

## 森里海連環学入門－森里海のつながりをひもとく

### 2. 海の生き物を育む栄養

里海生態保全学分野 山下 洋

森里海連環学入門 (1)はじめに では、基本的な理念とその始まりを紹介しました。次に、森川里海のつながりを、海から見ていきたいと思えます。

森から海までの生態系では、多くの物質（物質には、水に溶けている化学物質や土砂、ゴミ、生き物まで、あらゆるものが含まれます）は、陸から河川や地下水などで海に運ばれます。このような物質の移動や輸送を物質循環と呼びます。サケのように海から川へ移動して死ぬ生き物では、物質は海から川や陸へ移動します。また、海水が蒸発して陸に運ばれ雨として降ると、これは海から陸への物質の移動となります。しかし、多くの場合、海は物質循環の下流に位置していません。そこで、陸から海に運ばれる物質をめぐる森川里海の連環と分断について考えていきます。

陸から海へ移動する物質として(1)川の水（河川水）、(2)栄養分（栄養塩）、(3)有機物、(4)無機粒子、(5)農薬などの有害物質、などがあります。また、(6)生き物、も有機物ですが、(3)は動植物の死がいやそれらが分解される途中の物質をさしており、自分で移動できる(6)は分けて考えたいと思えます。人間活動によってこれらの物質や生き物に何が起こり、それが環境と生態系にどのような影響を与えるのかについて検討します。まず、陸から海に運ばれ沿岸生物の成長と増殖を支える栄養分とそれを輸送する河川水に着目します。

#### 1. 河口・沿岸域の重要性

最初に、森川里海の流れの最下流にある、河口・沿岸域の機能について考えてみます。河口・沿岸域は栄養が豊かで生物生産力が高く、多くの魚介類が生息場、産卵場、稚魚期の成育場として利用しています。また、水産的に重要なサケ、ニホンウナギ、スズキ、アユなどは、生活史の中で川と海の間を行き来するので（通し回遊と呼ばれます）、通し回遊の要所となる河口域には健全な環

境が求められます。さらにこの水域は干潟や藻場に恵まれ、水や海底の泥などを浄化する高い能力を有します。このような環境浄化、食料生産など、人類に対する自然の恵みを生態系サービスといいます。生態系サービスをお金に換算してその経済的価値を初めて推定した Costanza ら (1997) の論文では、沿岸の藻場、エスチュアリー (河口域)、干潟が人類にとって最も価値の高い生態系とされています (図 1)。ところが、わが国では第 2 次世界大戦終戦後の復興期以降長らく経済成長を優先してきたため、埋め立てや護岸によって多くの浅い海 (浅海域) を失ってしまいました。単純に考えても、埋め立てられた面積分の環境浄化能力と魚介類 (魚や貝、エビ・カニ、タコ・イカなどの水産無脊椎動物) の生産力を失ったとすることができます。また、埋め立て地の多くで行われている垂直のコンクリート護岸は、まわりの水圏環境に大きな悪影響を与え、赤潮や貧酸素の原因となります。生物が棲めない沿岸の貧酸素域はデッドゾーンとよばれ、デッドゾーンは今も世界中で拡大を続けています。環境保全と生物生産に重要な役割を持つ河口・沿岸域を劣化させているのは、埋め立てだけではありません。陸上における私たち人間の活動が、沿岸域の環境と生態系に大きなインパクトを与えています。私たちの研究チームは、河口・沿岸域のコンクリート護岸が、絶滅危惧種の生息に悪影響を及ぼしていることを、環境 DNA メタバーコーディングという手法を利用して科学的に立証いたしました (Kume et al. 2021)。

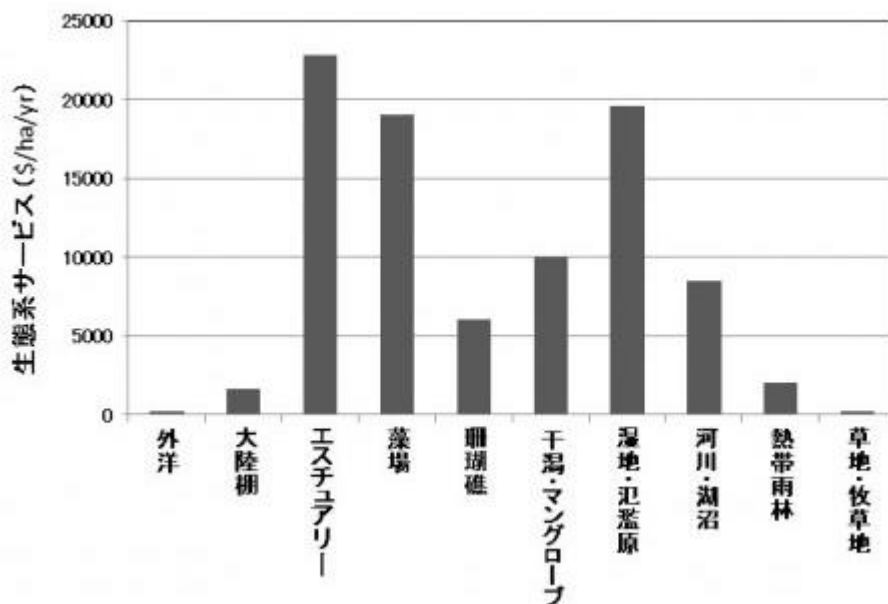


図1. 生態系サービスの価値。

Costanza et al. (1997)をもとにKasai(2014)が作図したものを改変

## 2. 海に流れ出る河川水の役割

陸水利用の研究分野では、貴重な淡水が海に流出することは資源の無駄であり、できるだけ堰やダムに河川水をためて利用すべきである、という意見があるそうです。しかし、海から見るとこれは明らかな誤りです。豊かな河川水の海への流入は河口・沿岸域の環境と生態系の生命線です。河川水量の減少によって水圏（海）の環境と生態系が激変した例は、ナイル川（地中海）やアララ海などでも知られています。

現代社会では、水は人の生活や経済活動にとって欠くことのできない天然資源です。河川水はダムや堰で止められ、利水（発電、農・工業用水、上水など）や治水（洪水の防止）のために管理・利用されます。そのため、海に到達する河川流量は著しく減少します。また、季節的な流量変化の特徴がなくなり、低位に平準化される傾向にあります。河川流量が減ると何が起こるのでしょうか。戦後の高度経済成長期以前には、河川水の海への流入には明瞭な四季の変化がありました。おそらく河口・沿岸域の生物は、長い年月をかけて流量の季節変化に適応した生活史を発達させ、生き延びてきたことが考えられます。ところ

が、流量が低下すると、例えば冬に雨量の少ない瀬戸内海では栄養塩の減少により藻類が十分に成長できないとされています。流量の低下により、アユ稚魚が海から河川に遡上しにくくなることも危惧されています。また、流量の平準化が、有害な赤潮を引き起こす鞭毛藻類にとって有利な条件であることもわかってきました。

河川流量は、河口・沿岸域の物理環境にも大きな影響を与えます。河川水は海水よりも密度が低いので、海に流れ込むと表層を沖方向へ流れ出ます。表層の沖向きの流れは沖の底層水を岸向きに動かす駆動力となり、河口の沖合には表層－沖向き、下層－岸向きの循環流が生じます。これをエスチュアリー循環とよびます（図 2）。エスチュアリー循環は、植物プランクトンや海藻などの水生植物の増殖と成長を支えている栄養塩の供給において、きわめて重要な役割を果たしていますが、栄養塩については後述します。エスチュアリー循環は、栄養塩だけでなく酸素の供給においても大切です。水中に暮らす生き物にとって不可欠な酸素は空気から表層水に溶解込み、それが海水の鉛直混合（上下方向の移動）により海底まで運ばれます。そのため、河川流量が減少してエスチュアリー循環が弱まると酸素が輸送されず、底層で貧酸素水塊が発生しやすくなります。

すでに貧酸素化が深刻な三河湾に流入する豊川に、新たなダム（設楽ダム）の建設が進められています。日本海洋学会海洋環境問題委員会（2008）は、ダム建設が豊川の水量をさらに減らし、三河湾の環境を悪化させることを懸念して、学会誌にダム建設反対の意見を掲載し、地元では未だに根強い反対運動が続いています。

地上に降った雨は、蒸発と植物による蒸散によって大気へ放出されます。森林は緑のダムとよばれ、宇野木（2015）によると、降水量に対する蒸発散量の割合は森林 54%、草原 68%、耕地 66%であり、水の表土への浸透能（mm/時間）は広葉樹林 272、針葉樹林 211、自然草地 143、人工草地 107、畑 89、歩道 13 とされており、森林の保水能力の高さがわかります。森林は、高い保水能力を通して大雨や渇水の影響を緩やかにし、河川流量の維持と洪水などの極端な

流量変化を調整する役割を果たしていると考えられます。

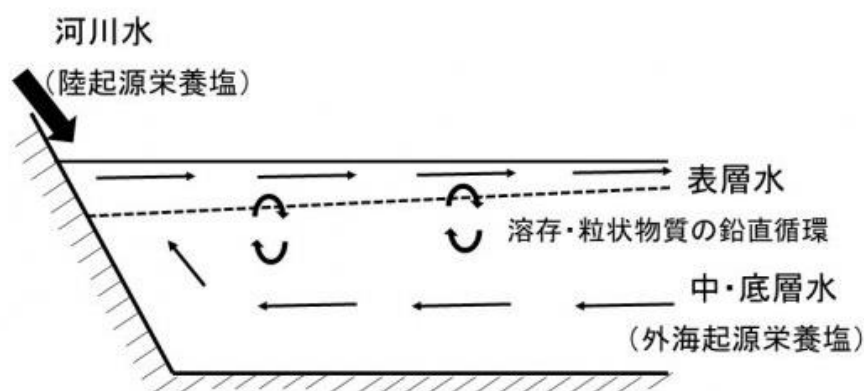


図 2. エスチュアリー循環

### 3. 森の豊かな栄養が豊かな海を育む？

「森の豊かな栄養が豊かな海を育む」という表現をよく耳にします。水圏の生物生産を支える一次生産（基礎生産）は、植物プランクトン、底生微細藻類、海藻・海草類などの水生植物の光合成から始まります。これら水生植物の増殖と成長に必要な元素は塩（えん）類の形で取り込まれることから、栄養塩とよべれます。河口・沿岸域の高い生産力は、陸域からの栄養塩の供給だけでなく、前述のエスチュアリー循環により、沖合の底層からも栄養塩が供給されることにより支えられています。すなわち、前述の河川流量の減少は、陸からの栄養塩供給だけでなくエスチュアリー循環の駆動力を低下させ、沖からの栄養塩供給の減少にもつながります。私たちの研究フィールドである京都府の丹後海では、陸からの栄養塩よりもエスチュアリー循環により沖の底層から供給される栄養塩の方が、基礎生産においてより重要なことがわかってきました（Watanabe et al. 2017）。

栄養塩の中で重要な元素は、窒素、リン、ケイ素です。とくに植物プランクトンの代表的なグループであり魚介類の餌としても重要なケイ藻は、細胞壁にケイ素を必要とすることから、多くのケイ素を消費することが知られています。水中でどの栄養塩が不足しているのかを調べるために、ケイ藻細胞中の栄養塩の濃度（モル）比が物差しとして使われます。この比は、レッドフィールド比

と呼ばれ、窒素：リン：ケイ素のモル比は 16:1:15(あるいは 16)です。一方、有害赤潮を引き起こす有毒プランクトンの種類が多い鞭毛藻類は、ケイ素をあまり必要としないことから、栄養塩は濃度だけでなくバランスがとても重要です。ケイ素も含め栄養塩がバランスよく含まれていると、ケイ藻の増殖力は鞭毛藻よりも高いのでケイ藻が競争に勝って優占します。ケイ藻は基礎生産に貢献することから、ケイ藻が優占する海はおおむね健全な海洋環境と考えることができます。ケイ素は主に土壌から供給されるのに対して、窒素やリンは人間活動からも大量に排出されます。例えば、植物プランクトンがレッドフィールド比に従って各種栄養塩を消費しケイ素濃度が下がった状態で、人間活動を通して沿岸域へ窒素やリンが過剰に供給されると栄養のバランスが崩れ、鞭毛藻などの有害植物プランクトンの大量発生（赤潮）がおきて養殖場などに甚大な被害を与えます。

水生植物が光合成をするうえで、どの要因が最も不足しているのかを示す概念に、リービッヒの最小律があります。これを図示したものが図 3 のリービッヒの樽です。ここでは、栄養塩だけでなく、温度、光の量など他の要因も含まれています。図 3 では相対的に最も短い板（要因）が、樽の容量すなわち光合成速度（生産力）を決めていると考えることができます。前述の鞭毛藻赤潮の発生は、ケイ素不足によりケイ藻が増殖できず、その代わりにケイ素をあまり必要としない鞭毛藻が余剰の窒素とリンを使って増殖したことが原因です。

さて、森林から河川への栄養塩供給はどうでしょうか。森林が利用する窒素の起源は大気であり、雨滴に含まれる窒素化合物やマメ科植物と土壌微生物の窒素固定によって森林生態系に取り込まれます。本来陸上植物の生産では窒素が不足することが多いので、森林生態系は窒素を森林内にできるだけ多く保持するリサイクルの機構を持っています。すなわち森は、リンも含め栄養物質を系外に出さない仕組みを持っているのです。私たちが主要な調査フィールドとする由良川流域でも、窒素とリンともに森林から河川に供給される量はわずかであり、その多くは農耕地や都市から排出されていました。由良川流域では、豊かな森から豊かな栄養が川や海に供給されているとは言えないことがわかり

ました。

一方、近年化石燃料の燃焼によって（家庭、工場、自動車の排気ガスなど）大気中に排出される窒素化合物が増加しており、それが森林に降り注ぎ、本来窒素不足のはずの森林において窒素が飽和する現象が報告されています。この現象は窒素飽和と呼ばれます（図 4）。私たちが大分県の国東半島で調査したところ、中央にある両子（ふたご）山の頂上付近を中心に高濃度の窒素が渓流水中に溶けこみ、河川で生き物に利用されて下流にむかうほど減少することを確認しました。この高濃度の溶存態窒素のうち大気から直接溪流に入った窒素の割合は 4% 未満であり、ほとんどは一度森林生態系に取り込まれて利用されたあと、余剰分が河川へ押し出されていることがわかりました。さらにおもしろいことには、窒素飽和状態と考えられる国東半島の森を流れる河川では、溶存態窒素濃度の低い（ある意味で正常な）周辺の河川よりも、河口域までの生物生産力が高い傾向が認められました。森里海連環の理念において、これをどう解釈すべきかは大きな問題です。大気からの多量の窒素化合物供給により森林が窒素飽和状態になると、土壌の酸性化を通して森林植物が被害を受け、森林土壌（林床）を覆う植生の劣化により土砂崩壊などの危険が生まれるなど、悪い影響が懸念されます。また、渓流水も酸性化するので、生物はくらしにくくなります。一方、環境に悪影響を及ぼさない範囲で森林から窒素栄養塩が水圏に供給されることで、河川や海の生産が上がるという効果を期待できるという側面もあります。窒素飽和と森林が水圏に供給する栄養塩については、科学的知見の蓄積と慎重な議論が必要です。

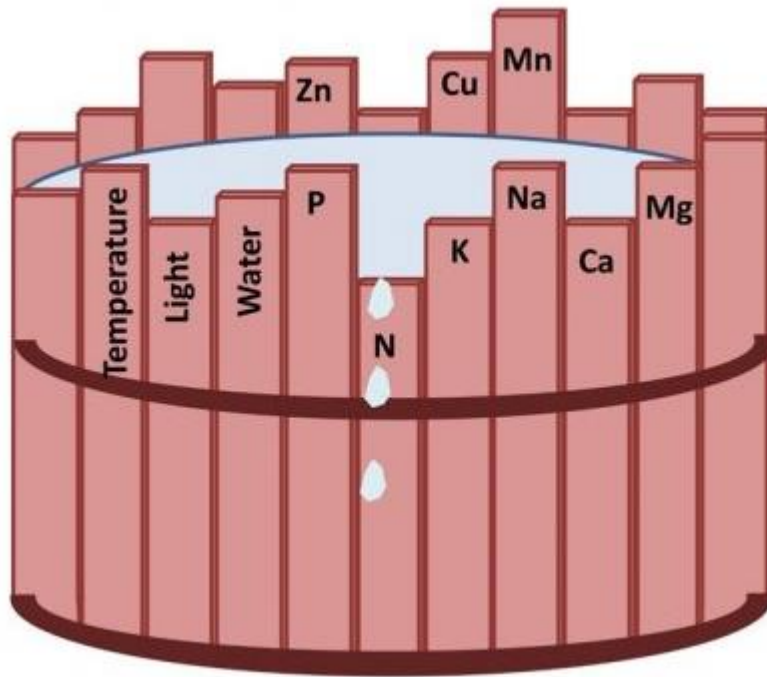


図 3. リービッヒの樽。この例では最も板が短い窒素（N）の量が樽の容量（基礎生産力）を決めている（Tateno 2014）

以下、上のパラグラフを補足する私たちの国東半島研究チームの解釈です（Sugimoto et al. 2021）。国東半島では森林から大量の窒素が供給されているので、上流ではN/P比が50以上と窒素過多です。しかし、国東半島の伝統的な農業・灌漑システムであるため池や水田を通して窒素は脱窒と生物利用により減少し、農耕地・水田、住宅地から肥料、土砂粒子、人間活動に由来するリンが供給され、2大主要河川である安岐川と桂川の河口域では、レッドフィールド比に近い栄養塩が海に供給されていることがわかりました。共同研究者である横山壽氏らは（Yokoyama et al. 2019a, 2019b）、河口域における主要な2次生産者のウミユナが、陸起源の栄養塩により生産された微細藻類を主食としていることを報告しています。また、大分県沿岸の河口域にはスズキの稚魚が灌漑期の4～7月に沖の産卵場から加入し、成育場として利用します。適度に高濃度でバランスのよい栄養塩供給がある桂川河口では、そうではない河川と比較してスズキ稚魚の成長速度が有意に早いこと（Lavergneほか 未発表）、ニホンウナギが高密度に分布すること（原田ほか 2018）などがわかってきました。

国東半島における栄養塩循環の特徴は、両子山の森林から高濃度に流出する溶存態窒素です。残念ながら、この窒素の起源は大都市で発生する窒素酸化物が大気で運ばれ森でトラップされたものと考えられます。しかし、森林はそれを取り込んで森の成長のために長期間循環利用していることが示唆されました。また、溪流に流出した過剰な窒素は国東半島の伝統的な農業・灌漑システムを通して減少し、リンが添加され海への絶妙なバランスの栄養塩供給が実現している実態が明らかになりました。人間活動の影響を受けながら環境と生態系は変化していきます。将来大気性窒素酸化物は減少することが期待されます。そのような変化に国東半島の生態系がどのように反応するのか、今後も国東半島農林水産循環の長期的なモニタリングが重要です。

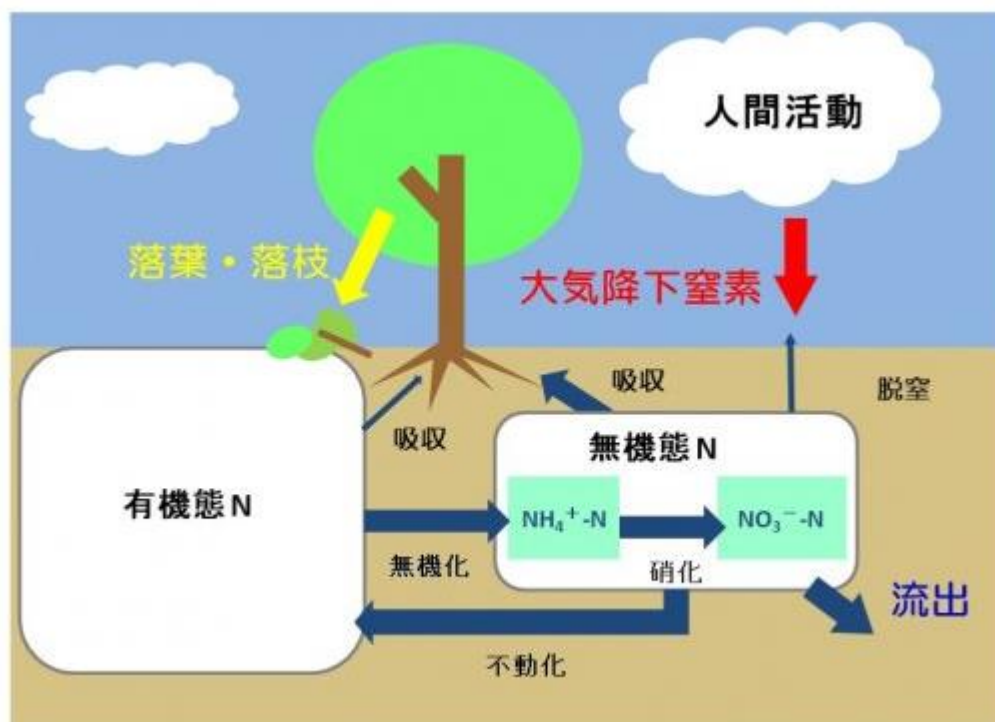


図 4. 森林生態系における窒素循環と窒素飽和 (Tateno 2014 の図を改変)

#### 4. 海の生物生産における鉄の役割

植物プランクトンなどの水生植物が増殖するためには、窒素、リン、ケイ素などの主要な栄養塩とともに、鉄や亜鉛などの微量成分が重要です。とくに鉄は、光合成の電子伝達系や光合成色素の合成系などに必須の元素なので、植物

プランクトンが生きてゆくうえで不可欠です。植物プランクトンなどの水生植物が利用しやすい鉄は水に溶けている鉄イオン（溶存鉄）ですが、溶存鉄は水中では容易に酸化されて水酸化物を形成して沈殿し、植物が利用できなくなります。外洋域では溶存鉄不足により植物プランクトンの生産が低い海域のあることが知られており、そのような海域に鉄イオンをまくとまたたく間に植物プランクトンが増えるという実証実験も行われました。そこで、沿岸域でも溶存鉄が注目されています。

森林において落葉・落枝が林床に堆積して腐り嫌気的な還元状態になると、そこで溶存鉄と腐植酸が生産され、酸化されにくい腐植酸鉄（フルボ酸鉄）を形成します。河川に流出した腐植酸鉄は海に供給され、沿岸域の基礎生産に貢献すると考えられています。近年の沿岸域における生物生産力の低下は、森林の荒廃によって腐植酸鉄が不足しているせいであるという仮説は、漁民や市民による森づくり運動を支える科学理論の一つとなっています。ロシアと中国の国境を流れるアムール川とオホーツク海の関係では、アムール川流域で生産された溶存鉄が、オホーツク海や隣接する親潮域の生物生産に大きく貢献していることが証明されました（白岩 2011）。一方、日本の沿岸域には陸域から供給される溶存鉄が十分量存在し、溶存鉄不足により沿岸域の基礎生産力が限定されることはあまりないとも言われています。

そこで、私たちは由良川・丹後海において、溶存鉄の動態を詳細に調査しました（Watanabe .et al. 2018）。この研究により、森林から河川に流れ出る溶存鉄はわずかであり多くの鉄は農地と都市から排出されていること、河川が運んだ溶存鉄のほとんど（94%以上）は河口域で沈殿して水柱から除去されることがわかりました（図 5）。ここまでですと、森の鉄は海の生産に役立っていない印象を受けます。そこでさらに、溶存鉄の形態について詳細に分析したところ、河川水中の溶存鉄にはコロイド態の鉄と腐植酸鉄の 2 通りがあり、コロイド態の鉄は河口で沈殿して除去されますが、腐植酸鉄は海まで輸送されている可能性が示されました。すなわち海の藻場や植物プランクトンの生産を支えている陸由来の鉄は、森などで生産された腐植酸鉄であることが示唆されました。そ

れでは、丹後海の基礎生産に最も重要な影響を与えている栄養素が鉄かということ、そうとも言えません。

前述のレッドフィールド比を適用すると、由良川では鉄よりもリンが不足しており、丹後海では窒素が最も不足しています。ただし、場所や時期を変えて採水した丹後海の海水に栄養塩を添加する実験を行うと、鉄の添加で植物プランクトンが増加する場合があります。すなわち、鉄が他の栄養塩よりも不足しているケースも存在することがわかりました。沿岸域の基礎生産における溶存鉄の役割については、日本沿岸のいくつかの場所で研究されていますが、明確に鉄が不足している例はまだ報告されていません。それでも、主に森で生産される腐植酸鉄が、海まで輸送されて基礎生産に貢献している可能性が示されたことは重要です。一方、海水中の窒素とリン濃度が高い東北・北海道の太平洋沿岸域では、鉄が相対的に不足がちとなり基礎生産力を決める栄養素（相対的に最も少ない栄養素）となる可能性は十分に考えられます。この海域での研究が待たれます。陸域から海に供給される腐植酸鉄の役割については、まだ研究が始まったばかりです。

「森の豊かな栄養が豊かな海を育む」は、森里海連環のメカニズムを説明するうえで大変わかりやすいキャッチフレーズですが、栄養分から見た森から海までの関係はそれほど単純ではなさそうです。森から海までのつながりの重要性を伝えようとする際に、どうしても「栄養」に焦点が当てられがちですが、栄養供給と同様に重要な要因がいくつもあります。本稿の2節で述べた森林の保水機能や河川水量の問題はその一つです。今回は、「栄養」以外の重要な要因について考えてみたいと思います。

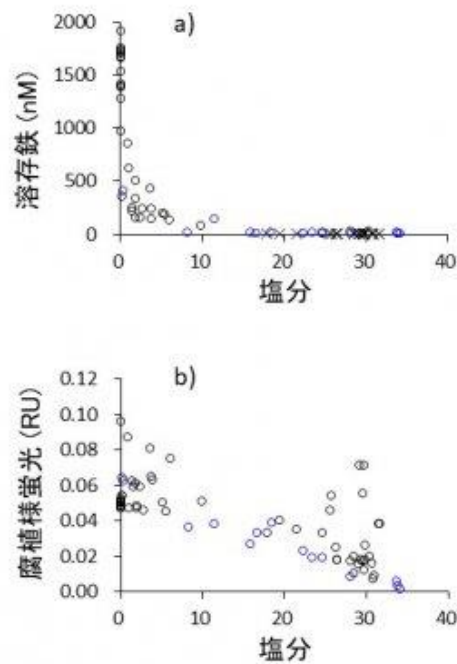


図 5. a) 河川から沿岸域における溶存鉄（コロイド態鉄+腐植酸鉄）の変化、b) 腐植酸蛍光（腐植酸鉄の指標）の変化（Watanabe et al. 2018 の図を改変）。黒丸は河川採水、青丸は沿岸採水、×は測定限界以下を示す。コロイド態と考えられる溶存鉄の多くは河口（塩分<5）で激減するが、腐植酸鉄を含む腐食様蛍光物質は沈殿することなく海に拡散する。

## 文献

Costanza, R. et al. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387, 253-260.

原田真実 ほか 2018. 大分県国東半島・宇佐地域の伊呂波川と桂川に設置したウナギ石倉かごにより採集されたニホンウナギと水生動物群集. *日本水産学会誌*, 84, 45-53.

Kasai, A. 2014. Ecosystem services from coastal areas. In Shimizu N. et al. eds., *Connectivity of Hills, Humans and Oceans*. Kyoto University Press. Kyoto. 178-184.

Kume, M. et al. 2021. Factors structuring estuarine and coastal fish

- communities across Japan using environmental DNA metabarcoding. *Ecological Indicators*, 121, 107216.
- 日本海洋学会海洋環境問題委員会 2008. 豊川水系における設楽ダム建設と河川管理に関する提言の背景：河川流域と沿岸海域の連続性に配慮した環境影響評価と河川管理の必要性. *海の研究*, 17, 55-62.
- 白岩孝行 2011. 魚附林の地球環境学. 昭和堂, 京都.
- Sugimoto, R. et al. 2021. Traditional land use effects on the magnitude and stoichiometry of nutrients exported from watersheds to coastal seas. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 119, 7-21.
- Tateno, R. 2014. Structure and function of forest ecosystems. In Shimizu N. et al. eds., *Connectivity of Hills, Humans and Oceans*. Kyoto University Press. Kyoto. 9-27.
- 宇野木早苗 2015. 森川海の水系－形成と切断の脅威. 恒星社厚生閣, 東京.
- Watanabe, K. et al. 2017. Estuarine circulation-driven entrainment of oceanic nutrients fuels coastal phytoplankton in an open coastal system in Japan. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 184, 126-137.
- Watanabe, K. et al. 2018. Iron and fluorescent dissolved organic matter in an estuarine and coastal system in Japan. *Limnology*, 19, 229-240.
- Yokoyama, H. et al. 2019. Spatial dietary shift of the intertidal snail *Batillaria multiformis*: stable isotope and gut content analyses. *Plankton and Benthos Research*, 14, 86-96.
- Yokoyama, H. et al. 2019. Linkage between watershed and estuary estimated from the stable isotope analysis of the intertidal snail, *Batillaria multiformis*. *Plankton Benthos Res* 14, 97-104.