

炭素・窒素安定同位体比分布から推察した安芸灘に生息する 底生動物群集の炭素供給源

高井則之^{†1}, 三島康史², 星加 章², 吉原喜好³

Carbon Sources for Benthic Animal Community in Aki Nada Speculated on the Basis of Carbon and Nitrogen Stable Isotope Ratios

Noriyuki TAKAI^{†1}, Yasufumi MISHIMA², Akira HOSHIKA² and Kiyoshi YOSHIHARA³

Carbon and nitrogen stable isotope distributions of benthic community in Aki Nada, Seto Inland Sea, Japan were examined, in order to speculate on the importance of the primary benthic production in the areal shallow water ecosystem. A small red sea bream *Pagrus major* showed the most depleted $\delta^{13}\text{C}$ value (-17.7‰) among the animals. This value was similar to the $\delta^{13}\text{C}$ value of $-20.1 \pm 1.7\text{‰}$ reported for pelagic particulate organic matter in the western Seto Inland Sea, indicating that its food source was derived from production in the water column. On the other hand, 94% of the 69 fish (13 species) and all the 25 benthic invertebrates (six species) showed more enriched $\delta^{13}\text{C}$ signatures of -16.0 to -13.4‰ . This $\delta^{13}\text{C}$ distribution was unlike the $\delta^{13}\text{C}$ values reported for pelagic particulate organic matter or zooplankton, while being closer to the values of macroalgae, seagrasses, epilithic microphytobenthos and small benthic crustaceans. This suggests that ^{13}C -enriched primary benthic producers play an important role in the benthic carbon flow in the areal ecosystem. The relationship between $\delta^{13}\text{C}$ and habitat depth at the three sampling stations was not clear in either benthic animals or macroalgae in the zone of 9–43 m in depth. Thus no striking depth-related local differences were found in the $\delta^{13}\text{C}$ distribution of the benthic community in the shallow waters (36 m in average depth) of Aki Nada.

Key words: Seto Inland Sea, Aki Nada, primary benthic production, carbon source, stable isotope ratio, nitrogen

はじめに

瀬戸内海は、四方を本州、四国、九州に囲まれ、平均水深37.3mの浅場が東西約450kmにわたって連なっている閉鎖性の浅海域である。大小700以上の島々が織りなす複雑な地形は約600種の魚類に多様な生息環境を提供しており、1993年の累計では海面漁業28万トン、海面養殖35万トン、合計63万トンもの漁業生産が揚げられている(中西, 1996)。このように豊かな漁業生産を支える一次生産は、

一般に植物プランクトンの光合成が担っているものと考えられており(多々良, 1981), $120 \sim 218 \text{ gC/m}^2/\text{yr}$ と推定されている植物プランクトンの生産が、ほぼそのまま瀬戸内海の一次生産の総量であるものと見なされている(遠藤, 1970; Uye *et al.*, 1987; Tada *et al.*, 1998)。しかしながら、Takai *et al.* (2002b) が瀬戸内海西部の広島湾で炭素・窒素安定同位体の自然存在比($\delta^{13}\text{C} \cdot \delta^{15}\text{N}$)を基に魚類および無脊椎動物の炭素供給源を推定した結果では、海岸の潮間帯や漸深帯上縁部ばかりでなく、水深10~30mの海底に生息する動物までもが、底生微細藻類や海藻類などの底生植物から多量の炭素供給を受けていることが示唆されている。瀬戸内海の底生動物群集を支えている一次生産者が植物プランクトンではなく底生植物であるならば、埋め立てや都市排水の流入などにより海底環境が悪化した場合の内海漁業への影響は、従来考えられていたより甚大である可能性が高い。瀬戸内海の環境を保全し漁場を良好な状態に保つためには、生態系の物質循環の中で海底面の果たす役割を明確にすることが求められる。

2002年12月10日受付, 2003年6月2日受理

¹ 日本大学生物資源科学部下田臨海実験所
Shimoda Marine Biological Station, College of Bioresource Sciences,
Nihon University, 1237-1 Suzaki, Shimoda, Shizuoka 415-0014, Japan

² 産業技術総合研究所中国センター
National Institute of Advanced Industrial Science and Technology
(AIST), 2-2-2 Hiro-Suehiro, Kure, Hiroshima 737-0197, Japan

³ 日本大学生物資源科学部海洋生物資源科学科
Department of Marine Science and Resources, College of Bioresource
Sciences, Nihon University, 1866 Kameino, Fujisawa, Kanagawa 252-
8510, Japan

[†] takai@brs.nihon-u.ac.jp

本研究では、広島湾で指摘された海底面での一次生産の重要性が、広島湾に隣接し水塊特性の明瞭に異なる安芸灘でも共通しているか考察するため、安芸灘で底曳網によって採集された魚類および無脊椎動物の炭素・窒素安定同位体比を分析した。特に、水深の異なる3地点(9~43m)で底生動物を採集して $\delta^{13}\text{C}$ 分布を比較することにより、生息水深帯による炭素源の違いについても考察した。一般に、水中の光強度は深度とともに減衰していくため、一次生産者の光合成による有機物生産が呼吸による有機物消費と釣り合う深度(補償深度)より深い水深帯では、有機物の生産と消費の収支は負の状態になる。安芸灘の場合、有光層深度(日補償深度)の年間平均値は32.0mと報告されていることから(多田, 1996)、この前後の水深帯では底生植物から底生動物への炭素供給量は水深によって異なっている可能性が考えられる。

本研究で指標値として用いた安定同位体比は、近年、生態系の構造を解析するための天然標識として、生態学、海洋学、陸水学などの研究で有効に利用されている。一次生産者の $\delta^{13}\text{C}$ は、生息環境中の無機炭素の濃度や $\delta^{13}\text{C}$ 値、光合成時の同位体分別などによって決まり(O'Leary, 1981)、光合成産物が食物連鎖を通じて高次栄養段階に輸送されても、ほとんど値が変わらない。一般に、一栄養段階当たり1‰以下の増大に収まるため(DeNiro and Epstein, 1978; Fry, 1988)、高次消費者の $\delta^{13}\text{C}$ も食物連鎖の起点になっている一次生産者の $\delta^{13}\text{C}$ とほとんど変わらない値を示す。したがって、動物の $\delta^{13}\text{C}$ を測定し、その値に近い $\delta^{13}\text{C}$ 値の一次生産者を調べることにより、その動物の炭素源となっている一次生産者の種類を推定することができる。一方、動物の $\delta^{15}\text{N}$ は、脊椎動物・無脊椎動物に関わらず一栄養段階当たり3~4‰増大することが報告されている(DeNiro and Epstein, 1981; Minagawa and Wada, 1984)。したがって、 $\delta^{15}\text{N}$ は対象動物がどの栄養段階に属するかを表す指標として利用することができる。この $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ の散布図である「 $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ マップ」を描くことにより、一次生産者から高次生産者への光合成産物の輸送経路を解析することができる(Wada *et al.*, 1987b)。

海洋における一次生産者の $\delta^{13}\text{C}$ の一般的な分布範囲は、海藻類で-27~-8‰、海草類で-15~-3‰、底生微細藻類で-20~-10‰、中緯度地方の植物プランクトンで-24~-18‰と概括されている(Fry and Sherr, 1984)。特に、底生藻類の $\delta^{13}\text{C}$ は植物プランクトンの値より高くなる傾向があり、文献報告値の平均値は海洋の底生藻類で-17‰、植物プランクトンで-22‰と算出されている(France, 1995)。瀬戸内海西部海域では、広島湾の海藻が-23~-11‰、石面付着有機物(0.7~125 μm)が-17~-13‰、沖合表層の懸濁態有機物(0.7~125 μm)が-23~-19‰の範囲に主に分布しており(高井ほか, 2001; Takai *et al.*, 2002b)、海洋の一次生産者の一般的な分布範囲とほぼ合致してい

る。本研究では、このような一次生産者の $\delta^{13}\text{C}$ の分布特性を利用して、安芸灘の底生動物群集の炭素供給源について考察した。

材料と方法

サンプリング

安芸灘は瀬戸内海西部に位置する平均水深36m、面積600km²の浅海域であり、広島湾、伊予灘、備後灘、および燧灘とそれぞれ境を接している(Fig. 1)。この海域は海峡部としての性格を有しており、水温および塩分の鉛直分布は周年にわたってほぼ一様である(高杉ほか, 1983)。Tada *et al.* (1998)によると、安芸灘の有光層内におけるクロロフィルaの現存量および一次生産量は、いずれも瀬戸内海の全域平均値(クロロフィルa現存量, 45.4mg/m²; 一次生産量, 0.596gC/m²/d)を下回っている。また、Hashimoto *et al.* (1997)が算出した主要なプランクトン食性魚類の生産速度も、広島湾の値が約6mgC/m²/dであったのに対して、安芸灘の値は2mgC/m²/d未満のレベルであった。このように、安芸灘は瀬戸内海の中でも相対的に生物生産性の低い海域であるものとみなすことができる。

本研究では、1999年5月13日に安芸灘の3地点(A1, A2, A3)で小型底曳網(網目25mm)を曳網し、魚類、無脊椎動物、および海藻を採集した(Fig. 1)。調査地点の水深は、

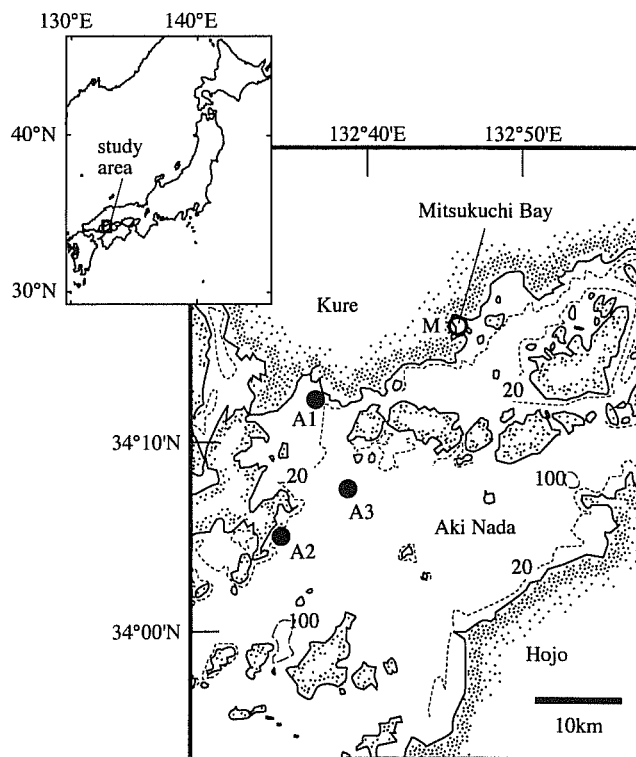


Figure 1. Sampling locations in Aki Nada. The isobaths are shown with dotted lines for 20 m and broken lines for 100 m.

Table 1. Carbon and nitrogen stable isotope ratios (‰) of SOMs collected at Stas. A1, A2 and A3 in Aki Nada on May 13, 1999. Depth (m) at a start point in each bottom trawling is also shown.

Sta.	Depth	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
A1	9	-20.8	7.6
A2	43	-20.2	7.5
A3	29	-20.0	7.4

曳網開始時で9~43mであった (Table 1), また, 表層堆積物中有機物 (Sedimentary Organic Matter; SOM) の安定同位体比分布も調べるために, 各地点でスミス・マッキンタイア採泥器を用いて表層堆積物を採集した. さらに, 2000年の7月19日, 9月20日, 10月10日には, 海草類の安定同位体比分布を調べるために, 広島県沿岸の三津口湾のアマモ場 (地点M) でアマモ *Zostera marina* を採集した (Fig. 1). 採集試料は, クーラーボックスで保冷して研究室に持ち帰り, -20°C で凍結保存した.

安定同位体比分析

魚類試料からは, 解凍して体長を計測した後に, 胸鰭後方の筋肉を採取した. タチウオ *Trichiurus japonicus* では体長として全長を計測し, その他の魚種では標準体長を計測した. 甲殻類のアカエビ *Metapenaeopsis barbata* とトラエビ *Metapenaeopsis acclivis* では, 体長として眼窩後縁から尾節の先端までを測定し, 腹部の筋肉を採取した. ガザミ *Portunus trituberculatus* では, 体長として甲長を計測し, 歩脚の筋肉を採取した. シャコ *Oratosquilla oratoria* では, 体長として頭部先端から尾節の先端までを計測し, 腹部の筋肉を採取した. 頭足類のミイカ *Euprymna morsei* では, 体長として外套長を計測し, 外套膜の筋肉を採取した. 海綿動物 sp. からは, 体組織の断片を採取した. これらの動物組織は, 60°C の恒温乾燥器で乾燥させて粉末状にすりつぶした. これにクロロフォルム:メタノール (2:1) 溶液を加えて脱脂し, 再び乾燥させて粉末状にすりつぶした.

海藻および海草からは, 表面の付着物をブラシでこすり落とし蒸留水で洗い流した後に, 組織片を採取した. これを 60°C の恒温乾燥器で乾燥させ, 粉末状にすりつぶした. 表層堆積物も, 60°C の恒温乾燥器で乾燥させて粉末状にすりつぶした. これに炭酸塩を除去するための塩酸 (1N) を加えて常温下で一昼夜反応させた後, ホットプレート上で試料を再乾燥させた.

安定同位体比は, 元素分析計 (Carlo Erba) に接続された質量分析計 MAT 252 (Finnigan MAT) で測定し, 下式の通り標準試料からの相対千分比率で表した.

$$\delta^{13}\text{C}, \delta^{15}\text{N} = [R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}} - 1] \cdot 1000 (\text{‰}),$$

$$R = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}, {}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}.$$

標準試料は $\delta^{13}\text{C}$ が PDB, $\delta^{15}\text{N}$ が大気窒素であり, 同位体比の測定精度は $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ とともに $\pm 0.28\text{‰}$ であった.

結 果

魚類の安定同位体比分布

安芸灘で小型底曳網に入網した魚類は, 地点A2のマダイ *Pagrus major* (-17.7‰) を除く全個体が -17.0‰ を越える $\delta^{13}\text{C}$ 値を示していた (Table 2; Appendix 1). $\delta^{13}\text{C}$ が $-17.0\sim -16.0\text{‰}$ の個体も, ヒメハゼ *Favonigobius gymnauchen* (-16.4‰), クサウオ *Liparis tanakai* (-16.2‰), およびオキヒイラギ *Leiognathus rivulatus* (-16.1‰) の3種3個体のみであり, 全分析個体の94%に相当する65個体が $-16.0\sim -13.4\text{‰}$ の範囲に集中していた.

地点間で比較すると, タチウオの $\delta^{13}\text{C}$ では地点A1-A2間で有意差が見られなかったのに対して (Mann-Whitney検定, $P=0.95$; Fig. 2a), テンジクダイ *Apogon lineatus* の $\delta^{13}\text{C}$ では地点A1 (水深9m, $n=13$, $-14.2\pm 0.4\text{‰}$), 地点A3 (水深29m, $n=5$, $-14.5\pm 0.3\text{‰}$), 地点A2 (水深43m, $n=10$, $-14.9\pm 0.3\text{‰}$) の順に, 水深が深くなるほど僅かに値が減少する傾向が見られた (Kruskal-Wallis検定, $P<0.01$; Fig. 2b). 魚類全個体で比較した場合も, 水深の深い地点の方が若干 $\delta^{13}\text{C}$ 値が低くなる傾向が見られた (Kruskal-Wallis検定, $P<0.01$; Fig. 2c).

安芸灘で採集された魚類の $\delta^{15}\text{N}$ は, $12.1\sim 20.6\text{‰}$ の範囲に分布していた (Table 2; Appendix 1). 最低値 (12.1‰) はヒラメ *Paralichthys olivaceus* の稚魚 (標準体長68mm) で認められたのに対し, 最高値 (20.6‰) を示した個体はタチウオの成魚 (全長688mm) であった (Fig. 3). 一栄養段階当たり 3.4‰ の増加率で栄養段階の差に換算すると (Vander Zanden *et al.*, 1997), 両者の差 (8.5‰) は2.5栄養段階に相当するものと見なすことができる.

$\delta^{15}\text{N}$ の種内での個体差は魚種によって異なっており, テンジクダイでは個体差が小さかったのに対して ($n=28$, $13.7\sim 14.9\text{‰}$), タチウオでは明瞭な個体差が見られた ($n=22$, $15.3\sim 20.6\text{‰}$) (Fig. 3). これらの2種間では, $\delta^{15}\text{N}$ の分散は有意に異なっていた (Bartlett検定, $P<0.001$). 一栄養段階当たり 3.4‰ の増加率で栄養段階の差に換算すると, タチウオの個体差 (5.3‰) は1.6栄養段階もの差に相当するものと見なすことができる.

無脊椎動物の安定同位体比分布

安芸灘で小型底曳網に入網した無脊椎動物の $\delta^{13}\text{C}$ の分布範囲は $-15.9\sim -13.8\text{‰}$ で, 魚類の $\delta^{13}\text{C}$ 分布とほぼ同様であった (Table 3; Appendix 2). 無脊椎動物では, 地点A2で採集された個体の数が少なかったこともあり, 採集地点の水深と $\delta^{13}\text{C}$ 分布の間になら関係性は認められなかった (Fig. 2d). 地点A1~A3間で $\delta^{13}\text{C}$ 値を比較した場合も, 有

Table 2. Body length (mm±SD, Max–Min) and carbon and nitrogen stable isotope ratios (‰±SD, Max–Min) of fish collected at Stas. A1, A2 and A3 in Aki Nada on May 13, 1999.

Species	Sta.	n	Body length*	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
Aulopiformes					
Shortfin lizardfish <i>Saurida elongata</i>					
	A1	3	188±17 (203~169)	-14.1±0.8 (-13.6~-15.1)	16.6±0.9 (17.6~15.9)
	A3	1	165	-13.9	16.6
Scorpaeniformes					
Greenling <i>Hexagrammos otakii</i>					
	A3	1	277	-13.4	16.2
Snail fish <i>Liparis tanakai</i>					
	A2	1	175	-16.2	14.0
Perciformes					
Cardinal fish <i>Apogon lineatus</i>					
	A1	13	57±9 (72~42)	-14.2±0.4 (-13.4~-15.0)	14.3±0.4 (14.9~13.7)
	A2	10	57±6 (67~49)	-14.9±0.3 (-14.2~-15.3)	14.2±0.3 (14.7~13.7)
	A3	5	56±6 (66~50)	-14.5±0.3 (-14.1~-14.8)	14.0±0.3 (14.4~13.7)
White croaker <i>Pennahia argentata</i>					
	A1	4	123±14 (140~111)	-14.1±0.2 (-13.9~-14.4)	15.2±0.3 (15.6~14.9)
Belted beard grunt <i>Haplogenyus mucronatus</i>					
	A1	1	150	-14.1	15.1
Red sea-bream <i>Pagrus major</i>					
	A2	1	112	-17.7	13.4
	A3	2	116, 145	-15.1, -14.0	16.0, 16.1
Offshore ponyfish <i>Leiognathus rivulatus</i>					
	A3	1	54	-16.1	13.6
Cutlassfish <i>Trichiurus japonicus</i>					
	A1	8	482±215 (820~290)	-14.8±0.3 (-14.2~-15.2)	16.6±1.9 (20.6~15.3)
	A2	14	687±64 (842~575)	-14.8±0.4 (-14.1~-15.7)	17.2±0.6 (18.6~16.3)
Whipfin dragonet <i>Repomucenus valenciennesi</i>					
	A3	1	65	-15.9	15.8
Naked-headed goby <i>Favonigobius gymnauchen</i>					
	A3	1	52	-16.4	14.8
Pleuronectiformes					
Japanese flounder <i>Paralichthys olivaceus</i>					
	A3	1	68	-13.6	12.1
Tetraodontiformes					
Finepatterned puffer <i>Takifugu poecilonotus</i>					
	A3	1	124	-14.9	16.0

* Total length was measured for the cutlassfish and standard length was measured for all the other fishes.

意差は見られなかった (Mann-Whitney 検定, $P=0.93$).

安芸灘で採集された無脊椎動物の $\delta^{15}\text{N}$ は、海綿動物 sp. (11.0‰) からガザミおよびシャコ (14.2‰) までの範囲に分布していた (Table 3; Appendix 2). 一栄養段階当たり 3.4‰ の増加率で栄養段階の差に換算すると (Vander Zanden *et al.*, 1997), この差 (3.2‰) は 0.9 栄養段階に相当するものと見なすことができる。アカエビとトラエビは採集個体数が比較的多かったが、いずれも種内での顕著な個体差は見られなかった (アカエビ, $n=13$, 12.1~12.8‰; トラエビ, $n=8$, 12.4~13.8‰; Fig. 3).

海藻類, 海草類, および表層堆積物中有機物の安定同位体比分布

安芸灘の底曳網に入網した海藻の $\delta^{13}\text{C}$ は、タオヤギソウ *Chrysymenia wrightii* (-34.7‰) からカバノリ *Gracilaria textorii* (-15.6‰) まで著しく幅広い範囲に分布していた (Table 4). このうち、-30‰ 以下の特異的に低い $\delta^{13}\text{C}$ 値は、タオヤギソウの他、ホソバノトサカモドキ *Callophyllis japonica* (-34.0~-33.2‰), カギケノリ *Asparagopsis taxiformis* (-31.5‰), ユカリ *Plocamium telfairiae* (-33.7~-32.9‰) など、一部の紅藻類のみに認められた。このよ

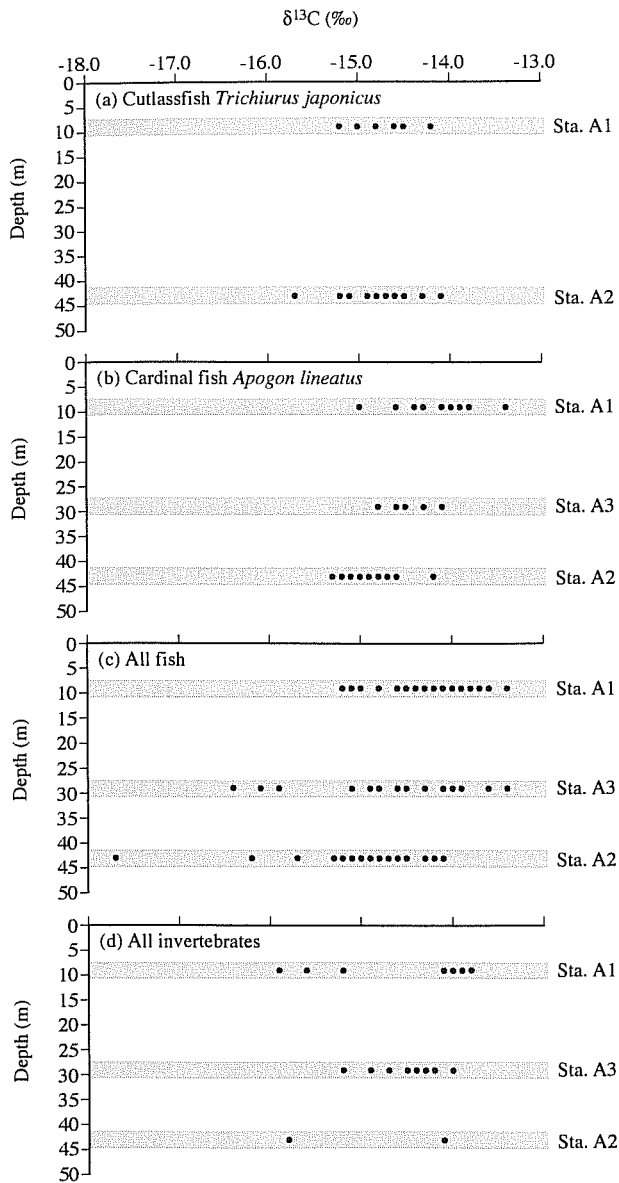


Figure 2. The relationship between $\delta^{13}\text{C}$ in animals and the habitat depth at three sampling stations, A1, A2 and A3; (a) cutlassfish *Trichiurus japonicus* ($n=22$), (b) cardinal fish *Apogon lineatus* ($n=28$), (c) all fish ($n=69$), and (d) all invertebrates ($n=25$).

うな特異的な $\delta^{13}\text{C}$ 値を示す紅藻類は、海水中の無機炭素のうち CO_2 のみを利用しており、無機炭素の約 90% を占めている HCO_3^- を利用できない藻種であることが報告されている (Maberly, 1990; Maberly *et al.*, 1992). その他の海藻の $\delta^{13}\text{C}$ は、ツカサノリ科 sp. (-21.3‰) からカバノリ (-15.6‰) までの範囲に分布しており (Table 4), 広島湾で報告されている海藻の $\delta^{13}\text{C}$ の主たる分布範囲 (-23‰ ~ -11‰ ; 高井ほか, 2001) の範囲内に収まっていた。

海藻では、採集地点の水深と $\delta^{13}\text{C}$ 分布の間になんら関

係性は認められなかった (Fig. 4). $\delta^{13}\text{C}$ が -21.3‰ ~ -15.6‰ の海藻で 3 地点間での統計的差異を調べた結果でも、 $\delta^{13}\text{C}$ 分布に有意な地点差は認められなかった (Kruskal-Wallis 検定, $P=0.39$).

海藻の $\delta^{15}\text{N}$ はクロメ *Ecklonia kurome* (7.0‰) からアカモク *Sargassum horneri* (10.7‰) までの範囲に分布しており (Table 4), $\delta^{13}\text{C}$ と同様、広島湾で報告されている海藻の $\delta^{15}\text{N}$ の主たる分布範囲 (7‰ ~ 12‰ ; 高井ほか, 2001) の範囲内に収まっていた。広島湾の場合は、湾奥部で河川から ^{15}N に富んだ都市排水が大量に流入しており、それを反映して海藻の $\delta^{15}\text{N}$ は湾奥部で高くなる傾向が見られたが、比較的清澈で河川水流入量の少ない安芸灘ではそのような傾向は見られなかった。

三津口湾で採集されたアマモの $\delta^{13}\text{C}$ は、海藻の $\delta^{13}\text{C}$ 値 (-34.7‰ ~ -15.6‰) よりも顕著に高く、 -13.4‰ ~ -9.7‰ の範囲に分布しており (Table 5), 海草類の一般的な分布範囲 (-15‰ ~ -3‰) と合致していた (Fry and Sherr, 1984). 一方、アマモの $\delta^{15}\text{N}$ は 5.7‰ ~ 7.7‰ の範囲に分布しており、海藻の $\delta^{15}\text{N}$ (7.0‰ ~ 10.7‰) よりも値が低い傾向が認められた (Table 5).

表層堆積物中有機物の安定同位体比は、 $\delta^{13}\text{C}$ が -20.8‰ ~ -20.0‰ , $\delta^{15}\text{N}$ が 7.4‰ ~ 7.6‰ の範囲に分布していた (Table 1). 一般に、沿岸堆積有機物の安定同位体比は、 $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ とともに、海成堆積物の含有量が多いほど上昇し陸成堆積物の含有量が多いほど低下する (Wada *et al.*, 1987a; Wada *et al.*, 1990). 広島湾では表層堆積物中有機物の $\delta^{13}\text{C}$ 値が太田川河口域の地点 (-22.2‰) とその他の 3 地点 (-20.7‰ ~ -20.2‰) との間で明瞭に異なっていることが報告されているが (Takai *et al.*, 2002b), 河川水流入量の少ない安芸灘では、そのような明瞭な地点差は見られなかった。

安芸灘における底生生物群集の $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ マップ

底生生物群集の $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ マップ上におけるマダイの分布は、地点 A2 で採集された個体と地点 A3 で採集された個体とで顕著に異なっていた (Fig. 5). 地点 A2 で採集されたマダイの $\delta^{13}\text{C}$ 値 (-17.7‰) は、広島湾表層で採集された懸濁態有機物 (Particulate Organic Matter; POM) の分布域 ($n=10$; $\delta^{13}\text{C}$, $-20.1\pm 1.7\text{‰}$; $\delta^{15}\text{N}$, $8.3\pm 1.3\text{‰}$; Takai *et al.*, 2002b) に近かったが、地点 A3 で採集されたマダイの $\delta^{13}\text{C}$ は、懸濁態有機物の値より顕著に高く (-15.1‰ ~ -14.0‰), 海藻、海草、および広島湾の漸深帯上縁部で採集された石面付着有機物 (Epilithic Organic Matter (EOM); $n=7$; $\delta^{13}\text{C}$, $-15.4\pm 1.8\text{‰}$; $\delta^{15}\text{N}$, $8.4\pm 1.4\text{‰}$; Takai *et al.*, 2002b) の分布域に近かった。また、 $\delta^{15}\text{N}$ も、地点 A3 で採集されたマダイの値 (16.0‰ ~ 16.1‰) は地点 A2 のマダイの値 (13.4‰) より顕著に高かった。このように、 $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ マップ上における同種個体の分布が、 $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ 共に高い値の個体と、共に低い値の個体とで明瞭に分かれる現象は、安芸灘で採集されたヒメジンドウイカ *Loliolus sumatrensis* でも報告されている (Takai

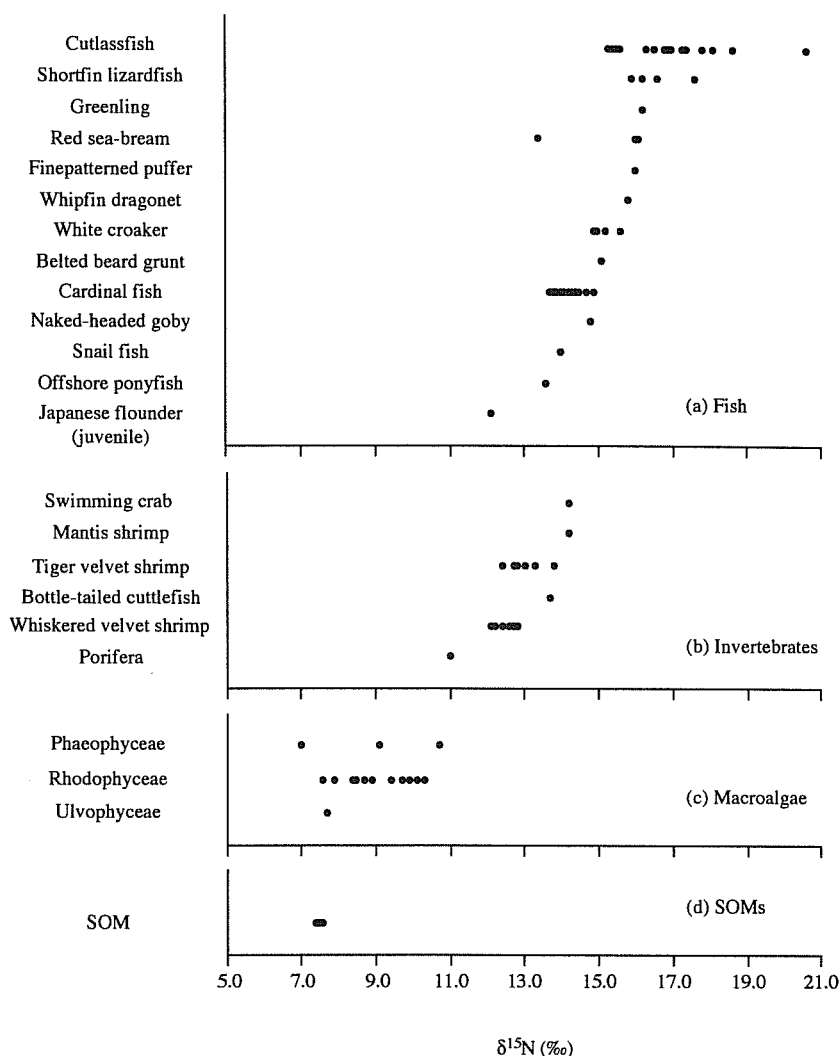


Figure 3. The $\delta^{15}\text{N}$ distributions of (a) fish, (b) invertebrates, (c) macroalgae, and (d) SOMs.

et al., 2002a).

マダイ以外の魚類および無脊椎動物の $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ マップ上における主たる分布域は、 $\delta^{13}\text{C}$ が $-16\sim-13\text{‰}$ の領域に縦列していた (Fig. 5)。この同位体比分布は、地点 A3 のマダイの分布と重なっており、懸濁態有機物の $\delta^{13}\text{C}$ 値より顕著に高い範囲に位置していた。

考察

植物プランクトンからの炭素供給

本研究で $\delta^{13}\text{C}$ 値が最も低かった動物は、地点 A2 で採集されたマダイ (-17.7‰) であった (Table 2; Fig. 5)。このマダイは標準体長 112 mm (体重 51 g) の小型個体であり、年齢にして満一歳魚に相当する (北島, 1978)。同様の $\delta^{13}\text{C}$ 値 ($-18\sim-17\text{‰}$) は、伊予灘で採集されたマダイの小型個体 (1995 年 9 月 8 日捕獲, 体重 100~150 g, 一歳魚相当; 北島, 1978) でも報告されていることから (三島・星加,

2002), マダイの一歳魚には $\delta^{13}\text{C}$ 値が低くなる傾向があるものと推察することができる。木曾 (1980) の胃内容物調査の結果によると、長崎県平戸島志々伎湾の尾叉長 1~17 cm のマダイからは、主にカイアシ類、端脚類、アミ類、多毛類などが出現している。広島湾のマアジ *Trachurus japonicus* の胃内から検出されたカイアシ類 (種名不詳; 脱脂処理後) およびアミ類 (ホソオトゲハマアミ *Acanthomysis tenuicauda* と *Acanthomysis* spp. の混合物; 脱脂処理後) の $\delta^{13}\text{C}$ 値が、それぞれ -20.8‰ および -21.0‰ と報告されていることを考慮すると (Takai et al., 2002b), $\delta^{13}\text{C}$ 値が $-18\sim-17\text{‰}$ のマダイ一歳魚は、このように $\delta^{13}\text{C}$ の低い小型甲殻類を餌生物として摂食していたため、 $\delta^{13}\text{C}$ 値が低くなったものと推察することができる。

マダイの一歳魚と同様、 $\delta^{13}\text{C}$ 分布が懸濁態有機物の分布に近い動物としては、メバル *Sebastes inermis* 当歳魚 ($n=17, -17.9\pm 0.5\text{‰}$)、カタクチイワシ *Engraulis japonicus* 大

Table 3. Body length (mm±SD, Max–Min) and carbon and nitrogen stable isotope ratios (‰±SD, Max–Min) of benthic invertebrates collected at Stas. A1, A2 and A3 in Aki Nada on May 13, 1999.

Species	Sta.	n	Body length*	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
Arthropoda					
Crustacea					
Decapoda					
Whiskered velvet shrimp <i>Metapenaeopsis barbata</i>					
	A1	4	57±9 (65~44)	-14.0±0.1 (-13.9~-14.1)	12.7±0.1 (12.8~12.7)
	A2	1	41	-14.1	12.6
	A3	8	61±10 (79~52)	-14.3±0.2 (-14.0~-14.5)	12.5±0.3 (12.8~12.1)
Tiger velvet shrimp <i>Metapenaeopsis acclivis</i>					
	A1	4	54±4 (59~50)	-15.6±0.3 (-15.2~-15.9)	13.1±0.5 (13.8~12.8)
	A2	1	52	-15.8	12.7
	A3	3	58±13 (70~45)	-14.9±0.3 (-14.7~-15.2)	12.7±0.5 (13.3~12.4)
Swimming crab <i>Portunus trituberculatus</i>					
	A1	1	109	-13.8	14.2
Stomatopoda					
Mantis shrimp <i>Oratosquilla oratoria</i>					
	A3	1	114	-14.3	14.2
Mollusca					
Cephalopoda					
Bottle-tailed cuttlefish <i>Euprymna morsei</i>					
	A3	1	25	-14.7	13.7
Porifera sp.**					
	A1	1	~	-15.9	11.0

* Body length of the shrimps was measured from the posterior edge of orbit to the tip of telson. Cephalothorax length was measured for the swimming crab. The length from the top of head to the tip of telson was measured for the mantis shrimp. Dorsal mantle length was measured for the bottle-tailed cuttlefish.

** The sponge was not defatted.

型個体 (n=4, -18.8±0.6‰), シロボヤ *Styela plicata* (n=1, -18.2‰), トリガイ *Fulvia mutica* (n=4, -17.9±0.2‰) などが, 広島湾で採集された試料について報告されている (Takai *et al.*, 2002b), また, 安芸灘でも, ヒメジンドウイカの種内に $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ がどちらも他個体に比べて特異的に低い群が混在していたことが報告されている (n=10; $\delta^{13}\text{C}$, -16.7±0.3‰; $\delta^{15}\text{N}$, 13.7±0.4‰; Takai *et al.*, 2002a). これらの動物は, いずれもプランクトン食を通して植物プランクトンに炭素供給を依存していたものと推察されている. 本研究で $\delta^{13}\text{C}$ 値が低かったマダイも, 小型甲殻類などの摂食を通して炭素供給を植物プランクトンに依存していたものと推察することができる.

底生植物からの炭素供給

安芸灘で小型底曳網により採集された魚類の $\delta^{15}\text{N}$ は, ヒラメ稚魚 (12.1‰) からタチウオ成魚 (20.6‰) まで栄養段階の上昇に伴い 8.5‰ も増大していたが, 対照的に $\delta^{13}\text{C}$ の分布は栄養段階と関わりなく -16.0~-13.4‰ の範囲に集中する傾向が見られた (Table 2; Figs. 3, 5). Takai *et al.* (2002b) が広島湾の魚類 16 種 401 個体 (主に底生魚類) を分析した

結果でも, 全分析個体の 92% に相当する 369 個体が -17.0~-13.0‰ の範囲に分布していたことから, 安芸灘と広島湾の底生魚類の $\delta^{13}\text{C}$ 分布には, ほとんど違いが無いものとみなすことができる. このような -16~-13‰ の $\delta^{13}\text{C}$ 分布は, 広島湾で報告されている懸濁態有機物 (プランクトンの指標; n=10, -20.1±1.7‰) や, カイアシ類 (n=1, -20.8‰), アミ類 (n=1, -21.0‰) などの動物プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ 値より明らかに高い範囲にあり (高井ほか, 2001; Takai *et al.*, 2002b), 海藻類 ($\delta^{13}\text{C}$ が -34.7~-31.5‰ の藻種を除く; n=13, -18.3±1.6‰), 海草類 (n=7, -11.7±1.2), 石面付着有機物 (石面付着藻類の指標; n=7, -15.4±1.8‰; Takai *et al.*, 2002b) などの底生植物や, 端脚類 (n=14, -14.8±1.4‰; Takai *et al.*, 2002b), 等脚類 (n=1, -13.5‰; Takai *et al.*, 2002b), 十脚類 (n=3, -16.1±0.7‰; Takai *et al.*, 2002b) などの底生小型甲殻類の $\delta^{13}\text{C}$ 分布に近かった (Fig. 5). この結果から, 安芸灘の生態系においても, ^{13}C に富んだ底生植物が底生魚類に多くの有機炭素を供給することによって, 底生魚類の $\delta^{13}\text{C}$ 値を上昇させていることが示唆された.

Table 4. Carbon and nitrogen stable isotope ratios (‰) of macroalgae collected at Stas. A1, A2 and A3 in Aki Nada on May 13, 1999.

Species	Sta.	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
Phaeophyceae			
<i>Sargassum horneri</i>	A3	-19.5	10.7
<i>Dictyota dichotoma</i>	A2	-19.8	9.1
<i>Ecklonia kurome</i>	A1	-17.5	9.1
	A2	-19.4	7.0
Rhodophyceae			
<i>Callophyllis japonica</i>	A2	-34.0	10.1
	A3	-33.2	7.9
<i>Asparagopsis taxiformis</i>	A3	-31.5	8.7
<i>Gracilaria textorii</i>	A1	-17.8	7.6
	A2	-17.5	8.4
	A3	-15.6	8.5
<i>Gigartina teedii</i>	A3	-19.0	8.7
<i>Plocamium telfairiae</i>	A1	-32.9	9.7
	A2	-33.2	9.9
	A3	-33.7	9.7
<i>Chrysomenia wrightii</i>	A3	-34.7	8.9
<i>Lomentaria catenata</i>	A3	-19.6	9.4
<i>Gelidium elegans</i>	A1	-16.9	10.3
	A2	-16.9	9.7
Kallymeniaceae sp.	A2	-21.3	8.7
Ulvophyceae			
<i>Ulva pertusa</i>	A2	-17.9	7.7

底生魚類の主要な餌生物である無脊椎動物も、 $-15.9\sim-13.8\text{‰}$ の高い $\delta^{13}\text{C}$ 値を示しており (Table 3), 広島湾で小型底曳網により採集された底生甲殻類および頭足類の $\delta^{13}\text{C}$ 分布 ($-14.7\sim-13.6\text{‰}$; Takai *et al.*, 2002b) と合致していた。底生無脊椎動物もまた、底生植物起源の有機物に炭素供給を受けていたものと考えられる。これらの無脊椎動物の $\delta^{15}\text{N}$ は $11.0\sim14.2\text{‰}$ の範囲に分布しており、タチウオやトカゲエソ *Saurida elongata* など肉食魚の $\delta^{15}\text{N}$ 値より明瞭に低い値を示していた (Table 3; Figs. 3, 5)。この結果は、肉食魚と無脊椎動物の栄養段階の違いを反映したものであり、底生植物起源の有機物が無脊椎動物を介して高次の肉食魚に供給されていることを示唆するものである。

これらの無脊椎動物の食性については、胃内容物調査の報告から知見を得ることができる。有明海で採集されたアカエビ・トラエビや瀬戸内の周防灘で採集されたガザミの胃内からは、主に甲殻類、多毛類、貝類などが検出されている (池末, 1964; 松井ほか, 1986)。また、東京湾で採集されたシャコの胃内からは、貝類、多毛類、甲殻類、魚類、クモヒトデ類が出現しており、特に貝類と多毛類が高い割合で出現している (中田, 1989)。頭足類のミミイカについては摂餌情報が乏しいが、飼育条件下で小型甲殻類を専食する行動が観察されていることや (池田, 私信)、同属の *Euprymna scolopes* について小型甲殻類食であることが報告されていることから (Hanlon *et al.*, 1997)、本種の食性は小型甲殻類食であるものと推察される。このように、本研究で分析された無脊椎動物の餌生物としては、小型甲殻類、多毛類、貝類などが重要であるものと考えられる。

安芸灘では、これらの餌生物の安定同位体比分布は報告されていないが、瀬戸内海のその他の水域で採集された試料については報告例がある。広島湾で採集された小型甲殻類の $\delta^{13}\text{C}$ は、前述のように端脚類が $-14.8\pm 1.4\text{‰}$ 、等脚類が -13.5‰ 、十脚類が $-16.1\pm 0.7\text{‰}$ と報告されており、また、同じく広島湾で採集された貝類の $\delta^{13}\text{C}$ は、マガキ *Crassostrea gigas* が $-15.4\pm 0.2\text{‰}$ ($n=20$)、トリガイが $-17.9\pm 0.2\text{‰}$ と報告されている (Takai *et al.*, 2002b)。多毛

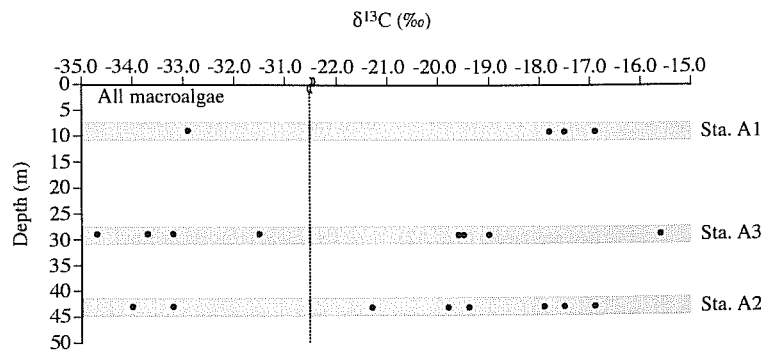


Figure 4. The relationship between $\delta^{13}\text{C}$ in macroalgae and the habitat depth at three sampling stations, A1, A2 and A3 ($n=20$).

類の $\delta^{13}\text{C}$ は、瀬戸内海東部の大阪湾で採集された個体について $-16.0\sim-14.8\text{‰}$ ($n=2$) と報告されている (Yamada *et al.*, 1996). トリガイの $\delta^{13}\text{C}$ は植物プランクトン系列の値を

Table 5. Carbon and nitrogen stable isotope ratios (‰) of leaves of seagrasses *Zostera marina* collected at Sta. M in Mitsukuchi Bay from July 19, 2000 to October 10, 2000. Sampling dates are also shown.

Date	n	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
19 Jul 00	1	-9.7	6.2
20 Sep 00	3	-10.9	6.0
		-11.3	5.7
		-12.3	6.0
10 Oct 00	3	-13.4	6.9
		-12.7	6.5
		-11.5	7.7

示しているが、本研究で分析された無脊椎動物の $\delta^{13}\text{C}$ 分布は、総じて、主要餌生物と考えられる無脊椎動物の $\delta^{13}\text{C}$ の文献報告値と合致しているものと見なすことができる。また、 $\delta^{13}\text{C}$ 値が高い主要餌生物の $\delta^{15}\text{N}$ は、端脚類が $8.2\pm 0.8\text{‰}$ 、等脚類が 9.5‰ 、十脚類が $11.6\pm 0.2\text{‰}$ 、マガキが $11.7\pm 1.0\text{‰}$ (Takai *et al.*, 2002b)、多毛類が $7.7\sim 11.4\text{‰}$ (Yamada *et al.*, 1996) と報告されている。マガキは本研究で分析された無脊椎動物の餌生物としては体サイズが大きすぎるため、直接の捕食-被捕食関係は考えにくい。小型甲殻類や多毛類の低い $\delta^{15}\text{N}$ 値と本研究で分析された無脊椎動物の $\delta^{15}\text{N}$ 値の差異は、両者の捕食-被捕食関係を反映したものであると考えられる。本研究で分析された無脊椎動物は、このような低次の無脊椎動物を介して底生植物から炭素供給を受けていたものと推察される。

近年、北米東部沿岸での研究成果により、沿岸浅海域の海底面の一次生産は、大型底生植物が繁茂していない海域であっても、植物プランクトンの一次生産に匹敵するほど

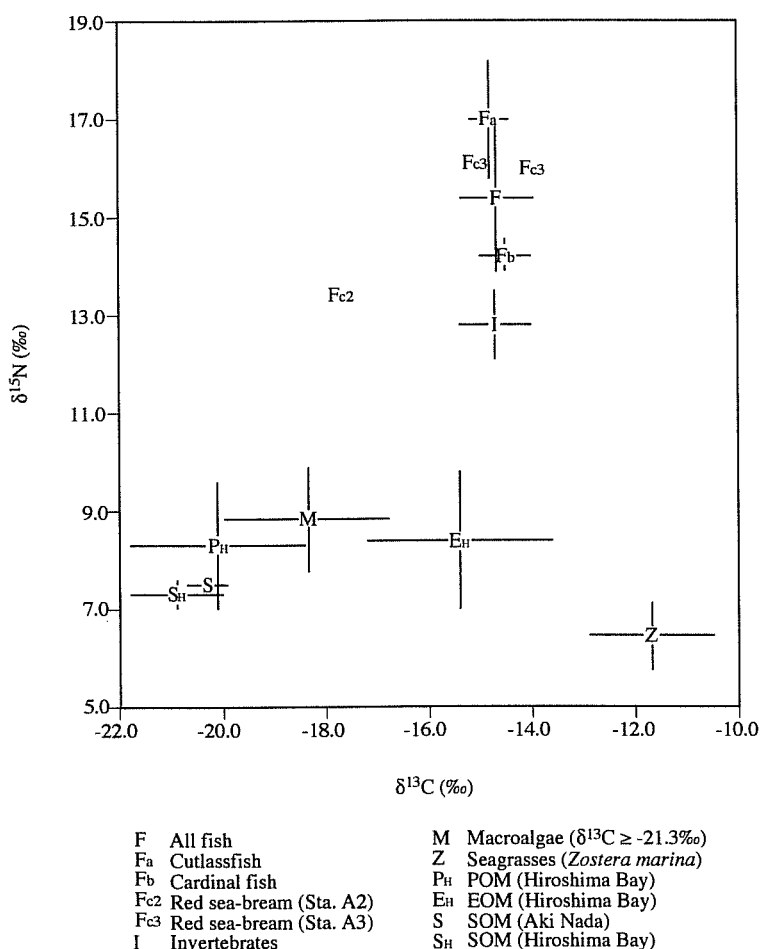


Figure 5. The $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ map for Aki Nada on May 13, 1999. The values are shown as mean values \pm SD except the red sea bream. The isotopic values of the three individuals are shown for the red sea bream. The samples with $\leq -31.5\text{‰}$ are excluded from the macroalgae. The POMs (P_H), the EOMs (E_H), and the SOMs (S_H) were collected in Hiroshima Bay by Takai *et al.* (2002b). The SOMs (S) were collected in Aki Nada in the present study.

の規模であることが明らかにされつつある (Cahoon *et al.*, 1990; Hopkinson *et al.*, 1991; Cahoon and Cooke, 1992; Cahoon *et al.*, 1993; Nelson *et al.*, 1999). Jahnke *et al.* (2000) の調査結果によれば, South Atlantic Bight の水深 14~40 m の海域では, 総生産量の約 40% が底生微細藻類の生産によって占められていた. 安芸灘においても, このような底生微細藻類の一次生産が海底面の物質収支に大きな影響を及ぼしている可能性が考えられる.

また, 1994 年の累計によれば, 広島県沿岸には 350 カ所の藻場が現存しており, その総面積は 2059 ha に上ることが報告されている (環境庁自然保護局・財団法人海中公園センター, 1994). このように広大な底生大型植物の群落から, 大量の有機炭素が底生動物群集に供給されている可能性についても考慮する必要がある.

瀬戸内海の有光層深度 (日補償深度) については, 内海全体の年間平均値が 27.2 m で, 広島湾 (16.5 m) や大阪湾 (20.4 m) の年間平均値よりも深く, 紀伊水道 (37.8 m) や安芸灘 (32.0 m) の年間平均値より浅いことが報告されている (Hashimoto *et al.*, 1997). 本研究における採集地点の中で水深が最も深かったのは地点 A2 であり, 曳網開始地点の水深 (43 m) は安芸灘の有光層深度の年間平均値 (32.0 m) より深かった. しかしながら, 地点 A2 で採集された動物の $\delta^{13}\text{C}$ 分布は, 魚類, 無脊椎動物ともに, 他の 2 地点で採集された個体の $\delta^{13}\text{C}$ 分布と顕著な差異が認められなかった (Fig. 2). テンジクダイでは水深が深くなるほど $\delta^{13}\text{C}$ が有意に減少していたが, その減少率は僅かであり, いずれの地点で採集された個体も底生植物寄りの高い $\delta^{13}\text{C}$ 値を示していた ($-15.3\sim-13.4\text{‰}$; Fig. 2b). この結果は, 有光層深度近辺の水深帯までなら, 安芸灘の底生動物の $\delta^{13}\text{C}$ 分布には顕著な局所的差異が生じないことを示唆するものである.

沿岸浅海域における海底面の一次生産の重要性

沿岸浅海域の動物の安定同位体比は, 安芸灘・広島湾ばかりでなく日本各地の沿岸域で採集された魚類, 甲殻類, 頭足類, 巻貝類, イソギンチャク類, 多毛類などでも報告例がある (Table 6). 渡島半島沿岸で採集されたカタクチイワシ ($n=2$, $-18.0\sim-17.6\text{‰}$), 伊予灘で採集されたマダイ ($n=3$, -16.9 ± 1.0), 島根県沿岸で採集されたヤリイカ *Loligo bleekeri* ($n=5$, $-16.6\pm 0.5\text{‰}$), 紀伊半島沿岸で採集されたオニサザエ *Chicoreus asianus* ($n=6$, $-16.6\pm 1.5\text{‰}$) などでは, オホーツク海南端部や岩手県沿岸で採集された動物プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ ($n=4$, $-20.7\sim-18.4\text{‰}$; ツノナシオキアミ *Euphausia pacifica*) に近い $\delta^{13}\text{C}$ 値が報告されている (Mitani *et al.*, 2000; Takai *et al.*, 2000; 三島・星加, 2002; Hatase *et al.*, 2002). 一般に, 中緯度地方の植物プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ は $-24\sim-18\text{‰}$ の範囲に分布するものと概括されており (Fry and Sherr, 1984), 日本沿岸の懸濁態有機物の $\delta^{13}\text{C}$ 分布も概ね $-24\sim-19\text{‰}$ の範囲に報告されている

(Wada *et al.*, 1987a; Minami *et al.*, 1995; Nakatsuka *et al.*, 1997; Lindsay *et al.*, 1998). したがって, $\delta^{13}\text{C}$ 値の低いこれらの動物は, 植物プランクトンの一次生産に炭素供給を依存する傾向が強かったものと推察することができる.

一方, その他の大多数の種では, $\delta^{13}\text{C}$ の平均値は $-16\sim-13\text{‰}$ の範囲に分布していた (Yamada *et al.*, 1996; Takai *et al.*, 2000; 三島・星加, 2002; Hatase *et al.*, 2002; Table 6). この $\delta^{13}\text{C}$ 分布は, 安芸灘や広島湾における底生動物群集の $\delta^{13}\text{C}$ 分布と合致している. 注目すべきは, 一般にプランクトン食魚と見なされているカタクチイワシでも, 高い $\delta^{13}\text{C}$ 値 (-15.9‰) が瀬戸内海東部の大阪湾で報告されていることである (三島・星加, 2002). この報告値は, 渡島半島沿岸で採集されたカタクチイワシの同位体比分布 ($-18.0\sim-17.6\text{‰}$; Mitani *et al.*, 2000) と明瞭に異なっている. カタクチイワシの同位体比は, 広島湾で採集された試料の場合も個体差が大きく, 同位体比が炭素, 窒素とも高い個体 ($n=20$; $\delta^{13}\text{C}$, $-15.5\pm 1.2\text{‰}$; $\delta^{15}\text{N}$, $14.4\pm 1.0\text{‰}$) と炭素, 窒素とも低い個体 ($n=4$; $\delta^{13}\text{C}$, $-18.8\pm 0.6\text{‰}$; $\delta^{15}\text{N}$, $8.5\pm 0.8\text{‰}$) が混在していた (Takai *et al.*, 2002b). 陣之内 (1977) によれば, 瀬戸内海山口県沿岸の干潟で採集されたカタクチイワシの胃内からは, カイアシ類, 浮遊幼生, 珪藻類ばかりでなく, 十脚類, アミ類, 端脚類, 多毛類などが多く検出されている. 沿岸浅海域のカタクチイワシはこのように多様な餌生物を利用するため, その $\delta^{13}\text{C}$ 分布に著しい個体差が生じるものと考えられる.

本研究では, 広島湾の底生動物群集について Takai *et al.* (2002b) の報告している $\delta^{13}\text{C}$ 分布が, 水塊特性の明瞭に異なる安芸灘でもほぼ同様であることが示され, 海底面の一次生産から底生動物群集への炭素供給が, 安芸灘の生態系の物質収支においても重要な役割を果たしていることが示唆された. 日本沿岸各地で採集された底生動物の多くが, 安芸灘・広島湾と同様の $\delta^{13}\text{C}$ 分布を示していることを考慮すると (Table 6), 日本沿岸の浅海食物網における底生植物起源の有機物の重要性について検討する必要があるものと考えられる.

ただし, 本研究では, 底生動物群集の分析個体が主として成魚・成体であったことに注意する必要がある. 底生の魚類や無脊椎動物の $\delta^{13}\text{C}$ が浮遊期から底生生活期への移行に伴って著しく変化する現象は, 複数の種について報告例があり (Vander Zanden, 1998; Hentschel *et al.*, 1998; Herzka *et al.*, 2001), 広島湾のメバルについても同様の傾向が認められている (Takai *et al.*, 2002b). 沿岸浅海域の底生動物群集一般の生活史特性として, 浮遊期の植物プランクトン依存から底生生活期の底生植物依存に炭素供給源が切り替わっている可能性が考えられる. 今後, 生活史の進行に伴う炭素供給源の切り替わり現象について総合的に検討していく必要がある.

Table 6. The reference data of carbon and nitrogen stable isotope ratios (‰; mean ± SD) of animals collected in the coastal waters of Japan except Aki Nada and Hiroshima Bay. Sampling locations and dates are also shown.

Species	Location	Date	n	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	References
Fish						
Marbled sole <i>Pleuronectes yokohamae</i>	Osaka Bay (Seto Inland Sea)	25 Jan 94	1	-14.8	13.0	Mishima and Hoshika (2002)
Red tongue-sole <i>Cynoglossus joyneri</i>	Osaka Bay (Seto Inland Sea)	25 Jan 94	1	-14.6	15.0	Mishima and Hoshika (2002)
Black cow tongue <i>Paraplagusia japonica</i>	Osaka Bay (Seto Inland Sea)	16 Mar 94	1	-14.6	13.4	Mishima and Hoshika (2002)
Bartailed flathead <i>Platycephalus indicus</i>	Osaka Bay (Seto Inland Sea)	16 Mar 94	1	-15.0	13.9	Mishima and Hoshika (2002)
Yellowfin goby <i>Acanthogobius flavimanus</i>	Osaka Bay (Seto Inland Sea)	16 Mar 94	1	-15.6	14.2	Mishima and Hoshika (2002)
Red sea-bream <i>Pagrus major</i> (100–200 g)	Iyo Nada (Seto Inland Sea)	8 Sep 95	3	-16.9 ± 1.0	13.6 ± 0.9	Mishima and Hoshika (2002)
Red sea-bream <i>Pagrus major</i> (300–500 g)	Iyo Nada (Seto Inland Sea)	8 Sep 95	5	-16.0 ± 0.3	15.2 ± 0.2	Mishima and Hoshika (2002)
Red sea-bream <i>Pagrus major</i>	Iyo Nada (Seto Inland Sea)	11 Oct 95	5	-16.3 ± 0.4	13.3 ± 0.3	Mishima and Hoshika (2002)
Spotted sardine <i>Sardinops melanostictus</i>	Osaka Bay (Seto Inland Sea)	9 Aug 94	1	-15.8	13.8	Mishima and Hoshika (2002)
Japanese anchovy <i>Engraulis japonicus</i>	Osaka Bay (Seto Inland Sea)	9 Aug 94	1	-15.9	13.7	Mishima and Hoshika (2002)
Japanese anchovy <i>Engraulis japonicus</i>	off the Oshima Peninsula	4 Oct 99	2	-18.0, -17.6	9.9, 10.5	Mitani <i>et al.</i> (2000)
Crustacean						
<i>Atergatis integerrimus</i> (Xanthidae)	off the Satsuma Peninsula	Mar 00	2	-14.2 ± 0.5	9.7 ± 0.7	Hatase <i>et al.</i> (2002)
<i>Etisus anaglyptus</i> (Xanthidae)	off the Satsuma Peninsula	Mar 00	5	-13.8 ± 0.1	9.3 ± 0.5	Hatase <i>et al.</i> (2002)
<i>Dardanus gemmatus</i> (Diogenidae)	off the Satsuma Peninsula	Mar 00	4	-12.9 ± 0.8	9.9 ± 0.3	Hatase <i>et al.</i> (2003)
<i>Dardanus pedunculatus</i> (Diogenidae)	off the Satsuma Peninsula	Mar 00	6	-13.3 ± 0.4	9.9 ± 0.3	Hatase <i>et al.</i> (2002)
<i>Dardanus pedunculatus</i> (Diogenidae)	off the Kii Peninsula	Nov 98	3	-14.6 ± 0.6	10.8 ± 0.9	Hatase <i>et al.</i> (2002)
<i>Euphausia pacifica</i> (Euphausiidae)	off Iwate Prefecture	11–21 Oct 99	2*	-18.6, -18.4	8.7, 8.7	Mitani <i>et al.</i> (2000)
<i>Euphausia pacifica</i> (Euphausiidae)	Okhotsk Sea	30 Sep 99	2*	-20.7, -20.5	8.5, 8.6	Mitani <i>et al.</i> (2000)
Cephalopod						
Spear squid <i>Loligo bleekeri</i>	off Shimane Prefecture	13 Feb 96	5	-16.6 ± 0.5	11.7 ± 0.6	Takai <i>et al.</i> (2000)
Japanese common squid <i>Todarodes pacificus</i>	off the Izu Peninsula	Dec 99	6	-15.8 ± 1.3	12.7 ± 1.0	Hatase <i>et al.</i> (2002)
North Pacific bobtail <i>Rossia pacifica</i>	Wakasa Bay	21 Mar 97	5	-16.0 ± 0.2	12.0 ± 0.5	Takai <i>et al.</i> (2000)
Common octopus <i>Octopus vulgaris</i>	off the Izu Peninsula	Dec 99	3	-12.5 ± 0.5	11.8 ± 0.2	Hatase <i>et al.</i> (2002)
Conch						
<i>Pleuroploca filamentosa</i> (Fasciolaridae)	off the Satsuma Peninsula	Mar 00	2	-13.0 ± 1.3	10.4 ± 0.2	Hatase <i>et al.</i> (2002)
<i>Chicoreus asianus</i> (Muricidae)	off the Kii Peninsula	Nov 98	6	-16.6 ± 1.5	7.8 ± 1.6	Hatase <i>et al.</i> (2002)
Sea anemone						
<i>Calliactis polytypus</i> (Hormathiidae)	off the Satsuma Peninsula	Mar 00	10	-13.4 ± 0.6	9.2 ± 0.2	Hatase <i>et al.</i> (2002)
<i>Calliactis polytypus</i> (Hormathiidae)	off the Kii Peninsula	Nov 98	7	-14.5 ± 0.5	10.1 ± 0.3	Hatase <i>et al.</i> (2002)
Polychaeta						
—	Osaka Bay (Seto Inland Sea)	—	1**	-16.0	7.7	Yamada <i>et al.</i> (1996)
—	Osaka Bay (Seto Inland Sea)	—	1**	-14.8	11.4	Yamada <i>et al.</i> (1996)

* A mixture of twenty individuals was measured for each pair of isotopic values.

** A mixture of five individuals was measured for the pair of isotopic values.

謝 辞

本研究の取りまとめに際して、草稿をご校閲頂いた地球環境学研究所の和田英太郎教授に厚く御礼申し上げる。また、海藻の同定にご協力頂いた広島県可部保健所の今村賢太郎氏、および草稿の作成に際し有益なご助言を頂いた広島大学大学院生物圏科学研究科の石田佐知子氏と理化学研究所脳科学総合研究センターの池田譲博士に深謝の意を表す。なお、本研究は、科学技術振興事業団の科学技術特別研究員事業および文部科学省オープン・リサーチ・センター構想事業により実施された。記して謝意を表す。

引用文献

- Cahoon, L.B., G.R. Beretich Jr, C.J. Thomas and A.M. McDonald (1993) Benthic microalgal production at Stellwagen Bank, Massachusetts Bay, USA. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **102**, 179–185.
- Cahoon, L.B. and J.E. Cooke (1992) Benthic microalgal production in Onslow Bay, North Carolina, U.S.A. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **84**, 185–196.
- Cahoon, L.B., R.S. Redeman and C.R. Tronzo (1990) Benthic microalgal biomass in sediments of Onslow Bay, North Carolina. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **31**, 805–816.
- DeNiro, M.J. and S. Epstein (1978) Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **42**, 495–506.
- DeNiro, M.J. and S. Epstein (1981) Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **45**, 341–351.
- 遠藤拓郎 (1970) 瀬戸内海の一次生産に関する研究。広島大学水産産学部紀要, **9**, 177–221.
- France, R.L. (1995) Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae: foodweb implications. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **124**, 307–312.
- Fry, B. (1988) Food web structure on Georges Bank from stable C, N, and S isotopic compositions. *Limnol. Oceanogr.*, **33**, 1182–1190.
- Fry, B. and E.B. Sherr (1984) $\delta^{13}\text{C}$ measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. *Contrib. Mar. Sci.*, **27**, 13–47.
- Hanlon, R.T., M.F. Claes, S.E. Ashcraft and V. Paul (1997) Laboratory culture of the sepiolid squid *Euprymna scolopes*: A model system for bacteria-animal symbiosis. *Biol. Bull.*, **192**, 364–374.
- Hashimoto, H., T. Hashimoto, O. Matsuda, K. Tada, K. Tamai, S. Uye and T. Yamamoto (1997) Biological productivity of lower trophic levels of the Seto Inland Sea. In: Sustainable development in the Seto Inland Sea, Japan, eds. Okaichi, T. and T. Yanagi, Terra Scientific Publishing Company, Tokyo, 17–58.
- Hatase, H., N. Takai, Y. Matsuzawa, W. Sakamoto, K. Omuta, K. Goto, N. Arai and T. Fujiwara (2002) Size-related differences in the feeding habitat use of adult female loggerhead turtles, *Caretta caretta*, around Japan determined by stable isotope analyses and satellite telemetry. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **233**, 273–281.
- Hentschel, B.T. (1998) Intraspecific variations in $\delta^{13}\text{C}$ indicate ontogenetic diet changes in deposit-feeding polychaetes. *Ecology*, **79**, 1357–1370.
- Herzka, S.Z., S.A. Holt and G. J. Holt (2001) Documenting the settlement history of individual fish larvae using stable isotope ratios: model development and validation. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **265**, 49–74.
- Hopkinson, C.S., R.D. Fallon, B.O. Jansson and J. P. Schubauer (1991) Community metabolism and nutrient cycling at Gray's Reef, a hard bottom habitat in the Georgia Bight. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **73**, 105–120.
- 池末 弥 (1964) 有明海におけるエビ・アミ類の生活史、生態に関する研究。西水研研究業績, **161**, 1–124.
- Jahnke, R.A., J.R. Nelson, R.L. Marinelli and J.E. Eckman (2000) Benthic flux of biogenic elements on the Southeastern US continental shelf: influence of pore water advective transport and benthic microalgae. *Cont. Shelf Res.*, **20**, 109–127.
- 環境庁自然保護局・財団法人海中公園センター (1994) 第4回自然環境保全基礎調査。海域生物環境調査報告書 (干潟、藻場、サンゴ礁調査)。第2巻。藻場。pp. 400.
- 木曾克裕 (1980) 平戸島志々伎湾におけるマダイ当歳魚個体群の摂餌生態-I。成長に伴う餌料の変化とその年変動。西水研報, **54**, 291–306.
- 北島 力 (1978) マダイの採卵と稚魚の量産に関する研究。長崎県水試論文集, **5**, 1–92.
- Lindsay, D.J., M. Minagawa, I. Mitani and K. Kawaguchi (1998) Trophic shift in the Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in its early life history stages as detected by stable isotope ratios in Sagami Bay, central Japan. *Fish. Sci.*, **64**, 403–410.
- Maberly, S.C. (1990) Exogenous sources of inorganic carbon for photosynthesis by marine macroalgae. *J. Phycol.*, **26**, 439–449.
- Maberly, S.C., J.A. Raven and A.M. Johnston (1992) Discrimination between ^{12}C and ^{13}C by marine plants. *Oecologia*, **91**, 481–492.
- 松井誠一・萩原洋一・藤 紘和・塚原 博 (1986) ガザミ *Portunus trituberculatus* (Miers) の摂餌生態に関する研究。九大農芸誌, **40**, 175–181.
- Minagawa, M. and E. Wada (1984) Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **48**, 1135–1140.
- Minami, H., M. Minagawa and H. Ogi (1995) Changes in stable carbon and nitrogen isotope ratios in Sooty and Short-tailed Shearwaters during their northward migration. *The Condor*, **97**, 565–574.
- 三島康史・星加 章 (2002) 瀬戸内海の伊予灘および大阪湾で採取された魚類の炭素・窒素安定同位体比。沿岸海洋研究, **39**, 145–150.
- Mitani, Y., T. Bando, N. Takai and W. Sakamoto (2000) Diet records and stock structure of minke whales *Balaenoptera acutorostrata* around Japan examined by $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analyses. Paper SC/F2K/J20 presented to the IWC Scientific Committee Workshop to Review the Japanese Whale Research Programme under Special Permit for North Pacific Minke Whales (JARPN), Tokyo, 7–10 February 2000 (unpublished), pp 12.
- 中西 弘 (1996) 世界の中の瀬戸内海を語る。瀬戸内海の特徴は、そのキーワード。瀬戸内海の生物資源と環境—その将来のために—, 岡市友利・小森星児・中西 弘編, 恒星社厚生閣, 東京, 215–218.
- 中田尚宏 (1989) 東京湾におけるシャコの生物学的特性。神水試研報, **10**, 63–69.
- Nakatsuka, T., N. Handa, N. Harada, T. Sugimoto and S. Imaizumi (1997) Origin and decomposition of sinking particulate organic matter in the deep water column inferred from the vertical distributions of its $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{14}\text{C}$. *Deep-Sea Res.*, **44**, 1957–1979.
- Nelson, J.R., J.E. Eckman, C.Y. Robertson, R.L. Marinelli and R.A. Jahnke (1999) Benthic microalgal biomass and irradiance at the sea floor on the continental shelf of the South Atlantic Bight: Spatial and temporal variability and storm effects. *Cont. Shelf Res.*, **19**, 477–505.
- O'Leary, M. H. (1981) Carbon isotope fractionation in plants. *Phytochemistry*, **20**, 553–567.
- 多田邦尚 (1996) 低次生産の現状は。植物プランクトン。瀬戸内海の生物資源と環境—その将来のために—, 岡市友利・小森星児・中西 弘編, 恒星社厚生閣, 東京, 52–56.
- Tada, K., K. Monaka, M. Morishita and T. Hashimoto (1998) Standing

- stocks and production rates of phytoplankton and abundance of bacteria in the Seto Inland Sea, Japan. *J. Oceanogr.*, **54**, 285–295.
- 高井則之・星加 章・今村賢太郎・萬 明美・谷本照巳・三島康史 (2001) 広島湾における海藻の炭素・窒素安定同位体比の分布特性. *日本生態学会誌*, **51**, 177–191.
- Takai, N., Y. Mishima and A. Hoshika (2002a) Habitat use and trophic positions of Kobi squid *Loliolus sumatrensis* in the western Seto Inland Sea in late spring inferred from carbon and nitrogen stable isotope ratios. *Bull. Jpn. Soc. Fish. Oceanogr.*, **66**, 1–10.
- Takai, N., Y. Mishima, A. Yorozu and A. Hoshika (2002b) Carbon sources for demersal fish in the western Seto Inland Sea, Japan examined by $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analyses. *Limnol. Oceanogr.*, **47**, 730–741.
- Takai, N., S. Onaka, Y. Ikeda, A. Yatsu, H. Kidokoro and W. Sakamoto (2000) Geographical variations in carbon and nitrogen stable isotope ratios in squid. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **80**, 675–684.
- 高杉由夫・肥後竹彦・埜口英昭・宝田盛康 (1983) 冬期における安居島周辺海域の水温・塩分変動. *中工試報*, **19**, 13–28.
- 多々良 薫 (1981) 基礎生産と漁獲量との関係—漁業による基礎生産の利用— (瀬戸内海におけるモデル計算). *南西水研報*, **13**, 111–133.
- Uye, S., H. Kuwata and T. Endo (1987) Standing stocks and production rates of phytoplankton and planktonic copepods in the Inland Sea of Japan. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **42**, 421–434.
- Vander Zanden, M.J., G. Cabana and J.B. Rasmussen (1997) Comparing trophic position of freshwater fish calculated using stable nitrogen isotope ratios ($\delta^{15}\text{N}$) and literature dietary data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **54**, 1142–1158.
- Vander Zanden, M.J., M. Hulshof, M.S. Ridgway and J.B. Rasmussen (1998) Application of stable isotope techniques to trophic studies of age-0 smallmouth bass. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **127**, 729–739.
- Wada, E., Y. Kabaya, K. Tsuru and R. Ishiwatari (1990) ^{13}C and ^{15}N abundance of sedimentary organic matter in estuarine areas of Tokyo Bay, Japan. *Mass Spectroscopy*, **38**, 307–318.
- Wada, E., M. Minagawa, H. Mizutani, T. Tsuji, R. Imaizumi and K. Karasawa (1987a) Biogeochemical studies on the transport of organic matter along the Otsuchi river watershed, Japan. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **25**, 321–336.
- Wada, E., M. Terazaki, Y. Kabaya and T. Nemoto (1987b) ^{15}N and ^{13}C abundances in the Antarctic Ocean with emphasis on the biogeochemical structure of the food web. *Deep-Sea Res.*, **34**, 829–841.
- Yamada, Y., T. Ueda and E. Wada (1996) Distribution of carbon and nitrogen isotope ratios in the Yodo River watershed. *Japan. J. Limnol.*, **57**, 467–477.
- 陣之内征龍 (1977) 冠水時の干潟域に出現する水産動物について. II. 食性. *山口県内海水試報*, **6**, 36–45.

Appendix 1. Sampling stations, body length (mm), carbon and nitrogen stable isotope ratios (‰) of fish collected in Aki Nada on May 13, 1999.

Species	Sta.	Body length	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	Species	Sta.	Body length	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
Aulopiformes						A1	127	-14.1	15.2
Shortfin lizardfish <i>Saurida elongata</i>						A1	140	-13.9	15.6
	A1	169	-13.7	15.9	Belted beard grunt <i>Hapalogenys mucronatus</i>				
	A1	191	-15.1	17.6		A1	150	-14.1	15.1
	A1	203	-13.6	16.2	Red sea-bream <i>Pagrus major</i>				
	A3	165	-13.9	16.6		A2	112	-17.7	13.4
Scorpaeniformes						A3	116	-15.1	16.1
Greenling <i>Hexagrammos otakii</i>						A3	145	-14.0	16.0
	A3	277	-13.4	16.2	Offshore ponyfish <i>Leiognathus rivulatus</i>				
Snail fish <i>Liparis tanakai</i>						A3	54	-16.1	13.6
	A2	175	-16.2	14.2	Cutlassfish <i>Trichiurus japonicus</i>				
Perciformes						A1	290	-14.5	15.5
Cardinal fish <i>Apogon lineatus</i>						A1	325	-15.2	15.6
	A1	42	-13.8	13.9		A1	335	-15.0	15.4
	A1	50	-14.6	14.5		A1	345	-15.0	15.3
	A1	50	-15.0	14.7		A1	355	-14.8	15.5
	A1	50	-14.1	14.7		A1	688	-14.2	20.6
	A1	51	-15.0	14.9		A1	700	-14.6	16.5
	A1	54	-13.9	14.1		A1	820	-15.0	18.1
	A1	55	-13.4	14.0		A2	575	-15.1	17.0
	A1	58	-14.3	14.7		A2	629	-14.7	16.3
	A1	63	-14.0	13.7		A2	640	-14.8	16.8
	A1	64	-14.4	14.4		A2	662	-14.8	17.0
	A1	64	-14.3	13.9		A2	670	-15.7	17.4
	A1	70	-14.0	14.2		A2	670	-15.2	17.8
	A1	72	-14.3	14.5		A2	675	-14.6	16.8
	A2	49	-14.8	14.1		A2	679	-15.2	18.1
	A2	51	-14.9	14.0		A2	683	-14.7	18.6
	A2	55	-15.3	14.7		A2	689	-14.1	17.0
	A2	56	-15.2	14.0		A2	704	-14.3	17.3
	A2	56	-14.2	13.9		A2	722	-14.5	17.0
	A2	56	-14.9	14.3		A2	775	-14.7	16.9
	A2	58	-15.1	13.7		A2	842	-14.9	17.4
	A2	58	-14.7	14.5	Whipfin dragonet <i>Repomucenus valenciennesi</i>				
	A2	65	-14.6	14.5		A3	65	-15.9	15.8
	A2	67	-15.0	14.2	Naked-headed goby <i>Favonigobius gymnauchen</i>				
	A3	50	-14.8	14.4		A3	52	-16.4	14.8
	A3	52	-14.3	14.3	Pleuronectiformes				
	A3	53	-14.5	14.0	Japanese flounder <i>Paralichthys olivaceus</i>				
	A3	57	-14.1	13.7		A3	68	-13.6	12.1
	A3	66	-14.6	13.8	Tetraodontiformes				
White croaker <i>Pennahia argentata</i>					Finepatterned puffer <i>Takifugu poecilonotus</i>				
	A1	111	-14.4	14.9		A3	124	-14.9	16.0
	A1	112	-14.0	15.0					

Appendix 2. Sampling stations, body length (mm), carbon and nitrogen stable isotope ratios (‰) of invertebrates collected in Aki Nada on May 13, 1999.

Species	Sta.	Body length	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
Arthropoda				
Crustacea				
Decapoda				
Whiskered velvet shrimp <i>Metapenaeopsis barbata</i>				
A1	62		-13.9	12.7
A1	65		-14.0	12.7
A1	56		-14.1	12.8
A1	44		-14.0	12.7
A2	41		-14.1	12.6
A3	56		-14.2	12.8
A3	64		-14.4	12.1
A3	52		-14.2	12.7
A3	52		-14.4	12.4
A3	79		-14.4	12.1
A3	52		-14.5	12.2
A3	71		-14.4	12.8
A3	59		-14.0	12.4
Tiger velvet shrimp <i>Metapenaeopsis acclivis</i>				
A1	59		-15.9	12.8
A1	57		-15.9	13.0
A1	51		-15.6	12.8
A1	50		-15.2	13.8
A2	52		-15.8	12.7
A3	59		-14.9	13.3
A3	70		-14.7	12.4
A3	45		-15.2	12.4
Swimming crab <i>Portunus trituberculatus</i>				
A1	109		-13.8	14.2
Stomatopoda				
Mantis shrimp <i>Oratosquilla oratoria</i>				
A3	114		-14.3	14.2
Mollusca				
Cephalopoda				
Bottle-tailed cuttlefish <i>Euprymna morsei</i>				
A3	25		-14.7	13.7
Porifera sp.				
A1	—		-15.9	11.0