

アマモによる溶存無機炭素の吸収・放出 に及ぼす光合成活性の影響

駒井 克昭¹・佐藤 辰哉²・千葉 俊之³・中山 恵介⁴

¹正会員 北見工業大学 工学部社会環境系 (〒090-8507 北海道北見市公園町165)

E-mail: komai@mail.kitami-it.ac.jp

² (株) 豊水設計 (〒065-0033 札幌市東区北33条東16丁目2-2)

E-mail: t_sato@housui.co.jp (Corresponding Author)

³ (株) 日水コン (〒179-0074 東京都練馬区春日町1丁目10-25)

⁴正会員 神戸大学 大学院工学研究科市民工学専攻 (〒657-8501 神戸市灘区六甲台町1-1)

本研究ではアマモを用いた水槽実験による溶存無機炭素の変化のモデル解析とアマモの成分分析の結果から、アマモの季節的な光合成活性の違いが溶存無機炭素の吸収・放出特性に及ぼす影響を明らかにした。アマモによる溶存無機炭素に関する最大光合成速度の最適値は実験の時期によって異なることが明らかになった。モデルによる推定値とアマモのクロロフィルa含有率の結果から、アマモの生長段階の違いが光合成活性や最大光合成速度に影響したことが示唆された。アマモの詳細な諸元の測定値に基づいて得られた結果をモデルに適用し、溶存無機炭素の鉛直プロファイルの特性とアマモの分岐の構造との関係を明らかにした。

Key Words : eelgrass, dissolved inorganic carbon, photosynthetic rate, chlorophyll-a content

1. はじめに

アマモは地球温暖化の緩和機能を持つ「ブルーカーボン」としても期待されている¹⁾。既往の研究により浅海域や汽水湖で沿岸生態系の光合成等が水中のCO₂分圧に大きく寄与していることが報告されている²⁾³⁾。また、アマモ場を中心とした光合成等の生物活動によって主に溶存無機炭素(DIC)の変動がCO₂分圧の挙動を決定付けるのに重要であることが示されている²⁾。さらに、田多ら⁴⁾は生物過程を考慮して3次元流動解析を用いた大気-海面間のCO₂フラックスの推定に成功している。Nakayama *et al.*⁵⁾はアマモを用いた水槽実験によりパラメータを求め、概念モデルを構築して汽水湖のDICの変化について検討している。分岐を有する水生植物のモデル構築などの詳細な流体力学的モデルの研究も進められている⁶⁾⁷⁾。一方、季節的な水温や光強度などの物理条件の変化のみならずアマモは生長枯死の変遷を伴うため、DICの吸収・放出特性もその影響を受けると考えられる。例えば、季節的な水温条件の変化やアマモの生活環に伴ってクロロフィルa (Chl-a) 含量が変化し、光合成活性が変化している⁸⁾。クロロフィル蛍光を利用した原理でのアマモの光合成活性の測定も行われている¹⁰⁾。また、アマモの呼吸速度も水温条件に加えて物質代謝活性の変化の影響を

受けている¹¹⁾。本研究ではアマモによる光合成と呼吸に伴うDICの変化に関する水槽実験をモデルを用いて解析し、アマモの各部位を構成するChl-a含有率を含めた諸元との関係性を考察することで、アマモの光合成活性がDICの吸収・放出特性に及ぼす影響を検討することを目的としている。

2. 研究手法

(1) 実験手法

図-1のような実験装置を用いて屋外でDICとTAの時間変化を測定した。水槽には河川水と海水を用いて塩分約22に調製した人工海水60Lを満たし、アマモ (*Zostera marina*) 4株を配置した。根部はビニール袋で包み、水槽上面も通気性を保ちつつ雨水等が入らないようにした。水はポンプで循環させて水槽内で混合させた。採水は底面から100cmの高さで行い、約250mLを1時間に1回採取し、速やかに200 μ Lの飽和塩化第二水銀溶液を添加してDICを固定した²⁾。DICとTAは全アルカリ度滴定装置(紀本電子社製, ATT-15)で測定した。水槽内にはメモリ式光量子計(JFEアドバンテック社製, DEF12-L)とメモリ式水温・水位計(Eijkelkamp社製, SERA Diver)を

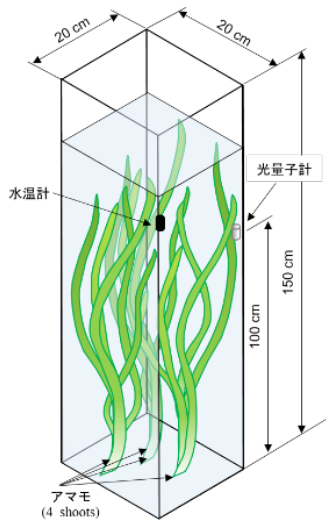


図-1 実験装置

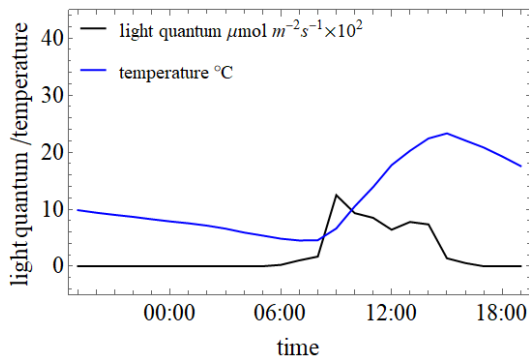


図-2 光量子束密度と水温の経時変化 (実験条件, Case2)

設置して、光量子束密度と水温を連続測定した。実験はコムケ湖で2019年8月8日に採取されたアマモを用いて2019年8月23日 (Case 1), 同年10月10日に採取されたアマモを用いて10月17日 (Case 2), および11月9日 (Case 3) に実施した。アマモの採取地点はコムケ湖のアマモ群落の中央付近 (44° 15' 52.7" N, 143° 30' 46.3" E) である。図-2はCase2の実験条件 (光量子束密度, 水温) である。実験は水温や光条件の制御は行わずに、暗条件から始めており、水温は最低 5°C, 最高 23°C である。水温や光条件を制御していない理由は、後述するモデルにおいてアマモによる光合成と呼吸の光強度と水温への依存性を考慮しており、光と水温の時々刻々の変化量データをモデルパラメータの推定に用いることでより汎用性のあるモデルパラメータを求めるためである。このことを踏まえて、Case 1では8月に最低 14°C, 最高 30°Cの条件、Case 3では11月に最低 0°C, 最高 12°Cと広範囲の水温条件を対象としていることから、本研究では水温条件においてCase 1と3の間に位置しており、水温の適用範囲の重なりが比較的に大きいといえるCase 2をモデルの校正実験として用いる。各ケースともに対照実験として60Lの水を入れた水槽を用意し、同じく採水と測定を行った。なお、後述するモデルによる解析では、

表-1 アマモの諸元

Case	諸元	A	B	C	D
1	葉面積 cm ²	266	262	468	381
	茎面積 cm ²	18	33	38	34
2	葉面積 cm ²	332	396	298	489
	茎面積 cm ²	37	33	24	43
3	葉面積 cm ²	328	200	297	178
	茎面積 cm ²	30	36	32	29

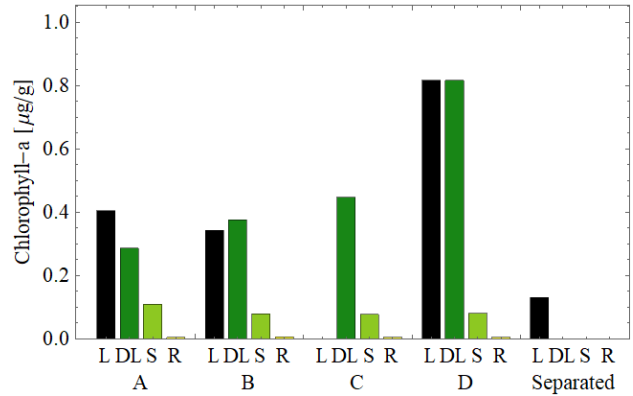


図-3 Case 2のChl-a含有率。A~Dは株, Separatedは実験中にちぎれた葉, L: 葉, DL: 枯れた葉, S: 茎, R: 根。C・Lは欠測。

表-2 単位湿潤重量当たりのChl-a (Case2)

	葉	枯れ葉	茎	根
Chl-a μg/g	520.74	474.09	86.75	4.41

表-3 葉・茎の湿潤重量とChl-a含有率

Case	葉 g	茎 g	葉+茎 g	Chl-a mg/g
1	41.6	32.5	74.13	—
2	45.8	36.1	81.85	0.33
3	30.4	33.1	63.49	—

対照実験のDICをブランク値 (基準) として用いた。

実験時にアマモの寸法を測定し、葉面積、茎面積を算出した (表-1)。Case 1とCase 2では葉面積は全面積の概ね88%であり、Case 3ではやや小さく84%であった。Case 2では、実験後に葉、茎、根を区別して細かく裁断し、成分分析用試料とした。そのうちの一部を用いて部位ごとのChl-aの単位湿潤重量当たりの含有率を測定した (図-3, 表-2)。Chl-aの含有率は成分分析用試料をエタノールを用いてChl-aの抽出を冷暗所で24時間行い、吸光度法によりChl-a濃度を算出した。その後、抽出に用いた試料の湿潤重量を用いてChl-a含有率に換算した。なお、実験中にちぎれた葉があったため、どの株にも属さない葉として取り扱った。また目視で判断して変色していた葉を枯れた葉として取り扱った。この結果、正常な葉が最もChl-aが多く、枯れた葉にも同程度含まれており、茎に含まれているChl-aは少なく、根にはほとんど含まれていないことが確認された。これらの結果

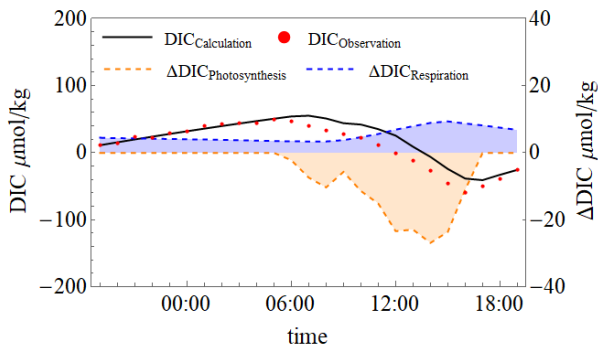


図4 DICの経時変化(実験値, 計算値), および光合成と呼吸によるDIC変化量(計算値, Case2)

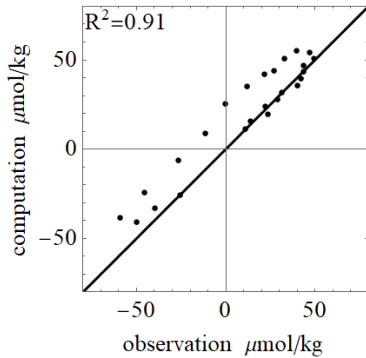


図5 実験結果と計算結果 (Case2)

から, 各部位の Chl-a の含有率の違いを考慮して実験に用いたアマモ4株平均のCase2でのChl-a含有率を求めた(表-3). なお, 枯れた葉は正常な葉と同程度のChl-aを有していたため, 区別せずにChl-a含有率を求めた.

(2) アマモによるDICの吸収・放出モデル

アマモによる光合成と呼吸に伴うDICの吸収と放出を以下のように定式化した¹²⁾.

$$\frac{dC}{dt} = (-G_m F_l F_{pt} + R_{20} F_{rt}) E \quad (1)$$

$$F_l = \frac{I}{I_0} \text{Exp} \left[1 - \frac{I}{I_0} \right] \quad (2)$$

$$F_{pt} = \theta_p^{T-T_0} \quad (3)$$

$$F_{rt} = \theta_r^{T-T_0} \quad (4)$$

ここに, C : DIC濃度, G_m : 最大光合成速度, F_l : 強光阻害の効果, F_{pt} , F_{rt} : 温度の効果, R_{20} : 基準温度(20°C)における呼吸速度, E : 単位水量当たりのアマモの湿潤重量, I : 光量子束密度, I_0 : 最適光量子束密度, θ_r , θ_p : 温度補正係数, T : 水温, T_0 : 基準水温である. モデルのパラメータはCase2の実験で求められた光量子束密度と水温, およびDICの時々刻々のデータを用いて直接探索法により最適値を求めた.

3. DIC吸収・放出モデルの校正実験

図-4はCase2のDICの実験値とモデルによる計算値を示

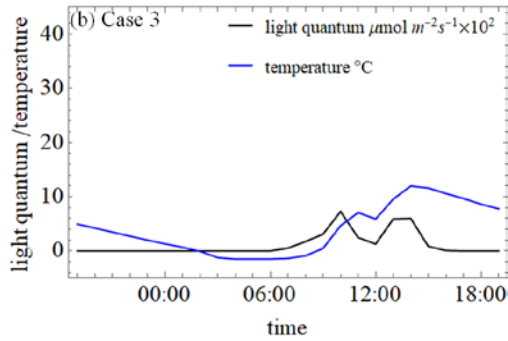
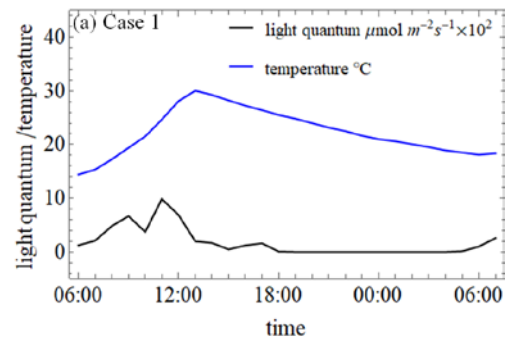


図6 光量子束密度と水温の経時変化(実験条件)

している. 計算値は実験値をよく再現できており(図-5), 日中と夜間を通じて再現性は良好である. Case2の結果から求められた最大光合成速度 G_m は $6.08 \times 10^3 \mu\text{mol kg}^{-1} \text{s}^{-1} \text{g}^{-1}$, 最適光量子束密度 I_0 は $401 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 温度補正係数 θ_r , θ_p はそれぞれ1.05, 1.06, 基準温度(20°C)における呼吸速度 R_{20} は $1.58 \times 10^3 \mu\text{mol kg}^{-1} \text{s}^{-1}$ である.

図-4には光合成と呼吸による単位時間あたりのDICの放出量(ΔDIC)も示している. マイナスは吸収を示している. すなわち, 光合成と呼吸の ΔDIC の和が正味のDICの変化量となっている. 吸収は10月18日5時頃から始まり, 吸収量は14時に最大となっている. 一方, 呼吸は夜間にほぼ一定の値を示しており, 水温が上昇した午後増加している. この結果, 日中は光合成が卓越してDICの吸収量が大きくDICが減少傾向となり, 夜間は呼吸量が卓越してDICの放出量が大きくDICが増加傾向となる. この時の実験条件では実験期間を合計すると呼吸による放出に比べて, 光合成による吸収の方が卓越したため, おおむね実験開始直後に比べて24時間後にDICは減少したことが確認できた.

4. アマモの生育段階の異なる条件でのDICの吸収・放出に関する考察

(1) 光合成活性の影響

図-6はCase1と3における実験条件として光量子束密度と水温を示している. このデータを用いて, アマモのDICモデル式(1)~(5)でDICの変化を計算する. Case1で

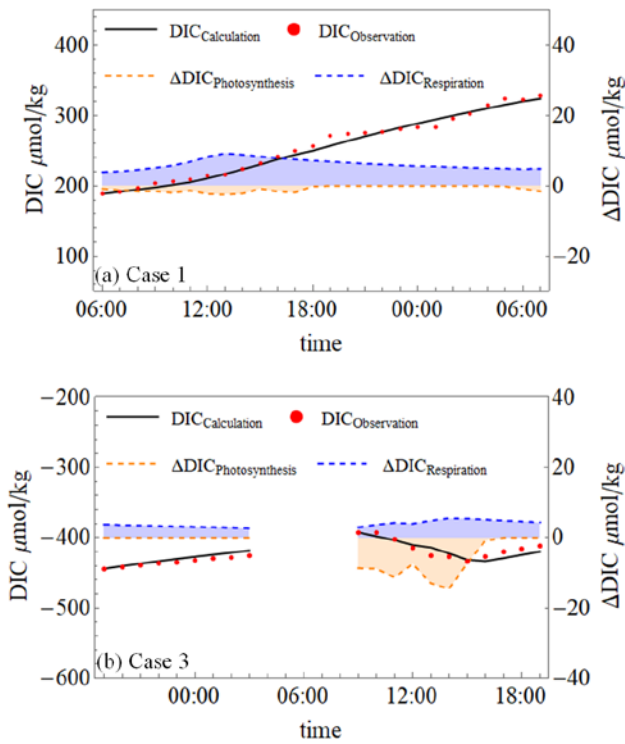


図-7 DICの経時変化(実験値, 計算値), および光合成と呼吸によるDIC変化量(計算値, Case1と3)

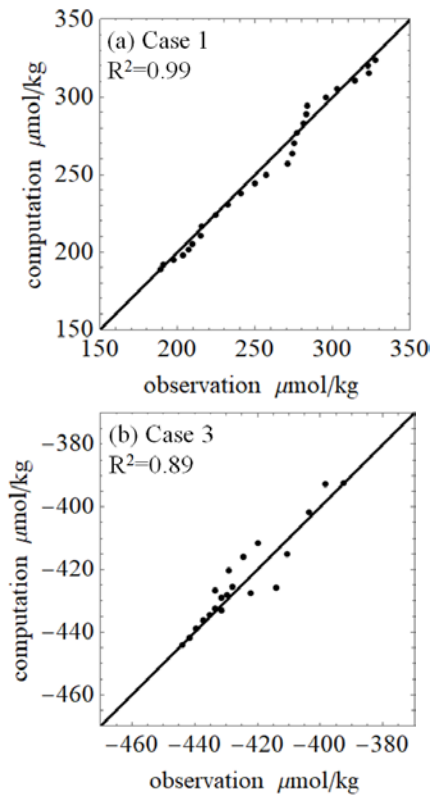


図-8 実験結果と計算結果

は明条件から始めており, 水温は最低 15°C, 最高 30°C の高水温の条件である. Case 3 においては暗条件から始めており, 最低 -2°C, 最高 12°C の低水温の条件である.

図-7は Case 1 と Case 3 における計算結果を示している. ここでは, アマモの状態は Case 2 とは異なっていることから, モデルパラメータのうち G_m と R_{20} は改めて最適値を求めた. それぞれの R^2 は 0.99 と 0.89 である. 図-7 には光合成と呼吸による 1 時間あたりの DIC の放出量も示している. Case 1 では午後光合成速度が低下する 25°C 以上の高い水温¹³⁾になり, にわか雨が降ったことが, 呼吸による放出が多く, 光合成による吸収は少なかった原因の一つと考えられる. Case 3 では実験途中に大きく冷え込み水面が結氷したため, 解氷後から改めて計算を再開した. 図-8は Case 1 と Case 3 における実験結果と計算結果を示している. Case 1 では計算結果と実験結果は広い範囲において良く一致していた. Case 3 においては夜間の結氷時を除くと変化の範囲が狭くなるが, 計算結果は実験結果を良く表していた.

図-9は各ケースでの G_m とアマモに含まれる Chl-a 含有率の対応関係を表している. Chl-a は光合成において光エネルギーを化学エネルギーに変換する役割を果たす化学物質である. このことから, Case 2 の結果と原点を結ぶ線形関係を仮定できる. Case 1 では G_m が $0.41 \times 10^3 \mu\text{mol kg}^{-1} \text{s}^{-1} \text{g}^{-1}$ と小さく, アマモの衰退期に当たる高水温条件に相当するためと考えられる. すなわち, 衰退期には Chl-a 含有率が小さいため⁹⁾, Case 2 に比べると G_m が小

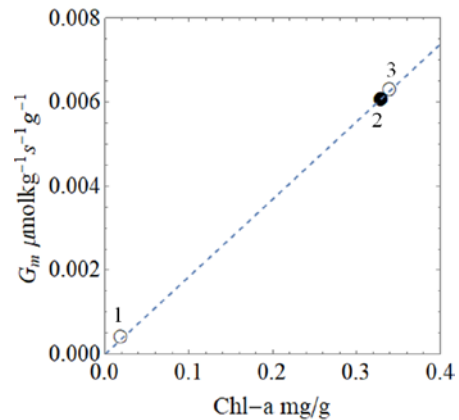


図-9 Chl-a 含有率と最大光合成速度 G_m の対応関係. ●: 実測値 (Chl-a, Case 2), ○: モデルによる推定値 (Chl-a, Case 1, 3), 数字は Case 番号を表す.

さかったと考えられる. また, 採取から実験までに約 15 日経過しており, アマモが劣化していた可能性もある. Case 3 では G_m が $6.29 \times 10^3 \mu\text{mol kg}^{-1} \text{s}^{-1} \text{g}^{-1}$ であり, Case 2 と同様に光合成活性が高い. これは Case 3 においては低水温で分枝期や伸長期にあたる 10 月に採取したアマモを使用したため Chl-a 含有率が高かったためと考えられる. Case 3 は採取した時期が Case 2 と同じことから, 各部位(葉, 茎)での Chl-a 含有率を等しいと仮定するとアマモ全体の Chl-a 含有率は 0.29 mg/g であり, モデルによる推定値が妥当であることが分かる. これらの結果から, 概ね Chl-a 含有率が等しいアマモの場合に同程度



(a) Case 1



(b) Case 2

図-10 実験に用いたアマモ (いずれも実験後に撮影) . 数字は成分分析の際の識別に用いた番号.

の最大光合成速度 G_m を用いれば実験条件が異なっても, DICの吸収・放出は良好に再現できると考えられる.

(2) 葉の分岐と鉛直プロファイルの関係

実験に使用したアマモを平板上に並べて直上から撮影した写真(図-10, (a) Case 1, (b) Case 2)を二値化処理し, 10 cm 間隔の高さに区切って葉・茎の面積を求めた. 図-11は Case 1と Case 2での葉・茎面積の鉛直プロファイルを示している. 現地的水中では流れや水深の変化の影響があるが, 底面から直立していると仮定すると Case 1と

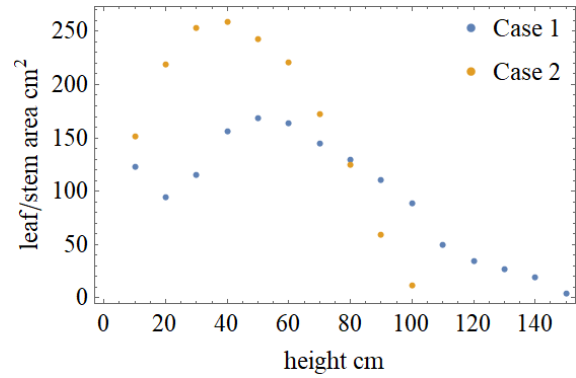


図-11 アマモの葉・茎面積のプロファイル (Case 1,2)

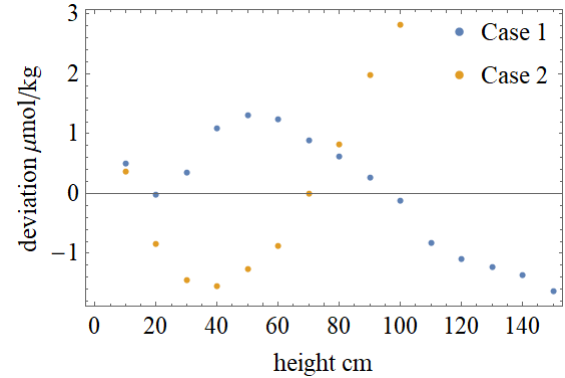


図-12 アマモの部位別の DIC の偏差のプロファイル (Case 1, 2) . 負が吸収. 鉛直平均の DIC を基準としている.

Case 2ではそれぞれ底面から 50 cm と 40 cm 付近が最も面積が大きい. モデル式より, 図-11 のデータを適用して Case 1 と 2 の日中における DIC の吸収について鉛直プロファイルを試算した. すなわち, 底面からの高さ z での DIC の変化量の偏差を以下のように表した.

$$\overline{\Delta \text{DIC}}|_z = \frac{1}{T_2 - T_1} \int_{T_1}^{T_2} \Delta \text{DIC}(t, z)|_z dt \quad (6)$$

$$\delta \overline{\Delta \text{DIC}}|_z = \overline{\Delta \text{DIC}}|_z - \frac{1}{H} \int_0^H \overline{\Delta \text{DIC}}|_z dz \quad (7)$$

ここに, $\overline{\Delta \text{DIC}}|_z$: 水底からの高さ z での DIC の変化量の平均値, t : 時間, $T_1 \sim T_2$: 対象とする時間帯, H : アマモの高さ, $\delta \overline{\Delta \text{DIC}}|_z$: 水底からの高さ z での DIC の

変化量の偏差である. なお, 実水域では海水や溶存・懸濁物質による水深方向の光の減衰が DIC に影響を及ぼすが, ここでは葉・茎の面積の影響のみを表している. 図-12は Case 1 と 2 における日中の高さ別の DIC の偏差を示している. Case 1 では日中にもかかわらず光合成活性が小さく呼吸の方が卓越していたため, 葉・茎面積が大きい底面から 100 cm 以下で DIC の放出 (正の値) 傾向が強い. Case 2 では底面から 10~70 cm までは葉面積が大きく, 光合成活性が大きかったため DIC の吸収 (負の値)

傾向が大きい。一方で、80 cm より上層では葉面積が小さく、DIC は放出（正の値）の傾向が強い結果となった。

5. おわりに

本研究で得られた主な結論を以下に示す。

- 1) 異なる時期に採取されたアマモを用いて水温条件、光条件の異なる水槽実験を行った。モデルを用いて DIC を再現できるパラメータを求めた結果、時期によって最大光合成速度 G_m の最適値が異なることが明らかになった。
- 2) モデルから推定された最大光合成速度 G_m と Chl-a 含有率の関係性から、光合成による DIC の吸収が季節的な Chl-a の変化に依存する可能性が示唆された。また、アマモの葉・茎の面積のプロファイルモデルに適用することで日中における DIC の鉛直プロファイルの特性を明らかにした。

謝辞：本研究はJSPS科研費(課題番号：18H01545)の助成を受けている。実験試料の採取には紋別漁業協同組合、紋別市、株式会社西村組に協力頂いた。DIC の分析においては北見工業大学技術部の信山直紀技術員に協力頂いた。ここに記して謝意を表す。

参考文献

- 1) Nellemann, C., Corcoran, E., Duarte, C. M., Valdes, L., De Young, C., Fonseca, L., Grimsditch, G. (Eds): *Blue carbon. A rapid response assessment.*, 80p, United Nations Environmental Programme, GRID-Arendal, Norway, 2009.
- 2) 田多一史, 所立樹, 渡辺謙太, 茂木博匡, 桑江朝比呂: 北海道コムケ湖における大気-海水間CO₂フラックスの空間分布特性と要因解析, 土木学会論文集B3(海洋開発), Vol.70, No.2, pp.1188-1193, 2014.
- 3) 田多一史, 所立樹, 渡辺謙太, 桑江朝比呂: 北海道風

- 連湖における大気-海水間CO₂フラックスに影響を及ぼす要因, 土木学会論文集B3(海洋開発), Vol.69, No.2, pp.1252-1257, 2013.
- 4) 田多一史, 中山恵介, 所立樹, 渡辺謙太, 桑江朝比呂: 春季出水期におけるコムケ湖の水質変動解析と大気-海洋間CO₂フラックスの推定. 土木学会論文集B3(海洋開発), Vol.72, No.2, 1_982-I_987, 2016.
 - 5) Nakayama K., Komai K., Tada K., Lin H.C., Yajima H., Yano S., Hipsey M.R., Tsai J.W.: Modeling dissolved inorganic carbon considering submerged aquatic vegetation, *Ecological Modelling*, Vol. 431, pp.109188-109188, 2020.
 - 6) 中西佑太郎, 中山恵介, 中川康之, 茂木博匡, 田多一史, Mathew HIPSEY, 桑江朝比呂: 波・流れ場とアマモ場の相互干渉解析, 土木学会論文集B2(海岸工学), Vol.74, No.2, 1_31-I_36, 2018.
 - 7) 佐々木大輔, 中山恵介, 中西佑太郎, 中川康之, 田多一史, 駒井克昭: 水深葉長比を考慮した有効水草高さに関する検討, 土木学会論文集B3(海洋開発), Vol.75, No.2, 1_504-I_509, 2019.
 - 8) 佐々木大輔, 中山恵介, 新谷哲也, 田多一史, 松本大輝, 駒井克昭: 分岐を有するSubmerged Aquatic Vegetationモデルの開発, 土木学会論文集B2(海岸工学), Vol.75, No.2, 1_1075-I_1080, 2020.
 - 9) 尾田正: 異なった水温条件下におけるアマモの光合成速度と呼吸速度, 岡山県水産試験場報告, 16, pp.7-9, 2001.
 - 10) 河野敬史, Gregory N. Nishihara, 寺田竜太: 日本産アマモ *Zostera marina* の分布南限群落における季節的消長と光合成特性, 日本水産学会誌, 78(4), pp.692-704, 2012.
 - 11) 尾田正: アマモ葉片における呼吸速度の季節変化, 岡山県水産試験場報告, 17, pp.61-63, 2002.
 - 12) 駒井克昭, 早川博, 佐藤辰哉, 中山恵介: 人工衛星データを用いたアマモ場分布計測と汽水域での溶存無機炭素量を用いた検討, 土木学会論文集B1(水工学), Vol.75, No.2, 1_397-I_402, 2019.
 - 13) 今村正裕, 本田正樹, 松梨史郎, 川崎保夫: アマモ場生態系モデルの構築とその適用, 電力中央研究所報告, U03063, 2004.

(Received February 4, 2021)

(Accepted April 23, 2021)

EFFECT OF PHOTOSYNTHETIC ACTIVITY ON THE ABSORPTION AND RELEASE OF DISSOLVED INORGANIC CARBON BY EELGRASS

Katsuaki KOMAI, Tatsuya SATO, Toshiyuki CHIBA and Keisuke NAKAYAMA

In present study, the effect of the seasonal difference in photosynthetic activity of eelgrass on the absorption/release characteristics of dissolved inorganic carbon was clarified from the results of model analysis of changes in dissolved inorganic carbon by aquatic tank experiments using eelgrass and chlorophyll-a content analysis. It was revealed that the optimum value of the maximum photosynthetic rate for dissolved inorganic carbon by eelgrass varies depending on the season of the experiment. From the estimated values by the model and the results of the chlorophyll-a content of eelgrass, it was suggested that the difference in the growth stage of eelgrass affected the photosynthetic activity and the maximum photosynthetic rate. The results obtained based on the measured values of the detailed specifications of eelgrass were applied to the model to clarify the relationship between the characteristics of the vertical profile of dissolved inorganic carbon and the branching structure of eelgrass.