

メソコスム水槽を用いた光環境がアマモの生長に及ぼす影響に関する研究

中村由行*・細川真也**・神尾光一郎***

アマモ生育に影響を及ぼす因子について、メソコスム水槽を用いた実験とアマモ生物量変化解析モデルを用いて検討を行った。メソコスム水槽における実験では、水温が高くなる 7~9 月において葉条長は短くなり、10~12 月にかけて葉条長・株数が増加する傾向を示した。一方、株密度は、直射日光の到達時間の影響を強く受けて季節的に変動する事が明らかとなつた。本研究で示した生物量維持光量は、メソコスム水槽における実験結果を支持する有効な指標である事を示した。メソコスム水槽のアマモ生物量変動について解析を行ったところ、実験開始後すぐに加入した付着藻がアマモの光合成を阻害していた事が示唆された。

1. はじめに

沿岸域における自然との共生を目指した環境整備としては、干潟や藻場の再生事業が挙げられる。藻場再生事業においては、我が国の代表的な海草藻場であるアマモ場がその対象となる事が多い。しかし、アマモ場の生育環境は複雑であり、アマモ場の成立条件を理解した上で適地選定を行わなければ、造成の成功は望めない。

アマモ場の成立条件の中で、光環境条件を満たす事が最も重要な点の一つとして挙げられる。川端(1996)は、天然アマモ場における調査結果に加え、既往の文献を整理する事で、アマモ場を造成するためには、春から夏にかけて $3.0 \text{ mol m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ 以上、秋から冬にかけて $1.5 \text{ mol m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ 以上の光量が必要であるとしている。一方、寺脇・玉置(2003)は屋外水槽を用いたアマモの培養実験を行った結果、光量 100% の水槽と光量 3% 以下の水槽では株数の減少と葉条長の低下が見られたと報告している。以上より、適度な光量を整えてやらなければアマモの生物量は維持できず、アマモ場として成立しない事が分かる。

本研究では、自然に近い条件で稼働しているアマモ場のメソコスム水槽において、アマモ生育・光量・水質について約 1 年間の調査を行い、アマモの生育に及ぼした影響について水質と光環境の観点から検討を行う。次に、アマモの生育限界を示す指標として、生物量維持光量の概念を示し、メソコスム水槽における調査結果および既往の知見より、その有効性を検証する。最後に、メソコスム実験水槽におけるアマモ生物量変動解析を行い、約 1 年間におけるアマモの生長について考察を行う。

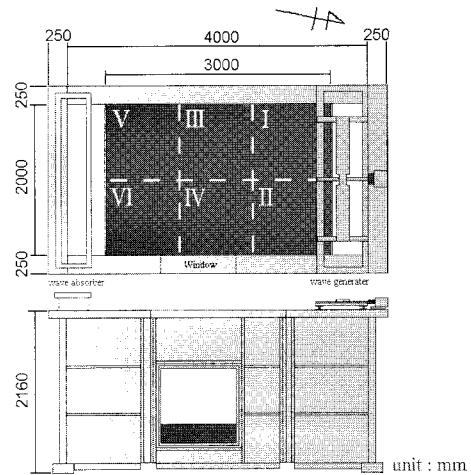


図-1 メソコスム水槽（上段：平面図、下段：側面図、水槽内を平面図のように 6 分割して調査を行った。

2. 実験方法および調査方法

(1) 実験方法

実験に使用したメソコスム水槽の概要を図-1 に示す。水槽は FRP 製であり、造波装置と消波工が設置されている。水槽東側のみに覗き窓が設けられており、朝日が覗き窓から水槽内に入射する構造となっている。泥は東京湾中ノ瀬航路の浚渫土（砂質土、 $d_{50}=0.13 \text{ mm}$ ）を 1 年間仮置きしたものを 0.5 m の高さまで敷き詰めた。ここに、2004 年 2 月に神奈川県横須賀市走水海岸で採取した 200 本のアマモを成体移植し、約 1 ヶ月間濾過海水による養生運転を行った後、未濾過海水を導水して実験を開始した。実験条件は、波（波高 $5\text{--}7 \text{ cm}$ 、周期 2 s ）、潮汐（水深 $1.0\text{--}1.5 \text{ m}$ 、周期 12.4 hr 、1 潮汐当りの交換率約 25%）を常時与え、水温制御は行わなかった。光源は太陽光のみである。

(2) 調査方法

メソコスム水槽の本格運転開始から、アマモ生育、水質、光量について調査を行った。水質に関しては、多項

* 正会員 工博 (独法) 港湾空港技術研究所 海洋・水工部沿岸環境領域長

** 正会員 修(工) (独法) 港湾空港技術研究所 海洋・水工部

*** 修(水) (株) 東京久榮 環境創出部

日水質計を用いて、主に水温・塩分・pHについて毎朝計測した。アマモ生育調査と光量調査については、すでに図-1で示したブロックI～VI毎に行った。アマモ生育調査は、株数・葉条長・花枝の各項目について計数・計測を行った。株数は生長点を確認できれば1本とした。葉条長は、3葉齢の葉（中心から3本目の葉）について泥表面から葉先までの長さを測定した。各ブロックについて3本の株を無作為に選び平均したものを各ブロックの葉条長とした。花枝については穂を付けた株を1本と定義した。株数、葉条長についてはそれぞれ2ヶ月間隔、1ヶ月間隔で計数・計測を行い、花枝については花を咲かせた4月の1ヶ月のみについて計数した。光量は、超小型メモリー照度計（アレック電子、MDS-MkV/L）を泥面から25cmの高さに設置し、PAR（Photosynthetically Active Radiation、光合成有効放射）を測定した。光量の計測は2004年12月と2005年1月、3月に行った。

3. 調査結果

(1) 水温がアマモの生育に及ぼす影響

a) 水質の季節変化

移植後1年間の水質調査結果より、メソコスム水槽の塩分・pHの年間変動は小さく、塩分変化については川崎ら(1988)が示す生育好適塩分(17–34)の範囲内であった。一方、図-2に示すとおり、水温は季節的な変動が大きく、10°Cから30°Cの範囲で変動していた。

b) 全株数・葉条長の季節変化

図-2の全株数、葉条長の季節変動より、株数、葉条長は、水温と同様に季節的な変動が大きい事が分る。特に、水温が25°C程度以上続く7–9月にかけて葉条長が急激に短くなっている。一方、株数、葉条長とともに、10–12月にかけて増加している。これらの傾向は、川崎ら(1987)が示すアマモの生活史の傾向と概ね一致している。

(2) 光環境がアマモの生育に及ぼす影響

a) メソコスム水槽泥表面におけるPARの平面分布

ブロックII、IV、VIおよび屋外における日積算PARと計測期間の平均を表-1に示す。

表-1より、それぞれのブロックの日積算PARは、晴天時と曇天時で大きく異なっている事が分る。曇天時における日積算PARは、すべてのブロックで2.0 mol m⁻² day⁻¹程度以下である。一方、晴天時においては2.9 mol m⁻² day⁻¹程度以上であり、かつ、光量に不均一な分布が生じている。晴天時では直進性の高い直射日光が入射し、水槽の壁や覗き窓の影響を強く受けて光環境に分布が生じるが、一方で、曇天時には主に散乱光がメソコスム水槽に届き、光環境に分布を生じない事が原因として考えられる。

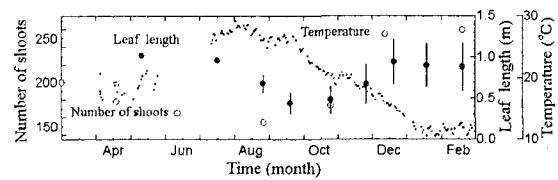


図-2 水温とアマモの全株数・葉条長の年変動 (Error barは標準偏差を示す。ただし、5月と7月は除く。)

表-1 メソコスム水槽泥表面における日積算PAR

		II	IV	VI	Incident radiant flux (mol m ⁻² day ⁻¹)	Temperature (°C)
曇天	04/12/09	1.67	1.91	1.49	7.76	16.9
	05/01/23	1.09	1.14	1.13	—	11.0
	05/03/22	1.47	1.53	2.03	8.90	14.2
晴天	04/12/10	5.10	4.90	2.86	19.45	16.1
	05/01/22	4.28	5.85	3.01	—	11.2
	05/03/19	9.23	10.04	5.39	39.57	13.8

b) メソコスム水槽泥表面における直射日光到達時間割合の平面分布

水槽内における光環境の平面分布を詳細に検討する。ここでは、曇りの影響を考えず、泥面に直射日光が当る時間を直射日光の到達時間と定義し、最大の到達時間に対する割合を直射日光の到達時間割合として解を求める。計算方法は次の通りである。

太陽光と地球の運動から、メソコスム水槽の位置における太陽の相対運動を考え、太陽の高度と日の出・日の入りの時間、太陽の方向を式(1)～式(5)で求めた。

$$\theta = \frac{\theta_{\max}}{\cos \pi - \cos \alpha} (\cos t - \cos \alpha) \quad (\text{when } \alpha < t < 2\pi - \alpha) \quad (1)$$

$$\theta = 0 \quad (\text{when } t < \alpha \text{ or } 2\pi - \alpha < t)$$

$$\theta_{\max} = \frac{\pi}{2} - \beta + \gamma \quad (2)$$

$$\alpha = \arccos(\sin \beta \tan \gamma) \quad (3)$$

$$\gamma = \gamma_{\max} \sin\left(2\pi \frac{t_{\text{year}}}{365}\right) \quad (4)$$

$$\phi = \frac{\pi}{2} \cos t \quad (5)$$

ここに、 θ : 太陽の高度、 θ_{\max} : 太陽の南中高度、 t : 時刻(24時間が 2π)、 t_{year} : 春分を0とした日にち、 α : 日の出時刻(日の入時刻は $2\pi - \alpha$)、 β : 対象とする場所の北緯、 γ : 太陽光と赤道のなす傾き($\gamma_{\max}=23.4^\circ$)、 ϕ : 対象場所における太陽の平面的な角度である。これら式系から、図-1において、水槽壁によって作られる影や覗き窓からの太陽光の入射を考えて、底泥表面における直射日光の到達時間を求める。ここでは、最大到達時間で正規化する事で到達時間割合として式(6)のように求める。ただし、水深を0.75m、水の屈折率を1.33とした。また、水槽の軸の傾きは反時計回りに10°である。

$$\Pi(x, y, z) = \frac{1}{tl_{\max}} \int_{tp} \int_{1day} \delta(\theta, \alpha, \phi, x, y, z) dt dt_{year} \quad \dots \dots \dots (6)$$

ここに, tp : 計算対象とする期間, tl_{\max} : tp における直射日光の最大到達時間, δ : δ 関数(底泥表面に直射日光が当たる場合は1, 当たらない場合は0となる), x, y, z : 水槽を基準とした局所座標系である。

結果を図-3に示す。図-3より, アマモ水槽の泥表面における直射日光の到達時間割合は, 大きく分けて2つの特徴がある事が分かる。すなわち, 南側に位置するVとVIでは水槽の壁が日陰を作るために到達時間割合が極端に低くなっている, 一方で覗き窓側に位置するIVでは覗き窓からの太陽光入射の影響を受けて到達時間割合が最大値を示している。覗き窓からの入射の影響範囲は, I, IIへ向かって舌状に分布している。以上の結果, 水槽内の光環境は平面的に大きく異なる事が明らかである。

c) 株密度・葉条長・花枝率の平面分布

ブロックII, IV, VIにおける株密度の変化を図-4に示し, 移植後のブロック毎の株密度変化率を表-2に示す。図-4および表-2より, 水槽の南側に位置するVIの株密度は1年をかけておむね減少傾向にある事がわかる。一方で, 覗き窓側に位置するIVの株数は2004年8月から2005年2月にかけて増加傾向にあり, 1年間で株密度は倍以上になっている。このような株密度変化の平面的な傾向の違いは, 図-3に示した直射日光の到達時間割合の平面分布の傾向と定性的によく一致しており, 水槽内における株密度変化に光環境が大きな要因となっている事が示唆された。一方で, 図-5より, 葉条長の変化には平面的に差は見られない。また, 花枝率についても平面的に差は見られなかった。

d) 考察

寺脇・玉置(2003)は, 透明な円筒形の水槽を用いたアマモ培養実験を行い, 光量を3%もしくは1%カットする事で株数の減少と葉条長の低下が生じ, 30%もしくは10%のカットでは株数, 葉条長ともに変化がなかった事を示している。一方, 本実験では, 直射日光の到達時間割合が低い場所では株密度の低下が見られるものの, 葉条長の変化には到達時間割合の影響は見られなかった。これらの事実より, アマモにとって光量が不足した場合, まずははじめに株の増加に対して影響が現れるものと考えられる。

4. アマモ生育限界光量に関する検討とアマモ生物量の季節変動についての考察

(1) アマモ生育限界光量に関する検討

a) はじめに

植物の生育限界光量の指標として, 補償点光量の概念

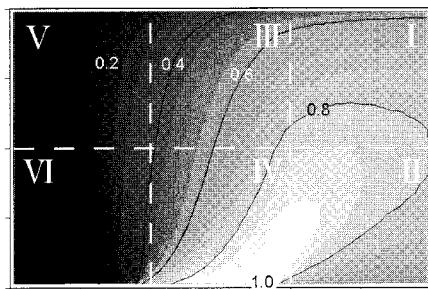


図-3 一年間を通じた直射日光の到達時間割合分布



図-4 ブロック毎における株密度の年変動

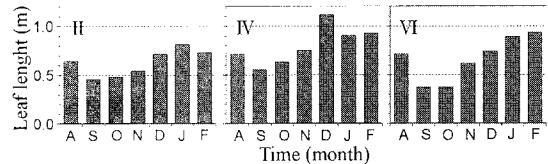


図-5 ブロック毎における葉条長の年変動

表-2 ブロック毎の株密度変化率

	I	II	III	IV	V	VI	Total
2004.2 - 2005.2	1.31	1.53	1.19	2.33	0.43	0.65	1.30
2004.10 - 2005.2	1.42	1.77	1.43	1.59	1.30	1.06	1.50

がよく用いられている。補償点光量とは, 植物の呼吸速度と均衡するための光合成速度に必要な光量の事であり, 短い時間スケールにおいて, 植物が生物量を平衡状態に維持できる光量として考える事ができる。しかし, アマモは生長過程の上で頻繁に葉を更新する事から, 速度の均衡から定義される指標よりも, 光合成速度・呼吸速度の1日の変動を含めた長い時間スケールにおける積分値の均衡から定義される指標の方がアマモの生育を正しく表現できると考えられる。

本節では, このような積分型の平衡状態を示す生育限界光量を提案し, その有効性について検証する。その生育限界光量として, 1日当りの光合成量と呼吸量の釣合いで示す日補償点光量とアマモの葉の脱落量を考慮に入れた生物量維持光量の2つを示す。

b) 解析方法

日補償点光量および生物量維持光量は, それぞれ式(7)および式(8)の1日当りの生産量・消費量の釣合い関係式を満たす光量(日積算PAR)で表す。

$$g_c(I, T) = \int_{1day} [P_{gross}(I(t, z, F_z), T) - R_c(T)] dt = 0 \quad (7)$$

$$g_e(I, T) = \int_{1day} [P_{gross}(I(t, z, F_z), T) - R_c(T) - D_b] dt = 0 \quad (8)$$

ここに, P_{gross} : 光合成速度 ($\text{gCm}^{-2}\text{hr}^{-1}$), R_c : 呼吸速度 ($\text{gCm}^{-2}\text{hr}^{-1}$), D_b : 葉の脱落速度 ($\text{gCm}^{-2}\text{hr}^{-1}$) であり, それぞれ式(9)から式(11)で求められる。光合成速度, 呼吸速度の詳細については今村ら(2004), 葉の脱落速度については中村ら(2005)を参照されたい。

$$P_{gross} = \int_0^F \frac{\Phi_T(KI)^2}{\Psi_T + \Omega_T KI + (KI)^2} \quad (9)$$

$$R_c = r_{fT} S_f + r_{sT} S_s \quad (10)$$

$$D^b = Cb_N / P_c \quad (11)$$

Φ_T , Ψ_T , Ω_T : 光合成係数 (季節によって変化する), I : 光量 (PAR: $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), K : 葉の吸光係数, F_z : 群落上面から深さ z までの積算葉面積指数 (m^2m^{-2}), r_{fT} : 葉部単位重量あたりの呼吸速度 ($\text{gCgWW}^{-1}\text{hr}^{-1}$), r_{sT} : 地下茎部単位重量あたりの呼吸速度 ($\text{gCgWW}^{-1}\text{hr}^{-1}$), S_f : アマモ場の葉部重量 (gWW m^{-2}), S_s : アマモ場の地下茎部重量 (gWW m^{-2}), N : アマモ 1 株が持つ葉数, Cd_N : N 葉齢の葉の炭素量 (gCm^{-2}), P_c : 葉間期 (hr) である。

c) 解析結果および考察

図-6 に日補償点光量と生物量維持光量の計算結果および2004年12月と2005年1月の日積算PAR(obs)を示す。ただし、計算結果は1・2月, 6月, 8月, 11月の光合成係数(今村ら(2004))を用いて示した。また、参考のためにDennison(1987)の補償点光量とMarsh et al.(1986)の補償点光量(森田・竹下(2003)による近似解)も示す。単位は日積算PARに換算した。この2つの補償点光量は速度均衡より求められている。

図-6より、日積算PAR(obs)は日補償点光量および生物量維持光量の近くで分布しており、Dennison(1987)とMarsh et al.(1986)の補償点光量に比べてアマモの生育をよく表現している。特に2004年10月から2005年2月において株密度にほとんど変化がないVI(表-2)については、生物量維持光量の方がより適確に現象を表していると判断できる。また、川端(1996)が示す秋から冬におけるアマモ場造成のための必要光量($1.5 \text{ molm}^{-2} \text{ day}^{-1}$)とも概ね一致しており、アマモ場の生育限界光量を表す指標として有効に機能している事が示された。

(2) 解析モデルを用いたメソコスム水槽におけるアマモ生物量変化の考察

a) はじめに

既に示した通り、メソコスム水槽では光環境分布がア

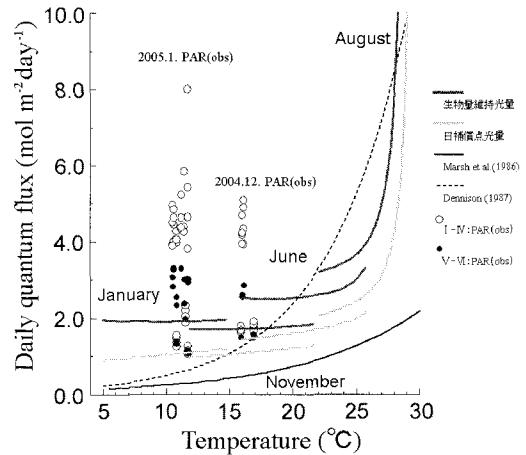


図-6 積分型補償点光量と生物量維持光量の計算結果

マモの株密度変化に影響を及ぼしていると考えられた。ここでは、アマモ移植後の2004年5月から2005年2月についてアマモ生物量変化解析を行い、メソコスム水槽における生物量変化の考察を行う。

b) 解析方法

解析には、式(12)の今村ら(2004)が示す生物量変動式を用いる。

$$\frac{\Delta S}{\Delta t} = P_{gross} - R_c - D_b + A - D_i \quad (12)$$

ここに、 S : アマモ場における単位面積当たりのアマモ生物量(gCm^{-2}), A : 加入速度($\text{gCm}^{-2}\text{hr}^{-1}$), D_i : 死亡速度($\text{gCm}^{-2}\text{hr}^{-1}$)である。メソコスム水槽では、アマモの加入はないと考えられるため、加入速度は0とした。死亡速度については本研究においては考慮に入れていない。

c) 解析条件

本解析では、栄養塩などの他の因子の影響は無視し、光量と水温のみが支配因子であると仮定した。水温は、測定値(図-2)を与えた。光量については観測値とのキャリブレーションから推定式を求め、式(13)で与える。光合成による生産は、総生産力に対する地下茎部への生産力の配分比率を用い、葉部・地下茎部へ配分した(図-7、本多ら(2004))。

$$I_w = I_D \sin \theta (0.1 + 0.9 R_{wall} \cdot R_{cr}) R_w \quad (13)$$

ここに、 I_w : アマモに到達する光量, I_D : 直射光に垂直な面における光量($2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), R_{wall} : 水槽壁による直射光・反射光の遮蔽の過程を経た後の透過率(遮蔽されない場合は0.79, される場合は0.0), R_{cr} : 日照時間(気象統計情報、気象観測(電子閲覧室)), R_w : 水槽内のアマモに到達するまでの光の減衰の過程を経た透過率(0.7)とする。ここで、更にアマモの葉に付着する付着藻の影響を考慮に入れ、 PLL/PLW (Percent Light at the Leaf, Percent Light through the Water)と

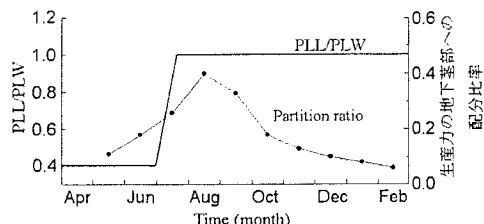


図-7 PLLと生産力の地下茎部配分比率

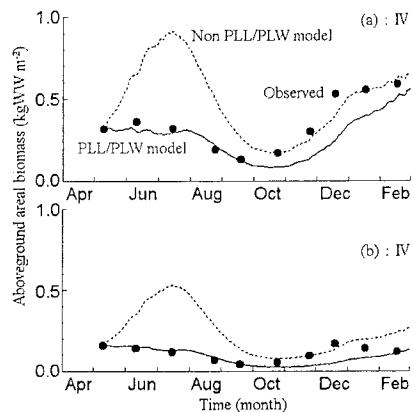


図-8(a)-(b) 解析結果(アマモ葉部の生物量変動)

呼ばれる透過率 (Kemp et al. (2004)) を式 (13) に乘ずる。付着藻の影響期間は写真から判断し、その程度は trial and error で求め、図-7 に示した PLL/PLW の値を与えた。

d) 解析結果および考察

PLL/PLW を含むケースと含まないケースで解析した結果を図-8(a), (b) に示す。以下にアマモ生物量変動に関する考察を季節毎に示す。

・伸長期 (-7月) における葉部生物量変動

PLL/PLW を考慮に入れなければ、解析結果において急激に葉部生物量は増加している。しかし、観測結果ではほとんど変化が観られなかった。この原因是、本格運転開始後に急激に加入了付着藻の影響、あるいは移植の後遺症(生産力が地下茎の修復に使用されたため)であると考えられる。PLL/PLW を考慮に入れる事で、解析結果は概ね観測結果を説明する事ができた。

・衰退期 (7月-10月) における葉部生物量変動

衰退期については、水温上昇による呼吸量の増加が葉部生物量低下の主な原因であると考えられるが、その他に、総生産力の地下茎部への配分が上昇している事(図-7)なども重要な原因の1つである。

・分枝期・発芽期 (10月-) における葉部生物量変動

この時期における葉部生物量増加の要因は、衰退期と逆の現象によるものである。

5. おわりに

本研究によって以下の事が明らかになった。

- ①メソコスム水槽において約1年間の調査を行ったところ、水温が高くなる夏季に葉条長が短くなり、秋から冬にかけて水槽内の全株数が増加した。株密度は、太陽光が入射しやすい観き窓近くで秋から冬にかけて株密度が急激に増加し、水槽壁の影になりやすい部分ではあまり変化が見られなかった。
- ②アマモ場の生育限界光量の指標として、葉の脱落速度の効果を考慮に入れた生物量維持光量を提案した。その有効性について、メソコスム水槽における調査結果ならびに既往の文献を参考に検証し、特に、秋から冬にかけて生育限界光量として有効な指標となる事を示した。
- ③アマモ生物量変動式を用いて、メソコスム実験水槽におけるアマモの葉部生物量変動について再現計算を行った結果、PLL/PLW を考慮に入れることで良好な再現性を示した。

謝辞：メソコスム水槽における調査にあたり、旧沿岸生態研究室(現沿岸環境領域)の諸氏には多大なるご尽力を頂いた。また、桑江朝比呂特任研究官ならびに内村真之特別研究員からは研究のまとめにおいて助言を頂いた。ここに記して、感謝の意を表す。

参考文献

- 今村正裕・本多正樹・松梨史郎・川崎保夫(2004)：アマモ場生態系モデルの構築とその適用.電中研報告 U03063, 22p.
- 川端豊喜(1996)：生物機能による環境修復-水産における Bioremediation は可能か-, 日本水産学会監修, 恒星社厚生閣, pp. 79-93.
- 川崎保夫(1987)：アマモへの温度の影響III, 昇温によるライフサイクルの変化, 電中研報告 U87046, 24p.
- 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.電中研報告 U14, 231p.
- 寺脇利信・玉置仁(2003)：お掃除フリーの海藻栽培水槽の試み, 5. 海草アマモの生育, 海苔と海藻, No. 65, pp. 23-27.
- 中村由行・細川真也・三好英一・桑江朝比呂・小沼晋・井上徹教・神尾光一郎(2005)：メソコスム実験水槽を用いたアマモの生育限界光量に関する検討, 港研資料(印刷中).
- 本多正樹・今村正裕・松梨史郎・川崎保夫(2004)：アマモ現存量・生産力推定法の開発と油壺湾アマモ場への適用, 電中研報告 U03062, 11p.
- 森田健二・竹下彰(2003)：アマモ場分布限界水深の予測評価手法, 土木学会論文集, No. 741/VII-28, pp. 39-48.
- Dennison, W. C. (1987): Effect of light on seagrass photosynthesis, growth and depth distribution, Aquatic Botany, Vol. 25, pp. 15-26.
- Kemp et al. (2004): Habitat requirements for submerged aquatic vegetation in Chesapeake Bay: water quality, light regime, and physical-chemical factors. Estuaries, Vol. 27, No. 3, pp. 135-150.
- Marsh, J. A., Dennison, W. C., Alberte, R. S. (1986): Effects of temperature on photosynthesis and respiration in eelgrass (*Zostera marina* L.). J. Exp. Mar. Biol. Ecol., Vol. 101, pp. 257-267.