

現地調査に適したアマモ生長量推定方法の開発

A New Method for the Estimation of Seagrass-Growth Rate

細川真也¹・井上徹教²・内藤了二³・中村由行⁴・西村大司⁵・長谷川雅弘⁶

Shinya HOSOKAWA, Tetsunori INOUE, Ryoji NAITO, Yoshiyuki NAKAMURA,
Daiji NISHIMURA and Masahiro HASEGAWA

We proposed a new method for the estimation of seagrass-growth rate, which needs only the data of biomass of individual leaves and plastochrone interval but does not require any special techniques. Comparison of the leaf growth rate of eelgrass between estimated values in the new method and measured values by the leaf marking technique (plastochrone method, being the most precision method) indicated that the new method induced precision results. We used this new method for estimation of eelgrass growth rate in a natural eelgrass meadow in Mikawa Bay, demonstrating availability of this method.

1. はじめに

自然再生推進法の施行により、干潟・浅場・藻場の保全・再生・創出による浄化機能の向上が内湾域における課題として挙げられた(伊勢湾再生推進会議, 2007)。海草は、根と葉からそれぞれ底泥中および直上水中の栄養塩を吸収することから(Iizumiら, 1982; Hasegawaら, 2005)、海水・底泥の物質循環において重要な役割を担い、その光合成による炭素同化能は、地球温暖化問題を背景とした炭酸固定に寄与すると考えられる。このような内湾域の物質循環における海草による物質固定の役割を明らかにするためには、その物質固定の定量評価が重要となる。

海草による栄養塩や炭酸の固定量は、その生長量から見積もることができる。海草の生長量は、plastochrone法と呼ばれる葉につけた印の移動量を測定する方法によって測定できるが(Zieman, 1974; Shortら, 2001)、この方法は労力を要するため、実務的な課題が多い。

本研究では、海草の中で最も優占するアマモに焦点を当て、生長量を容易に推定する方法を開発する。ただし、合理性があること、技術的な困難さを省くこと、に留意する。最後に、三河湾のアマモ場においてこの推定方法

を適用し、生長量を定量評価する。

2. 方法

(1) アマモの生長量推定方法の概要

a) 生長パターン

アマモの葉と地下茎の節間は、細胞分裂によって生長点から押し出されるように伸長する(Tomlinson, 1974)。1つの新しい葉および節間は、葉間期(PI)ごとに形成され、既に形成されたものは相対的に加齢する(図-1)。葉の齢は葉齢として定義される。シュートは葉束、地下茎および根を含む1つの単位であり、子シュートは親シュートの地下茎節を基点に分枝し、新たに別の単位を形成する(図-1)。1つのシュートが有する地下茎の節の数により、シュート齢は定義される(Olesenら, 1994)。

b) 葉の生長のモデル化

葉の生長は、出現、伸長、成熟そして脱落という過程で示される(図-2(a))。一般に、生長量とは時間当りに生成される生物量を示し、個々の葉の生長量($grl: mg DW leaf^{-1} d^{-1}$; DWは乾燥重量を意味する)は次式から求めることができる。

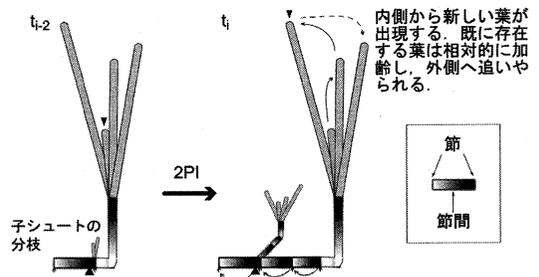


図-1 アマモの生長パターン

1	正会員	修(工)	(独法)港湾空港技術研究所海洋・水工部沿岸環境研究領域研究官
2	正会員	博(工)	(独法)港湾空港技術研究所海洋・水工部主任研究官
3	正会員		(独法)港湾空港技術研究所海洋・水工部沿岸環境研究領域研究官
4	正会員	工博	(独法)港湾空港技術研究所海洋・水工部沿岸環境研究領域長
5	正会員		国土交通省中部地方整備局名古屋港湾空港技術調査事務所所長
6			国土交通省中部地方整備局名古屋港湾空港技術調査事務所環境課長

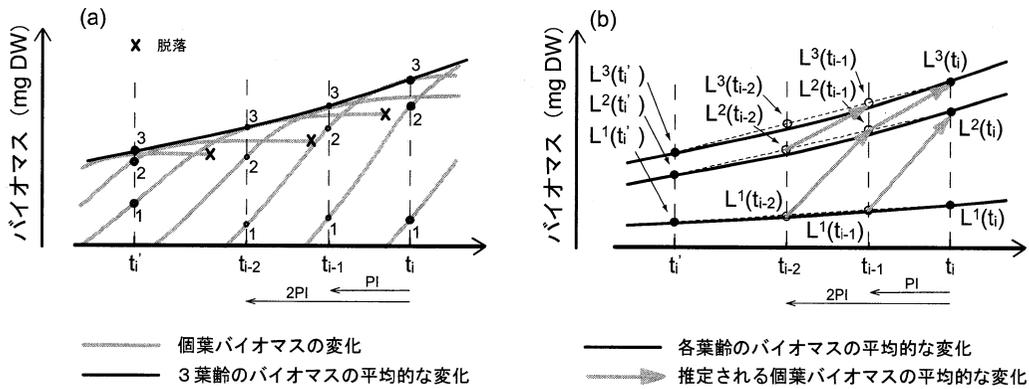


図-2 葉の生長量推定方法の模式図. (a)1つのシュートにおける個葉バイオマスの変化, 図中の数字は葉齢を示している. (b)各葉齢の葉バイオマスの変化.

$$grl_{i-n/2} = (L_i^k - L_{i-n}^{k-n})/nPI \quad (1)$$

ここに, L :個葉のバイオマス (mg DW leaf⁻¹), PI :葉間期 (d), i :時間ステップ, k :葉齢, n :葉間期を単位としたステップ間隔, である. 次に, 1つのシュートにおける葉束の生長量 (grs : mg DW shoot⁻¹ d⁻¹) については, (2)式に展開できる.

$$grs_{i-n/2} = [L_i^1 + L_i^2 + \dots + L_i^n + \sum_{k=1}^{NL} (L_i^k - L_{i-n}^{k-n})]/nPI \quad (2)$$

ここに, NL : i の時の葉数である. なお, アマモの場合, 3葉齢以上の葉はほとんど生長しないことから (例えば, 細川ら, 2006), NL は2とできる. 以上のモデルにおいては, 個々の葉もしくは葉束を直接追跡しなければ, それらの生長量を求めることができない. ここでは, 各葉齢の葉のバイオマスの平均値 (\bar{L}) からシュートの平均的な生長量 (\overline{grs}) を推定する方法を提案する. すなわち, PI の間隔ごとに得られる葉バイオマスの平均値を調査日の葉バイオマス平均値から内挿補間により求め, 以上のモデルに適用する (図-2(b)). n が1から4におけるモデル式群を表-1に示す.

なお, 以上のモデルにおいては葉の損傷がないことを前提としているため, 葉が損傷しやすい場合には注意が必要となる.

(2) 生長量推定法のアマモの葉への適用

細川ら (2006) は, メソコスム水槽に生育するアマモに対して *plastochrone* 法を用いて葉の生長量を求めた. ここでは, 提案する葉の生長量モデルをこのアマモに適用し, *plastochrone* 法と提案する推定法で求めた結果を比較し, その適用性について検証する.

細川ら (2006) は, *plastochrone* 法を用いて葉面積の増加量を測定し, 別に求めた葉面積当りの重量を乗ずることで葉の生長量を求めた. サンプルとしたシュート数

表-1 モデル化されたアマモ葉の生長量算定式群. 葉が形成される間隔 (PI :葉間期)を1つのタイムステップとし個シュートの生長量 (grs)を個葉のバイオマス (L)から求めている. n :ステップ間隔, i :最近のタイムステップである. 上付き文字は葉齢を示している.

n	モデル式
1	$\overline{grs}_{i+1/2} = [\bar{L}_i^1 + (\bar{L}_i^2 - \bar{L}_{i-1}^1) + (\bar{L}_i^3 - \bar{L}_{i-1}^2)]/PI \quad (3)$
2	$\overline{grs}_{i-1} = [\bar{L}_i^1 + \bar{L}_i^2 + (\bar{L}_i^3 - \bar{L}_{i-2}^1) + (\bar{L}_i^3 - \bar{L}_{i-2}^2)]/2PI$
ここに, $\bar{L}_i^4 = \bar{L}_{i-1}^3$ なので, $\bar{L}_{i-1}^3 = (\bar{L}_i^3 + \bar{L}_{i-2}^2)/2$ とすることで,	
3	$\overline{grs}_{i-1} = [\bar{L}_i^1 + \bar{L}_i^2 + 3/2 \bar{L}_i^3 - \bar{L}_{i-2}^1 - \bar{L}_{i-2}^2 + 1/2 \bar{L}_{i-2}^3]/2PI \quad (4)$
3	$\overline{grs}_{i+3/2} = [\bar{L}_i^1 + \bar{L}_i^2 + 2 \bar{L}_i^3 - \bar{L}_{i-3}^1 - \bar{L}_{i-3}^2 + \bar{L}_{i-3}^3]/3PI \quad (5)$
4	$\overline{grs}_{i-2} = [\bar{L}_i^1 + \bar{L}_i^2 + 5/2 \bar{L}_i^3 - \bar{L}_{i-4}^1 - \bar{L}_{i-4}^2 + 3/2 \bar{L}_{i-4}^3]/4PI \quad (6)$

は15本, 調査間隔は6dから15dであった. この方法においては, 付加情報として, 各調査日における個葉バイオマスと調査間隔における PI が得られた. これら情報を推定法に用いる.

推定法の適用性は, 調査間隔が約1ヶ月で PI の季節変動も考慮に入れた場合 (Exp 1), 調査間隔が約1ヶ月で PI を観測期間通じて一定値 (14.3 d:年間平均値)とした場合 (Exp 2), 調査間隔が約2ヶ月で PI の季節変動も考慮に入れた場合 (Exp 3)と設定して検証した.

(3) 生長量推定法の現地アマモ場への適用

a) 調査方法

調査は, 愛知県蒲郡市に位置する竹島周辺の基本水準面0~2mに分布するアマモ場を対象とした. 調査期間は2006年11月から2007年10月までのおよそ1年間とした. サンプル間隔は, 1ヵ月程度とした. アマモシュ-

トのサンプリングは、一辺50 cm の方形枠 (0.25 m²) を用い、SCUBA 潜水によって行った。調査箇所は4から8とした。生長量推定において葉の損傷は避けなければならないため、方形枠設置時の葉部損傷および船上回収時の地下部の損傷を避けるよう細心の注意を払った。サンプリングされたシュートは、実験室に持ち帰り、速やかに分析に供した。

実験室においては、地下茎が切断されたシュートを除き、各シュートについて地下茎の節の数からシュート齢を求めた。分枝した子シュートのシュート齢は、親シュートとの接続点を1として計数した。地下茎が切断していたシュートのシュート齢は不明とした。1つの方形枠においてシュート齢ごとにシュート数を計数し、シュート密度を求めた。サンプルは、葉、葉鞘および地下部 (地下茎と根) の各部位に切断し、それぞれの部位における付着藻類や泥などを洗い落とす後、80度24時間の条件下で乾燥させ乾燥重量を計測した。葉と葉鞘の乾燥重量の合計を地上部バイオマスとし、平均と標準偏差を求めた。ただし、サンプル数が多い場合は、5つのサンプルについて求めた。十分な節数を有する地下茎について、更に、各節間の長さを測定した。

b) データ解析

PI は、1つのシュートにおける地下茎の節の相対的齢の移動速度 (加齢速度) から推定した。すなわち、各調査月において、シュート密度がピークとなるシュート齢を見出し、そのピークの移動速度からシュートの加齢速度を見積もった。加えて、節間長がピークとなる節間を見出し、その節間の移動速度からも加齢速度を見積もった。これらの加齢速度の平均を PI とした。

地上部バイオマスのシュート齢の間における差を統計解析ソフト R 2.4.1を用い、一元分散分析による多重比較法 (Tukey 法) で検定した (R Development Core Team, 2006)。

c) 生長量のモデルの拡張および適用

1つのシュートにおける地上部の生長量は、シュート齢 (*j*) の加齢を考慮に入れたと表-2のように拡張される。また、地下部の生長量 (*grr*) は次式により求めた。

$$\overline{grr}_{i-n/2,j-n/2} = \sum_{m=2}^{n+1} \overline{R}_{i,j}^m / nPI \quad (10)$$

ここに、*m* : 節間番号、 \overline{R}^m : *m* 番目の節間の平均バイオマス (mg DW node⁻¹) である。節間バイオマスは、地下茎全バイオマスに地下茎の全長に対する各節間の長さの比を乗じて求めた。また、節間番号が1の節間は未成熟であったため、2の節間が成熟した最も新しい節間とした。なお、これらのパラメータの取得には多大な労力を要するため、各シュート齢のサンプルをすべての地点

表-2 シュート齢を考慮に入れてモデル化されたアマモ葉の生長量算定式群。葉が形成される間隔 (PI : 葉間期) を1つのタイムステップとし、個シュートの生長量 (*grs*) を個葉のバイオマス (\overline{L}) から求めている。*n* : ステップ間隔、*i* : 最近のタイムステップ、*j* : シュート齢である。上付き文字は葉齢を示している。

<i>n</i>	
1	$\overline{grs}_{i-1/2,j-1/2} = [\overline{L}_{i,j}^1 + \overline{L}_{i,j}^2 + \overline{L}_{i,j}^3 - \overline{L}_{i-1,j-1}^1 - \overline{L}_{i-1,j-1}^2] / PI \quad (7)$
2	$\overline{grs}_{i-1,j-1} = [\overline{L}_{i,j}^1 + \overline{L}_{i,j}^2 + 3/2\overline{L}_{i,j}^3 - \overline{L}_{i-2,j-2}^1 - \overline{L}_{i-2,j-2}^2 + 1/2\overline{L}_{i-2,j-2}^3] / 2PI \quad (8)$
3	$\overline{grs}_{i-3/2,j-3/2} = [\overline{L}_{i,j}^1 + \overline{L}_{i,j}^2 + 2\overline{L}_{i,j}^3 - \overline{L}_{i-3,j-3}^1 - \overline{L}_{i-3,j-3}^2 + \overline{L}_{i-3,j-3}^3] / 3PI \quad (9)$

から無作為に5つ抽出して、その平均から地下部の生長量を求めた。

単位面積当りの地上部生長量 (GRA) は式 (11) で表される。

$$GRA_{i-n/2} = \sum_{j=1}^n D_{i,j} \overline{BA}_{i,j} / nPI + \frac{1}{2} \sum_{j=1}^M (D_{i,j} + D_{i-n,j-n}) \overline{grs}_{i-n/2,j-n/2} \quad (11)$$

ここに、*D* : シュート密度 (shoots m⁻²)、*BA* : 新しく加入したシュートの地上部バイオマス (mg DW shoot⁻¹)、*M* : 最大シュート齢である。また、単位面積当りの地下部生長量 (*GRU*) は、(11)式の*BA*を地下部バイオマス (*BU*) に置き換えることで求めることができる。

3. 結果および考察

(1) 生長量推定法のアマモの葉への適用

a) 結果

調査間隔が1および2ヶ月程度の場合、選択された *n* はそれぞれ1から2および2から4であった。調査間隔に関らず、推定結果は plastochrone 法による結果とよく一致した (図-3)。PI の季節変動を考慮に入れた推定結果は、考慮に入れない場合よりも plastochrone 法による結果とよく一致していたが、3つの推定ケースの間で結果に差は見られなかった (表-3, *p* > 0.05, Tukey 法)。また、季節変動を考慮に入れない場合の結果においても十分な精度であった。

表-3 Plastochrone 法による生長量測定結果に対する推定法による結果の比。Nは推定結果の数を示す。

	N	平均	標準偏差	標準誤差
Exp 1	17	1.18	0.38	0.09
Exp 2	17	1.19	0.36	0.09
Exp 3	8	1.17	0.46	0.16

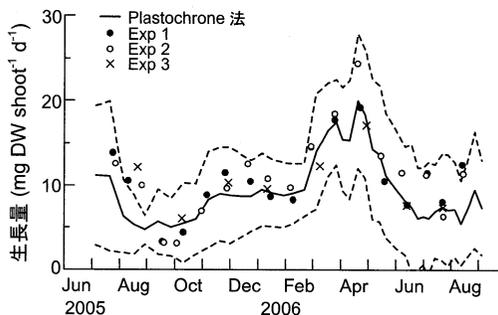


図-3 メソコスム水槽で生育するアマモへの推定方法の適用結果. 破線は標準偏差を示す.

b) 考察

現存量の調査間隔が1ヶ月程度の場合、PIの季節変動を考慮入れた方が精度の高い結果が得られたものの、PIを一定とした場合でも十分な結果が得られた。実際には、調査期間中のPIは9.8 dから23.4 dの間で変動していたため、設定した一定値 (14.3 d) に対する変動分の誤差は許容しなければならない。しかしながら、例えばPIが測定できないような状況においては、一定のPIを仮定しても生長量の季節変動は十分に推定できる。

一方、調査間隔については、1ヵ月と2ヶ月の間で大きな差が見られなかった。時間解像度の低下さえ許容できれば、調査間隔は2ヶ月でも十分である。ただし、調査間隔が大きすぎると内挿補間から個葉バイオマスが推定できなくなるため注意を要する。

c) まとめ

葉の生長量を精度よく推定するためには、葉のバイオマスの計量を精度よく行わなければならない。このため、附着藻類の除去を確実にすること、および損傷した葉をサンプルから取り除くこと、が注意する点となる。調査間隔は1, 2ヵ月、PIは一定とすることで生長量の季節変動を推定する事が可能である。なお、現地アマモ場の調査方法は、これらの結果を踏まえて設計した。

(2) 生長量推定法のアマモの葉への適用

a) 結果

地上部バイオマスはシュート齢への依存性を示し、(図-4)、その傾向は、バイオマスが大きくなる時期 (2007年4月) において顕著であった。シュート齢が不明であったシュートの地上部バイオマスは、常に若齢のシュートの地上部バイオマスに対して有意に大きかったため、不明シュートは成熟したシュート齢であると判断される。

シュートの加齢速度は、2007年1月から6月において、 $0.056 \text{ node d}^{-1}$ (PI=18.0 d) であった (図-5)。また、2007年4月から10月におけるシュート加齢速度は、シュート密度がピークとなるシュート齢の分布から $0.080 \text{ node d}^{-1}$

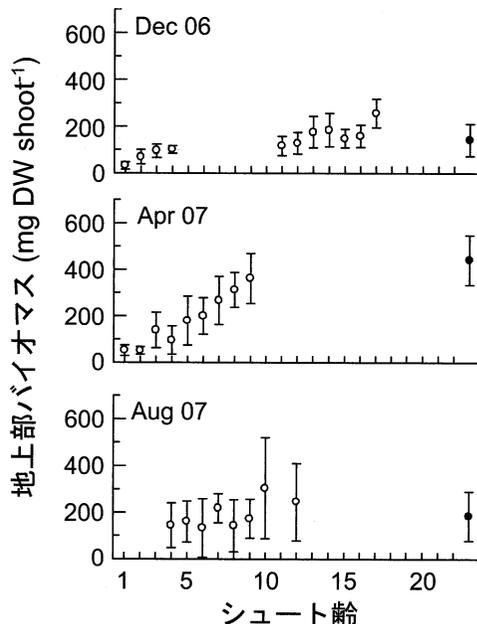


図-4 シュート齢ごとの地上部 (葉と葉鞘) バイオマス. 白丸は各シュート齢, 黒丸はシュート齢が不明の地上部バイオマス. エラーバーは標準偏差を示す.

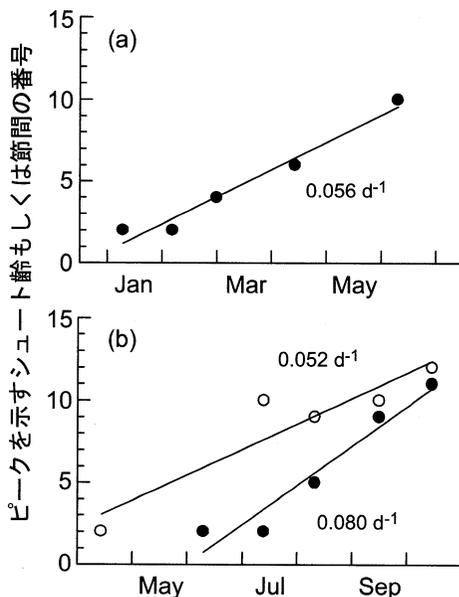


図-5 シュート加齢速度の推定. 黒丸はシュート密度がピークを示すシュート齢, 白丸は節間長がピークを示す節間の番号 (シュート齢と同義) を示す.

d^{-1} (PI=12.5 d), 節間長の分布から $0.052 \text{ node d}^{-1}$ (PI=19.4 d) が得られた。これらすべての平均は $0.062 \text{ node d}^{-1}$ (PI=16 d) であった。

地上部バイオマスがシュートの成熟度が高くなるに従っ

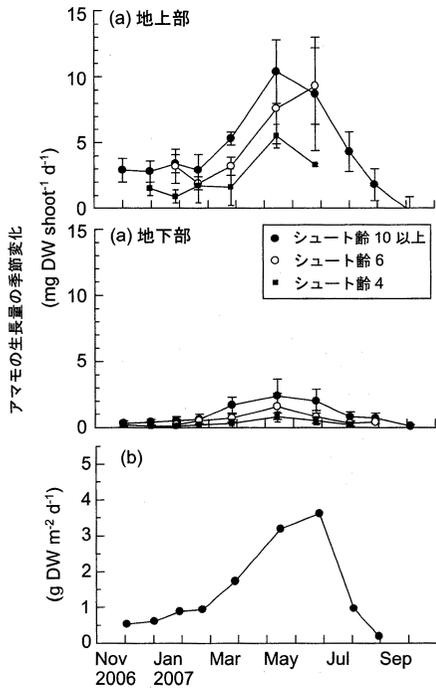


図-6 アマモの生長量。(a)シュート当たりの地上部および地下部生長量と(b)単位面積当たりの全生長量。エラーバーは標準偏差を示す。

て大きくなる結果(図-4)より、生長量の推定においてシュート齢の構造を考慮することの重要性が示された。また、推定されたPI(16d)は、アマモにおける一般的な値の範囲内であることから(例えば、細川ら, 2006)、これを調査期間を代表する一定値とし、アマモ生長量の推定に用いた。地上部の生長量は、2007年6、7月においてシュート齢6が最も高く10.2mg DW shoot⁻¹ d⁻¹であったが、観測期間を通じて、概ねシュート齢に比例して大きくなった(図-6(a))。地下部の生長量も地上部と同様にシュート齢に比例して大きくなった。単位面積当たりの全生長量の季節変動は、シュート当りの場合と同様の傾向を示した(図-6(b))。最大値は2007年6、7月に3.6g DW m⁻² d⁻¹であった。

b) 考察

三河湾におけるアマモの生長量の季節変動を示した。地上部生長量については、三河湾とメソコスム水槽において概ね同様の傾向であったものの、大きさは両者の間で2倍程度の差が見られる(図-3および図-6(a))。この生長量の違いは、両者のサイズの違いによって生じたものと考えられる(草丈は、4月の最も長い時期で、三河において55±11cm、メソコスム水槽において138±28cmであり、2倍程度の差が見られた)。この原因には地域性

などの要因が考えられるが、詳細は不明である。この差は、異なる地域のアマモ生長量の引用は安易にはできないことを意味している。

4. 結論

本研究で得られた主要な結論は以下の通りである。①現存量調査方法を基礎としたアマモの生長量推定法を提案した。②この方法をメソコスム水槽に生育するアマモへ適用した結果、推定値はplastrochone法(直接測定法)によって得られた測定値と一致した。次に、③本推定法を三河湾のアマモ場に適用し、本方法が現地のアマモ場においても十分に定量的に推定できることを示した。また、④生長量は地域によって大きな差があるため、異なる地域の生長量の引用には注意を要する。

謝辞：旧沿岸環境領域諸氏には研究の遂行にあたってご協力いただいた。特に、桑江朝比呂氏には論文の内容について貴重なコメントをいただいた。また、三好英一氏、内村真之氏、Etienne Jean Faye氏にはメソコスム実験および現地調査においてご指導いただいた。なお、本研究の一部は、港湾空港技術研究所競争的研究資金：平成19年度特定萌芽の研究「現地における新しい海草の生産量調査方法」(研究代表者：細川真也)の一環として実施された。

参考文献

伊勢湾再生推進会議(2007)：伊勢湾再生行動計画、(http://www.cbr.mlit.go.jp/kikaku/sai_ise/koudou.html)
 細川真也・三好英一・内村真之・中村由行(2006)：メソコスム水槽におけるアマモ地上部の現存量と生長・脱落速度の季節変動、港湾空港技術研究所報告, Vol.45, No.3, pp25-45.
 Hasegawa, N., H. Iizumi, H. Mukai (2005): Nitrogen dynamics of the surfgrass *Phyllospadix iwatensis*. *Mar Ecol Prog Ser* 293:59-68
 Iizumi, H., A. Hattori (1982): Growth and organic production of eelgrass (*Zostera marina* L.) in temperate waters of the Pacific Coast of Japan. III. The kinetics of nitrogen uptake. *Aquat Bot* 12:245-256
 Olesen, B., K. Sand-Jensen (1994): Demography of shallow eelgrass (*Zostera marina*) populations - Shoot dynamics and biomass development. *J. Ecol.* 82, 379-390.
 R Development Core Team (2006): R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
 Short, F. T., C. M., Duarte (2001): Methods for the measurement of seagrass growth and production. In: *Global Seagrass Research Methods*, 155-182.
 Tomlinson, P. B (1974): Vegetative morphology and meristem dependence - the foundation of productivity in seagrasses. *Aquaculture* 4, 107-130.
 Zieman, J. C (1974): Methods for the study of the growth and production of turtle grass, *Thalassia testudinum* Konig. *Aquaculture* 4:139-143