

9817 内湾水域における基礎生産力および環境収容力の評価

助成研究者：古谷 研（東京大学大学院 農学生命科学研究科）
 共同研究者：岸 道郎（北海道大学 水産学部）
 乙部 弘隆（東京大学 海洋研究所）
 小松 輝久（東京大学 海洋研究所）

沿岸環境を保全し、その生物生産性を持続的に有効利用するためには、海域の環境収容力を評価して、われわれが利用可能な生産力を精度良く評価することが必須である。それには食物連鎖の出発点である基礎生産力を精度良く測定することが第一段階となる。沿岸域での主要な基礎生産者は植物プランクトンと海藻類であるが、植物プランクトンは移流や様々な除去過程、環境変動に応答した増殖などによって生物量の変動が激しいので、時間分解能の高い基礎生産力の評価を行わないと精度の良い見積もりはできない。この観点から、本研究は時間分解能の高い測定が可能な光学的手法の沿岸域への適用可能性を検討し、そのために必要な光生物学的な係数の取得を目的とした。フィールドとして養殖活動が活発に行われている岩手県大槌湾を選び、1998年春季の植物プランクトンブルーム期に観測を行った。

光学的手法として太陽光励起下での植物プランクトン蛍光、すなわち自然蛍光の連続モニターを行った。沿岸域は濁りが大きく、海水の光学密度の変化が激しいのでこれまでに自然蛍光からの基礎生産力推定は困難であった。基礎生産力推定には、植物プランクトン光吸収係数などの光生物学的パラメータが必要がある。従来の研究に従って、パラメータを定数として与えると、得られる基礎生産速度の誤差は大きくなつた。このため、植物プランクトン光吸収係数について変数とみなして検討した結果、クロロフィル *a* の関数として与えると実測値に対して良い推定値が得られることが明らかとなつた。これは、クロロフィル *a* 濃度が高くなると珪藻の優占度が上がることを反映して植物プランクトン比光吸収係数が低下すること、すなわち種組成の変動が計算アルゴリズムに組み込まれたことを意味する。同様に光合成および蛍光の量子収率の比を光量の関数として表し、計算アルゴリズムに採用した。

大槌湾の中央部に係留した自然蛍光光度計から得た基礎生産速度の時系列推定値から、水柱積算値を見積もり、これをもとに春季ブルーム期における湾全体の植物プランクトン基礎生産量として 1703 t C を得た。本研究は、沿岸域において水柱基礎生産力を 1 日以内の時間分解能で見積もつた研究として最初のものであり、基礎生産力の長期モニターが可能であることを示した。この手法の成否は光生物学的パラメータのデータベースの拡充に依存すると言える。

9817 内湾水域における基礎生産力および環境収容力の評価

助成研究者：古谷 研（東京大学大学院 農学生命科学研究科）
 共同研究者：岸 道郎（北海道大学 水産学部）
 乙部 弘隆（東京大学 海洋研究所）
 小松 輝久（東京大学 海洋研究所）

1. 研究目的

沿岸域を養殖や栽培漁業を含めた食料生産の場として活用し、かつ汚濁を防ぎ環境保全をはかるためには漁獲対象生物を含めて、海域の物質循環や生物群集の動態を理解することが不可欠と言える。そのためには、生物生産から見ると、環境収容力の評価が鍵になる。これまでにも環境収容力を評価する研究は行われてきたが、有用水族の最大養殖規模を追求する傾向にあり、天然群集全体を取り扱い、その動態を視野に据えた研究は無い。

環境収容力を決める要因は多数あるが、栄養塩類が最も重要と考えられる。我々は生態系内の種々の栄養段階がどれだけ基礎生産物を消費したか、逆に言えば、各栄養段階の生産量をもとになった基礎生産量に換算して、環境収容力を推定する試みを、リアス式湾である岩手県大槌湾で進めている。その第一段階は、栄養塩消費者である海藻類や植物プランクトンの基礎生産を見積もることである。海藻類は個体の成長を追跡することが可能なので基礎生産の見積もりは可能であるが、植物プランクトンについては時間分解能の高い基礎生産量の資料をえることは容易ではない。内湾や沿岸域では、河川水流入、潮汐による混合、急潮、沿岸湧昇、風成の水柱擾乱など、短い時間スケールの物理現象によって、有光層への栄養塩供給や植物プランクトンの光環境が変化するので基礎生産の変動が激しいからである。基礎生産の観測資料が得られているのは東京湾や伊勢湾、瀬戸内海など一部の海域に限られ、それでも1カ月に1回程度の頻度がほとんどであるため季節変動などの比較長い時間スケールの解析に限られている。このため現在の観測資料では上記のボトムアップ的手法は有効にはたらかない。

本研究は、高い時間分解能で植物プランクトン基礎生産力を測定し、湾全体の有機物生産を精度良く見積もることを目的とした。そのため光生物学的な係数を検討し、光学的手法の適用可能性を吟味した。すなわち、係留系に敷設した自然蛍光センサーで植物プランクトン生体内蛍光を連続的にモニターする。この光学情報と、光合成量子収率などの光生物学的係数から、クロロフィル量と基礎生産を時系列で把握するものである。

2. 原理

単位体積・時間あたりの自然蛍光強度 F_f は、光合成の光化学反応系 II からの蛍光（波

長 683 nm 付近) の上向き輝度 Lu_{Chl} 、上向き輝度、光の消散係数 k_{PAR} (m^{-1})、自然蛍光波長域における海水および海水中の全物質の吸収係数 a_p (m^{-1}) から、

$$F_f = 4\pi \cdot (k_{PAR} + a_p) \cdot Lu_{Chl} \quad (1)$$

となる (Kiefer et al., 1989)。これから、クロロフィル *a* Chla が得られる。

$$Chla = F_f / (\phi_f \cdot a_{ph} * E^{\circ}_{PAR}) \quad (2)$$

次に自然蛍光強度 F_f から一次生産速度 F_c ($nmolC/m^3/s$) を求めるには、光合成の量子収率と蛍光の量子収率の比 (ϕ_f / ϕ_c) を E°_{PAR} の関数として表した次の経験式を用いる (Chamberlin et al., 1990)。

$$F_c = \frac{k_{cf}}{(k_{cf} + PAR)} \cdot \left(\frac{\phi_c}{\phi_f} \right)_{max} \cdot F_f \quad (3)$$

ここで、 $(\phi_c / \phi_f)_{max}$ は蛍光の量子収率と光合成の量子収率の比の最大値、 k_{cf} は (ϕ_c / ϕ_f) が $(\phi_c / \phi_f)_{max}$ の 2 分の 1 となるときの E°_{PAR} である。式 3 の左辺は、一次生産速度 F_c と自然蛍光 F_f の比に等しいので、一次生産速度は次式から得られる。

$$F_c = \left(\frac{\phi_c}{\phi_f} \right)_{max} \cdot \frac{k_{cf}}{k_{cf} + E^{\circ}_{PAR}} \cdot F_f \quad (4)$$

3. 方法

1998 年の春季ブルーム期に湾内中央の定点で得た試水について以下の測定を行った。

3-1. クロロフィル *a*

試水 200ml を Whatman GF/F フィルター (口径 25mm) で陰圧 250mmHg 以下で濾過した後、100%N,N-ジメチルホルムアミド 6ml を加え測定まで -80°C 以下で保存した (Suzuki & Ishimaru 1990)。抽出液から蛍光法によりクロロフィル *a* 濃度を測定した。

3-2. 光合成の光量依存性

光合成の光量依存性を $NaH^{14}CO_3$ の取り込みから測定した。600W のハロゲンランプを光源とし 0 ~ 2500 $\mu E/m^2/s$ の範囲で 21 段階の光量に調節したフォトシンテトロン (Lewis and Smith, 1983) で 30 分間培養を行い、得られた光合成速度を光合成-光曲線にあてはめて、立ち上がり勾配、強光阻害係数を求めた (Platt et al. 1980)。

3-3. 植物プランクトンの光吸収係数

植物プランクトンの光吸収スペクトル $a_{ph}(\lambda)$ (m^{-1}/nm)は、オパールグラス法によって求めた(Kishino et al., 1985)。植物プランクトンとそれ以外の懸濁粒子による吸収は、20%次亜塩素酸ナトリウムによる脱色法で分離した(Tassan & Ferrari 1995)。試水 500~2000 ml を 25 mmGF/F フィルター上に濾過捕集し、対照側に濾過海水でぬらした 25 mmGF/F フィルターをおき、全懸濁粒子の吸光スペクトル $ODf_p(\lambda)$ を測定した。次いで試料フィルターを 20% 次亜塩素酸ナトリウムで 1 分間脱色を行い、対照側に同様の操作を行ったフィルターにおいて、植物以外の懸濁粒子の吸光スペクトル $ODf_d(\lambda)$ を測定した。

濾紙上に懸濁粒子が捕集された状態の吸光度は懸濁状態の吸光度と異なる、いわゆる β 効果が起こる。そこで、Cleveland & Weidemann (1993)の変換式を用いて、濾紙上の吸光スペクトル $ODf_p(\lambda)$ 、 $ODf_d(\lambda)$ を、それぞれ懸濁状態における吸光スペクトル $ODsus_p(\lambda)$ 、 $ODsus_d(\lambda)$ に変換した。

$$ODsus_p(\lambda) = 0.378 \times ODf_p(\lambda) + 0.523 \times OD^2 f_p(\lambda) \quad (5)$$

$$ODsus_d(\lambda) = 0.378 \times ODf_d(\lambda) + 0.523 \times OD^2 f_d(\lambda) \quad (6)$$

吸光スペクトルは、常用対数の底を自然対数の底に変換し、濾過量 V と濾過面積 S を用いて、現場水中での吸収係数スペクトルに変換した。

$$a_p(\lambda) = 2.3 \times ODSus_p(\lambda) \times S / V \quad (7)$$

$$a_d(\lambda) = 2.3 \times ODSus_d(\lambda) \times S / V \quad (8)$$

植物プランクトンによる吸収係数スペクトル $a_{ph}(\lambda)$ は、全懸濁粒子の吸収係数スペクトル $a_p(\lambda)$ から植物以外の懸濁粒子による吸収係数スペクトルを引くことにより求めた。

$$a_{ph}(\lambda) = a_p(\lambda) - a_d(\lambda) \quad (9)$$

光合成有効放射域(波長 400~700 nm)での植物プランクトン光吸収係数 $a_{ph}(m^{-1})$ は、現場水深の光合成有効放射スペクトルから重み付け平均して得た。

$$a_{ph} = \frac{\int_{400}^{700} \{ a_{ph}(\lambda) \cdot PAR(\lambda) \} d\lambda}{\int_{400}^{700} PAR(\lambda) d\lambda} \quad (10)$$

さらに、植物プランクトンによる光吸収係数スペクトル $a_{ph}(\lambda)$ 、吸収係数 a_{ph} をクロロフィル濃度 $Chla(mg/m^3)$ で割ることによって、クロロフィル a 当たりの吸収係数スペクトル $a^*_{ph}(\lambda)(m^2/mgChla/nm)$ 、吸収係数 $a^*_{ph}(m^2/mgChla)$ をそれぞれ得た。水中の光環境は、水中分光放射計 (Biospherical, PRR600) により、各波長の下向き照度と上向き輝度 (412, 443, 490, 510, 555, 665nm) 及び全波長域 (400~700nm) における測定を行った。

4. 結果と考察

4. 1 植物プランクトンクロロフィル a

クロロフィル a 当たりの植物プランクトンの光吸収係数 a^*_{ph} は、期間中 $0.005 \sim 0.06 m^2/mgChla$ と大きく変動した (Fig. 1)。2月中旬から4月上旬にかけて植物プランクトンの生物量が高かった時期には、 $0.006 \sim 0.0106 m^2/mgChla$ と他の時期に比べ比較的低い範囲で変動し、この間、 a^*_{ph} は安定していた。 a_{ph}^* は $Chla$ 濃度に応じて変化した。

$$a^*_{ph} = 0.0159 \times Chla^{-0.47} \quad (n = 200, r^2 = 0.63) \quad (11)$$

この変動は、クロロフィル a 濃度が高い領域では珪藻が卓越したことから、いわゆるパッケージ効果が現れたものであり、植物プランクトン群集組成の変動に対応した吸光係数の変化を表すものと考えられる。7.5m層では同様に以下の関係が得られた (Fig. 2)。

$$a^*_{ph} = 0.0193 \times Chla^{-0.50} \quad (n = 60, r^2 = 0.79) \quad (12)$$

外洋域のようにクロロフィル a 濃度が低い ($2mg/m^3$ 以下) 海域では、式 3 右辺の ($k_{PAR} + a_p$) は一定とみなすことができるが (Kiefer et al. 1989)、ブルーム期の大槌湾ではクロロフィル a 濃度は $<1.0 \sim 10 mg/m^3$ の範囲で変動し、それに伴い k_{PAR} 、 a_p とも大きく変化したため、一定値を当てはめることは大きな誤差の原因となる。観測期間中、消散係数 $k_{PAR} + a_p$ とクロロフィル a 濃度の関係を見た。両者の間には一次の関係があり (Fig. 3)、

$$k_{PAR} + a_p = 0.59 + 0.011 \cdot Chla \quad (13)$$

自然蛍光スペクトルは $683nm$ にピークがあるため、自然蛍光スペクトルで重み付け平均された a_p は、波長 $683nm$ における全吸収係数 a_{683} にほぼ等しく、こ

これは、海水、懸濁粒子（植物プランクトン+デトライタス）、黄色物質による吸収(それぞれ $a_{683,w}$, $a_{683,p}$, $a_{683,y}$)の和である。海水の吸収 $a_{683,w}$ として 0.46 (Smith et al. 1981)、黄色物質による吸収 $a_{683,y}$ は水の吸収 $a_{683,w}$ に比べて非常に小さいとして無視した (Kishino et al. 1984)。懸濁粒子の吸収 $a_{683,p}$ は、オパールグラス法で求めた全懸濁粒子の吸収 $a_p(683)$ を用いた。以上から次式が得られる。これからクロロフィル a を求めた。

$$4\pi \cdot Lu_{Chl} (0.59 + 0.011Chla) - 0.0193 \phi f \cdot E^{\circ}_{PAR} \cdot Chla^{0.50} = 0 \quad (14)$$

ここで蛍光の量子収率 ϕf は実測値間の回帰により得た 0.028 を用いた (Fig. 4)。

クロロフィル a 濃度の実測値と、式 14 から得た推定値との間には高い相関が認められ、自然蛍光による推定の精度が実用レベルにあると判断された (Fig. 5)。

4-2. 自然蛍光による基礎生産速度の見積もり

次に、自然蛍光光度計を設置した 7.5m層の基礎生産速度 F_c を求めた。式 4において、これまでの研究では変動の小さい外洋域で行われたため($\phi c/\phi f$)max, kcf を定数として扱うが、本研究においては実測した光合成-光曲線における最大光合成速度 P_{max} が顕著な時間変動を示したので、 P_{max} が 8.0mgC/mgChla/h 以上（期間 1）と以下（期間 2）に分けて解析を行った (Fig. 6)。（ $\phi c/\phi f$ ）と E°_{PAR} の回帰分析から、定数($\phi c/\phi f$)max, kcf はそれぞれ期間 1 では 5.98molC/Eabs, 326μE/m²/s、期間 2 では 2.14molC/Eabs, 187μE/m²/s と決定した。光合成活性の高い期間 1 において高い量子収率の比($\phi c/\phi f$)max が得られた。この結果をもとに式 4 から得た基礎生産速度の実測値と自然蛍光による推定値を回帰したところ、両期間とも実測値と推定値の間に有意な相関が得られた (Fig. 7)。

本研究は、自然蛍光法を沿岸域に有効に適用したはじめての事例である。従来、定数として扱われていた植物プランクトン光吸収係数、光合成・蛍光の量子収率をクロロフィル a あるいは光合成活性に依存するものとしたことにより、良い推定値が得られた。このことは沿岸域での本法の適用に当たって、海域や時期に応じた生物学・光学パラメータの変動様態にかんする十分な知見が必須であることを示している。

4-3. 水柱積算基礎生産量の見積もり

前節では、特定層の基礎生産力を求めたが、最終的に必要なのは表面から下層までの水柱積算値である。水深 z における日生産速度 $P(z)$ は次のように表される。

$$P(z) = \int_0^D f(PAR(z,t)) dt \times B(z,t) dt \quad (15)$$

ここで、 $B(z,t)$ は水深 z 、時間 t におけるクロロフィル a 濃度 Chla (mg m^{-3})、 $\text{PAR}(z,t)$ は、水深 z 、時間 t における光合成有効放射 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、 D は日照時間 (s) である。関数 f は、 $\text{PAR}(z,t)$ に対し光合成指数 $P^B(z,t)$ を与える関数で、3・2 節で得た光合成・光曲線を用いた。

各時刻の海面上の光合成有効放射 $\text{PAR}(+0,t)$ は海面日射量から、水中分光光度計から得た水中光スペクトル組成は時刻により変わらないこと、 PAR の消散係数は 1 日内で一定であること仮定して $P(z,t)$ 得た。 $B(z)$ は蛍光法で得たクロロフィル a 濃度 Chla 実測値を用い、一日内で一定とした。

関数 f は、0～1m は水深 1m の結果を、7.5m 以深には 7.5m のそれを用い、1～7.5m は両層のパラメータを線形補間させた。こうして各深度における基礎生産速度を 10 分おきに計算し、それを積算して水柱の日間生産量を求めた。

自然蛍光法で得た 7.5m の日間基礎生産量 ($P_{7.5\text{m NF}}(7.5\text{m})$) はクロロフィル法で得た水柱積算値 ($P_{\text{mea}}(\text{water-column})$) と良い相関を示し、

$$P_{\text{mea}}(\text{water-column}) = P_{7.5\text{m NF}}(7.5\text{m}) \times 14.7 \quad (n=20, r=0.87) \quad (16)$$

両者の相関が高かった理由として、係留深度である 7.5m がブルーム中心層近くに位置していたためであり、水柱生産量のモニターとして自然蛍光が有効であることを示している。

この関係式 16 を Fig.7 に適用して水柱日間基礎生産速度の日変化を推定した (Fig.8)。さらに、大槌湾の面積を 8km×2km、水柱当たりの基礎生産が湾内で一様であると仮定して、大槌湾全体の日間基礎生産を推定した (Table 1)。水柱積算値が湾内で一定であるとの仮定は、大槌湾内外の 3 点においてクロロフィル a の変動が同期し、定点におけるクロロフィル量が湾全体の平均的な値であるというこれまでの知見に拠る。得られた日間積算値は 4.7～35.9tC/day であり、研究を行った 1 月 29 日から 4 月 27 日までの総計は、1703tC であった。

本研究は沿岸域において水柱基礎生産力を 1 日以内の時間分解能で見積もった研究として最初のものである。植物プランクトン光吸収係数の場合に明らかなように、群集特有の係数について実測値を与えることによって基礎生産力の長期モニターが可能である。従って、基礎生産力評価手法の成否は海域における光生物学パラメーターのデータベースの拡充に依存すると言える。本研究により、基礎生産は精度良く見積もることが可能になつたので、植食者による基礎生産物消費の解析が次の課題である。

引用文献

- Chamberlin, W.S., C.R. Booth, D.A. Kiefer, J.H. Morrow & R.C. Murohy (1990): *Deep-Sea Res.*, 37, 951-973.
- Cleaveland, J.S. & A.D., Weidemann (1993): *Limnol. Oceanogr.*, 38, 1321-1327.
- Kishino, M., S., Sugihara & N. Okami (1984): *La Mer*, 22, 233-240.
- Kishino, M., M., Takahashi, N., Okami, & S. Ichimura (1985): *Bul. Mari. Sci.*, 37, 634-642.
- Kiefer, D.A., W.S. Chamberlin & C.R. Booth (1989): *Limnol. Oceanogr.*, 34, 868-881.
- Lewis, M.R., & J.C., Smith (1983): *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 13, 99-102.
- Platt, T., C.L., Gallegos & W.G., Harrison (1980): *J. Mar. Res.*, 38, 687-701.
- Smith, R.C., K.S., Baker & P., Dustan (1981): *Applied Optics*, 20, 177-184.
- Suzuki, R. & T. Ishimaru (1990): *J. Oceanogr. Soc. Japan*, 46, 190-194.
- Tassan, S. & G.M. Ferrari (1995): *Limnol. Oceanogr.*, 40, 1385-1368.

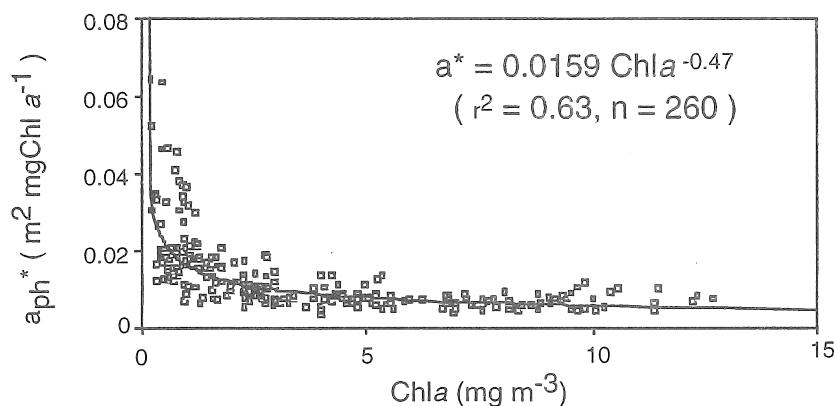


Fig. 1. Relationship between chlorophyll a and phytoplankton light absorption a_{ph}^* in the euphotic zone.

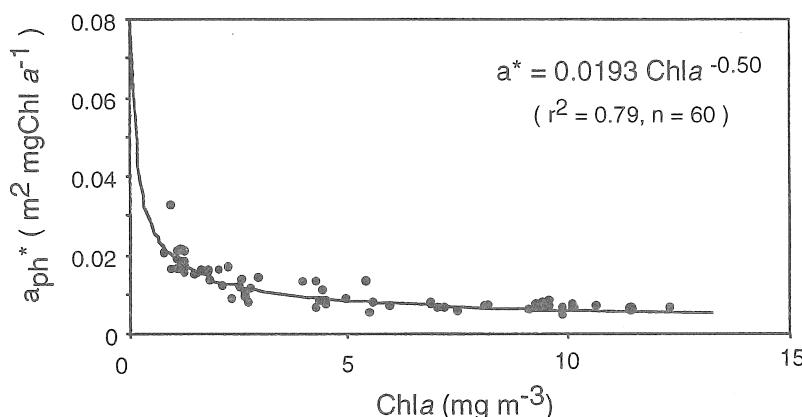


Fig. 2. Relationship between chlorophyll a and phytoplankton light absorption a_{ph}^* at 7.5-m depth.

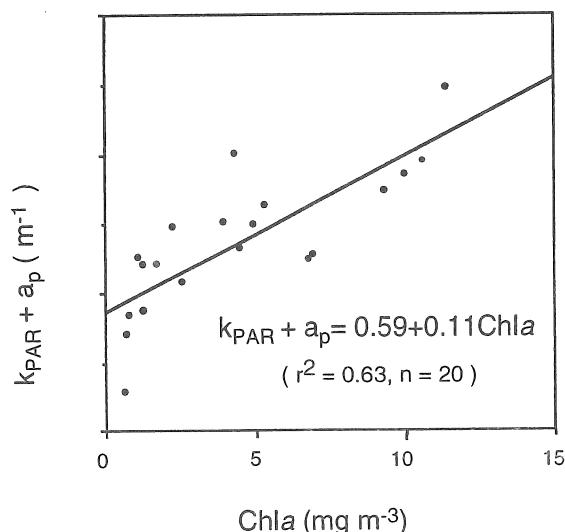


Fig. 3. Relationship between chlorophyll a and extinction coefficient of PAR (k_{PAR}) plus light absorption of sea water (a_p).

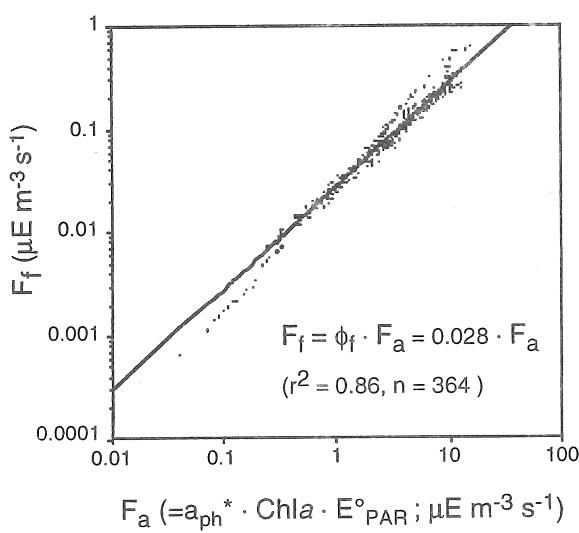


Fig. 4. Relationship between natural fluorescence (F_f) and light absorption of phytoplankton (F_a). The slope of the line indicate quantum yield of in vivo fluorescence.

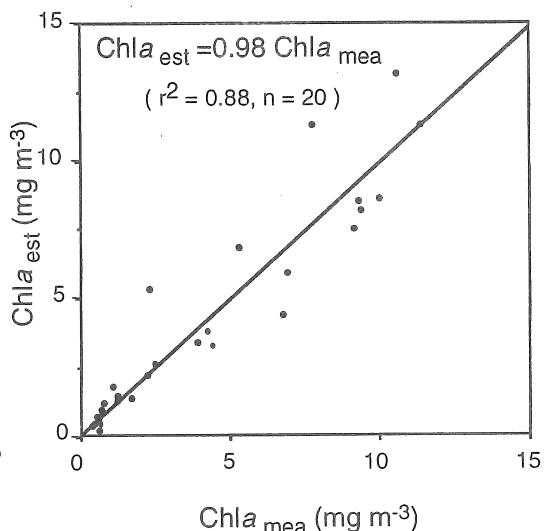


Fig. 5. Relationship between chlorophyll a and that estimated from natural fluorescence.

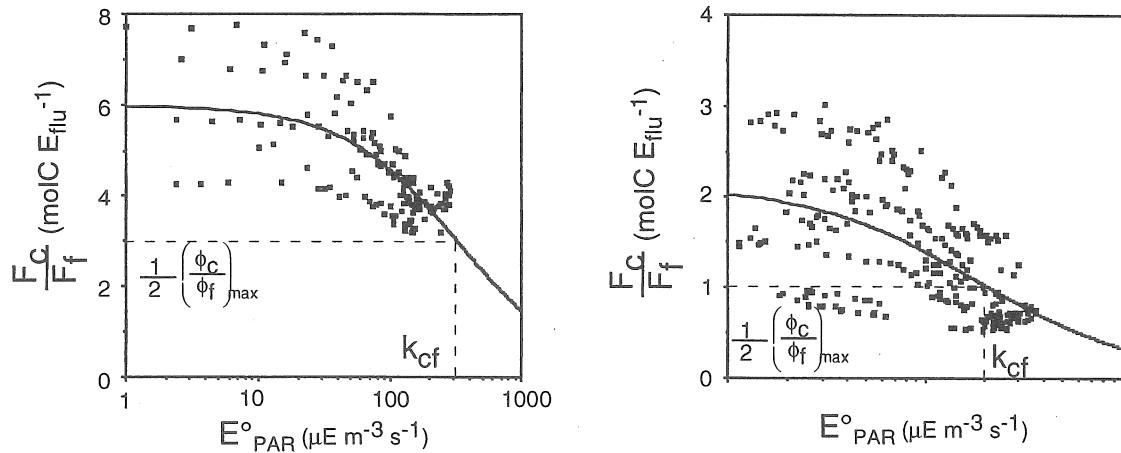


Fig. 6. Relationship between PAR (E°_{PAR}) and ratio of quantum yield of photosynthesis to that of fluorescence (f_c/f_f). The plot was made separately for active period ($>8.0\text{mgC/mgChla/h}$) (period1; left) from less active ($<8.0\text{mgC/mgChla/h}$) (period2; right) period. PAR which gives half value of the ratio is depicted as k_{cf} .

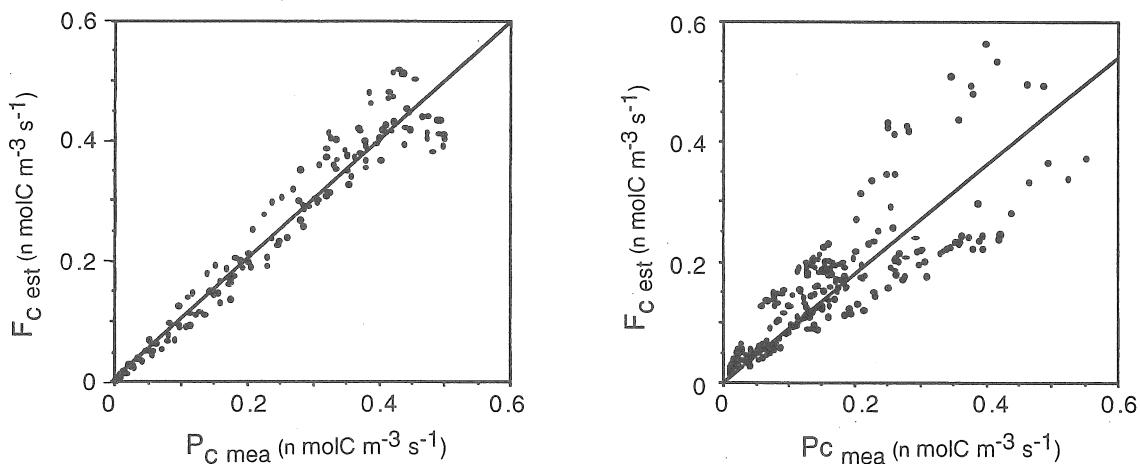


Fig. 7. Relationship between direct estimates of primary production and that derived from natural fluorescence at 7.5-m depth (period1, left; period2, right).

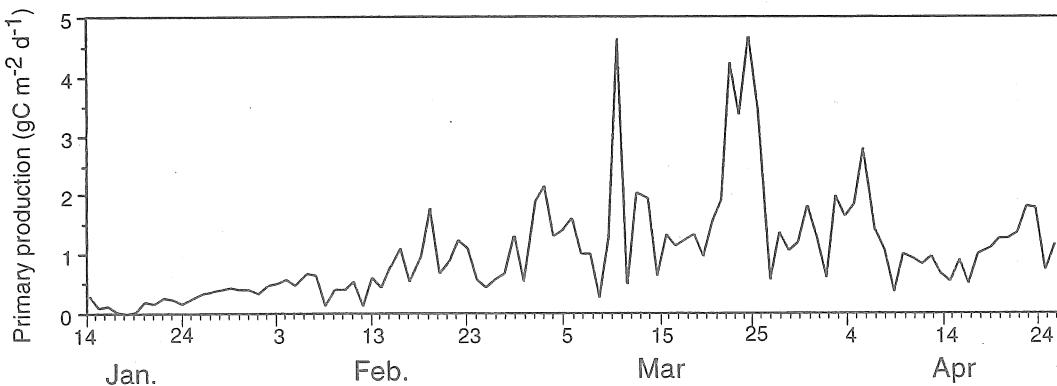


Fig. 8. Temporal variation in integrated primary production in the central part of Otsuchi Bay.

Table 1. Phytoplankton primary production in Otsuchi Bay. Primary production of a seaweed *Undaria pinnatifida* is also given.

Period (1998)	Phytoplankton (tC d ⁻¹)	<i>U. pinnatifida</i> (tC d ⁻¹)
1/23-1/29	4.7	0.19
1/29-2/4	6.9	0.29
2/4-2/12	7.7	0.28
2/12-2/17	10.0	0.49
2/17-3/3	14.0	0.55
3/3-3/10	20.0	0.93
3/10-3/24	28.3	1.03
3/24-3/31	35.9	0.45
3/31-4/7	27.4	0.44
4/7-4/14	15.1	0.18
4/14-4/21	13.7	0.20
4/21-4/28	18.7	0.08

Evaluations of Primary productivity and Carrying Capacity in the Coastal Waters

Ken Furuya¹⁾, Michio Kishi²⁾, Hirotaka Otobe³⁾ and Teruhisa Komatsu³⁾

1) Graduate School of Agricultural and Life Sciences, University of Tokyo

2) Faculty of Fisheries, Hokkaido University

3) Ocean Research Institute, University of Tokyo

Summary

As a part of a research program on sustainable exploitation of biological productivity in coastal waters, primary productivity of phytoplankton populations was investigated in Otsuchi Bay, a ria in the Pacific coast of the northern Honshu, Japan during a spring bloom period from mid January to late April 1998. A fluorometer for natural fluorescence was moored at a 7.5-m depth in the central part of the bay. The ria was characterized by an intense exchange of sea waters between inside and outside the bay: outflow of near-surface water over inflow of oceanic water at depth. This circulation controlled the formation of diatom blooms, and consequently primary production as monitored by natural fluorescence. Natural fluorescence was bio-optically converted to primary production. The conversion using fixed number for the phytoplankton light absorption coefficient yielded poor estimates of primary production. However, the conversion using a function in which the coefficient was expressed as a function of chlorophyll α provided good estimates which showed significant correlation with direct estimates. The function indicated phytoplankton absorption varied depending on chlorophyll α concentration. This was considered as manifestation of the "package effect" of diatoms which predominated during the bloom. Primary production derived from natural fluorescence showed a significant correlation with the integrated primary production as estimated by the chlorophyll method, allowing a evaluation of the integrated production from natural fluorescence measured at the 7.5-m depth. Primary production of the bay during the observation period was estimated to be 1703 tC.