa annua*. Evolution, 31: 233-246

- 68) Lesko, G. L., 1968. Some ecological aspects of coral atoll beach colonization by *Messerschmidia* and *Scaevola*. Ph. D. Diss., Univ. Washington, Seattle, WA, 210pp.
- 69) Lesko, G. L. and Walker, R. B., 1968. Effect of seawater on seed germination in two Pacific atoll beach species. *Ecology*, 50: 730-734
- 70) MacArthur, R. H., 1962. Some generalized theorems of natural selection. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.A.*, 48: 1893-1897
- 71) 前川兼佑, 1961: 瀬戸内海, 特に山口県沿岸における漁業の調整管理と資源培養に関する研究. 山口県内海水産試験場調査研究業績, 11 (1), 483pp.
- 72) McMillan, C., 1983. Seed germination for an annual form of *Z. marina* from the Sea of Cortez, Mexico. *Aquat. Bot.*, 16: 105-110
- 73) McNaughton, S. J., 1975. R- and K-selection in *Typha*. *Am. Nat.*, 109: 251-261
- 74) McRoy, C. P., 1968. The distribution and biogeography of *Zostera marina* (eelgrass) in Alaska. *Pac. Sci.*, 22: 507-513
- 75) McRoy, C. P., 1969. Eelgrass under Arctic winter ice. *Nature*, 224: 818-819
- 76) McRoy, C. P., 1970a. Standing stocks and other features of eelgrass (*Zostera marina*) populations on the coast of Alaska. *J. Fish. Res. Board Canada*, 27: 1811-1821
- 77) McRoy, C. P., 1970b. On the biology of eelgrass in Alaska. Ph. D. Diss., Univ. Alaska, Fairbanks AK, 156pp.
- 78) Miki, S. 1933: on the sea-grasses in Japan (I) *Zostera* and *Phyllospadix*, with special reference to morphological and ecological characters. *Bot. Mag. Tokyo* 47, 842-862
- 79) Moody, h., 1978. Habitat, population and leaf characteristics of *Zostera marina* L. on Robert's Bank, British Columbia. M. S. Thesis, Univ. British Columbia, Vancouver, 104pp.
- 80) Mooring, M. T., Cooper, A. W. and Seneca, E. D., 1971. Seed germination response and evidence for height ecophenes in *Spartina alterniflora* from North Carolina. *Am. J. Bot.* 58: 48-55
- 81) Mukai, H., Aioi, K. and Ishida, Y., 1980: Distribution and biomass of eelgrass (*Zostera marina* L.) and other seagrasses in Odawa bay, central Japan. *Aquat. Bot.*, 8, 337-342
- 82) 向井宏, 1982: アマモ (*Zostera marina* L.) の生態と生理. 漁場環境調査検討事業藻場特別部会昭和56年度報告 (日本水産資源保護協会), 1-48
- 83) 内海区水産研究所資源部, 1967: 瀬戸内海域における藻場の現状. 内海区水産研究所刊行物C輯, 5, 21-38
- 84) 南西海区水産研究所, 1974a: 瀬戸内海の藻場 - 昭和46年の現状 -. 39pp.
- 85) 南西海区水産研究所, 1974b: 沿岸海域藻場調査瀬戸内海関係海域藻場分布調査報告 - 藻場の分布 -. 419pp.
- 86) Nienhuis, P. H., and de Bree, B. H. H., 1977: Production and ecology of eelgrass (*Zostera marina* L.) in the Grevelingen estuary, The Netherlands, before and after the closure. *Hydrobiologia*, 52, 55-66
- 87) Nienhuis, P. H. and de Bree, B. H. H., 1980: Production and growth dynamics of eelgrass (*Zostera marina*) in brackish lake (The Netherlands). *Neth. J. Sea Res.*, 14, 102-118
- 88) Ogden, J., 1974. The reproductive strategy of higher plants. II. The reproductive strategy of *Tussilago farfara* L. *J. Ecol.*, 62: 291-324
- 89) 大井夢美・竹内紗那・杉田理紗・二貝泉音・西山茉優・土井啓明・福田富男, 2017: アマモ場造成に関する諸問題の解明 - アマモ種子初期発芽機構の解明 -. 平成29年度日本水産学会中国・四国支部大会
- 90) 大島泰雄, 1954: 藻場と稚魚の繁殖保護について. 水産学の概観 (日本学術振興会), 128-181
- 91) 大島泰雄, 1972: 瀬戸内海における藻場の消滅あるいは衰退の現状について. さいばい, No.4, 4-7
- 92) 岡山県水産試験場, 1924: 藻場魚類生育状況調査報告. 岡山県水産試験場報告, 大正11年度, 34pp.
- 93) 岡山県水産試験場, 1978: 昭和52年度大規模増殖場開発事業調査報告書 (児島地先のクロダイ). 101pp.

- 94) Ostenfeld, C. H., 1908: On the ecology and distribution of the grass wrack (*Zostera marina*) in Danish waters. Rep. Dan. Biol. Stn., 16, 1-62
- 95) Phillips, R. C., 1972. Ecological life history of *Zostera marina* L. (eelgrass) in Puget Sound Washington. Ph. D. Diss.. Univ. Washington, Seattle, WA, 154pp.
- 96) Phillips, R. C., 1980: Transplanting methods. Handbook of seagrass biology, An ecosystem perspective. Garland STPM Press Lond., 41-56
- 97) Phillips, R. C., Grant, W. S. and McRoy, C. P., 1983. Reproductive strategies of eelgrass (*Zostera marina* L. Aquat. Bot., 16, 1-20
- 98) Pielou, E. C., 1978. Latitudinal overlap of seaweed species: evidence for quasi-sympatric speciation. J. Biogeog., 5: 227-238
- 99) Pitelka. L. F., 1977. Energy allocation in annual and perennial lupins (*Lupinus*: Leguminosae). Ecology, 58: 1055-1065
- 100) Primack, R. B., 1979. Reproductive effort in annual and perennial species of *Plantago* (Plantaginaceae). Am. Nat., 114: 51-62
- 101) Robinson, M. K., 1973. The Atlas of Monthly Mean Sea Surface and Subsurface Temperatures in the Gulf of Clifornia, Mexico. Mem. 5, San Diego Soc. Nat. Hist., 19pp.
- 102) Setchell, W. A., 1929. Morphological and phenological notes on *Zostera marina* L. Univ. Calif. Publ. Bot., 14: 389-452
- 103) 静岡県, 1978 : 保護水面管理事業調査報告書 (昭和53年度) 浜名湖・藻場. 21pp.
- 104) Tomlinson, P. B., 1974. Vegetative morphology and meristem dependence- the foundation of productivity in seagrasses. Aquat. Bot., 4: 107-130
- 105) Verhoeven, J. T. A. and van Vierssen, W., 1978. Distribution and structure of communities dominated by *Ruppia*, *Zostera* and *Potamogeton* species in the inland waters of 'De Bol', Texel, The Netherlands. Estuarine Coastal Mar. Sci., 6: 417-428
- 106) Waisel, Y., 1972. Biology of Halophytes, Academic Press, New York, 395pp.
- 107) 安家重材・福田富男, 1980 : 鹿忍湾周辺におけるアマモ種子の採集. 岡山水試事報, 昭和54年度, 141-146
- 108) 安家重材・福田富男, 1981 : 陸上水槽におけるアマモ実生育苗法について. 栽培技研, 10 (2), 1-5