

独立行政法人港湾空港技術研究所

港湾空港技術研究所 報告

REPORT OF
THE PORT AND AIRPORT RESEARCH
INSTITUTE

Vol. 45 No. 3 September 2006

NAGASE, YOKOSUKA, JAPAN

INDEPENDENT ADMINISTRATIVE INSTITUTION,
PORT AND AIRPORT RESEARCH INSTITUTE

港湾空港技術研究所報告 (REPORT OF PARI)

第 45 卷 第 3 号 (Vol. 45, No. 3), 2006 年 9 月 (September 2006)

目 次 (CONTENTS)

滑動量を要求性能に設定した混成堤の信頼性設計法	下迫健一郎・大寄菜々子・中野史丈..... 3
(Reliability Design of Composite Breakwaters based on Sliding Distance)	Kenichiro SHIMOSAKO, Nanako OSAKI, Fumitake NAKANO)
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	細川真也・三好英一・内村真之・中村由行..... 25
(Estimations of Specific Growth Rate and Specific Defluxion Rate in the Leaf Blade of Eelgrass, <i>Zostera marina</i> L.)	Shinya HOSOKAWA, Eiichi MIYOSHI, Masayuki UCHIMURA, Yoshiyuki NAKAMURA)

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

細川 真也*・三好 英一*・内村 真之**・中村 由行***

要 旨

物理条件の制御が可能なメソコスム水槽において、2004年2月から2006年5月まで実海域のアマモ場を想定した実験を行った。既報において、実験水槽における環境条件はアマモの持続的生長を阻害しない事を確認した上で、アマモの生長特性ならびに現存量の季節変化について調査を行った。

アマモの草丈とシュート数の季節変化から、アマモは4月から6月において最も繁茂し、9、10月において最も衰退する事が明らかとなった。シュート数については経年的な増加傾向も確認された。ただし、常に影になりやすい場所におけるシュート密度は移植時からほとんど変化せず、光環境が好条件となりやすい場所のみがシュート数の増加に寄与していた。次に、マーキング法を用いたアマモ地上部の生長調査の結果より、以下の事が明らかとなった。①アマモは葉間期が10日から20日程度の順次開葉型植物である、②葉鞘長は4月に長く、9月に短い、③葉寿命の長さは水温に強く依存する、④伸長する葉身は1、2葉齢のみであり、伸長速度は9月に遅く、4月から5月に早い、⑤葉幅は葉鞘長に依存する、⑥最大葉長までの到達日数は、葉寿命と同様の季節変動を示す、⑦LMA (Leaf Mass per Area) は9月に高くなる、⑧乾燥重量当りの炭素含有量は季節的にほとんど変化しないが、窒素含有量は季節的に変化し、2月の方が9月よりも2倍程度高い。これらの結果からアマモは葉面積と現存量を季節的に調整する事で効率的な純生産を得る戦略を採る事が示唆された。アマモ葉身の生長率と脱落率を求める事で、両者は季節的に逆の変動を示す事が明らかとなった。

キーワード：藻場、アマモ、メソコスム実験、物質循環、生長率、脱落率

* 海洋・水工部沿岸環境領域特任研究官

** 海洋・水工部沿岸環境領域特別研究員

*** 海洋・水工部沿岸環境領域長

〒239-0826 横須賀市長瀬3-1-1 独立行政法人港湾空港技術研究所

電話：046-844-5046 FAX: 046-844-1274

E-mail: hosokawa@pari.go.jp

Estimations of Specific Growth Rate and Specific Defluxion Rate in the Leaf Blade of Eelgrass, *Zostera marina* L.

Shinya HOSOKAWA*

Eiichi MIYOSHI*

Masayuki UCHIMURA**

Yoshiyuki NAKAMURA***

Synopsis

The number of shoots, shoot density, leaf-blade size (e.g. length and width), elongation rate, LMA (Leaf Mass of Area), PI (Plastochron Interval) and life-span in the eelgrass, *Zostera marina* L., were measured by mesocosm experiments from April 2005 to May 2006.

Turion length and the number of shoots in the mesocosm pool were the greater from April to June, and the lesser from September to October. Although the number of shoots increased from 341 (April 2005) to 579 (March 2006), the shoot density did not increase at the low light plot. PI and life-span were correlated with water temperature. The length, width and elongation rate of leaf blades were the greatest in April and lessest in September. LMA was the highest in September and the lowest in March. Specific growth rate and defluxion rate were estimated from these parameters. As a result, the life strategy of eelgrass was evaluated.

Key Words: sea grass bed, *Zostera marina*, mesocosm experiment, specific growth rate, specific defluxion rate

* Project Researcher of Coastal and Estuarine Environment Research Group

** Postdoctoral Fellow of Coastal and Estuarine Environment Research Group

*** Director of Coastal and Estuarine Environment Research Group

3-1-1 Nagase, Yokosuka, 239-0826 Japan

Phone: +81-46-844-5046

FAX: +81-46-844-1274

E-mail: hosokawa@pari.go.jp

目 次

要 旨	25
1. まえがき	29
2. 用語の整理と実験施設の概要	30
2.1 アマモに関する用語	30
2.2 メソコスム実験の概要	31
3. 葉身の生長過程とアマモの生活史戦略	31
3.1 調査および解析方法	31
3.2 結果と考察	33
3.3 アマモの生活史戦略についての考察	40
4. 葉身の生長率および脱落率	41
4.1 各葉齢の葉身における生長速度の寄与率	41
4.2 葉身の生長速度および脱落速度	42
4.3 生長率および脱落率	43
5. 結論	43
6. あとがき	44
謝辞	44
参考文献	44

1. まえがき

東京湾など内湾水域の水質悪化の問題が顕在化して以降、内湾水域における物質循環メカニズムの理解が求められるようになった。この背景において、内湾水域の中でも特に沿岸域における研究が活発に行われ、内湾物質循環における沿岸域の役割が明らかになりつつある。例えば干潟においては、二枚貝による懸濁態有機物のストック（青山ら、1996）や底泥表面に分布する底生微細藻類による栄養塩の吸収（Kuwaie, 2002）などの物質循環メカニズムの存在が明らかとなってきた。また、藻場は、海藻・海草類が生態系の主体である事から、栄養塩の吸収能力を有していると言われている。特にアマモ場は、我が国において最も主要な海草藻場であるため、栄養塩吸収や藻場生態系への1次生産者としての役割など、内湾水域における物質循環に対する寄与が期待される。近年活発に行われる現地調査や室内実験あるいはメソコスム実験によって、干潟・藻場など沿岸域固有の場における物質循環メカニズムの知見が蓄積される事で、内湾複合物質循環モデル（相馬ら 2003, Sohma et al 2004）などへの展開、更には今後の環境政策決定のための材料となる事が期待される。また、造成干潟や造成藻場の発達過程の理解が深まる事で（例えば桑江, 2005）、物質循環を含めた合理的な沿岸環境の再生技術の進歩が期待される。

当研究所は、物理条件が制御可能なメソコスム実験水槽を有しており（図-1）、2004年2月からアマモ場を想定したメソコスム実験を行っている。メソコスム実験とは、生態系を創造できるメソスケールの空間を造り、環境条件を単純化して生態系の中で起こる現象の理解を容易にする実験手法の事である（Short 1987, 西條・坂本 1993）。本実験においては、物理条件を制御しつつ水質モニタリングを行い、メソコスム実験水槽に作用するアマモの生育環境を監視している。実験開始後の1年目においては、アマモ生物量は自然のアマモと同様の季節変動を示しながら順調に増加する事を確認した（中村ら 2005a,b）。2年目においては、アマモ場の物質循環におけるアマモ現存量の季節変化の役割を明らかにする事を目的として、アマモ生長に関する調査を行った。ただし、アマモ場を維持するために地下部は掘り起こさず、葉身、葉鞘（地上部）のみに着目した。

本研究では、2年目の調査結果から、メソコスム実験水槽におけるアマモの葉身および葉鞘の生長特性を明らかにする。この結果と生育環境との関係について考察する事で、アマモが採る生活史戦略について推論し、アマモ場の発達過程を理解する。次に、アマモ葉身の現存量、生長速度および脱落速度を推定し、アマモ場の物質循環における

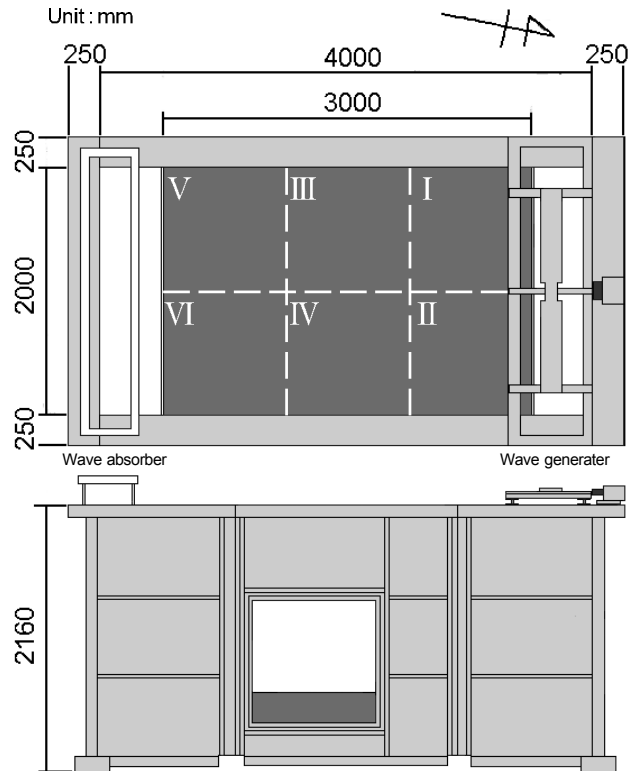


図-1 メソコスム実験水槽（上段：平面図、下段：側面図）、泥面をIからVIのブロックに分割

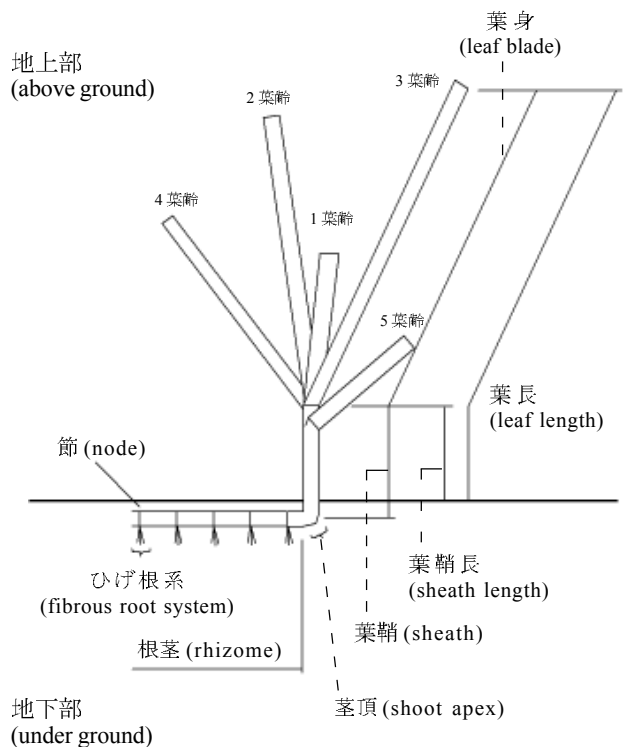


図-2 アマモの全体の概念図、アマモ各部位の名称

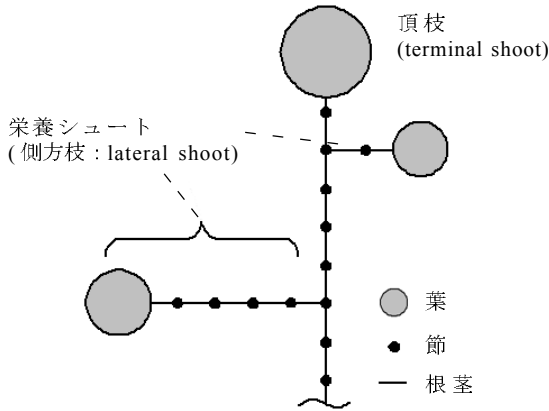


図-3 栄養シュートの形成, 阿部 (2006) 参照

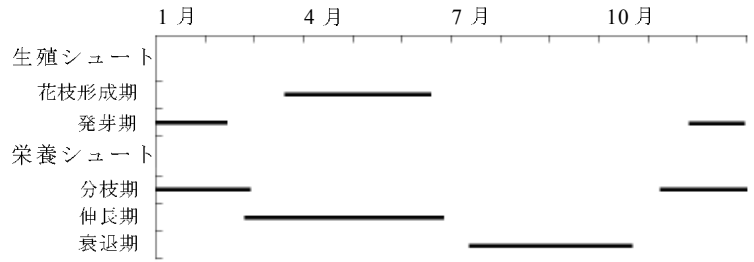


図-4 アマモの生活史 (中村ら, 2005b)

アマモ現存量の季節変化の役割に関する知見を得る。

2. 用語の整理と実験施設の概要

2.1 アマモに関する用語

アマモについての用語を定義した例には, 電力中央研究所 (1984) や川端ら (1993) がある. 著者らは既報 (中村ら, 2005b) において電力中央研究所 (1984) に準じた用語の定義をしたが, 本報においては, 川端ら (1993) や形態学的に用いられている用語を整理し, 再度定義する.

(1) アマモの各部位の用語の整理

アマモの概念図を図-2に示す. アマモの部位は大きく分けて地上部と地下部の2つに分けられる. 地上部は葉身と葉鞘から構成されており, 一般にこれを葉と呼ぶ. ここでは, 泥面上に確認できる葉の長さを葉長とする (川端ら, 1993). また, 3葉齢の葉長を草丈 (既報では葉条長) と定義し, 葉長の季節変化の指標として用いる (ただし, 葉数が2枚以下の場合是最も古い葉の葉長を草丈とする). 葉鞘長については, 地下茎が泥面直下に存在していたことから, 葉長と同様, 便宜的に泥面より上の葉鞘の長さで定義する. 地下部は, 地下茎が根茎の形態で存在し, 根茎の節毎に根が束状になってひげ根系を構成している.

植物の生長点は茎頂と根端にあり, アマモにおいても同様である. アマモの葉は茎頂で形成され, 最も若い葉 (1葉齢) は葉の最も内側に位置し, 外側に向かって交互に古い葉となる.

(2) アマモの生殖構造

アマモは, 二つの配偶子の接合によって行われる有性生殖と配偶子の接合を含まない無性生殖によって生殖を行う. 有性生殖によって形成されるシュートを生殖シュートといい, 無性生殖によって形成されるシュートを栄養

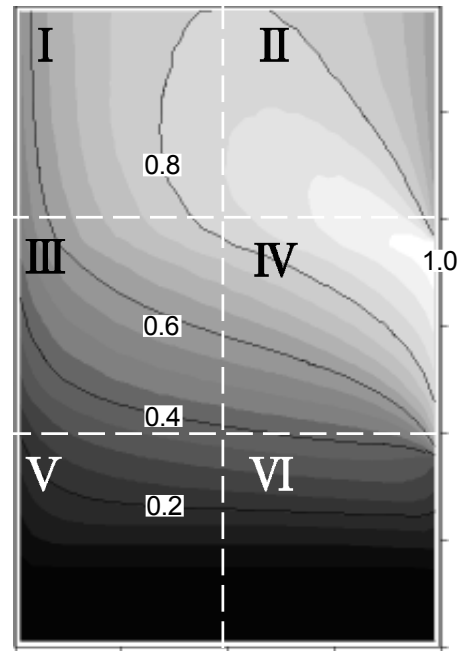


図-5 メソコスム実験水槽の底泥表面における日光直達時間割合, 最も日光が照る点の日光直達時間を1.0とした割合 (中村ら, 2005a,b)

表-1 メソコスム実験水槽の稼働条件

温度	無制御
光	太陽光, 無制御 (水槽内における光分布は図-5参照)
海水	未処理
生物・水質調整	なし
潮汐	周期12.4hr, 振幅0.25m (水深0.5-1.0m)
波	周期2.0s, 波高5-7cm程度
海水交換率	一潮汐当り約24%

シュートという。図-3に示すように、栄養シュートは、頂枝を主軸としたシュートに対して側方に形成される。我が国におけるアマモの生殖シュートと栄養シュートの生活史は、図-4のようにまとめる事ができる。

2.2 メソコスム実験の概要

(1) メソコスム実験水槽の稼働方法

メソコスム実験水槽の稼働システムの詳細な説明については中村ら (2005b) に譲る。実験水槽の稼働条件については表-1に示す。

(2) メソコスム実験水槽における光環境

実験水槽における光源は太陽光とし、無制御とした。しかしながら、実験水槽の構造や水槽周辺の構造物の配置の影響を強く受ける事から、実験水槽内の光条件は一様ではない。すなわち、太陽光の日光直達時間は視き窓がある水槽東側(朝日が入射する位置)において長く、影になりやすい南側において短い(図-5)。

3. 葉身の生長過程とアマモの生活史戦略

3.1 調査および解析方法

(1) 調査方法

草丈、シュート数、葉身、葉鞘の季節変化について調査を行った。

草丈とシュートの季節変化の調査は、2004年2月29日から2006年4月24日まで行った。草丈は、図-1に示した各ブロックにおいて無作為に3つのシュートを選定し、既に示した定義に従って測定した。シュートについては、各ブロックにおいて泥面上に出現しているものすべてを計数した。また、花枝となったシュートについても計数した。草丈、シュートの調査間隔は1から2ヶ月である。

葉身と葉鞘の季節変化については、2005年4月22日から2006年5月10日にかけて調査した。葉身については、1つのシュートが持つ葉数、各葉身の葉幅、葉長、伸長速度、葉重(LMA: Leaf Mass per Area)、炭素含有量、窒素含有量を測定した。葉鞘については、長さを測定した。葉身の葉数、葉幅、葉長、伸長速度および葉鞘長においては、15本のシュートを実験水槽の中から無作為に選定し、同一シュートを調査期間中、追跡調査した。調査間隔は7日から15日とした。葉身の伸長速度については、図-6に示すマーキング法を用いて求めた(Zieman 1974, Kentula & McIntire 1986)。この方法により、葉身の新規形成と脱落の判定も可能となる。葉身のLMA、炭素含有量、窒素含有量については、マーキング法の調査とは別に、約1ヶ月の間隔で実験水槽の中から5本のシュートを無作為に選定

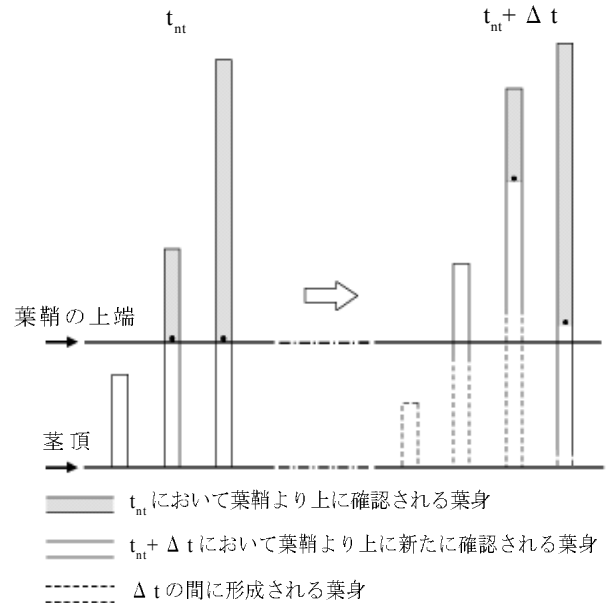


図-6 葉身の伸長量測定方法の模式図、模式図についてはIbarra-Oband & Boudouresque(1994)を参照した。

し、葉身をサンプリングして測定した。採取した葉身は、直ちに葉面積を求めるために方眼紙を背景として写真撮影を行った。その後、凍結乾燥法により乾燥させて付着藻を削ぎ落とし、再び乾燥させた。2度目の乾燥後、重量を測定し、乳鉢ですりつぶして炭素および窒素含有量の分析に供した。炭素および窒素含有量は、微量分析装置(Thermo Electron, FLASH EA1112)を用いて分析した。

調査期間中、水温、塩分、pHについて多項目水質計(HORIBA, U-21)を用いて毎朝測定した。

(2) 光量の推定とその他解析方法

a) 光量の推定

当研究所における光量は、日照時間(三浦気象観測所)から推定する方法と東京管区気象台における全天日射量から推定する方法で求め、これらから求めた値の精度を検証する事で最適な推定方法を得る。

日照時間から推定する方法は、中村ら(2005b)を改良した式(1)を用いた。全天日射量より求める方法は、当研究所におけるPAR(Photosynthetically Active Radiation, 光合成有効放射量)の測定値から回帰式を導き、推定する(式(2))。なお、PARは、2004年12月、2005年3、4、6月に測定した。

$$I_{Aid} = \int_{1day} I_D \cdot (0.1 + 0.9 \sqrt[3]{Rcr}) \cdot \sin \theta \, dt \quad (1)$$

$$I_{Asr} = 2.11R \quad (2)$$

ここに、 I_{Aid} :日照時間から推定する当研究所における地表

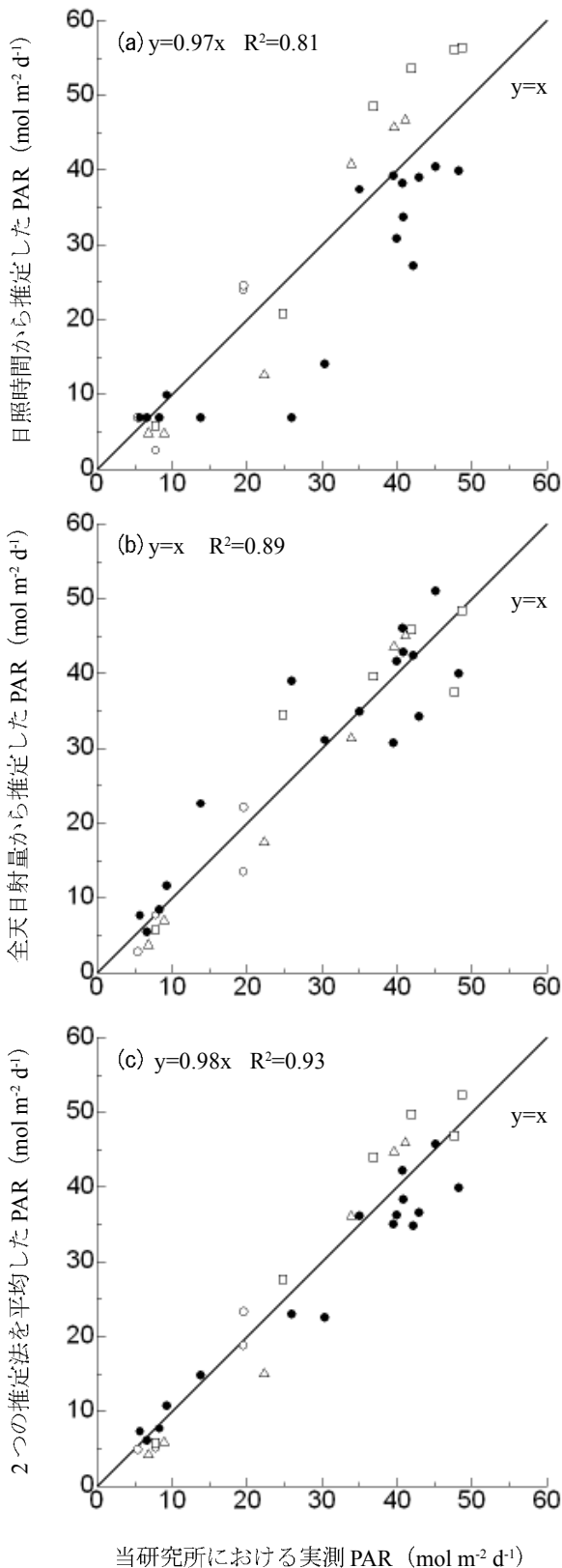


図-7 PARの推定結果, ○: 2004年12月, △: 2005年3月, □: 2005年4月, ●: 2005年6月

面の PAR ($\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$), I_{Asr} : 全日射量から推定する当研究所における地表面の PAR ($\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$), I_D : 太陽光線に直角な面における PAR ($2000 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ とした.), θ : 太陽高度 (rad), R_{cr} : 三浦気象観測所における日照時間, R : 東京管区気象台における全日射量 (MJ m^{-2}) である。

推定結果を図-7(a), (b)に示す. 2つの方法ともに再現性は概ねよいものの, 2005年6月においてやや悪い. 図-7(a)において2005年6月の推定値は全体的に低めであり, 特に $10 \text{ mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$ から $30 \text{ mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$ の辺りで低く推定されている. この時期の曇りの日においては, 式(1)のままでの適用は困難である. 一方, 図-7(b)においては図-7(a)で低めに推定された範囲において逆に高くなる傾向にある. これらの日の日照時間は, 三浦気象観測所ではほとんど0であるが東京管区気象台においては数時間記録されている. すなわち, 地域性による気象状況の違いが推定結果に影響を与えている.

以上より, これら2つの推定方法では特に6月の梅雨期の曇りの日において両極端の値が得られる事が明らかとなった. 本研究においては両極端の推定結果を相殺するため, これらを更に平均した値(図-7(c))を当研究所における PAR 推定値として取り扱う.

b) 葉間期と脱落間隔の解析方法

1枚の葉身が形成されてから次に新しい葉身が形成されるまでの期間を葉間期 (PI: Plastochron Interval) と呼び, 1枚の葉身が脱落してから次の葉身が脱落するまでの期間を脱落間隔 (EI: Export Interval) と呼ぶ. PI, EIは式(3)により算出される (Jacob 1979, Kentula & McIntire 1986, 川端 1993).

$$PI \text{ or } EI = n \cdot \frac{\Delta t}{\sum_n Nb_i} \tag{3}$$

ここに, PI, EI: 葉間期および脱落間隔 (d), n : 調査対象のシュート数, Nb : 1つのシュートにおいて調査間隔 Δt の間に形成された葉身の数である. ただし, $\sum_n Nb_i$ が小さくなれば計算誤差を生じる事から, Δt の大きさを注意して選定する必要がある. 本報においては, $\sum_n Nb_i$ の大きさを変化させるため, Δt を2週間程度と1ヶ月程度の2ケースについて PI と EI を求め, 結果の精度について検証する.

c) 葉の寿命の解析方法

葉の寿命については, PI と EI を定常状態と仮定した King(1994)の方法(式(4))によって求める. また, t_m において新たに観察された葉の期待余命を生命表を用いて求め, 式(5)より最大期待寿命を求める. ただし, 葉は立ち枯れして寿命が尽きた時の判定が難しい事から, 葉長が最大葉長の90%以下になった時を寿命が尽きたものと判定する. なお, 期待余命と最大期待寿命の間に葉の寿命の真

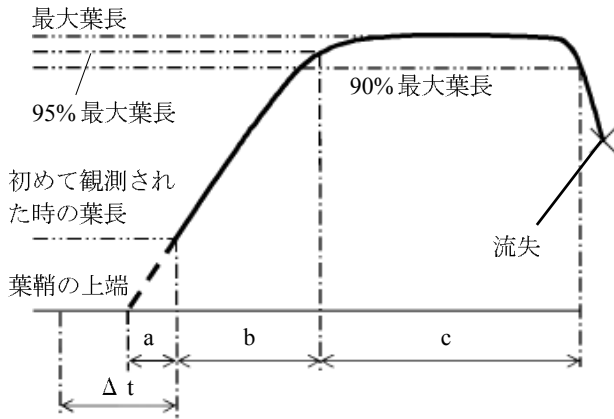


図-8 葉身の伸長過程の模式図（横軸：時間，縦軸：長さ）， $b+c$ ：期待余命， $\Delta t+b+c$ ：最大期待寿命， $a+b+c$ ：真の葉寿命， b ：最大葉長までの到達日数， $a+b$ ：葉身が葉鞘より上に出てから最大葉長までに達する日数

値がある（図-8）。

$$LSP = \frac{Nav}{0.5(1/PI + 1/EI)} \quad (4)$$

$$LSP_{max} = Re + t_{nt} - t_{nt-1} \quad (5)$$

ここに， LSP ：葉の寿命（d）， LSP_{max} ：葉の最大期待寿命（d）， Re ： t_{nt} において新規に観測された葉の期待余命（d）， Nav ：平均葉数である。

d) 伸長速度の解析方法

葉身の伸長速度は，式（6）より求める。

$$\Delta l / \Delta t = \frac{(l_{hole_{nt}} - l_{sheath_{nt-1}})}{t_{nt} - t_{nt-1}} \quad (6)$$

ここに， $\Delta l / \Delta t$ ：葉身の伸長速度（ $cm d^{-1}$ ）， $l_{hole_{nt}}$ ： t_{nt} において葉身に開けた穴の t_{nt} における泥面からの高さ（cm）， $l_{sheath_{nt-1}}$ ： t_{nt-1} における葉鞘長（cm）である。

e) 最大葉長までの到達日数の解析方法

最大葉長までの到達日数は，葉身が確認された日から葉長が最大葉長の95%以上に達するまでの日として定義する。ここでも，生命表を利用して最大葉長までの到達日数を求める。また，最大葉長までの到達日数に観測間隔 Δt を加算する事で，葉身が茎頂において形成されてから最大葉長までに達するまでの真の日数の幅を求める（図-8）。

3.2 結果と考察

(1) アマモ生育環境および草丈とシュート密度の季節変化

a) 生育環境の季節変化

調査期間を通して塩分とpHは安定し，特に塩分につい

てはアマモの生育好適塩分の範囲（17-34，川崎ら 1988）内にあった。一方で，水温とPARは顕著な季節変動を示している（図-9）。水温は8月において最も高く29℃にまで達し，1月において最も低く9℃にまで低下する。PARは7月，8月において最も高く45 $mol m^{-2} d^{-1}$ から50 $mol m^{-2} d^{-1}$ ，12月において最も低く15 $mol m^{-2} d^{-1}$ である。

b) 草丈とシュート密度の季節変化

図-10に草丈，全シュート数および花枝化したシュート数を示す。草丈は，2004年9月と2005年10月がそれぞれの年で最も短く，44 cmと34 cmであった。一方，2005年5月において最も長くなり134 cmであった。つまり草丈は，季節変動に伴って3倍程度もの変化を示した。次に，全シュート数は，草丈の季節変化と同様に，8月から10月において少なく，4月から6月において多い。10月から4月にかけてのシュート数増加は無性生殖による分枝の結果であると考えられる（Jacobs, 1979）。2006年4月における全シュート数は2005年4月のおよそ1.6倍程度にまで達しており，季節変化だけでなく経年的な増加傾向も確認できる。各ブロックにおけるシュート密度変化（図-11）より，IVにおいてシュート密度は高く2006年2月に146 shoot m^{-2} で最大となり，移植後2年でおおよそ4倍にまで増加している。また，V，VIよりもIからIVにおいて常に高い。以上のようなブロックによるシュート密度の違いは，水槽内における光環境の分布が原因と考えられる（中村ら 2005a,b）。ただし，VIは覗き窓にわずかに接しており（図-1），2006年3月，4月には覗き窓周辺における局所的な高密度化により，シュート密度が高くなる傾向にある。花枝化したシュートは2月から4月に確認された。この季節は，すでに報告されている有性生殖の時期と一致する。全シュート数に対する花枝化したシュート数の割合は，2004年4月で15%，2006年3月，4月で10%程度であった。

我が国の実海域に生育するアマモのシュート密度は，神奈川県小田和湾の3月から4月において171-501 shoot m^{-2} の報告がある（Aioi, 1980）。これは本実験結果と同程度から3倍程度の範囲にある。一方で，海外では，例えばフランスRoscoffにおいて390-2570 shoot m^{-2} （Jacobs, 1979），アメリカオレゴン州Netarts湾において3845 shoot m^{-2} （Kentula & McIntire, 1986）が報告されており，実験結果の2倍から26倍もある。本実験結果よりも実海域におけるシュート密度が高くなる理由の1つとして，アマモ場の成熟度が関係すると考えられる。つまり，アマモは多年草である事から，飽和状態にならない限り，シュート密度は年々高くなると考えられる。

(2) 葉身の生長過程と葉鞘長の季節変化

葉長と葉鞘長の季節変化を図-12に示す。葉長の内，直

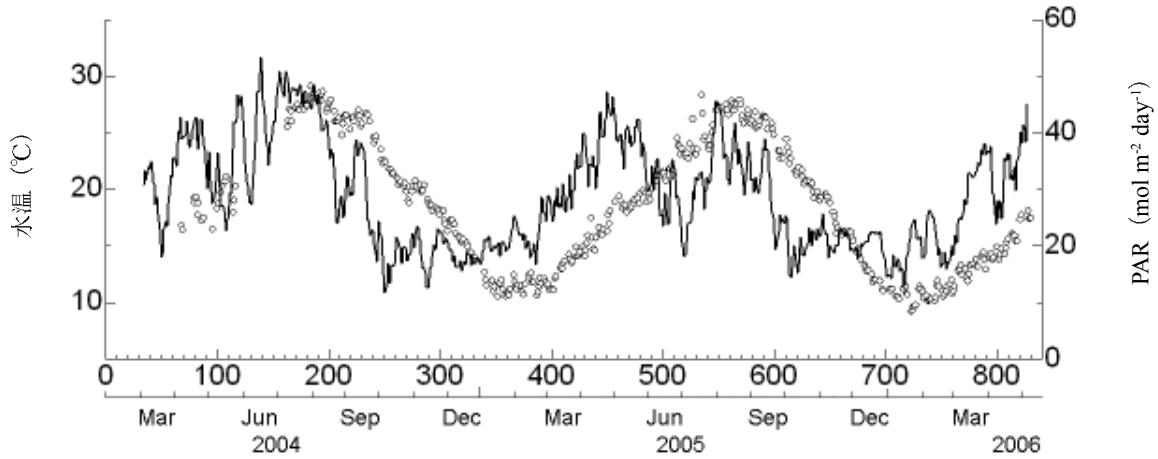


図-9 観測期間における水温とPAR, ○:水温, 実線:PAR (PARは推定結果を10日間の移動平均した値である.)

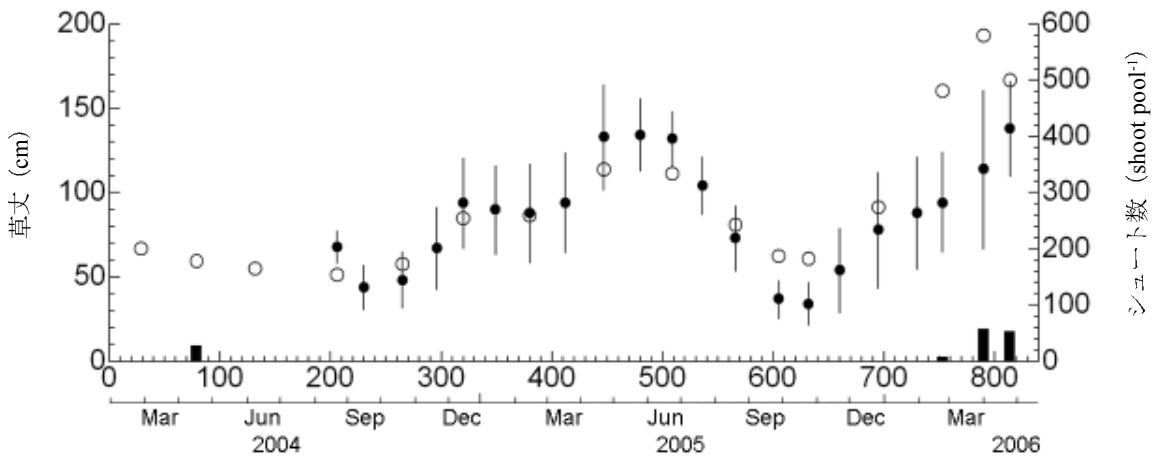


図-10 草丈および全シュート数と花枝化したシュート数, ●:草丈, Error barはS.D.(n=18)を示す. ○:全シュート数, 棒グラフは花枝化したシュート数 (花枝化したシュート数については, 2005年は測定していない)

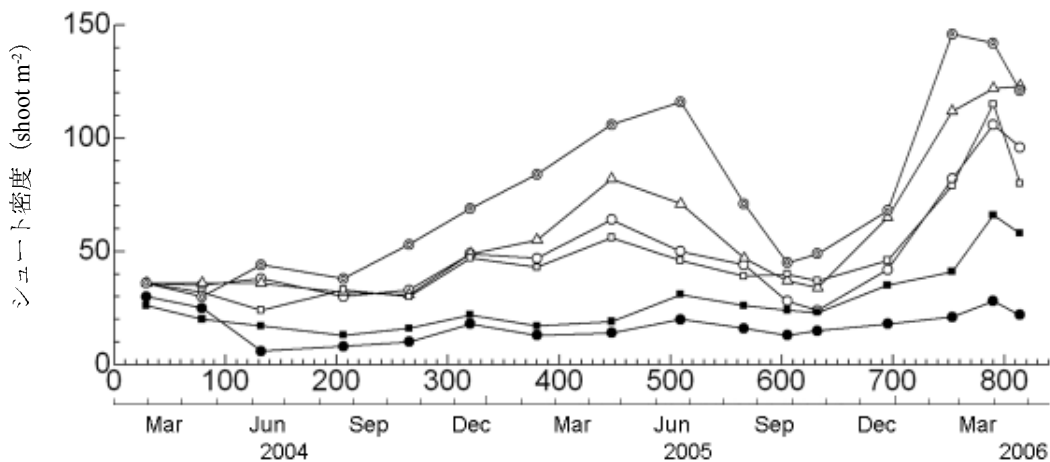


図-11 各ブロックにおけるシュート密度, ○: I, △: II, □: III, ◎: IV, ●: V, ■: VI

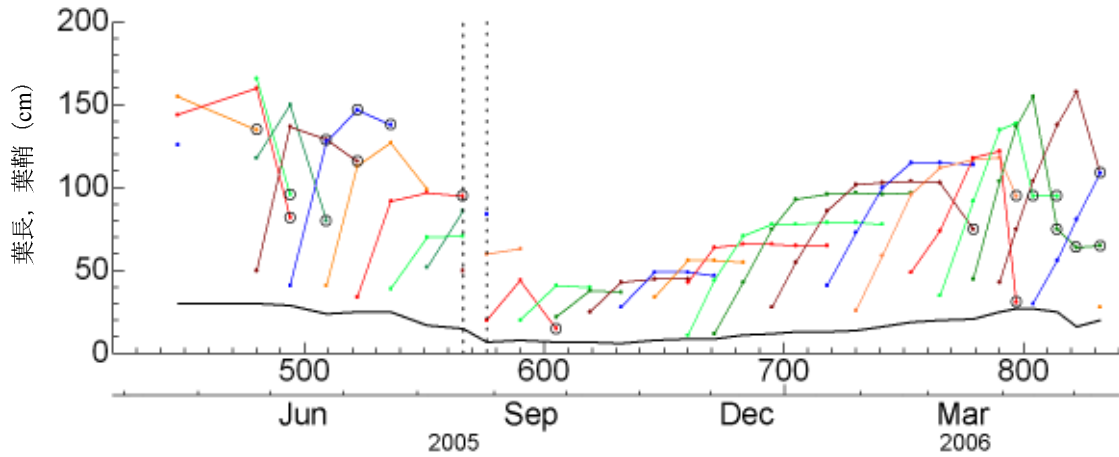


図-12 葉長と葉鞘長の季節変化，色線：葉長（葉身の違いによって色分けしている），中空円：枯れて葉身の先端が流失した後の葉長，太線：葉鞘長，点線：シュートの脱落によりサンプルを交代した時期

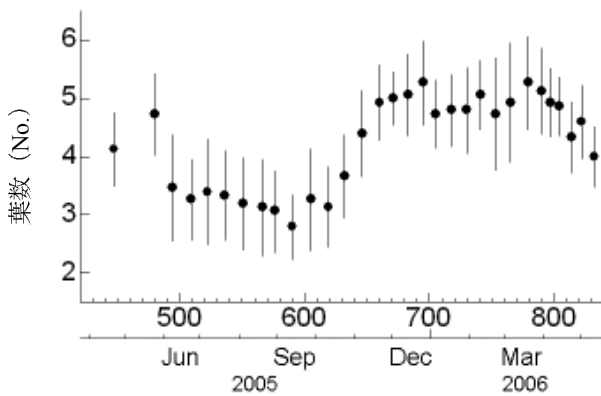


図-13 葉数の季節変化，Error bar はS.D.(n=15)を示す。

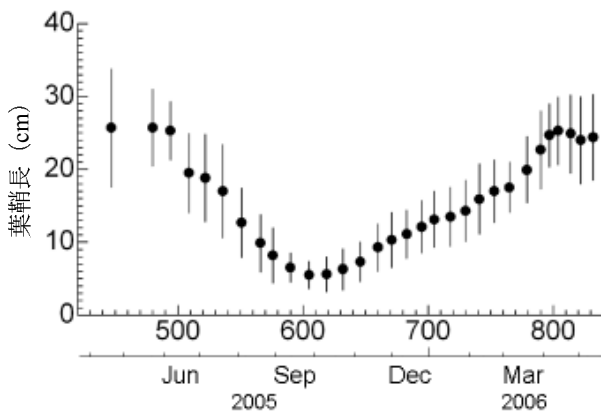


図-14 葉鞘長の季節変化，Error bar はS.D.(n=15)を示す。

線で結んだ一連のデータが1枚の葉の葉長変化を示している。これより、形成・伸長・最大葉長の維持・脱落の生長過程を基本としたライフサイクルを有した葉が調査期間を通して次々に生え変わっている事が分かる。

1つのシュートに着目すると、季節変化に伴ってそれぞれの葉の形態が大きく異なっている。すなわち、夏季に生

長した葉に関しては、最大葉長が高々40 cm程度であり、かつすぐに脱落して葉寿命が短い。冬季や春季に生長した葉身に関しては、最大葉長が160 cm程度にまで達し、かつ寿命が長い。また、葉の寿命の季節変化に伴い、1つのシュートが有する葉数も季節的に変化している。つまり、葉数は寿命が短くなる夏季に3枚程度で推移し、冬季から春季にかけては5枚程度で推移している(図-13)。本実験結果を現地における調査結果と比べると、必ずしも実海域と同様の傾向を示していない。Netarts湾におけるアマモの葉数は、4月から5月に3.4枚から3.6枚、6月から10月に3.0枚となり、本実験結果と同様に夏に減少する傾向がある(Kentula & McIntire, 1986)。一方で、鍋田湾から採取して水槽内で生育させたアマモの葉数は、4月から6月において葉数を5.5枚でほぼ一定の状態に保つものの(Mukai et al, 1979)、12月から2月においては4.5枚と少なくなり(Aioi et al, 1981)、本実験結果と逆の傾向を示している。また、油壺湾においては年間を通じて5枚から6枚で推移し、明確な季節変化を示していない(本多ら, 2004)。以上のように、葉数の季節変化については、アマモが生育する場所によって様々な傾向を示す。

葉鞘長は、2005年4月および2006年4月において平均25 cm程度、2005年9月において平均6 cm程度と季節変化の影響を強く受けている(図-14)。

(3) 葉間期，脱落間隔，葉寿命の季節変化

a) 葉間期の季節変化

葉間期の季節変化を図-15に示す。これより、解析結果は Δt への依存性が低いと判断できるものの、 Δt が2週間程度の場合においては、図中の2 ($n=15, \sum_n Nb_i=4$) や3 ($n=13, \sum_n Nb_i=7$) のように葉身の新規形成数が少くなる事で計算結果がパルス状に大きくなり、信頼性が低下する

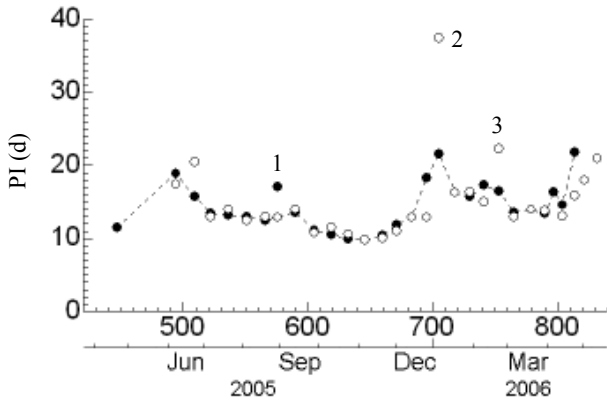


図-15 葉間期の季節変化, ●: Δt が1ヶ月程度, ○: Δt が2週間程度, 1, 2および3は統計的に信頼性の低いと考えられるデータ

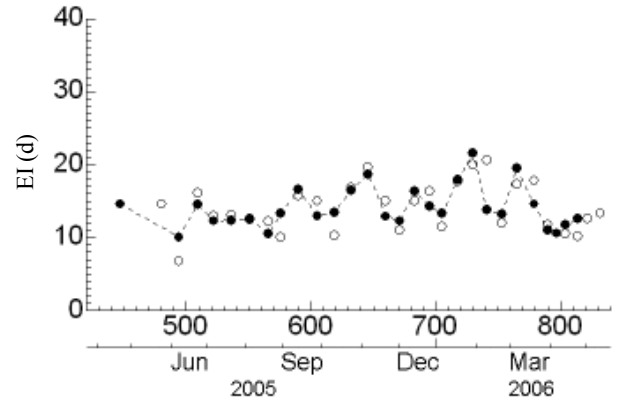


図-18 脱落間隔の季節変化, ●: Δt が1ヶ月程度, ○: Δt が2週間程度

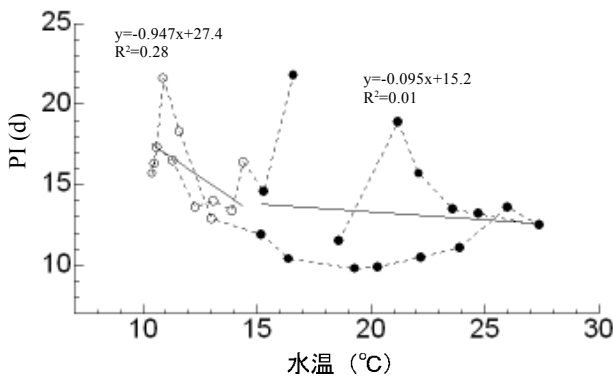


図-16 水温と葉間期の関係, ●: 水温が15°C以上, ○: 水温が15°C未満

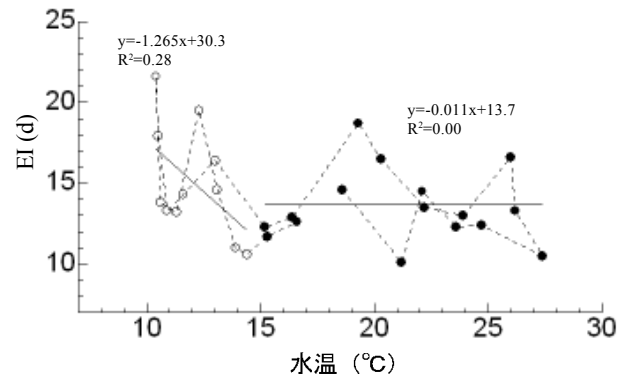


図-19 水温と脱落間隔の関係, ●: 水温が15°C以上, ○: 水温が15°C未満

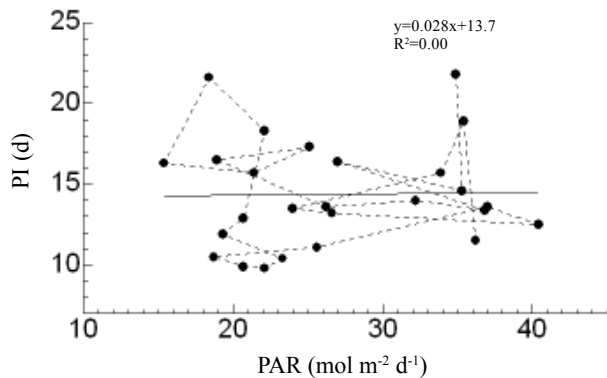


図-17 PARと葉間期の関係

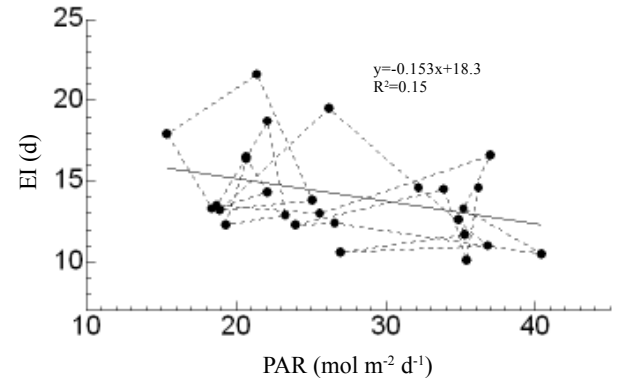


図-20 PARと脱落間隔の関係

ケースもある。よって、以下においては、 Δt を1ヶ月間程度とした場合の結果について議論を進める。ただし、1 ($n=5, \sum_{i=1}^n N_{b_i}=6$) においてはシュート密度の低下に伴い、追跡中の10本のシュートが流出した事から統計的に信頼性が低くなっていると判断される。

解析結果より、葉間期は明確な季節変化を示している。2005年11月上旬に10日程度と最も短く、2005年6月上旬においては19日程度、2006年1月上旬および2006年5月

月上旬においては22日程度と長くなっている。水温と葉間期の関係(図-16)より、水温が15°C以下の場合、水温が低くなるに従って葉間期が長くなる傾向にある事から、水温の低下に伴ったアマモの活性の低下が示唆される。また、水温が28°Cとなった後、20°Cを極小値とした葉間期の変化が見られる。一方、同じ水温でも季節によって葉間期に違いが見られる事から、水温以外の環境条件やアマモの生長リズムが葉間期に影響しているものと考えられる。なお、

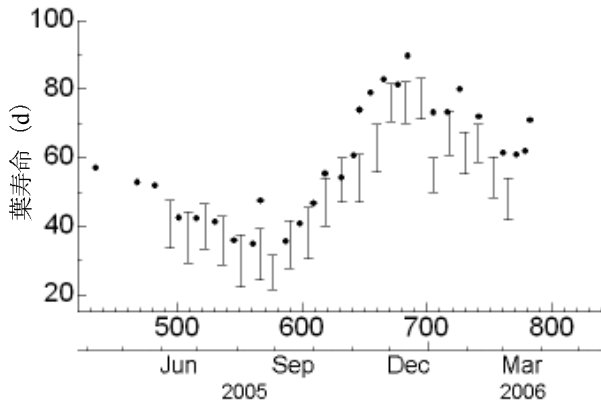


図-21 葉寿命の季節変化，葉身が出現した日と葉寿命の関係を示している。●：King(1994)の方法より求めた葉寿命，barは期待余命から最大期待寿命の幅を示す。

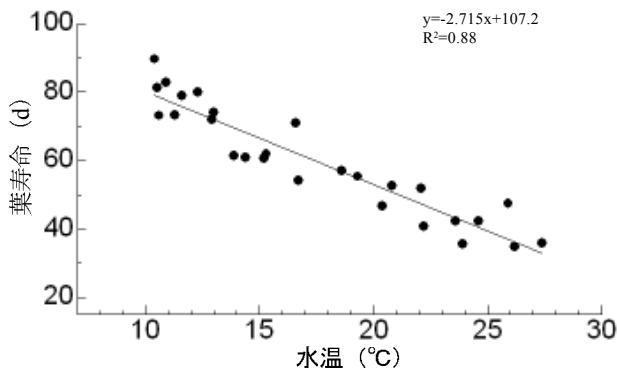


図-22 水温と葉寿命の関係

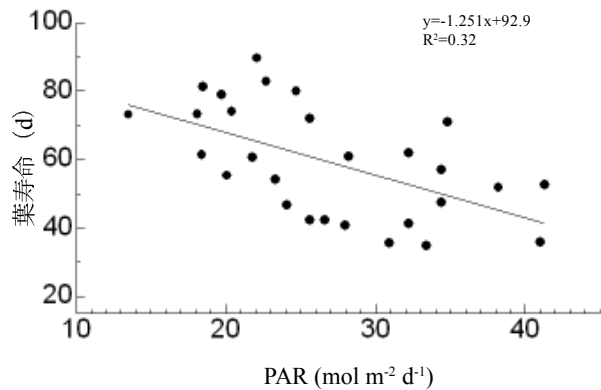


図-23 PARと葉寿命の関係

図-17から，葉間期とPARとの関係については相関が見られない。調査期間中における葉間期の平均は14.3日であった。

我が国で葉間期を求めた例として，鍋田湾における4月から6月の8日 (Mukai et al, 1979) と12月から2月の13日 (Aioi et al, 1981)，川端ら (1993) による柳井湾における4月から7月までの10.8日と13.9日がある。海外の例としては，Roscoffにおける5月の13.1日，12月の28.7日，平

均19.3日 (Jacobs, 1979)，Netarts湾における4月，5月の10.1日 (8.0日)，6月から10月の18.8日 (13.2日)，平均16.5日 (11.6日) (Kentula & McIntire, 1986：カッコ内は地盤高が高く干出しやすい場所に生育するアマモの場合)，そしてメキシコSan Quintin湾における6月から12月の平均9.5日 (Ibarra-Oband & Tamayo, 1987)，アメリカマサチューセッツ州Waquoit湾における1年間平均の12.3日 (Hauxwell et al, 2003：1年間で29.65枚との報告から算出) などがある。以上より，葉間期はおよそ10日から30日程度の範囲にあり，ほとんどの場所において季節変化が見られる。

この内，Jacobs (1979) と Kentula & McIntire (1986) が葉間期と生育環境の関係について検討している。Jacobs (1979) は，葉間期は光量との間に負の相関関係があるものの水温との相関は見られないとしている。これに反して，Kentula & McIntire (1986) は，光量が最大となる6月から8月に葉間期は最も長くなる事を示している。本実験結果に至っては，葉間期と光量 (PAR) との間には関係は見出せず，むしろ水温への依存性が高い事が示唆されている。以上からは，葉間期と生育環境の関係についての統一的理解が得られない。

b) 脱落間隔の季節変化

脱落間隔を図-18に示す。葉の脱落は，形成の場合と異なり，物理環境の影響を強く受ける現象である事から，脱落間隔は葉間期と比べてばらついている。また，明確な季節変化は見られない。水温およびPARと比較すると (図-19，図-20)，水温が低い場合においてのみ脱落間隔が長くなる傾向が見られるが明確ではない。調査期間中における脱落間隔の平均は14.1日であり，葉間期とほぼ同じ値を示している。Mukai et al (1979)，Aioi et al (1981)，Ibarra-Oband & Tamayo (1987) も脱落間隔は葉間期とほぼ同じ値であることを報告している。葉数変化が1年周期の変動を示す場合や葉数がほとんど変化しない場合には，脱落間隔と葉間期が同調する事は理解できる。

c) 葉寿命の季節変化

図-21に葉の寿命，葉の期待余命および最大期待寿命の季節変化を示す。葉の寿命はおおむね期待余命と最大期待寿命の間にあり，King (1994) の方法 (式 (4)) においても妥当な結果が得られていると判断できる。これより，葉の寿命は，2005年7月から9月においては30日から40日の間で推移し，2005年11月から2006年1月において80日以上にまで達し，明確な季節変化が見られる。ここで，葉が生存した期間の平均水温と葉寿命の関係 (図-22) およびPARと葉寿命の関係 (図-23) から，葉寿命は水温に依存している事が示唆される。また，平均水温，PARおよび葉寿命の間で，平均水温と葉寿命およびPARと葉寿命の偏相

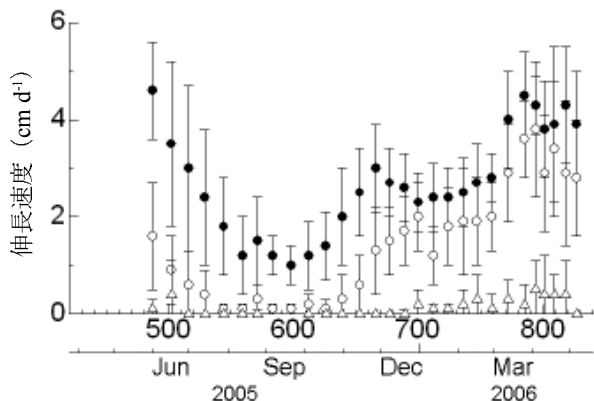


図-24 伸長速度の季節変化, ● : 1 葉齢, ○ : 2 葉齢, △ : 3 葉齢, Error bar は S.D.(n=15) を示す.

関係数を求めたところ, それぞれ-0.92と0.38であった. 偏相関係数からも葉寿命は水温に強く依存している事が支持される.

我が国における葉身寿命の報告としては, 鍋田湾における4月から6月の44日 (Mukai et al, 1979), 12月から2月の60日 (Aioi et al, 1981) がある. 海外では, Roscoffにおける1年間平均で68日 (Jacobs, 1979), Netarts 湾における4月から10月の平均で48日 (Kentula & McIntire, 1986), San Quintin 湾における6月から10月の平均で39.8日 (Ibarra-Oband & Tamayo, 1987) の報告がある. 上記の内で葉寿命と環境条件について検討した例はないものの, 水温のデータから, やはり葉寿命と水温との関係性があるものと推測される. すなわち, Mukai et al (1979) と Aioi et al (1981) においては, 4月から6月の水温は15°Cから24°Cであり, 12月から2月の約10°Cから20°Cよりも高く, 葉寿命との間に負の相関関係が見られる. また, 地域別に見ても水温が17.4°Cから22.9°Cで変化する San Quintin 湾のアマモよりも約10°Cから15°Cの範囲で変化する Roscoff のアマモの方が葉寿命は長い. これらの事から, 本実験結果は既往の報告と同様に葉寿命は水温への依存性が強い事が示唆される.

d) 葉間期, 脱落間隔および葉寿命と葉数の関係

本実験において, 葉間期と脱落間隔は1年間の平均においてほぼ同値であった. この結果は, 葉数の変動が1年周期である事を示している. また, 葉数は葉寿命, 葉間期および脱落間隔によって決まるため, 本実験結果より, 葉数は間接的に水温に依存している事が理解できる. しかしながら, 既往の研究が示すこれらパラメータの季節変化は必ずしも本実験結果と一致していない. この理由として, 研究フィールドや季節によって, 波・流れなどの物理環境に大きな違いがある事が挙げられる. すなわち, 実海域で得られたパラメータは, 光・水温の影響だけでなくそれぞれ

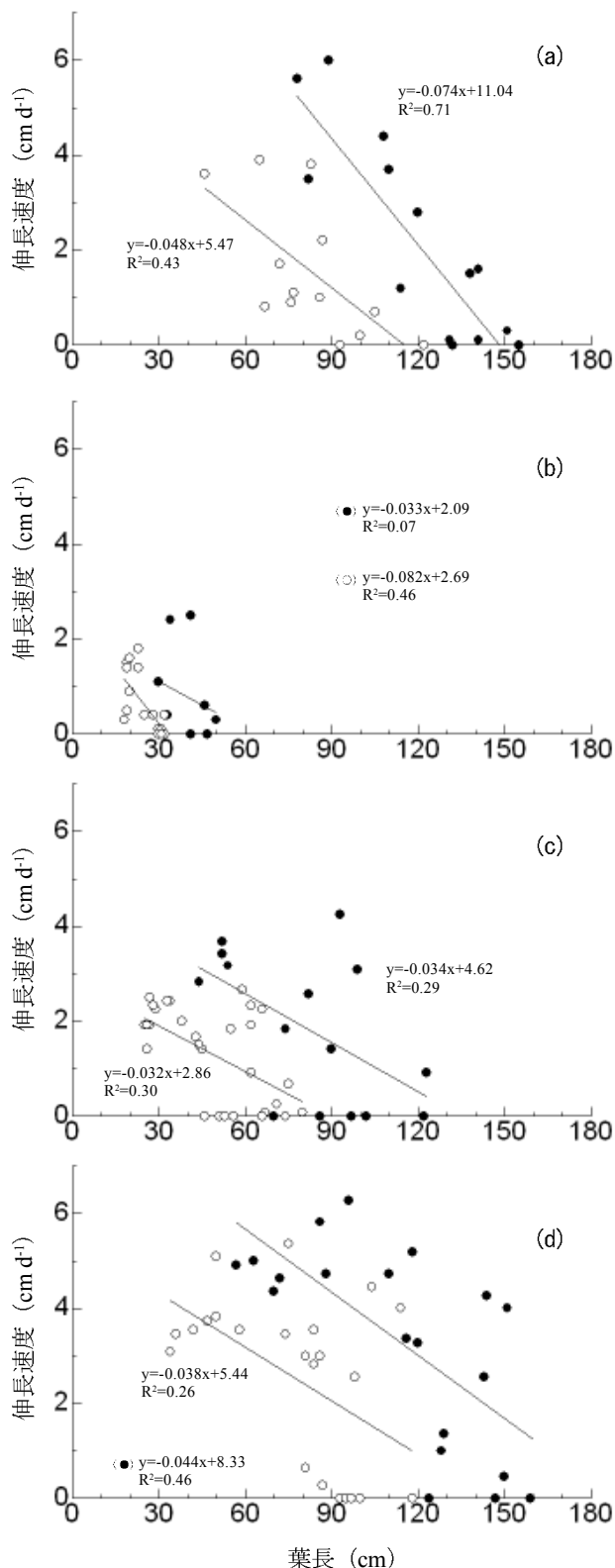


図-25 葉長と伸長速度の季節変化, ○ : すべてのサンプルの内葉鞘長が中央値以下のサンプル, ● : 葉鞘長が中央値よりも長いサンプル, (a) 2005年6月 (葉鞘長中央値 20 cm), (b) 2005年9月 (葉鞘長中央値 6 cm), (c) 2005年12月 (葉鞘長中央値 13 cm), (d) 2006年3月 (葉鞘長中央値 22 cm)

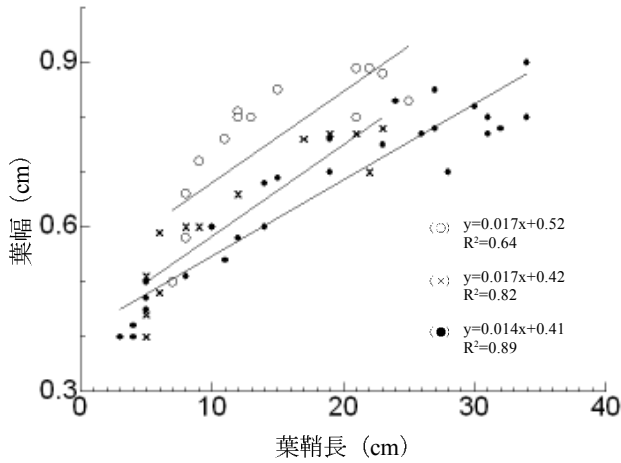


図-26 葉身が形成された時の葉鞘長と葉幅との関係、ドット種類の違いは異なるシュートを意味する。

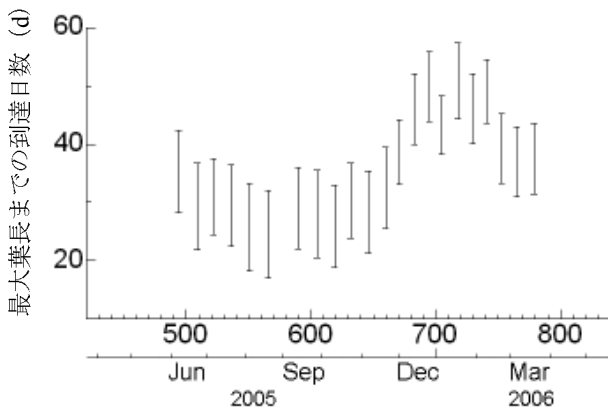


図-27 最大葉長までの到達日数の季節変化、葉身が出現した日と最大葉長までの到達日数との関係を示している。

のフィールド特有の物理環境の影響も複雑に関係しあう結果であるため、その季節変化の解釈が困難となっている。

以上を踏まえ、3.3節においてアマモの生活史戦略を考察する。

(4) 葉身の面積に関するパラメータの季節変化

a) 伸長速度

葉身の伸長速度は明確な季節変化を示している (図-24)。1葉齢の伸長速度は2005年9月において1.0 cm d⁻¹程度と遅く、2005年6月に4.5 cm d⁻¹、2006年4、5月に4.0 cm d⁻¹程度と早い。2葉齢は2005年9月においてほとんど伸長していないもののそれ以外の季節では伸長している。1葉齢と2葉齢の伸長速度の季節変化の傾向は同じであるが、2葉齢の1葉齢に対する伸長速度の大きさは季節的に違いが見られる。3葉齢についてはいずれの季節においてもほとんど伸長していない。以上の傾向は、Sand-Jensen (1975), Mukai et al (1979), Kentula & McIntire (1986) も同様の報告をしている。葉身の伸長速度と葉長の関係 (図-25) より、

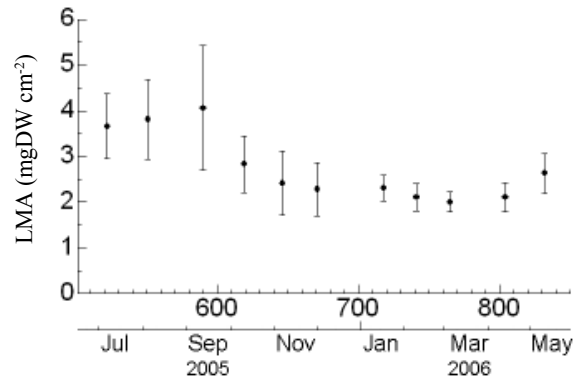


図-28 LMAの季節変化、Error barはS.D.(n=10)を示す。

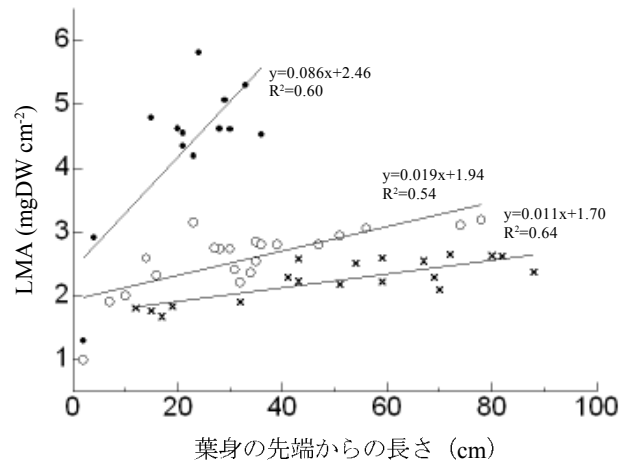


図-29 葉身の先端からの長さとの関係、●：2005年9月、○：2005年12月、×：2006年3月

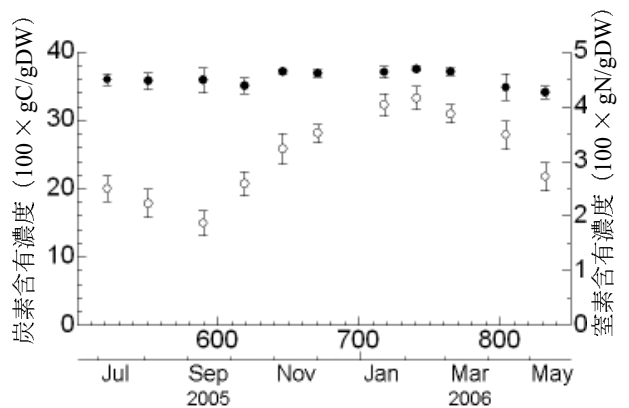


図-30 炭素および窒素含有濃度の季節変化、●：炭素含有濃度、○：窒素含有濃度、Error barはS.D.(n=10)を示す。

両者には負の相関関係がある事が分かる。また、葉鞘長が長いと伸長速度が早い。Meling-Lopez & Ibarra-Oband (1997) や Gaeckle et al (2006) は、葉身の伸長速度は葉鞘長によって評価できると主張しており、本実験結果もこれを支持し

ている。

b) 葉幅変化

1枚の葉身において、葉幅の変化はほとんど観測できなかった。しかし、図-26より、同じシュートにおいても葉身が異なれば葉幅も異なり、更に葉幅と葉鞘長との間に正の相関がある。すなわち、葉幅は、葉身が形成される時の葉鞘の長さに依存するものと考えられる。

c) 最大葉長までの到達日数

最大葉長までの到達日数を図-27に示す。これより、最大葉長までの到達日数の季節変化は葉寿命の季節変化と同様の傾向を示す事が分かる。すなわち、最大葉長までの到達日数は、葉寿命もしくは水温に依存する事が示唆される。

d) 伸長速度と最大葉長までの到達日数との関係

一般に、植物は若い葉にオーキシンなどの生長ホルモンを分布させて生長を促す事が知られており、アマモにおいても1葉齢と2葉齢の若い葉身のみが伸長していた。しかし、2葉齢の1葉齢に対する伸長速度の大きさは季節的に違いが見られた。これは葉間期と最大葉長までの到達日数とのバランスによって伸長可能な葉齢が変化するためである。すなわち、9月においては葉間期が13日程度であるのに対して最大葉長までの到達日数が20日程度(葉間期に対して1.5倍程度)である事から、2葉齢になる頃にはほとんど伸長しない。その反面、1月から4月くらいにおいては葉間期が15日程度であるのに対して最大葉長までの到達日数が30日から40日程度(葉間期に対して2.0倍から2.7倍程度)であるため、2葉齢も積極的に伸長している。

(5) 葉身の質の季節変化

a) 葉身のLMAの季節変化

図-28に葉身のLMAを示す。ただし、古い葉齢の葉身には付着藻を除去できないものもあったため、ここでは1葉齢と2葉齢の平均についてのみ示す。この結果、LMAは2005年9月に最も高く、2005年11月、12月から2006年3月にかけて低い。この傾向は、阿部(2005)、今村ら(2004)、今村ら(2006)の報告とよく一致している(ただし、阿部(2005)はLMAの逆数であるSLAを示している)。一方、葉身の先端からの長さとの関係(図-29)より、両者の間には正の相関関係が見られる。すなわち、葉身の先端近くにおいては、LMAは2.0 mgDW cm²程度以下であり、葉身の先端から離れるに従って大きくなる。また、その傾きは2005年9月において最も大きい。

b) 葉身の炭素および窒素含有濃度の季節変化

葉身の乾燥重量に対する炭素および窒素含有量の割合を図-30に示す。葉身の乾燥重量に対する炭素含有量の割合は、観測期間を通して35%から38%程度で推移しており、

ほとんど季節変化は見られない。一方、葉身の乾燥重量に対する窒素含有量の割合は、2005年9月において2%程度であるが、2006年2月において4%程度にまで大きくなる季節変化を示している。

c) 質の変化についてのまとめ

炭素は、高等植物において主要な構成元素の1つであり、アマモの葉身においてもやはり主要元素である事が示された。炭素はセルロースやペクチンなど細胞壁を構成する構造多糖類として葉身の主要部分を構成する事から、乾燥重量に対する炭素含有量は季節を通じてほとんど変化しないものと考えられる。一方で、乾燥重量に対する窒素含有量は調査期間に2倍程度の変化が見られ、C/N比においては9.1から19.4の範囲で変動していた。この結果はアメリカオレゴン州Yaquina湾のアマモにおけるC/N比(15から20, Kaldy 2006)と比べると下限値が小さい。Short(1987)は異なる底質を持つ2つのメソコスム水槽においてアマモの生育実験を行い、アマモのC/N比は底質環境の影響を強く受ける事を示唆している。本研究においては、海水や底質についての調査を行っていないため、アマモの窒素含有量(もしくはC/N比)が生育環境の影響を受けたかどうかは明らかではない。

3.3 アマモの生活史戦略についての考察

アマモの葉間期はおよそ10から20日程度であり、次々に新しい葉を形成する順次開葉型植物である事が明らかとなった。一般的に、順次開葉型の戦略を採る植物は、捕食されやすい環境や落葉しやすい環境にある場合に多く見られる(菊沢, 2005)。水域は、陸域に比べて魚類などの大型生物に捕食されやすく、かつ強い流体力を受ける事から葉を失いやすい環境にあると言える。実際に、アマモの葉は、アイゴなどの魚類に捕食されやすく(玉置ら 2004, 寺脇ら 2004)、また、浮力によって自立する構造である事から密度が小さく波・流れから受ける面積力に対する葉の保持能力が小さい。これらの理由より、アマモが順次開葉型の戦略を採るものと推測される。

次に、純生産の観点から、葉数もしくは葉面積についてのアマモの戦略を考察できる。冬季においては水温が低くなり、葉身の維持コストが低下する事から葉寿命が長くなる。この結果、葉数が多くなり葉面積が広がる。広い葉面積を確保する事でこの季節における光量および日照時間の低下を補っている。最大葉長までの到達日数がこの季節において長くなっている点(1葉齢だけでなく2葉齢も積極的に伸長している点)からも、現存する葉を用いてできる限り広い葉面積を獲得しようとしている事が推察される。一方、7月から9月においては水温が高くなるため、葉

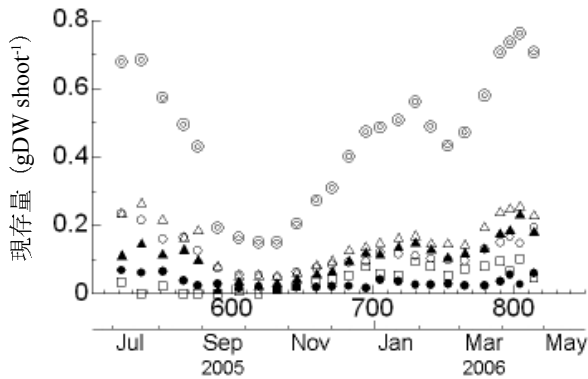


図-31 葉身の現存量の季節変化, ●:1葉齢, ○:2葉齢, △:3葉齢, ▲:4葉齢, □:5葉齢, ⊙:総計

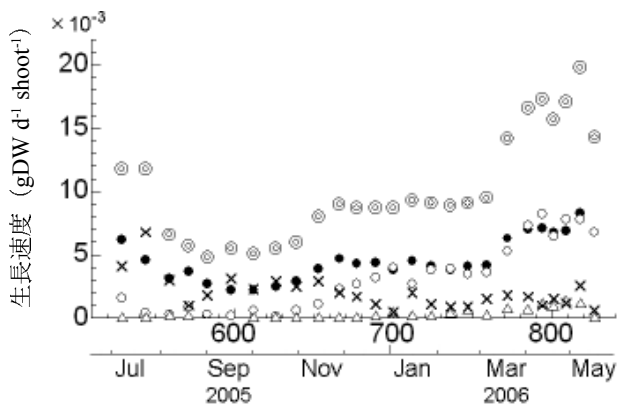


図-32 葉身の生長速度の季節変化, ×:新規形成葉身, ●:1葉齢, ○:2葉齢, △:3葉齢, ⊙:総計

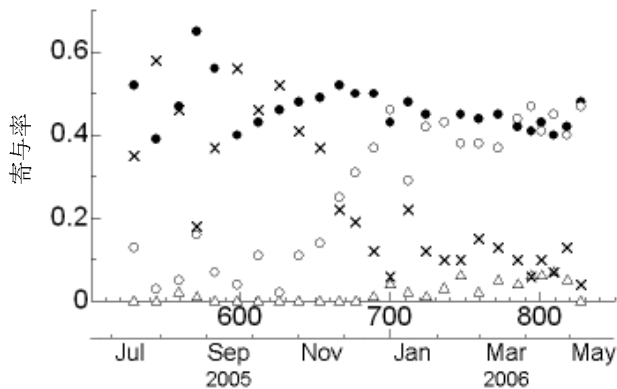


図-33 各葉齢における生長速度の寄与率, ×:新規形成葉身, ●:1葉齢, ○:2葉齢, △:3葉齢

身の維持コストが大きくなる事から葉数を少なくしているものと考えられる。以上については、それぞれの季節における葉身の光合成速度と呼吸速度を評価する事で検証可能であり、今後の課題とする。

実験結果から得た上記考察は、既出した世界各国の実海域アマモ場に関する研究結果を再度引き合いに出すと、必ずしも適当ではない。これは、本研究で用いた「メソコス

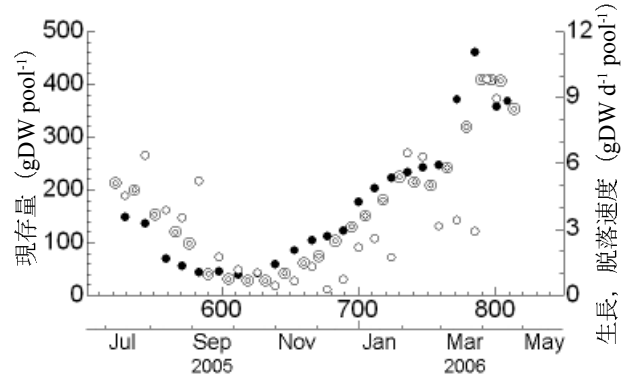


図-34 実験水槽における葉身の現存量と生長速度の季節変化, ●:生長速度, ○:脱落速度, ⊙:現存量

ム実験」の手法において、環境条件を単純化したためであると考えられる。本実験の継続したデータの蓄積や現地における調査結果が得られる事で、アマモの生活史戦略についての更なる理解が得られる事が期待される。

4. 葉身の生長率および脱落率

4.1 各葉齢の葉身における生長速度の寄与率

3章で考察した葉身の生長特性から、葉身の生長速度の計算モデルを導き、生長速度を求める。

葉身の現存量は式 (7) で求められる。また、葉身の生長速度は式 (8) となる。ここで、同一葉身においては、葉幅は変化しないために右辺第三項は無視できる。また、LMA についても同一葉身においては時間変化がないものと仮定する事で、式 (9) の通り簡略な形となる。

$$s_f = \sum_M \rho_m \cdot lblade_m \cdot w_m \quad (7)$$

$$g_{blade} = \sum_M \left(\frac{d\rho_m}{dt} \cdot lblade_m \cdot w_m + \rho_m \cdot \frac{dlblade_m}{dt} \cdot w_m + \rho_m \cdot lblade_m \cdot \frac{dw_m}{dt} \right) \quad (8)$$

$$g_{blade} = \sum_M \rho_m \cdot \frac{dlblade_m}{dt} \cdot w_m \quad (9)$$

ここに、 s_f : 葉身の現存量 (gDW shoot⁻¹), ρ_m : m葉齢のLMA (gDW cm²), $lblade_m$: m葉齢の葉身の長さ (cm), w_m : m葉齢の葉身の幅 (cm), g_{blade} : 葉身の生長速度 (gDW d⁻¹ shoot⁻¹), M: シュート当りの葉数である。

ある観測日 t_m における各葉齢の現存量を図-31 に示し、 t_m から t_{m+1} において各葉齢ならびに新規に形成される葉身の生長速度を図-32 に示す。

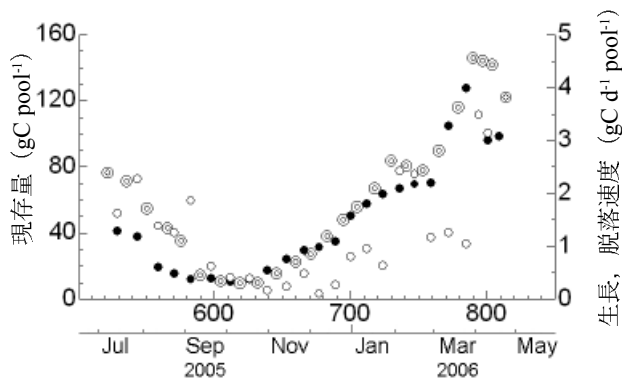


図-35 実験水槽における葉身が含有する炭素の現存量と生長速度の季節変化, ●: 生長速度, ○: 脱落速度, ◎: 現存量

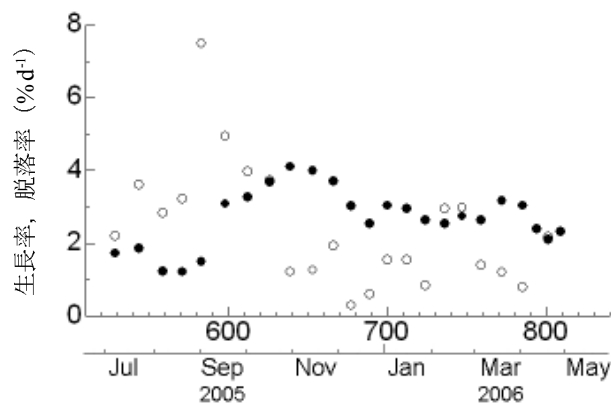


図-37 生長率と脱落率の季節変化, ●: 生長率, ○: 脱落率

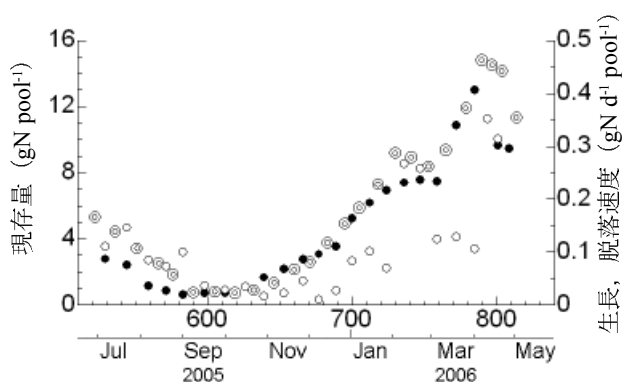


図-36 実験水槽における葉身が含有する窒素の現存量と生長速度の季節変化, ●: 生長速度, ○: 脱落速度, ◎: 現存量

図-31より, 各葉齢の現存量の内, 3葉齢の葉身現存量が常に最も大きい. 葉身は1葉齢と2葉齢において伸長し, 4葉齢以上になると徐々に立ち枯れが始まる事から, 3葉齢の現存量が最も大きくなる理由が理解できる. 図-32より, 新規形成の葉身を除く各葉齢の生長速度は, 2005年9月において最も小さく, 2005年7月と2006年4, 5月において大きい. 新規形成の葉身の生長速度は2006年1月以降小さくなっている. 各葉齢ならびに新規形成の葉身への生長速度の寄与率(図-33)より, 1葉齢が常に0.4から0.6の範囲で推移しているものの, 新規形成と2葉齢の葉身は季節によって大きく変化している事が分かる. すなわち, 2005年10月までは, 2葉齢葉身の寄与率は0.1程度であり, 新規形成葉身の寄与率がおおむね0.5程度推移している. しかし, 2005年10月から2006年1月にかけて徐々に新規形成葉身と2葉齢葉身の寄与率は入れ替わり, 2006年1月以降は2葉齢葉身の寄与率が0.4程度で推移し, 新規形成葉身の寄与率は0.1程度以下となっている. この結果は, 冬季において現存する葉を用いて葉面積を得ようとする戦略

(3.3節)を生長速度の観点から支持している.

4.2 葉身の生長速度および脱落速度

(1) 現存量と生長速度および脱落速度

実験水槽における葉身の生長速度および脱落速度を推定する. ここでは, マーキング法に用いたサンプルが実験水槽の代表的なシュートであると仮定して, シュート数の変化を考慮に入れた式(10)から式(13)より求める.

$$\begin{aligned} \frac{dS_f}{dt} &= s_f \cdot \frac{dN}{dt} + N \cdot \frac{ds_f}{dt} \\ &= s_f \cdot \frac{dN}{dt} + N \cdot \left(\sum_M \rho_m \cdot \frac{dblade_m}{dt} \cdot w_m - ls_{blade} \right) \end{aligned} \quad (10)$$

ここに, S_f : 実験水槽における葉身の現存量 ($gDW \text{ pool}^{-1}$), N : 実験水槽におけるアマモのシュート数 ($\text{shoot} \text{ pool}^{-1}$), ls_{blade} : 葉身の脱落速度 ($gDW \text{ d}^{-1} \text{ shoot}^{-1}$) である.

ここで, シュートは分枝する秋季から冬季にかけて急激に増加し, 枯死する季節において急激に減少している事から, 式(11)の関係を仮定する. これより, dN/dt が正の場合, 生長速度は式(12)のように表す事ができる. また, 枯死を含めた脱落速度については式(13)から求められる.

$$dN_g/dt = dN/dt, \quad \text{if } dN/dt \geq 0 \quad (11)$$

$$G_{blade} = s_f \cdot \frac{dN}{dt} + N \cdot \sum_M \rho_m \cdot \frac{dblade_m}{dt} \cdot w_m \quad (12)$$

$$Ls_{blade} = G_{blade} - \frac{dS_f}{dt} \quad (13)$$

ここに, dN_g/dt : 増加するシュート数の変化率, G_{blade} : 実験水槽における葉身の生長速度 ($gDW \text{ d}^{-1} \text{ pool}^{-1}$), Ls_{blade} : 実験水槽における葉身の脱落速度 ($gDW \text{ d}^{-1} \text{ pool}^{-1}$) である.

葉身の現存量および生長速度および脱落速度を図-34に示す。これより、葉身の現存量は、2005年10月で極小値となる曲線を描いている。極小値における現存量は27.6 gDW pool⁻¹であり、最も大きくなる2006年4月(409 gDW pool⁻¹)の15分の1程度である。2005年10月以前を衰退期、それ以降を繁茂期として分けて考えると、衰退期には常に脱落速度が生長速度よりも大きく、繁茂期においてはその逆である事が分かる。衰退時期における生長速度に対する脱落速度、もしくは繁茂時期における脱落速度に対する生長速度はそれぞれ数倍程度である事から、時間当たりにおける現存量変化に対して、その数倍程度の物質がアマモを通して出入りしている事が分かる。すなわち、アマモ場においては、見かけの現存量変化以上にアマモへの物質の取り込みもしくは環境中への回帰がある事が理解できる。

(2) 炭素および窒素の現存量と生長速度および脱落速度

炭素および窒素の現存量、生長速度および脱落速度をそれぞれ図-35と図-36に示す。炭素については、含有濃度が季節的にほとんど変化しないため、乾燥重量の場合とほぼ同じ傾向を示している。一方、窒素については、含有濃度が9月よりも2月において2倍程度である事から、現存量、生長速度および脱落速度のいずれにおいても冬から春にかけて大きくなっている。

(3) マーキング法の代表性についての考察

現存量、生長速度および脱落速度の推定においては、サンプルシュートが実験水槽において代表性があるものと仮定した。しかしながら、実際にはマーキング法によるサンプルシュートの代表性の問題についてはいくつかの指摘がある(Olesen & Sand-Jensen 1994, 阿部 2005)。例えば、Olesen & Sand-Jensen (1994)は、デンマークLimfjordenのアマモ場において、形成されて間もない若いシュートの数が全体の45%未満であるのに対し、その現存量は全体のわずか14%未満である事を示している。また、夏季の衰退期におけるシュート密度の低下の原因は、ほとんどが春季に形成されたばかりのシュートの枯死によるものである事を示している。すなわち、春季に形成されて夏季に衰退するシュートのほとんどが頂枝よりも小さな側枝や実生であり、これらシュートを含むサンプルを選定しなければ調査の代表性が損なわれる事になる。本実験におけるアマモの季節変化もLimfjordenと同様の傾向を示していたのであれば、現存量、生長速度および脱落速度は、式(10)から式(13)で示した推定方法では実際よりも過多に見積もられている事になる。

マーキング法による調査は、アマモの生長量を直接測定できる利点を有しているものの、以上で示したように代表性のあるサンプルを選定する事に注意を要する事から、十

分に注意して行う必要がある。

4.3 生長率および脱落率

生長率と脱落率をそれぞれ式(14)および式(15)より求める。

$$R_G = 100 \cdot \frac{G_{blade}}{S_f} \quad (14)$$

$$R_{L_s} = 100 \cdot \frac{L_{s,blade}}{S_f} \quad (15)$$

ここに、 R_G :生長率(%d⁻¹)、 R_{L_s} :脱落率(%d⁻¹)である。

結果を図-37に示す。これより、生長率および脱落率はおよそ4% d⁻¹程度以下で季節変動している。また、生長率と脱落率の季節変動は、それぞれ逆の傾向を示している事が分かる。すなわち、生長率は、7、8月において1% d⁻¹から2% d⁻¹程度で推移し、9月から徐々に大きくなり、10、11月において4% d⁻¹程度のピークを示す。一方、脱落率は、ややばらつきが大きいものの、7、8月においては3% d⁻¹から4% d⁻¹程度で推移し、11月以降は概ね1% d⁻¹程度で推移している。なお、衰退期から繁茂期へ移行する10月において生長率と脱落率は交差している。

以上の結果より、衰退期においては、脱落率を大きくする事でアマモ現存量を小さくして草体の維持コストを抑制し、繁茂期においては生長率を大きくすると同時に、現存量を維持(もしくは葉面積を維持)するために脱落率を低く抑えている事が明らかとなった。すなわち、アマモは、生長率もしくは脱落率の片方を調整するのではなく両方を調整する戦略を採っている。

5. 結論

アマモ場を想定したメソコスム実験を行い、アマモの生長に関する基礎的なデータを取得する事で、以下の結論が得られた。

- ①アマモは、新しい葉を次々と形成する順次開葉型の植物である事が明らかとなった。
- ②夏季においては、水温が高くなる事から葉身の維持コストがかかるため、葉寿命を短くする。一方、冬季においては水温が低くなる事から葉身の維持コストがかからないため葉寿命を長くなり、かつ、現存する葉を積極的に伸長させる事で葉面積を広くする。アマモは、効率的に純生産を確保するための生活史戦略を採る事が示唆された。
- ③アマモにおける生長率および脱落率の季節変化を明らかにした。

6. あとがき

アマモのみならず海草に関する研究は数多く行われ、それぞれの現地の環境条件における海草の生育データも蓄積されている。しかしながら、実海域においては環境因子が多様であることから、現地調査から得られた知見のみからアマモ生長に影響を及ぼす因子を抽出する事は困難であった。この点、本報ではメソコスム実験手法を用いた事で、波・流れなどの物理条件の制御が可能となり、光、水温あるいは季節がアマモ生長に及ぼす影響を詳細に検討できた。

本研究で得られた知見やパラメータは、アマモ場の発達過程の理解を助け、今後のアマモ場造成において参考となる。また、生長率と脱落率が定量的に評価された事から内湾複合物質循環モデルへの応用が期待される。

(2006年6月16日受付)

謝辞

本研究の遂行にあたり、メソコスム実験開始当初から(独)水産総合研究センターの寺脇利信氏ならびに(株)東京久栄の森田健二氏から貴重なご意見を頂いた。(株)三井金属鉱業の阿部尚人氏(元東京工業大学大学院)との意見交換においても貴重なご意見を頂いた。メソコスム実験水槽における調査および研究のまとめにあたっては、沿岸環境領域の諸氏にご尽力を頂いた。特に、桑江朝比呂氏、井上徹教氏およびEtienne Jean Faye氏からご助言を頂いた。また、木村りょう氏、吉川正美氏には分析や実験補助においてご協力頂いた。ここに記して、感謝の意を表す。

参考文献

- 青山裕晃・今尾和正・鈴木輝明(1996):干潟域の水質浄化機能, -一色干潟を例にして-, 海洋, Vol.28, No.2, pp.178-188.
- 阿部尚人(2006):沿岸域重金属汚染の改善に対するアマモの有効性評価, 東京工業大学大学院修士論文, 76p.
- 阿部真比古(2005):アマモ群落の構造と環境特性に関する研究, 三重大学大学院博士論文, 101p.
- 今村正裕・本多正樹・松梨史郎・川崎保夫(2004):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, 22p.
- 今村正裕・本多正樹・松梨史郎・川崎保夫(2006):アマモ場生態系モデルの開発とその適用, 土木学会論文集G, Vol.62, No.2, pp.229-245.
- 川端豊喜・茅田弘荘・乾政秀, 平山和次(1993):柳井湾における春期から夏期のアマモ *Zostera marina* の生長

- 様式, 日本水産学会誌, Vol.59, No.3, pp.445-453.
- 菊沢喜八郎(2005):葉の寿命の生態学 - 個葉から生態系へ -, 共立出版, 212p.
- 桑江朝比呂(2005):造成された干潟生態系の発達過程と自律安定性, 土木学会論文集, No.790/VII-35, pp.25-34.
- 西條八束・坂本充(1993):メソコスム湖沼生態系の解析, 名古屋大学出版会, 346p.
- 相馬 明郎・桑江 朝比呂・左山 幹雄(2003):生態系ネットワークと底生系鉛直微細構造に着目した新しい内湾複合生態系酸素循環モデル開発の試み—貧酸素化メカニズム解明に向けて, その方法と手順—, 海洋理学会平成15年度秋季大会講演論文集, pp.83-86.
- 玉置仁・斎賀守勝・吉田吾郎・村瀬昇・寺脇利信・新井章吾(2004):アマモ, スゲアマモ場の種間競合がウミヒルモ入植の光条件に及ぼす影響, 水産工学, Vol.40, No.3, pp.191-194.
- 寺脇利信・吉村拓・井関和夫(2004):魚の食害対策について, 「漁港」, 46巻, 第4号, pp.16-20.
- 電力中央研究所(1984):電源立地点の藻場造成技術の開発第1報アマモの移植適期について, 電力中央研究所報告U484011, 23p.
- 中村由行・細川真也・神尾光一郎(2005a):メソコスム水槽を用いた光環境がアマモの生長に及ぼす影響に関する研究, 海岸工学論文集, 第52巻, pp.1006-1010.
- 中村由行・細川真也・三好英一・桑江朝比呂・小沼晋・井上徹教・神尾光一郎(2005b):メソコスム水槽を用いたアマモの生育限界光量に関する検討, 港湾空港技術研究所資料, No.1108, 23p.
- 本多正樹・今村正裕・松梨史郎・川崎保夫(2004):アマモ現存量・生産力推定法の開発と油壺湾アマモ場への適用, 電力中央研究所報告U03062, 11p.
- Aioi, K.(1980): Seasonal change in the standing crop of eelgrass (*Zostera marina* L.) in Odawa bay, central Japan, Aquatic Botany, Vol.8, pp.343-354.
- Aioi, K., Mukai, H., Koike, Ohtsu, M. and Hattori, A.(1981): Growth and organic production of eelgrass (*Zostera marina* L.) in temperate waters of the Pacific coast of Japan. II. Growth analysis in winter, Aquatic Botany, Vol.10, pp.175-182.
- Gaeckle, J. L., F. T. Short, S. E. Ibarra-Obando and A. E. Meling-Lopez(2006): Sheath length as a monitoring tool for calculating leaf growth in eelgrass (*Zostera marina* L.), Aquatic Botany, Vol.84, pp.226-232.
- Hauxwell, J, J. Cebrian, I. Valiela(2003): Eelgrass *Zostera marina*

- loss in temperate estuaries: relationship to land-derived nitrogen loads and effect of light limitation imposed by algae, *Mar Ecol Prog Ser*, Vol.247, pp.59-73.
- Ibarra-Oband S. E., S. F. Boudouresque(1994): An improvement of the Zieman leaf marking technique for *Zostera marina* growth and production assessment, *Aquatic Botany*, Vol.47, pp.293-302.
- Ibarra-Oband S. E., R. H. Tamayo(1987): Blade production of *Zostera marina* L. during the summer-autumn period on the Pacific coast of Mexico, *Aquatic Botany*, Vol.28, pp.301-315.
- Jacobs, R.P.W.M.(1979): Distribution and aspects of the production and biomass of eelgrass, *Zostera marina* L., at Roscoff, France, *Aquatic Botany*, Vol. 7, pp.151-172.
- Kaldy, J. E.(2006): Carbon, nitrogen, phosphorus and heavy metal budgets: How large is the eelgrass (*Zostera marina* L.) sink in a temperate estuary?, *Marine Pollution Bulletin*, Vol.52, pp.332-356.
- Kentula, M. E., C.D. McIntire(1986): The autecology and production dynamics of eelgrass (*Zostera marina* L.) in Netarts Bay, Oregon, *Estuaries*, Vol. 9, No. 3, pp.188-199.
- King, D. A.(1994): Influence of light level on the growth and morphology of splings in a Panamenian forest, *American Journal of Botany*, Vol. 81(8), pp.948-957.
- Kuwae,T.(2002): Factors Affection Nutrient Cycling in intertidal sandflats, Report of the Port and Airport Research Institute, Vol.41, No.1, 134p.
- Meling-Lopez, A. E., S. E. Ibarra-Oband(1997): The use of previous growth as a morphological index to assess blade production in *Zostera marina*, *Aquatic Botany*, Vol.59, pp.117-125.
- Mukai, H., Aioi, K., Koike, I., Iizumi, H., Ohtsu, M. and Hattori, A.(1979): Growth and organic production of eelgrass (*Zostera marina* L.) in temperate waters of the Pacific coast of Japan. I. Growth analysis in spring-summer, *Aquatic Botany*, Vol.7, pp.47-56.
- Olesen, B., Sand-Jensen, K.(1994): Demography of shallow eelgrass (*Zostera marina*) populations - shoot dynamics and biomass development, *Journal of Ecology*, Vol.82, pp.379-390.
- Sand-Jensen, K.(1975): Biomass, net production and growth dynamics in an eelgrass (*Zostera marina* L.) population in Vellerup Vig, Denmark, *Ophelia*, Vol.14, pp.185-201.
- Short, F.T.(1987): Effects of sediment nutrients on seagrasses: Literature review and mesocosm experiment, *Aquatic Botany*, Vol.27, pp.41-57.
- Sohma, A., Sekiguchi, Y., Nakata, K.(2004): Modeling and evaluating the ecosystem of sea-grass beds, shallow waters with out sea-grass, and an oxygen-depleted offshore area, *Marine Systems*, Vol.45, pp.105-142.
- Zieman, J.C.(1974): Methods for the study of the growth and production of turtle grass, *Thalassia testudinum* K., *Aquaculture*, Vol.4, pp.139-143.

港湾空港技術研究所報告 第45巻第3号

2006.9

編集兼発行人 独立行政法人港湾空港技術研究所

発行所 独立行政法人港湾空港技術研究所
横須賀市長瀬3丁目1番1号
TEL. 046(844)5040 URL. <http://www.pari.go.jp/>

印刷所 昭和情報プロセス株式会社

Copyright © (2006) by PARI

All rights reserved. No part of this book must be reproduced by any means without the written permission of the President of PARI.

この資料は、港湾空港技術研究所理事長の承認を得て刊行したものである。したがって、本報告書の全部または一部の転載、複写は港湾空港技術研究所理事長の文書による承認を得ずしてこれを行ってはならない。

CONTENTS

Reliability Design of Composite Breakwaters based on Sliding Distance Kenichiro SHIMOSAKO, Nanako OSAKI, Fumitake NAKANO	3
Estimations of Specific Growth Rate and Specific Defluxion Rate in the Leaf Blade of Eelgrass, <i>Zostera marina</i> L. Shinya HOSOKAWA, Eiichi MIYOSHI, Masayuki UCHIMURA, Yoshiyuki NAKAMURA	25