

(30) 底生微細藻類の光合成が 干潟堆積有機物の分解に及ぼす影響

阿久津 正浩^{1*}・武地 修一¹・慎 祐爽¹・
野村 宗弘¹・中野 和典¹・西村 修¹

¹ 東北大学大学院工学研究科土木工学専攻(〒980-8579 宮城県仙台市青葉区荒巻字青葉 6-6-06)

* E-mail: akutsu@eco.civil.tohoku.ac.jp

本研究の目的は、干潟域における底生微細藻類による光合成が、底質中のバクテリアによる堆積有機物の分解に及ぼす影響を明らかにすることにある。そこで、2つの室内培養実験を行った。1つめの実験では底生微細藻類による光合成時の酸素供給がバクテリアの有機物分解活性に及ぼす影響を、2つめの実験では底生微細藻類が分泌する細胞外有機物のモデル物質としてグルコースを用い、細胞外有機物が堆積有機物の分解に及ぼす影響を明らかにした。その結果、干潟の堆積有機物の分解に対して底生微細藻類の光合成による酸素供給の効果は認められないものの、細胞外有機物の供給により比較的難分解性の有機物の分解が促進されることが示された。

Key Words : tidal flat, sedimentary organic matter, bacteria, photosynthesis, benthic microalgae

1. 背景及び目的

干潟は潮汐の干満周期により露出と水没を繰り返す平坦な砂泥質の地帯などと定義され¹⁾、内湾の奥部や河口域など、水流や波が弱い場所に発達し、生産性の高い生態系を形成している。その特徴から干潟は、親水、生物生産、水域の浄化、景観など多様な生態系サービスを提供している²⁾。戦後、自然干潟の面積は減少の一途をたどった。環境省が行った自然環境保全基礎調査では、昭和20年代から50年あまりで全国の約4割の干潟が消滅したことが報告されている³⁾。しかし近年、地球温暖化問題、生物多様性の危機などを背景に現代社会の持続可能性が問題視されており、干潟を含めた自然生態系の持つ多面的な機能の活用による低炭素化、生物多様性保全に注目が集まっている。そして、全国で干潟の保全・再生・創出の取り組みが行われていると同時に、機能の定量的な把握を目的として研究が行われている。

沿岸域において有機物は生物の餌源として必要不可欠な物質であると同時に、過剰な有機物は水域の汚濁、赤潮の発生、さらには青潮の原因となる水域の貧酸素化を招く。干潟は、その物理環境の特性から有機物が蓄積しやすく、生物生産性が高いため沿岸域の環境に大きな影響を与えていると考えられており、干潟の水域浄化機能が注目されている。よって健全な沿岸域環境保全にあたって干潟の有機物動態を把握することは重要であると考えられるが、現状では干潟有機物フローのプロセスやメカニズムが

十分に明らかとなっておらず、機能の定量化には至っていない。

また、底生微細藻類は干潟のような浅海有光床において主要な一次生産者である。さらに、底生微細藻類が光合成時に供給する酸素や、それと同時に主に底質への体固定の目的で分泌する細胞外有機物は、好気的なバクテリアの呼吸代謝を活性化させ腐食連鎖を強化する役割も担うと考えられる⁴⁾。既往の研究のなかで干潟メソコスム実験系において非遮光系では遮光系と比較して有機物の蓄積が抑制されたという報告もあり⁵⁾、底生微細藻類の存在は良好な干潟環境さらには良好な沿岸環境をもたらすのに寄与すると考えられる。しかし、底生微細藻類の活動が環境に与える影響やそのメカニズムは十分に研究されていない。

そこで本研究では、干潟生態系において底生微細藻類の光合成が干潟に存在するバクテリアの呼吸代謝に及ぼす影響ならびに、光合成時に分泌する細胞外有機物が干潟堆積有機物の分解プロセスに与える影響に関する実験を行い、底生微細藻類の光合成が干潟堆積有機物の分解に及ぼす影響について考察した。

2. 実験方法

(1) 光照射系と純酸素ばっ気系における堆積有機物の分解活性

宮城県仙台市の七北田川河口干潟において、2008年12月に底質性状の異なる砂質、砂泥質、泥質(中

中央径はそれぞれ約 420 μm , 200 μm , 100 μm の 3 地点で底質採取を行い、実験に用いた。

底生微細藻類の光合成がバクテリアの有機物分解活性に与える影響を定量的に評価するため、図 - 1 に示すように、採取地点の底質表層 5mm を充填したコア試料を光照射系 (光量子束密度 1,400 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$, 20°C, 3hr) で培養し、さらに酸素供給のみの影響を評価するために純酸素ばっ気系 (純酸素でばっ気, 暗条件, 20°C, 3hr) で培養した。

まず、DO 微小電極法を用いて深さ毎の DO を測定し、各系における酸素収支を求めた。この方法は DO 微小電極を用いて測定した一定時間内における底質試料内部の DO 鉛直分布の変化から、DO の拡散方程式を適用して底質試料内部の酸素収支を求める手法である。土壌間隙水中の空間における DO の移動は、水の移流及び内部での DO 生産を考慮した場合、式 (1) に示した 3 次元非定常の拡散方程式で表される⁶⁾。

$$\frac{\partial C}{\partial t} = D_s \left(\frac{\partial^2 C}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 C}{\partial y^2} + \frac{\partial^2 C}{\partial z^2} \right) - v_x \frac{\partial C}{\partial x} - v_y \frac{\partial C}{\partial y} - v_z \frac{\partial C}{\partial z} + P_{net} \quad (1)$$

本実験系では水の移流はなく、また DO は水平方向には分布しないとすることができるため、式 (1) は式 (2) の鉛直 1 次元、移流なしの条件の拡散方程式に書き換えられる。

$$\frac{\partial C}{\partial t} = D_s \frac{\partial^2 C}{\partial z^2} + P_{net} \quad (2)$$

式 (2) を Michael らの式⁷⁾を参考に差分化すると式 (3) となる。

$$P_{net}(t, z) = \frac{C_{t, z} - C_{t - \Delta t, z}}{\Delta t} - D_s \frac{(C_{t, z + \Delta z} + C_{t - \Delta t, z + \Delta z}) - 2(C_{t, z} + C_{t - \Delta t, z}) + (C_{t, z - \Delta z} + C_{t - \Delta t, z - \Delta z})}{2(\Delta z)^2} \quad (3)$$

ここで、 $P_{net}(t, z)$: DO 純生産 (消費) 速度 ($\text{mg}/\text{l}/\text{hr}$)、 C : DO (mg/l)、 D_s : 土壌間隙水中の DO 拡散係数 (m^2/hr) である。土壌間隙水中の DO 拡散係数 D_s は式 (4) に示す Ullman et al. の式⁸⁾にしたがって決定した。

$$D_s = \frac{D_0}{\phi^{1-m}} \quad (4)$$

ただし D_0 : 自由水中の DO 拡散係数 (m^2/h)、 ϕ : 土壌間隙率 (-) であり、 $\phi < 0.7$ のとき $m=2$ 、 $\phi \geq 0.7$ のとき $m=3$ である。土壌間隙率は作成した底質試料について土質試験⁹⁾を行い、砂質で $\phi = 0.504$ 、砂泥質で $\phi = 0.646$ 、泥質で $\phi = 0.737$ と決定した。これらの値に相当する含水比、湿潤密度を表 - 1 に示す。実験では乱した底質を用いているため、これらの値は現地表層 5mm の平均的な値であると考えられる。

表 - 1 各底質における含水比と湿潤密度

	含水比 (%)	湿潤密度 (g/cm^3)
砂質	28.5	1.81
砂泥質	42.1	1.59
泥質	55.1	1.44

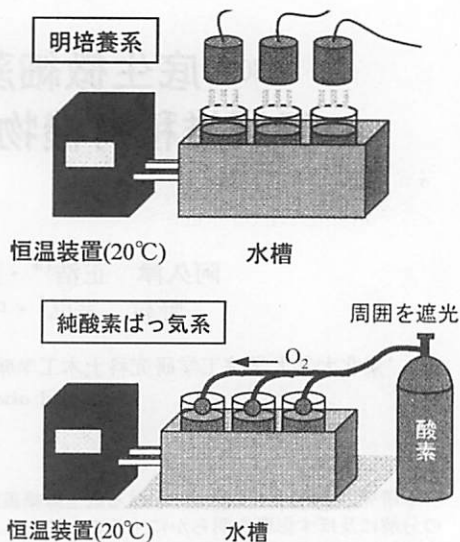


図 - 1 実験装置

式 (3) を用いて、各系における定常状態の DO 鉛直分布の変化から光照射系の DO 純生産速度 $P_{net}(z)$ および純酸素系の DO 消費速度 ($R_{O_2}(z)$) を求めた。この時、定常状態なので $C_{t, z + \Delta z}$ と $C_{t - \Delta t, z + \Delta z}$ 、 $C_{t, z}$ と $C_{t - \Delta t, z}$ 、 $C_{t, z - \Delta z}$ と $C_{t - \Delta t, z - \Delta z}$ はそれぞれ等しくなる。また $\Delta z = 0.2\text{mm}$ とした。

次に、Light-Dark shift method¹⁰⁾を参考にして光照射系における DO 消費速度 ($R_{light}(z)$) を求めた。

Light-Dark shift method は、光照射をやめた直後には呼吸量がほとんど変化しないため、測定点での DO の減少速度が明条件での消費速度 $R_{light}(z)$ および拡散による DO 変化速度の和に等しい、という原理を用いている。DO 微小電極法においては、暗転直後の底質コア試料内部の DO 鉛直分布の変化を測定したところ 15 分間を要した。これらを式 (3) に代入することによって、底質コア試料内部各層の DO 消費速度 ($R_{light}(z)$) を求めた ($\Delta z = 0.2\text{mm}$, $\Delta t = 0.25\text{hr}$)。ただし、式 (3) における $P_{net}(z)$ がこの時の $R_{light}(z)$ ということになる。

また、 $P_{net}(z)$ と $R_{light}(z)$ を足し合わせることで光合成による DO 総生産速度 ($P_{gross}(z)$) を求めた。

(2) 細胞外有機物モデル物質グルコースの添加系における堆積有機物性状の変化

R. Urbani et al.¹¹⁾の研究において、3 種の海洋珪藻 (*C. closterium*, *T. pseudonana* and *S. costatum*) が分泌する細胞外有機物を構成する単糖類にはグルコースの割合が多いことがわかっている。そこで、底生微細藻類が光合成時に分泌する細胞外有機物の堆積有機物分解に及ぼす影響を解明することを目的として、底質試料に細胞外有機物のモデル物質としてグルコースを添加して 21 日間暗培養を行った。宮城県仙台市の七北田川河口干潟において、泥質 (中央粒径は 100 μm) の地点で底質の表層 5mm を 1mm のふりい

にかけて採取を行い、実験に用いた。底質 110g-wet をヨシ粉末 800mg とともにシャーレーに注入してよくかき混ぜ、さらに現地で採取した海水を注入して培養試料とした。培養は暗条件で気温を 25℃ に保ったインキュベーター内で行い、シャーレー内の水位は蒸発した水の分を、蒸留水を適宜注入して補うことで底質直上 1cm に保った。また、(1) の結果から算出した表層 5mm における DO 総生産速度 $72.5\text{mg-O}_2/\text{m}^2/\text{hr}$ を用いて、式(5)から単位面積当たりの炭素生産速度 $27.2\text{mg-C}/\text{m}^2/\text{hr}$ を求めた。



一日当たり日照時間を 10 hr、既往の研究¹²⁾ から底生微細藻類の総一次生産における細胞外有機物の割合を 50% と仮定し、現場の底生微細藻類が 1 日当たり生産する細胞外有機炭素量 $136\text{mg-C}/\text{m}^2/\text{d}$ を求め、その値を基準として等量のグルコースを細胞外有機物のモデル物質として毎日シャーレーに添加した系と、その 2 倍と 1/2 の量をそれぞれ毎日添加した系と、グルコースを添加しない系の 4 系列で培養を行った。また、分析は経時的に試料を採取し、TOC、LCFAs (長鎖脂肪酸) を測定した¹³⁾。LCFAs は干潟に流入してくると考えられる有機物の中で陸上植物のみにみられる特徴的な脂肪酸群であり、干潟に流入してくる有機物の中で比較的難分解であると考えられる¹⁴⁾ため、干潟に堆積しやすい有機物量の指標として用いた。このため、LCFAs の変化量を顕著にする目的で予めヨシ粉末を底質に混入した。

3. 結果および考察

(1) 光照射系と純酸素ばっ気系における堆積有機物の分解活性

図 - 2~4 に砂質、砂泥質、泥質試料の明培養系における底質試料内部の DO と R_{light} および純酸素ばっ気系における底質試料内部の DO と R_{O_2} を示す。DO 消費速度はコア中における深さ 0.2mm からなる各層の単位体積あたりの消費速度を表している。

これらを見ると砂質、砂泥質、泥質のすべての試料において、純酸素ばっ気系のコア試料内部の R_{O_2} は、明培養系の R_{light} に比べて極めて小さいことがわかる。これは純酸素ばっ気系では、バクテリアによる有機物の好氣的分解速度が明培養系に比べて極めて小さいことを意味する。純酸素ばっ気系での DO 濃度は深さ 1mm 程度は過飽和で酸素律速が考えにくく、底生微細藻類の光合成がバクテリアの有機物分解の活性化に与える影響は酸素の供給によるものではないことがわかった。

図 - 5 に砂質、砂泥質、泥質試料の明培養系における底質試料内部の DO と P_{gross} を示す。この結果をもとに光合成商 ($\Delta\text{C}/\Delta\text{O}_2 = 12/32$) を用いて、 P_{gross} を有機炭素量に換算し、それらを深さ方向に積分することによって面積あたりの一次生産速度を求めると、砂質で $7.0\text{mg-C}/\text{m}^2/\text{hr}$ 、砂泥質で $7.7\text{mg-C}/\text{m}^2/\text{hr}$ 、泥質で $27.2\text{mg-C}/\text{m}^2/\text{hr}$ となった。これらの値は干潟の

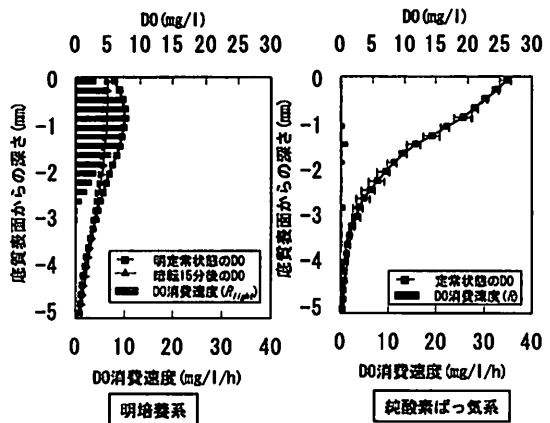


図 - 2 砂質試料の明培養系における DO と R_{light} および純酸素ばっ気系における DO と R_{O_2}

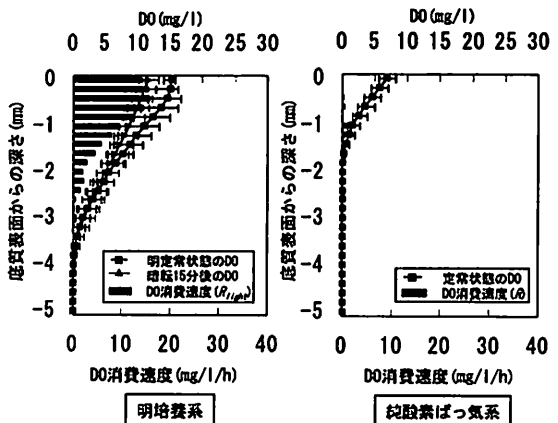


図 - 3 砂泥質試料の明培養系における DO と R_{light} および純酸素ばっ気系における DO と R_{O_2}

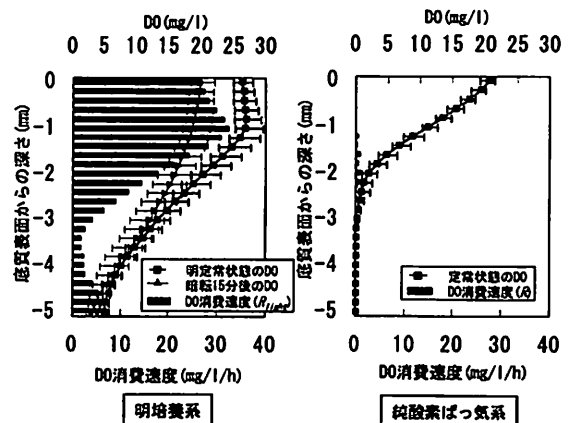


図 - 4 泥質試料の明培養系における DO と R_{light} および純酸素ばっ気系における DO と R_{O_2}

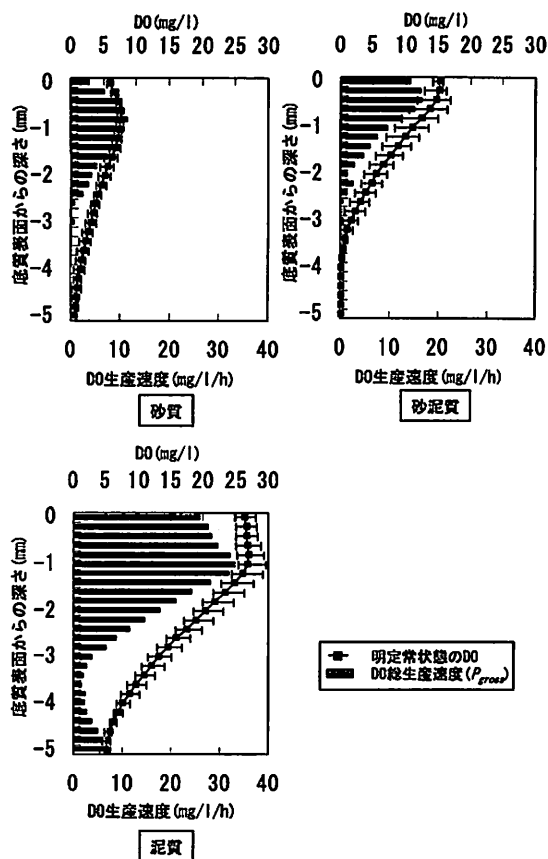


図 - 5 明培養系におけるDOと P_{gross}

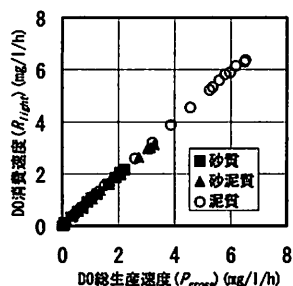


図 - 6 明培養系における底質試料内部各層の P_{gross} と R_{light} の関係

一次生産についての既報の値とほぼ一致している¹⁵⁾。また、図 - 5 では泥質サンプルの4mm以深でDO総生産速度が増加しているが、同様の傾向が図 - 4 のDO消費速度においてもみられる。これは図 - 4 のDO変化が小さい層におけるDO消費速度の測定誤差がDO総生産速度にも影響していると考えられる。

図 - 6 に明培養系の砂質、砂泥質、泥質各試料における深さ方向各層のDO総生産速度(P_{gross})とDO総消費速度(R_{light})の関係をプロットした。すべての試料で一様に P_{gross} が大きい層で R_{light} が大きくなって

いる。また、 P_{gross} と R_{light} がほぼ等しくなっている。このことから砂質、砂泥質、泥質のいずれの底質試料においても、バクテリアは底生微細藻類が生産した有機物をその場で直ちに分解していたことが考えられた。

ここで、底質表層5mmの有機物量を測定すると、砂質で4.5g-C/m²、砂泥質で10.9g-C/m²、泥質で40.3g-C/m²であり、それぞれの底質試料中には光合成による有機物生産と比較して多量の有機物が蓄積していたことがわかる。それにもかかわらず酸素を供給しただけではバクテリアの有機物分解活性は底生微細藻類の光合成がある場合ほど高まらない結果となった。このことから、底生微細藻類が生産した有機物はバクテリアの基質となりやすいのに対して、干潟底質中に堆積している有機物の大部分が難分解性の有機物であり、それらの有機物はDOを供給しただけでは分解されないことが考えられた。

底生微細藻類は生産する総一次生産の42~73%を細胞外有機物として分泌することが報告されており¹⁶⁾、またそれらはバクテリアの細胞外酵素によって低分子化された後、ほとんどが速やかに利用されることが報告されている¹⁷⁾。本実験系においてもこのプロセスが働いていたと考えられるが、量的な面では本実験において総一次生産と同程度の速度で分解が起こっているという結果が得られ、分解量が既報値から予想される細胞外有機物量を上回っていた。

(2)細胞外有機物モデル物質グルコースの添加系における堆積有機物性状の変化

図 - 7 にグルコースを添加あるいは無添加で培養した各系のTOCの経時変化を示す。全ての系において、0日目から緩やかにTOCが減少していることが確認できた。また、各系の間で比較すると変化の傾向に大きな差異はみられなかった。各系においてグルコースの添加量を変えているにもかかわらず、TOCの蓄積や減少量の違いがみられなかったことから、グルコースを添加した系においてグルコースはほぼ分解されていると考えられた。

図 - 8 に2倍の系におけるLCFAs量の経時変化を示した。2倍の系におけるLCFAs量の変化を一次反

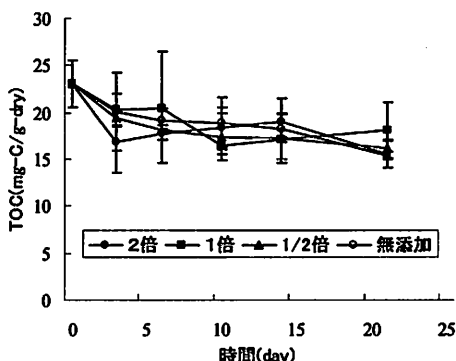


図 - 7 各系におけるTOCの経時変化

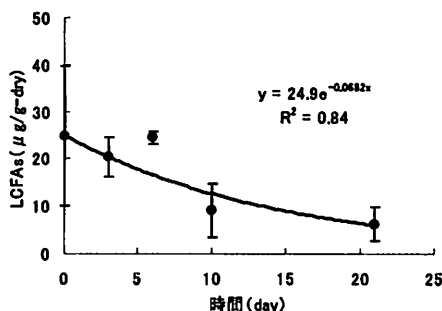


図 - 8 2 倍の系における LCFA の経時変化

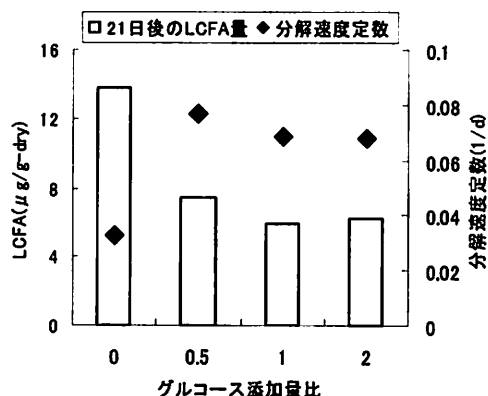


図 - 9 各系における 21 日後の LCFA 量と分解速度定数

応式で近似すると、図 - 8 に示すように近似曲線が求められた。同様に、各系における LCFA の経時変化の近似式から得られた一次反応定数を分解速度定数として、21 日後の LCFA 量と分解速度定数とグルコース添加量の関係を図 - 9 に示した。これより、グルコースを添加した 3 系で無添加系よりも分解速度が速いことが示された。さらに、グルコース添加系で無添加系より LCFA の分解が進んでいることが確認された。グルコースを添加した 3 系間の比較では、LCFA の減少量および減少速度に大きな差はみられず、グルコースの添加量を 1/2 倍の系よりも多くしても、LCFA の分解促進は起こらなかった。

グルコースを添加あるいは無添加で培養した結果、(1)と同様に底生微細藻類が分泌する細胞外有機物はバクテリアの基質となりやすいことが示唆された。また、細胞外有機物がバクテリアによる堆積有機物の分解を促進していることが示唆された。

(3) 干潟の有機物分解能の特徴

これまで、干潟が生物生産性の高い生態系を形成している理由として、干潟には有機物が大量に流入してくるためである¹⁸⁾という外的要因により説明がなされてきた。二枚貝等の懸濁物食者が優占するよ

うな砂干潟において、その考察は成り立つと考えられる。しかし、デトリタスが堆積物の主体である泥干潟において、堆積している有機物はほとんど難分解性の有機物であり、酸素が供給されただけでは分解されないこと、底生微細藻類の光合成による細胞外有機物の供給によって堆積有機物の分解が促進される可能性があることが示された。すなわち、底生微細藻類が微生物ループを強化し、生産された底生付着藻類や細菌を出発点とした食物連鎖が強化されるという内的要因による物質循環の円滑化の可能性が新たに示された。

4. 結論

- ・ 干潟底質中の堆積有機物のほとんどが難分解性であり、バクテリアによる干潟堆積有機物の分解において酸素は制限因子とはならない。
- ・ 砂質、砂泥質、泥質といった干潟底質性状に関わらず、干潟堆積物上で光合成によって生産された有機物はバクテリアによって生産速度とほぼ同じ速度で分解される。
- ・ 底生微細藻類が細胞外有機物を分泌することによってバクテリアの活性化が起こり、干潟堆積有機物の分解が促進される。

謝辞: 本研究は科研費 (21360249, 21760413) ならびに河川環境管理財団の助成により行われた。ここに記して感謝の意を表す。

参考文献

- 1) 栗原 康 (1974) 人間生存と自然環境 3, 東京大学出版会。
- 2) 長瀬和則 (1997) 港湾における自然再生の取組みについて, 月刊海洋, 39(9), p.582.
- 3) 環境省編 (2004) 平成 16 年版環境白書, ぎょうせい。
- 4) 山本民次 (2009) 沿岸海域生態系における底生微細藻類の役割, 沿岸海洋研究, 第 47 巻, 第 1 号, pp. 3-10.
- 5) 坂巻隆史 (2002) 干潟モデル実験装置を用いたベントス相の異なる干潟生態系の有機物動態の比較, 環境工学論文集, 39, pp. 209-218.
- 6) 宝沢光紀編著 (1996) 拡散と移動現象, 培風館
- 7) Michael Kuhl, Ronnie Nohr Glud, Helle Ploug, Niels Briger Ramsing (1996) Microenvironmental control of photosynthesis and photosynthesis-coupled respiration in an epilithic cyanobacterial biofilm, J. Phycol., 32, pp. 799-812.
- 8) William J. Ullman, Robert C. Aller (1982) Diffusion coefficients in nearshore marine sediments, Limnology and Oceanography, 27(3), pp. 552-556.
- 9) 地盤工学会 (2005) 土質試験—基本と手引き—
- 10) N. P. Revsbech, B. B. Jorgensen (1983) Photosynthesis of benthic microflora measured with high spatial resolution by the oxygen microprofile method: Capabilities and limitations of the method,

- Limnology and Oceanography, 28(4), pp.749-756.
- 11) R. Urbani, E. Magaletti, P. Sist and A. M. Cicero (2005) Extracellular carbohydrates released by the marine diatoms *C. closterium*, *T. pseudonana* and *S. costatum*: Effect of P-depletion and growth status, Science of the Total Environment, 353, pp.300-306.
 - 12) 後藤直成 (2002) 干潟底生系および浮遊系における一次生産とそれに関わる微小藻類-細菌相互間の関係, 陸水学雑誌, 63, pp.233-239, 2002.
 - 13) Tarik Meziane and Makoto Tsuchiya. (2002) Organic matter in a subtropical mangrove-estuary subjected to wastewater discharge: origin and utilization by two macrozoobenthic species, Journal of Sea Research, 47, pp.1-11.
 - 14) 慎 祐爽 (2009) 干潟堆積物形成に関わる有機物動態に関する研究, 東北大学博士論文.
 - 15) Franciscus Colijin and Victor N. de Jonge (1984) Primary production of microphytobenthos in the Ems-Dollard Estuary, Marine Ecology Progress Series, 14, pp.185-196.
 - 16) N. Goto, T. Kawamura, O. Mitamura, H. Terai (1999) Importance of extracellular organic carbon production in the total primary production by tidal-flat diatoms in comparison to phytoplankton, Marine Ecology Progress Series, 190, pp.289-295.
 - 17) N. Goto, O. Mitamura, H. Terai (2001) Biodegradation of photosynthetically produced extracellular organic carbon from intertidal benthic algae, Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 257, pp.73-86
 - 18) 栗原 康編 (1988) 河口・沿岸域の生態とエコテクノロジー, 東海大学出版会.

(2010.5.21 受付)

Effect of Photosynthesis of Benthic Microalgae on Decomposition of Sedimentary Organic Matter in Tidal Flat

Masahiro AKUTSU¹, Shuichi TAKECHI¹, Woo-seok SHIN¹,
Munehiro NOMURA¹, Kazunori NAKANO¹ and Osamu NISHIMURA¹

¹Graduate School of Engineering, Tohoku University

Laboratory incubation experiments were carried out to evaluate the effect of benthic microalgal photosynthesis on decomposition of sedimentary organic matter in tidal-flat ecosystems. One of the results showed that sedimentary organic matter in tidal-flat wasn't decomposed in the presence of only oxygen. Another showed that benthic microalgae-derived extracellular organic matter was readily decomposed compared with the other organic matter in tidal-flat sediment. It was considered that benthic microalgae-derived extracellular organic matter was the limiting factor of bacterial activity in tidal-flat ecosystems. Since the addition of glucose as extracellular organic matter promote decomposition of sedimentary organic matter, it was revealed that benthic microalgae-derived extracellular organic matter promote decomposition of the refractory organic matter in tidal-flat sediment.