

干潟・浅海域における酸素の生成・消費メカニズム － 生態系モデルによる解析 －

Oxygen Production and Consumption Mechanisms in the Tidal Flat Ecosystem -Analysis of Ecological Connectivity Hypoxia Model (ECOHYM) -

相馬明郎¹・桑江朝比呂²・関口泰之³・中村由行⁴

Akio SOHMA, Tomohiro KUWAE, Yasuyuki SEKIGUCHI and Yoshiyuki NAKAMURA

ECOHYM (the Ecological Connectivity Hypoxia Model) revealed the daily and annual dynamics of the vertical biochemical-physical oxygen production and consumption rate in the tidal flat quantitatively, based on the validation from two perspectives: (1) the whole estuary, composed of temporal-spatial mutual linkage of the central bay-tidal and benthic-pelagic ecosystems (holistic approach) and (2) each biochemical and physical processes (elemental approach). The benthic oxygen consumption caused by biochemical production during daytime was higher than nighttime due to oxygen production of photosynthesis of benthic algae. This photosynthesis makes the benthic system sometimes an oxygen source for the pelagic system during daytime, although the benthic system is always an oxygen sink during night time.

1. はじめに

干潟・浅海域の創生は、赤潮、貧酸素化の改善、さらには、豊かな生態系の回復に繋がる施策として期待されている。閉鎖性海域における干潟・浅海域の機能を正確に予測・評価するためには、(1) 湾全体を、干潟・浅海域と湾中央域が時空間的に相互に連携した生態系として捉える全体論的視点と、(2) 干潟・浅海域内部における生物・化学・物理過程の1つ1つを解明していく、という還元論的視点はともに重要である。本研究では、干潟・浅海域と湾中央域を連結した内湾複合生態系モデル(相馬ら, 2005)を東京湾に適用し、全体論の見地から検証を終えた後、未だ明らかにされていない干潟・浅海域における生物代謝を、酸素の生成・消費過程から還元論的に解明することを目的とした。なお、ここでは、干潟・浅海域を、底生藻類の光合成に有効な光が海底に到達する領域と定義し、潮汐の干満に伴い干出・冠水する場はこれに含まれるものとする。

2. 内湾複合生態系モデルの概要

内湾複合生態系モデルの考え方・定式化・数理構造については、相馬ら(2005)、Sohmaら(2008)に詳しい。ここでは、その概要を示すことにする。

内湾複合生態系モデルは、干潟・浅海域－湾中央域およ

び底生系－浮遊系を連結し、それと同時に底生系の生物代謝についてはその鉛直微細構造まで表現した世界で最初のモデルである。本モデルで取り扱う物理・化学・生物過程は、貧酸素化に関連する現象にとって重要と考えられるものを選択したもので、その1つ1つは、最新の科学的知見から可能な限り精確に定式化するように試みられている。また、本モデルでは、物理、化学、生物過程の1つ1つを断片的に捉え、それらの重ね合わせで(積み上げで)生態系を表現するのではなく、各過程を機構的に相互作用させ、その絡み合いから成り立つ生態系の自律的応答／フィードバック現象を表現し、これらによって決まる“生態系全体としての動態”あるいは“湾全体としての動態”を表現できる数理構造を持たせている。

モデル化に際し、最新の科学的知見を持ってしても不明瞭な素過程については、いくつかの仮定を課さざるを得ない。しかし、モデルが貧酸素化の原因として着目されている複数の素過程を複合的に捉えた結果を出力するという事実は、部分・部分で探求しても解明できなかった素過程が、系全体のバランスを見ることで逆説的に推定・解明されるという可能性も示唆し、研究の未到達領域ではこうした方法が有効である。

内湾複合生態系モデルは、流動モデル、浮遊生態系モデル、底生生態系モデルから構成され、各生態系モデルは、湾中央域、干潟・浅海域のいずれにも適用できる。浮遊系における輸送過程は、流動モデルで計算された移流・(渦動)拡散過程によって輸送される。底生系内及び浮遊系－底生系境界層における輸送過程は、分子拡散、生物攪拌(Bioturbation)、灌水(Bioirrigation、巣穴効果含む)、沈降、巻き上げであり、これらは生態系モデル

1 正会員 博(工) みずほ情報総研(株)
2 正会員 博(農) (独法) 港湾空港技術研究所
3 理修 YS環境情報研究所
4 正会員 工博 (独法) 港湾空港技術研究所

の中で定式化されている。生態系モデルで取り扱った酸素の生成・消費に関わる生物・化学過程は、植物プランクトン・底生藻類の光合成、植物・動物プランクトン、底生藻類、底生動物（懸濁物食者、堆積物食者）の呼吸、デトリタスの好氣的無機化、硝化、還元物質（マンガン（II）+鉄（II）+硫化水素：Oxygen Demand Unit: ODU）の酸化である。本モデルで表現した酸素の生成・消費メカニズムを図-1に示した。浮遊系、底生系における生態系ダイアグラムについては、Sohmaら（2008）を参照されたい。

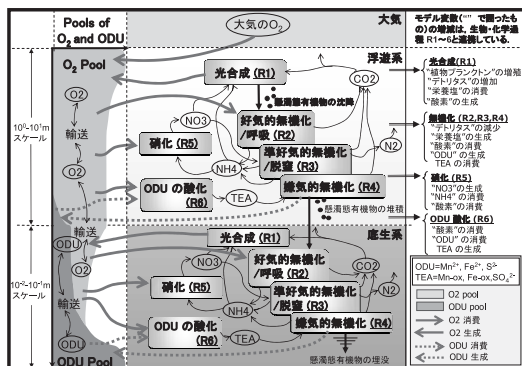


図-1 内湾複合生態系モデルで表現した底生系、浮遊系における酸素の生成・消費メカニズム（相馬ら，2005）

3. モデルの適用

内湾複合生態系モデルを用いて、現状の東京湾における平年的な季節変動（1年周期性の変動）を計算した。この計算をcontrol計算（基準計算）とし、施策効果など、生態系応答を評価する基準とした。計算条件の詳細は、Sohmaら（2008）を参照されたい。control計算では、流動モデル、生態系モデルの規定関数（外生変数）は1年周期関数で与えた。この周期関数は、1998から2002年までの観測データより平年的な季節変動状況を表現したものである。空間分解能は、流動モデルは2km×2km格子で東京湾を区分した。生態系モデルでは26ボックスで東京湾を区分した（図-2）。また、底生生態系内部の鉛直分解能についてはマイクロミリメートルスケールの空間分解能を持たせた。計算タイムステップは、内湾複合生態系モデルが取り扱う（a）浮遊系流動場、（b）湾央域浮遊生態系、（c）湾央域底生生態系、（d）干潟・浅海域生態系では、それぞれ着目すべき現象の時間スケールが日周期から季節周期へと亘り、各系で異なっているので、最も短い時間スケール（日周期）の現象が捉えられる時間分解能：タイムステップ（0.2h）を設定した。

4. モデルの検証

湾央域、干潟・浅海域における各モデル変数の観測値

と計算値を比較し、計算による観測の再現性を確かめることでモデルの検証を行った。計算値は、浮遊系-底生系、湾央域-干潟・浅海域が互いに依存しつつ、自律的に相互作用した結果である。例えば、浮遊系-底生系境界付近の栄養塩濃度の計算値は、浮遊生態系で生成された有機物が海底に沈降・蓄積し、底生系で無機化されて、栄養塩が浮遊系へ帰帰するというメカニズムをモデルで表現した結果から得られており、浮遊系-底生系間には、なんら強制関数（境界値）を与えていない。

図-3に湾央域での酸素濃度の季節変動、図-4に盤洲干潟（i, j）=（8, 6）での酸素濃度の日変動の計算値と観測値の比較を示す。図-3の観測値は1998年から2002年、図-4の観測値は2003年に観測されたものである。一方、モデルは平年的な状況を計算しているため、特に、図-4で酸素の日変動を見る際は、潮汐（水深）と光強度の位相関係が8月の観測時とほぼ一致する、同月（8月）の計

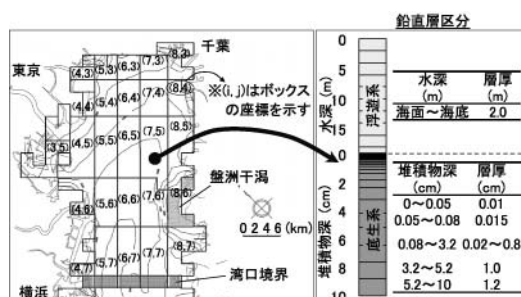


図-2 計算領域と空間分解能。(i, j) はボックスの座標を示す。

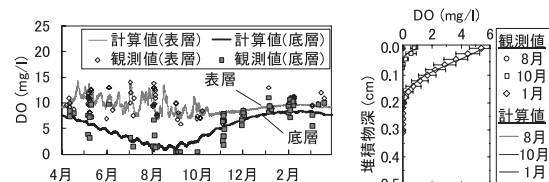


図-3 湾央域浮遊系（左、(i, j) = (6, 4)）、底生系（右、(i, j) = (5, 4)）における酸素濃度の季節変化（8月の値はほぼゼロ）

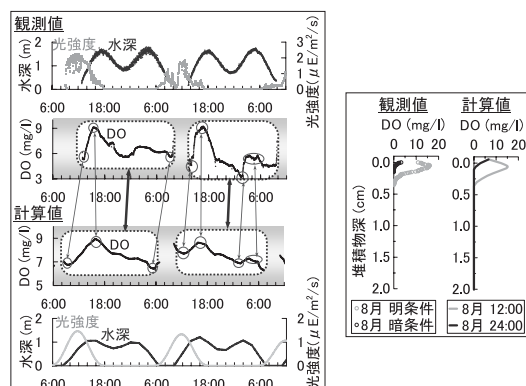


図-4 盤洲干潟（i, j）=（8, 6）の浮遊系（左）、底生系（右）における酸素濃度の日変化（観測値、計算値とも8月の値）

算期間 (日は異なる) を抽出し、観測値と比較した。酸素以外のモデル変数の季節変動、日変動、空間分布の再現性も酸素と同程度である。再現性の結果と考察の詳細は、Sohmaら (2008) を参照されたい。

5. 酸素の生成・消費メカニズム

図-5に、モデルで計算された盤洲干潟 (i, j) = (8, 6) の底生系における酸素の生成・消費速度 ($\text{Mass L}^{-3} \text{T}^{-1}$)、及び溶存酸素 (DO)、還元物質 (ODU: マンガン (II) + 鉄 (II) + 硫化水素)、アンモニア態窒素の鉛直プロファイルを示した。また、酸素の輸送過程 (灌水 + 生物攪拌 + 分子拡散) の寄与も、(1) 生成・消費速度と (2) フラックス ($\text{Mass L}^{-2} \text{T}^{-1}$) の2つの形で同時に示した。なお、干潟・浅海域底生系では、酸素の鉛直プロファイルの日スケールの変動が大きいことが明らかとなっている (図-4)。したがって、図-5では、日中 (明条件) と夜間 (暗条件) の値を夏季 (8月)、冬季 (12月) それぞれについて示している。干潟・浅海域で、酸素の生成を促す生物・化学過程は底生藻類の光合成である。一方、酸素を消費する生物・化学過程は、有機物の好氣的無機化、硝化、ODUの酸化、底生藻類の呼吸である。底生動物の呼吸による酸素消費は、浮遊系、底生系の両方で起こりえるが、今回のモデル計算では、冠水時には浮遊系直上水から、干出時には堆積物間隙水から酸素を消費するように設定されている。

底生藻類の光合成による酸素生成は、光がある日中のみ起こり、夜間は起こらない。日中と夜間における酸素濃度プロファイルの概形の差は、底生藻類の光合成が原

因である。生物・化学過程による酸素消費速度は、夏季、冬季とも明条件のほうが暗条件の時よりも酸素消費量が多い。これは明条件下では、酸素濃度が上がり、これまで酸素濃度が低いことにより制限されていたODUの酸化、硝化、好氣的無機化が活性化されたことによる。

堆積物表層付近で輸送過程による酸素生成・消費速度が、夏季、冬季ともに、明条件で負 (消費) になるのは、底生藻類の光合成によって生成された酸素が“湧き出し”、湧き出した場所から外部へと輸送されることを示している。また、夏季・暗条件での正のピークは、生物・化学過程により大量に酸素が消費された場所 (生物・化学過程による酸素消費がピークとなる場所) に、酸素の“吸い込み”が輸送過程によって起こっていることを示している。一方、輸送によるフラックス (輸送フラックス) をみると、堆積物表層付近では負 (底生系から浮遊系への輸送) となり、暗条件では正 (浮遊系から底生系への輸送) となる。これは灌水、生物攪拌、分子拡散による酸素輸送フラックスは、直上水の酸素濃度と間隙水における酸素濃度の差、 $C_0 - C$ (ここで C_0 は直上水での酸素濃度、 C は間隙水での酸素濃度) あるいは堆積物一水間の酸素濃度の勾配、 dC/dz によって、モデルの中で定式化されており (Boudreau, 1996; Sohmaら, 2008)、明条件では間隙水中の酸素濃度が直上水より高くなることによる。堆積物一水間の酸素フラックスについては、渦関法 (Bergら, 2003) を用いて実際に盤洲干潟で観測されており (Kuwaeら, 2006)、フラックスの明暗条件の差、即ち、暗条件は明条件より酸素消費 (net) が大きくなる傾向は、観測とモデルで概ね一致している (図-6)。

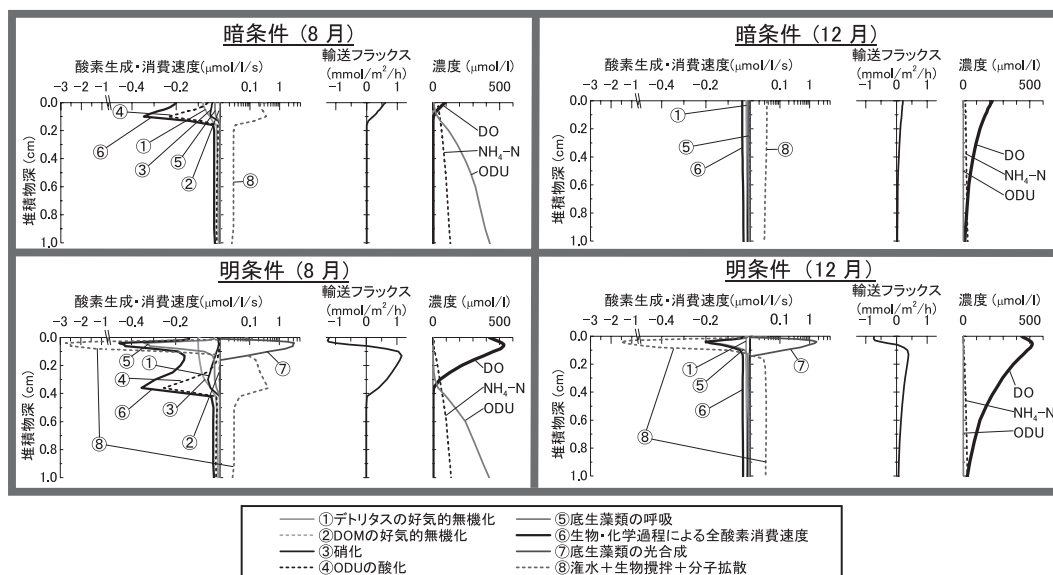


図-5 干潟・浅海域底生系 (i, j) = (8, 6) における酸素の生成・消費フラックスと酸素 (DO)・アンモニア態窒素 ($\text{NH}_4\text{-N}$)・還元物質 (ODU) 濃度の鉛直プロファイル

生物・化学過程による酸素生成・消費速度を夏季と冬季で比べると、夏季のほうが生成、消費速度とも冬季よりも大きい。これは、有機物量が夏季のほうが多いこと、夏季は温度が高く生物代謝が活発であることによる。

図-7には、盤洲干潟底生系における好氣的無機化速度（酸素利用の無機化）、準好氣的無機化速度（硝酸利用の無機化）、嫌氣的無機化速度（その他TEA利用の無機化、メタン発酵除く）の値と相対比の鉛直プロファイルの明条件、暗条件変化（夏季8月、冬季12月）を示した。また、湾央域との比較のために (i, j) = (5, 4) での夏季、冬季の無機化速度を図-8に示した。

無機化における好氣的、準好氣的、嫌氣的無機化の割合は、(a) 好氣的無機化は酸素濃度が高いほど多くなり、(b) 準好氣的無機化は硝酸濃度が高いほど多くなり、また、酸素濃度が低いほど多くなり、(c) 嫌氣的無機化は酸素濃度が低いほど多くなり、また、硝酸濃度が低いほど多くなるよう定式化されている (Soetaertら, 1996)。このモデル化の結果、8月、12月いずれの月においても表層付近では好氣的無機化が多く、下層にいくにしたがい、嫌氣的無機化が卓越することが示されている。こういった特徴は、干潟・浅海域、湾央域とも共通である。しかしながら、干潟・浅海域底生系は、湾央域底生系に較べ、好氣的無機化、準好氣的無機化の割合が高い。また、干潟・浅海域底生系の全無機化速度（好氣的無機化+準好氣的無機化+嫌氣的無機化）は湾央域底生系に較べて小さい。これらの現象は、(1) 干潟・浅海域底生系は、酸素が比較的供給されやすい場であること、(2) 干潟・浅海域の堆積有機物が湾央域に較べて少ないことなどに起因している。本モデル計算においては、(1) は、浅い水深、あるいは干出・冠水により、大気からの曝気の影響を受けやすいこと、(2) は豊富に介在する底生動物の摂餌により、湾央域から運ばれたプランクトン・デトリタスが、底生動物に同化あるいは無機化されること、に由来するものである。モデル上、底生動物量は、(a) 貧酸素化頻度、(b) 餌量にも影響されるが、干潟・浅海域で豊富な底生動物が介在できる結果からすれば、干潟・浅海域は、富栄養化した海域においても、多くの底生動物の呼吸に要する酸素が十分に供給され、また、低次栄養段階（プランクトン・デトリタスといった餌）から高次栄養段階（底生動物）への移行の促進をし易い場である側面が、本モデルで示されていることになる。

明条件と暗条件の比較では、明条件における好氣的無機化の割合が高い。これは底生藻類の光合成によって生成された酸素が原因である。

6. 硝酸態窒素と酸素プロファイル

干潟における興味深い現象として、堆積物の比較的深

いところ（堆積物－水境界から5cm以深）で硝酸態窒素が有限の値をもつ場合があることが観測から明らかとなっている (Kuwae, 2001)。硝酸態窒素は、硝化によってのみ生成され、硝化には酸素が必要である。したがって、酸素が物理的輸送によって堆積物深くに供給されているはずである。しかし、これまで盤洲干潟での観測によって得られた酸化層厚は最も厚い場合でも2cm程度であった (桑江, 未発表)。一方、生態系モデルでは物理的な輸送として灌水を考慮しているが、灌水のパラメータ値は、硝酸態窒素、酸素をはじめ、すべてのモデル変数やフラックスに対してキャリブレーションを行なった結

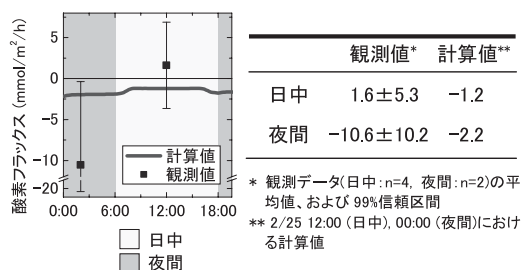


図-6 盤洲干潟 (i, j) = (8, 6) の底生系における堆積物－水間の酸素フラックス (2月25日)。観測データはKuwaeら (2006)

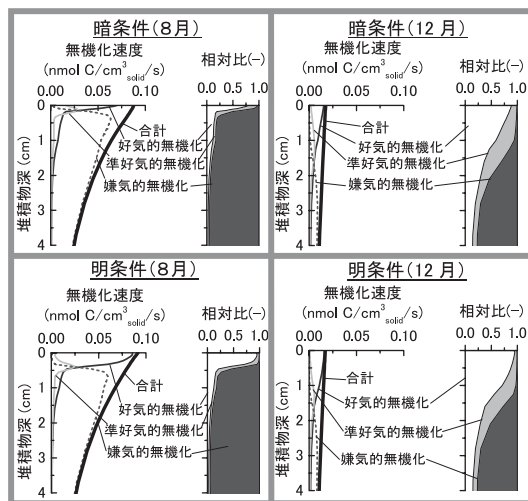


図-7 干潟・浅海域底生系 (i, j) = (8, 6) における好氣的、準好氣的、嫌氣的無機化速度の鉛直プロファイル

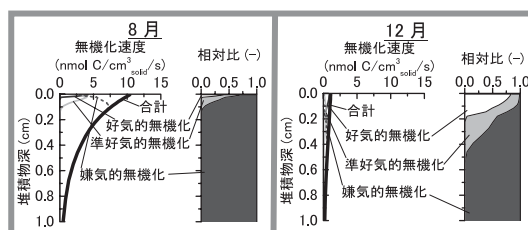


図-8 湾央域底生系 (i, j) = (5, 4) における好氣的、準好氣的、嫌氣的無機化速度の鉛直プロファイル

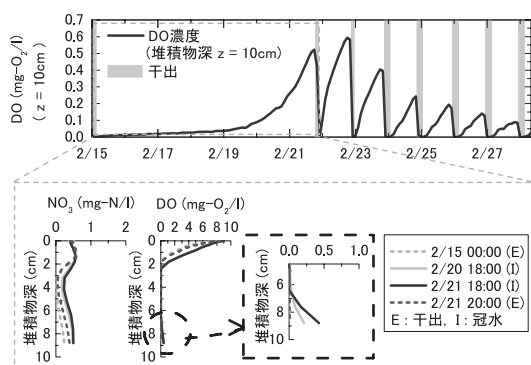


図-9 干潟・浅海域底生系 (i,j) = (8,6) における干出・冠水に伴う酸素濃度および硝酸態窒素濃度の変化

果, 最適なものを設定している. その結果, 計算では, 図-9に示すように, 冬季の冠水時, 渚水の影響により, 堆積物-水境界から5cm以深で酸素濃度が再び有限の値となることがあった. この結果は, 盤洲干潟においてはこれまで, (i) 5cm以深の酸素のマイクロプロファイルの測定データがないこと, (ii) 冠水時の酸素の鉛直マイクロプロファイル測定が不足していることから, 現時点では検証できない. しかしながら, 海外の干潟・浅海域では, 酸素が堆積物の深いところで再び有限になるという現象は, 過去に観測されていた (de Beer ら, 2005).

7. 結論

流動場, 干潟・浅海域生態系, 湾中央生態系を連結した内湾複合生態系モデルを東京湾に適用・検証し, モデルの妥当性を確認した. 検証したモデルの計算結果を用い, 干潟・浅海域 (盤洲干潟) 底生系における酸素の生成・消費メカニズムの鉛直微細構造の明条件・暗条件における変化を夏季・冬季それぞれにおいて定量的に解析した. その結果, 日中は夜間に比べ, 底生藻類の光合成による酸素生成により, ODUの酸化, 硝化, 好気的無機化が促進し, 酸素消費フラックスが大きいく, 日中の底生系は, 浮遊系の酸素のソース (source) となる場合もあることがわかった. また, 干潟・浅海域底生系は, 湾中央底生系に比べ, (1) 酸素が比較的供給される場であり, (2) 堆積有機物が少ないことから, 好気的無機化・準好気的無機化の割合が高いことが示された. さらに, 盤洲干潟における堆積物の酸素濃度鉛直プロファイルの計算において, 酸素濃度が堆積物-水境界から2cm程度で一度ゼロになり, その後5cm以深から酸素濃度が再び有限の値となる時期があることが示された. この現

象は, 堆積物の比較的深いところの間隙水中で硝酸態窒素が観測されている事実とつじつまが合う. 堆積物深5cm程度以上における酸素濃度プロファイルの観測はまだなされておらず, 今後の課題であるが, この現象が観測からも明らかになれば, モデルが観測に先立ち, 現象を予見したことになる. これは, 検証を十分行ったモデルは, “観測結果の説明”, だけでなく, “新しい生態系機構の予測・解明” にも貢献できる1つの可能性を示している.

謝辞: 本研究の一部は, (独) 鉄道建設・運輸施設整備支援機構の「運輸分野における基礎的研究推進制度」に基づく研究資金 (研究課題: 内湾堆積物表層における酸素循環過程の解明と内湾複合生態系酸素循環モデル構築に関する基礎的研究, 研究代表者: 相馬明郎, H14～H16年度) の支援により実施された.

参考文献

- 相馬明郎・桑江朝比呂・左山幹雄 (2005): 内湾堆積物表層における酸素循環過程の解明と内湾複合生態系酸素循環モデル構築に関する基礎的研究, 運輸分野における基礎的研究推進制度平成14年度採択課題研究成果報告書 (最終版), 鉄道建設・運輸施設整備支援機構 (<http://www.jrtt.go.jp/business/research.htm>), 456p.
- Berg, P., H. Røy, F. Janssen, V. Meyer., B. B. Jørgensen, M. Huettel and D. de Beer (2003): Oxygen uptake by aquatic sediments measured with a novel non-invasive eddy-correlation technique. *Marine Ecology Progress Series*, Vol. 261, pp. 75-83.
- Boudreau, B. P. (1996): A method of lines code for carbon and nutrient diagenesis in aquatic sediments. *Computers and Geosciences*, Vol. 22(5), pp. 479-496.
- de Beer, D., F. Wenzhöfer, T. G. Ferdelman, S. E. Boehme, M. Huettel, J. E. E. van Beusekom, M. E. Böttcher, N. Musat and N. Dubilier (2005): Transport and mineralization rates in North Sea sandy intertidal sediments, Sylt-Rømø Basin, Wadden Sea. *Limnology and Oceanography*, Vol. 50, pp. 113-127.
- Kuwae, T. (2001): Biogeochemical Roles of Benthic Microorganisms in Intertidal Sandflats. Ph.D theses, Kyoto Univ., 93pp.
- Kuwae, T., K. Kamio, T. Inoue, E. Miyoshi and Y. Uchiyama (2006): Oxygen exchange flux between sediment and water in an intertidal sandflat, measured in situ by the eddy-correlation method. *Marine Ecology Progress Series*, Vol. 307, pp. 59-68.
- Soetaert, K., P. M. J. Herman and J. J. Middleburg (1996): A model of early diagenetic processes from the shelf to abyssal depth. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, Vol. 60(6), pp. 1019-1040.
- Sohma, A., Y. Sekiguchi, T. Kuwae and Y. Nakamura (2008): A benthic-pelagic coupled ecosystem model to estimate the hypoxic estuary including tidal flats - Model description and validation of seasonal/daily dynamics. *Ecological Modeling*, Vol. 215, pp. 10-39.