

カジメ群落の生産力モデル—光と温度の関数として—

本多正樹

(財) 電力中央研究所 (270-11 我孫子市我孫子 1646)

Masaki Honda 1996. Development of a mathematical model of production in *Ecklonia cava* Kjellman community -The relationship of light and temperature to algal production. Jpn. J. Phycol. (Sôrui) 44:149-158.

A mathematical model of algal production was developed as a function of light intensity and water temperature. It consists of a photosynthetic rate sub model, a respiratory rate sub model, leaf loss, recruitment and mortality rate. The photosynthetic rate sub model and the respiratory rate sub model were very important units in the production model. In *Ecklonia cava*, experimental value of photosynthetic rate agreed with a three-parameter photosynthesis-light response model from 0 to 333mmol·m⁻²·s⁻¹. Experimental value of thermal effect for the photosynthetic and respiratory rates agreed with the theoretical results from 7 to 28°C. Production in vegetation period (from October 1988 to June 1989) calculated by this model agreed well with observed data for *Ecklonia cava* community at field observation site in west side of Miura Peninsula. Production dynamics of kelp forest (*Ecklonia cava* community) was analyzed by this model. The optimum temperature was found depressed when the leaf mass and/or the extinction coefficient was increased.

Key Index Word: Ecklonia cava - light - mathematical model - production - temperature

Masaki Honda: Environmental Science Department, Central Research Institute of Electric Power Industry, 1646, Abiko, Abiko City, Chiba, 270-11, Japan

緒言

海中林は、窒素やリンなどの栄養塩を吸収し水質浄化の役割を担うとともに、魚類の稚仔にとっての生育場、巻貝類など磯根資源の餌供給源としての役割を果たし、沿岸生態系に重要な地位を占める。水質浄化の機能は、同化による無機塩類の取り込み速度に、生育場、餌供給源の機能は海藻の現存量と同化速度に依存する。実際の海域では、生産は常に環境因子に影響されている。しかし環境因子と生産の関係が非線形であり、生産が複数因子の複合影響の結果として導かれ、そして生産動態が非定常状態にあるために、これを正しく把握することは困難である。このように複雑な生産動態を把握しようとするときモデルは有効な道具となる。生産の蓄積結果である現存量の季節変動から力学的振動に基づくモデルをつくることことができるが、そこから環境因子の変化に伴う生産動態の変化を予測することは困難と考えられる。モデリングのもう一つの方向は、生産に係わる生理特性から組み立てるものである。本稿では、後者の立場で開発したカジメ群落の

生産力モデルの構造と、実験・観測データとの比較による生産力モデルの検証について報告し、次いでカジメ *Ecklonia cava* Kjellman 群落の生産力に対する光と温度の複合影響について生産力モデルを用いた解析例を記した。

数学モデル

1. 生産力（現存量変化）モデル

時刻 t における現存量変化速度は (1) 式で表すことができる。これを光合成組織である葉部と非光合成組織とみなす基部の各現存量変化速度に細分化するとそれぞれ (4), (5) 式で表される (本多 1996b)。

$$\frac{\Delta S}{\Delta t} = P_{net(t)} - D_{l(t)} + \{A_{l(t)} - D_{l(t)}\} \dots \dots \dots (1)$$

$$P_{net(t)} = P_{gross(t)} - R_{l(t)} \dots \dots \dots (2)$$

$$S_{l(t)} = S_{l(t)} + S_{s(t)} \dots \dots \dots (3)$$

$$\frac{\Delta S_1}{\Delta t} = P_{net(t)} \cdot d_{l(t)} - D_{l(t)} + \{A_{l(t)} - D_{l(t)}\} \cdot h_{l(t)} \dots \dots (4)$$

$$\frac{\Delta S_2}{\Delta t} = P_{net(t)} \cdot (1 - d_{l(t)}) + \{A_{l(t)} - D_{l(t)}\} \cdot \{1 - h_{l(t)}\} \dots \dots (5)$$

ここで、 ΔS : 現存量変化 ($g \cdot m^{-2}$)、 Δt : 時間変化 (hr)、 $P_{net(t)}$: 時刻 t における群落の見かけの光合成速度 ($g \cdot m^{-2} \cdot hr^{-1}$)、 $D_{l(t)}$: 時刻 t における葉の脱落速度 ($g \cdot m^{-2} \cdot hr^{-1}$)、 $A_{l(t)}$: 時刻 t における藻体の加入速度 ($g \cdot m^{-2} \cdot hr^{-1}$)、 $D_{d(t)}$: 時刻 t における死亡速度 ($g \cdot m^{-2} \cdot hr^{-1}$)、 $P_{gross(t)}$: 時刻 t における群落の真の光合成速度 ($g \cdot m^{-2} \cdot hr^{-1}$)、 $R_{l(t)}$: 時刻 t における群落の呼吸速度 ($g \cdot m^{-2} \cdot hr^{-1}$)、 $S_{l(t)}$: 時刻 t における群落の現存量 ($g \cdot m^{-2}$)、 $S_{w(t)}$: 時刻 t における群落の葉部重量 ($g \cdot m^{-2}$)、 $S_{st(t)}$: 時刻 t における群落の茎部重量 ($g \cdot m^{-2}$)、 $d_{l(t)}$: 時刻 t において生産のうちで葉部の形成に配分される比率、 $h_{l(t)}$: 時刻 t において現存量に占める葉部重量の比率

2. 光合成サブモデル

Fig. 1 の Z スキームを、直接酸素放出に係わる Mn を含む酵素 (以下 Mn 酵素と記す) と Mn 酵素の酸化をもたらす部分を構成単位として、それぞれの構成単位の状態 (S_i , (PSII-PSI) i) と遷移確率 ($\alpha, \beta, \gamma, \delta, \epsilon, \zeta, \eta$) を Fig. 2 および Fig. 3 に示した。

この遷移確率に基づく光合成速度モデル (本多 1996a) を (6) 式に示した。

$$v = \frac{\beta}{t_{min}} Q_s \frac{\eta \epsilon}{4\beta(\delta \zeta + \delta \eta + \epsilon \eta + \gamma \zeta + \gamma \eta + \gamma \epsilon) + \eta \epsilon} \dots \dots (6)$$

ここで、 v : 光合成速度 ($molO_2 \cdot s^{-1}$)、 t_{min} : 光合成反応に必要な微小時間 (sec)、 Q_s : 光合成単位の数

遷移確率 γ と ϵ は反応中心の励起確率で、Cullen (1990) による励起確率が光量に対し指数分布で表現できるとの考えに基づくと、(7) 式で表される。ここで反応中心の多くが基底状態にあるような光量の場合、(7) 式は (8) 式で近似できる。

$$\begin{aligned} \gamma &= 1 - e^{-\Gamma I} \\ \epsilon &= 1 - e^{-\Lambda I} \end{aligned} \dots \dots (7)$$

$$\begin{aligned} \gamma &\approx \Gamma I \\ \epsilon &\approx \Lambda I \end{aligned} \dots \dots (8)$$

ここで、 Γ, Λ : 反応中心における光量子あたりの平均励起確率、 I : 光量子束密度 ($\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)

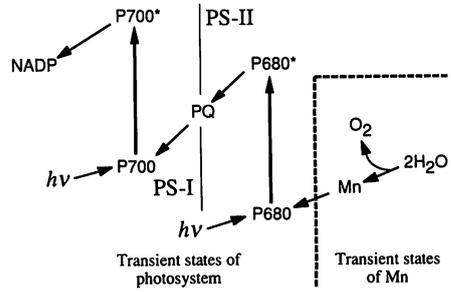


Fig. 1. Schematic view of the Z-scheme. The broken line indicates the division of photosystem on transition probability in this report.

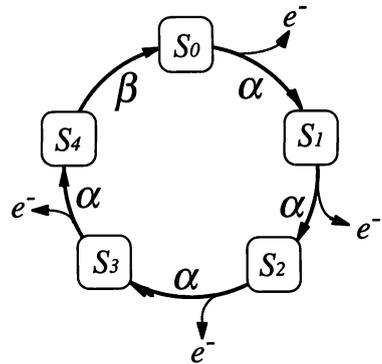


Fig. 2. The transient states (S_i) and transition probability (α, β) of Mn.

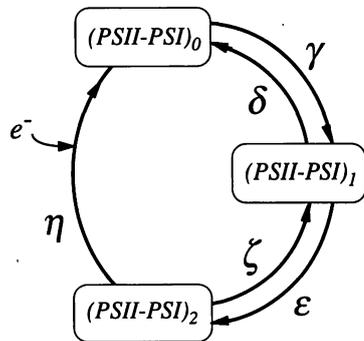


Fig. 3. The transient states ((PSII-PSI) i) and transition probability ($\gamma, \delta, \epsilon, \zeta, \eta$) of functional units consisting of photosystem I and photosystem II. (PSII-PSI) 0 , photosystem I and photosystem II are ground states; (PSII-PSI) 1 , photosystem I or photosystem II is excited state; (PSII-PSI) 2 , photosystem I and photosystem II are excited states.

(6) 式に (8) 式を代入することにより, (9) 式の光-光合成速度モデルを展開できる。

$$v \approx \frac{\beta}{t_{\min}} Q_s \frac{\eta \Gamma \Lambda^2}{4\beta\delta(\zeta + \eta) + 4\beta(\eta\Lambda + \zeta\Gamma + \eta\Gamma)\Lambda + (4\beta + \eta)\Gamma\Lambda^2} \quad \dots \dots \dots (9)$$

ここで,

$$\Phi = \frac{\beta Q_s \eta}{t_{\min} (4\beta + \eta)} \quad \dots \dots \dots (10)$$

$$\Psi = \frac{4\beta\delta(\zeta + \eta)}{(4\beta + \eta)\Gamma\Lambda} \quad \dots \dots \dots (11)$$

$$\Omega = \frac{4\beta\{\eta\Lambda + (\zeta + \eta)\Gamma\}}{(4\beta + \eta)\Gamma\Lambda} \quad \dots \dots \dots (12)$$

とおけば, (9) 式は (13) 式に整理される。

$$v \approx \frac{\Phi I^2}{\Psi + \Omega I + I^2} \quad \dots \dots \dots (13)$$

遷移確率のうちで温度に影響を受けると考えられるのは β と η であるが, 光合成速度を律速する過程は還元型のプラストキノン (PQ) が酸化される過程にある (藤茂 1982)。従って実質的に温度の影響を受ける過程は遷移確率 η の構成要素と考えられる。温度上昇に伴う速度の増大についてエネルギー障壁を超えるために必要なエネルギーを持つ確率の増大を, 一方, 温度上昇に伴う速度の低下について, 熱による変性確率を想定した場合, η は (14) 式で表すことができる。

$$\eta = \frac{e^{-E_{Ap}/RT}}{1 + e^{(-\Delta H_p^\circ + T\Delta S_p^\circ)/RT}} \chi \quad \dots \dots \dots (14)$$

ここで, E_{Ap} : 活性化エネルギー ($J \cdot mol^{-1}$), R : 気体定数 ($J \cdot mol^{-1} \cdot K^{-1}$), T : 絶対温度 (K), ΔH_p° : 酸化還元酵素の変性に伴う標準エンタルピー変化 ($J \cdot mol^{-1}$), ΔS_p° : 酸化還元酵素の変性に伴う標準エントロピー変化 ($J \cdot mol^{-1} \cdot K^{-1}$), χ : η のうちで温度に依存しない成分

(14) 式を (10), (11), (12) 式に代入し, Φ , Ψ , Ω を温度の関数に置き換え, それぞれを Φ_T , Ψ_T , Ω_T とする。そして, $\beta \gg \eta$ と仮定し, (13) 式を展開すれば, 任意の光量と温度に対する光合成速度を計算できる ((15), (16), (17), (18) 式)。

$$v \approx \frac{\Phi_T I^2}{\Psi_T + \Omega_T I + I^2} \quad \dots \dots \dots (15)$$

$$\Phi_T \approx \frac{Q_s \frac{e^{-E_{Ap}/RT}}{(-\Delta H_p^\circ + T\Delta S_p^\circ)/RT} \chi}{1 + e^{(-\Delta H_p^\circ + T\Delta S_p^\circ)/RT}} \quad \dots \dots \dots (16)$$

$$\Psi_T \approx \frac{\delta \left\{ \zeta + \frac{e^{-E_{Ap}/RT}}{1 + e^{(-\Delta H_p^\circ + T\Delta S_p^\circ)/RT}} \chi \right\}}{\Gamma\Lambda} \quad \dots \dots \dots (17)$$

$$\Omega_T \approx \frac{\frac{e^{-E_{Ap}/RT}}{(-\Delta H_p^\circ + T\Delta S_p^\circ)/RT} \chi (\Lambda + \Gamma) + \zeta\Gamma}{\Gamma\Lambda} \quad \dots \dots \dots (18)$$

Monsi and Saeki (1953) の群落光合成理論を, (15) 式 (光・温度-光合成速度モデル) を用いて発展させた, 光と温度の複合影響を考慮できる群落光合成モデル (本多 1996b) を (19) 式に示した。なお (19) 式の展開には Mathematica (Wolfram Research 社) を用いた。

$$P_{gross} = \int_0^F \frac{\Phi_T (K I_0 e^{-CD-KF_2})^2}{\Psi_T + \Omega_T K I_0 e^{-CD-KF_2} + (K I_0 e^{-CD-KF_2})^2} dF_2 \quad \dots \dots \dots (19)$$

$$= \frac{\Phi_T \Omega_T}{K \sqrt{4\Psi_T - \Omega_T^2}} \left(-\tan^{-1} \frac{2K I_0 e^{-CD} + \Omega_T}{\sqrt{4\Psi_T - \Omega_T^2}} + \tan^{-1} \frac{2e^{-CD-FK} K I_0 + \Omega_T}{\sqrt{4\Psi_T - \Omega_T^2}} \right) + \frac{\Phi_T}{2K} \left[\ln \left(\frac{K^2 I_0^2}{e^{2CD}} + \Psi_T + \frac{K I_0 \Omega_T}{e^{CD}} \right) - \ln \left(\frac{K^2 I_0^2}{e^{2(CD+FK)}} + \Psi_T + e^{-CD-FK} K I_0 \Omega_T \right) \right] \quad \dots \dots \dots (20)$$

ここで, P_{gross} : 群落の総生産 ($gC \cdot m^{-2} \cdot hr^{-1}$), F : 群落の葉面積指数 ($m^2 \cdot m^{-2}$), I_0 : 海面直下における光量 ($\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$), C : 海水の消散係数 (m^{-1}), D : 群落までの水深 (m), K : 吸光係数, F_2 : Fig. 4 に示した Z までの積算葉面積指数 ($m^2 \cdot m^{-2}$)

3. 呼吸サブモデル

群落の呼吸速度を, 組織の単位重量あたりの呼吸速度と組織重量の積として (21) 式で表した。葉部の呼吸速度が, アレニウス式と熱変性確率の様式で温度に依存すると想定すると, 葉部単位重量あたりの呼吸

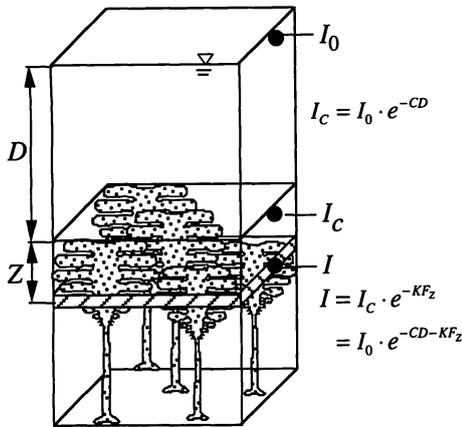


Fig. 4. Schematic view of light intensity in *Ecklonia cava* community.

速度は (22) 式で表せる。

$$R_{(t)} = r_{T'} \cdot S_{(t)} + r_s \cdot S_{s(t)} \quad \dots \dots \dots (21)$$

$$r_{T'} = r_{T20} \cdot \frac{e^{-E_a/RT}}{e^{-E_a/R(273.15+20)}} \cdot \frac{1}{1 + e^{(-\Delta H_s^0 + T\Delta S_s^0)/RT}} \quad \dots \dots \dots (22)$$

ここで、 $R_{(t)}$: 時刻 t における群落の呼吸速度 ($\text{gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{hr}^{-1}$)、 $r_{T'}$: 任意の温度 T における葉部単位重量あたりの呼吸速度 ($\text{gC} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{hr}^{-1}$)、 $S_{(t)}$: 時刻 t における群落の葉部重量 ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$)、 r_s : 茎部単位重量あたりの呼吸速度 ($\text{gC} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{hr}^{-1}$)、 $S_{s(t)}$: 時刻 t における群落の茎部重量 ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$)、 r_{20} : 温度 20°C における葉部単位重量あたりの呼吸速度 ($\text{gC} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{hr}^{-1}$)、 E_a : 葉部の呼吸に係わる活性化エネルギー ($\text{J} \cdot \text{mol}^{-1}$)、 ΔH_s^0 : 葉部の呼吸に係わる標準エンタルピー変化 ($\text{J} \cdot \text{mol}^{-1}$)、 ΔS_s^0 : 葉部の呼吸に係わる標準エントロピー変化 ($\text{J} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{K}^{-1}$)

4. 葉部の脱落速度

葉部の脱落速度については、生産力のうちで葉部に配分される重量に側葉の新生数と脱落数の比を乗じたものとした (23) 式。

$$D_{(t)} = P_{net(t)} \cdot d_{(t)} \cdot \frac{N_{d(t)}}{N_{n(t)}} \quad \dots \dots \dots (23)$$

ここで、 $N_{d(t)}$: 側葉脱落数 (側葉枚数 $\cdot \text{month}^{-1}$)、

$N_{n(t)}$: 側葉新生数 (側葉枚数 $\cdot \text{month}^{-1}$)

5. 個体の加入速度と死亡速度

個体の加入と死亡速度については現地調査地点での観察値を用いた。

モデルの検証

1. 光合成速度モデルの検証

展開した光合成速度モデルを検証するために、実測値との比較によるモデルの適合性を確認した。

1-1. 光-光合成速度関係

1991年11月から1992年1月に、神奈川県横須賀市久留和地先海域の水深約10mの地点で採集したカジメの幼体を、約5km離れた当所横須賀研究所藻場育成実験設備に持ち帰り、水温 20°C に設定した恒温水槽で培養した。これを1992年10月から、最高水温 23°C (8月下旬)、最低水温 14°C (2月下旬)の正弦曲線で水温を変化させ1年間培養した。その側葉から、コルクボーラーで直径14.4mmの葉片を切り出し、恒温室内にセットされた培養器(茄子型フラスコを加工したもの)に入れ、光源として蛍光灯(東芝FLR40W/MA)を用い、光量約 $110 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、明暗周期12:12時間、水温 20°C で3日ないし4日間維持した後実験に供した。実験水温は 20°C で、実験用海水は $0.45 \mu\text{m}$ のメンブランフィルターでろ過した後、加熱滅菌したものを用いた。光源には人工太陽照明灯 SOLAX XC-100A (セリック社製)を用い、光量の調節は寒冷紗により行った。光合成の測定は酸素電極法(溶存酸素計 Orbisphere Laboratories model 2714)を用いた。

実験により得られた光-光合成速度データとそれを基に(15)式モデルで回帰した光-光合成曲線の一例をFig.5に示した。(15)式モデルによる適合性の高い回帰ができ、本モデルが光-光合成速度モデルとして有用であることが示された。

カジメ側葉を用いて求められた 20°C における光-光合成速度モデルの係数は、

$$\Phi_{20} = 0.099 \text{mgO}_2 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{hr}^{-1}$$

$$\Psi_{20} = 234 \mu\text{mol}^2 \cdot \text{m}^{-4} \cdot \text{s}^{-2}$$

$$\Omega_{20} = 43.6 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$$

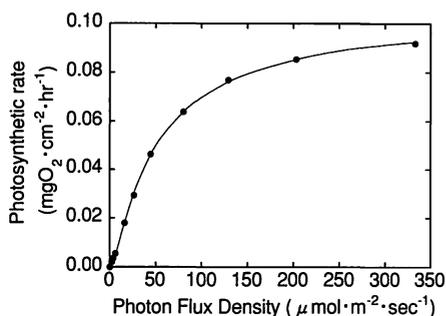
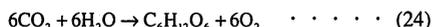


Fig. 5. Photosynthetic rate as function of photon flux density in pinna of *Ecklonia cava*. The curve was the non-linear regression curve to (13) equation.

と計算された。

なお放出酸素量と炭素固定量の関係((24)式)より、



放出酸素速度の単位で表される Φ_{20} は、炭素固定速度を単位とした場合、

$$\Phi_{20} = 0.037 \text{mgC} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{hr}^{-1}$$

と計算された。

1-2. 温度—光合成速度関係

1-1. 光—光合成速度関係に記した藻体の側葉から切り出した材料を用い、1993年10月から12月にかけて一回目の実験を行った。一回目の実験終了後約2カ月間をかけ、1日あたり0.1℃づつ降温し、先に設定した水温の年変動に戻した。その後、約9カ月間、先の正弦曲線で水温を変化させ培養し、1994年11月に、一回目の実験で不十分であった低温側と高温側のデータを補強するために、二回目の実験を行った。なお実験に供するまでの材料の維持方法および実験方法は水温条件を除き1-1. 光—光合成速度関係に記したものと同様であった。コルクボーラーで切り出された2枚の葉片は、1枚は水温約20℃に設定した培養器に入れ、残りの1枚は一回目の実験では約13, 16, 20, 24, 28℃に調温した培養器に、二回目の実験では約7, 13, 20, 24, 28, 30, 32℃に調温した培養器に入れた。維持時間は一回目の実験では3ないし4日間、二回目の実験では1日間とした。

光合成速度を律速する過程は還元型のプラストキノン (PQ) が酸化される過程にあり、Mn 酵素での反

応速度に比べ非常に遅いことから $\beta \gg \eta$ と仮定すると、(10) 式は (25) 式で近似できる。

$$\Phi \approx \frac{Q_s \eta}{4t_{\min}} \quad \dots \quad (25)$$

ここで (24) 式の右辺の $Q_s/4t_{\min}$ を左辺に移項し (26) 式を得る。

$$\eta \approx \Phi \frac{4t_{\min}}{Q_s} \quad \dots \quad (26)$$

ここで、温度 T1 と T2 におけるそれぞれの η の値 η_{T1} , η_{T2} の比をとれば、(27) 式の関係を得る。

$$\frac{\eta_{T1}}{\eta_{T2}} \approx \frac{\Phi_{T1}}{\Phi_{T2}} \quad \dots \quad (27)$$

異なる温度条件下での光—光合成速度関係から得られる Φ の比は、その温度条件下での η の比と等しいことが分かる。

Fig. 6 に一回目および二回目の実験により得られた、任意の温度 (T; °C) における η_T と 20℃での η_{20} の比を示した。実験水温 16℃以下の範囲において η_T は $e^{-E_{Ap}/RT}$ 関係と $E_{Ap} = 56.5 \text{KJ} \cdot \text{mol}^{-1}$ でよい適合を示した (Fig. 6の破線)。高温側の速度低下を規定すると想定した ΔH_p° と ΔS_p° をそれぞれ $\Delta H_p^\circ = 204 \text{KJ} \cdot \text{mol}^{-1}$, $\Delta S_p^\circ = 678 \text{J} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{K}^{-1}$ とした場合、Fig. 6の実線で示す形となり、28℃以下の範囲で温度影響をよく表現できた。

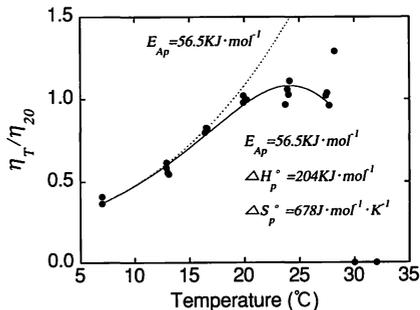


Fig. 6. η_T/η_{20} on pinnae of *Ecklonia cava*. , non-linear regression to the exponential function ; — , non-linear regression to (14) equation.

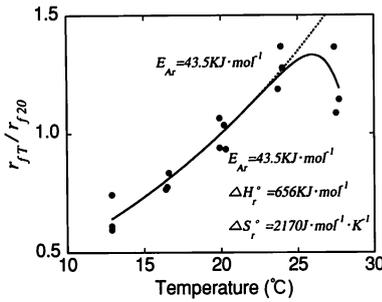


Fig. 7. r_T/r_{20} on pinnae of *Ecklonia cava*. , non-linear regression to the exponential function ; — , non-linear regression to (22) equation.

2. 呼吸速度モデルの検証

1-2. 温度-光合成速度関係に記した材料および装置を用い、各温度での暗条件下での酸素消費速度を求めた。

Fig. 7 に任意の温度 ($T; ^\circ\text{C}$) における葉部呼吸速度 r_T と水温 20°C での r_{20} の比を示した。実験水温 24°C 以下の範囲で r_T は $e^{-E_A/RT}$ 関係と $E_A = 43.5\text{kJ}\cdot\text{mol}^{-1}$ でよい適合を示した (Fig. 7 の破線)。 28°C 付近で見られた呼吸速度の低下を、熱変性による現象と考え、(22) 式モデルで回帰した結果、 $\Delta H_r = 656\text{kJ}\cdot\text{mol}^{-1}$ と $\Delta S_r = 2170\text{J}\cdot\text{mol}^{-1}\cdot\text{K}^{-1}$ とした場合、Fig. 7 の実線で示す形となり、温度影響をよく表現できた。

水温 20°C 、暗条件下における単位生重量あたりの葉部呼吸速度は

$$r_{20} = (1.127 \pm 0.059) \cdot 10^{-1} \text{mgO}_2 \cdot \text{g}(\text{wet w.})^{-1} \cdot \text{hr}^{-1}$$

$$= (4.228 \pm 0.220) \cdot 10^{-2} \text{mgC} \cdot \text{g}(\text{wet w.})^{-1} \cdot \text{hr}^{-1}$$

と計算された。

3. 生産力モデルの検証

本多 (1993) が報告した神奈川県横須賀市久留和地先の尾ヶ島付近の観測地点 (水深 14m) において測定した生産力と生産力モデルによる計算結果を比較した。この観測地点の群落について、年間生産量の 90% 以上を生産した栄養成長期にあたる 1988 年 10 月から 1989 年 6 月まで、Fig. 8 の計算フロー図に示したように、1 時間毎に光合成速度と呼吸速度を計算 (Fig. 8 の内側のループ) し、個体の加入、流失および葉部の脱落が現地調査日に一度に起こる (Fig. 8 の外側のループ) ものとして 8 カ月間の生産力を計算した。

葉の光合成速度および呼吸速度以外の計算に必要な

他の係数および関数について以下に記した。

茎部の呼吸速度: 茎部の単位生重量あたりの呼吸速度 r_s の値は以下のとおりであった。

$$r_s = (1.29 \pm 0.349) \cdot 10^{-2} \text{mgO}_2 \cdot \text{g}(\text{wet w.})^{-1} \cdot \text{hr}^{-1}$$

$$= (4.83 \pm 1.31) \cdot 10^{-3} \text{mgC} \cdot \text{g}(\text{wet w.})^{-1} \cdot \text{hr}^{-1}$$

カジメ群落の吸光係数: カジメ群落の吸光係数 K を Table 1 に示した。

生産物の葉部と茎部への配分: 生産物の葉部と茎部への配分比率 $d_{(ij)}$: $1-d_{(ij)}$ を Table 2 に示した。

藻体重量あたりの炭素量: 同海域から採集したカジメについて分析した結果、藻体の生重量に対する炭素量の比率は葉部 4.5%、茎部 4.8% であった。

初期現存量: 水深 14m 地点のカジメ群落の現存量初期条件には、1988 年 10 月の茎部重量 $1063\text{g}(\text{wet w.}) \cdot \text{m}^2$ と葉部重量 $733\text{g}(\text{wet w.}) \cdot \text{m}^2$ を用いた。

葉部の脱落: 各月の側葉の新生数 ($N_{(nj)}$) に対する脱落数 ($N_{(di)}$) の比を Table 3 に示した。

藻体の流失と幼体の加入: 現地調査時点で生産に関与

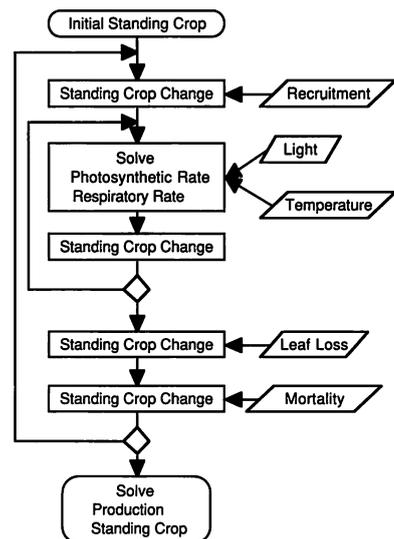


Fig. 8. Flow chart in calculation of production in *Ecklonia cava* community.

Table 1. Seasonal changes in mean value of the extinction coefficient (K) with 95% confidence limits of *Ecklonia cava* community.

Month	Max.	Mean	Min.
Oct.	0.66	0.55	0.43
Nov.	0.75	0.64	0.52
Dec.	0.64	0.53	0.42
Jan.	0.53	0.42	0.31
Feb.	0.42	0.31	0.21
Mar.	0.40	0.31	0.22
Apr.	0.37	0.30	0.24
May	0.35	0.30	0.25
June	0.37	0.28	0.20
July	0.38	0.26	0.14

Table 2. Seasonal changes in $d_{l(t)}$ and $1-d_{l(t)}$.

Month	$d_{l(t)}$	$1-d_{l(t)}$
Oct.	0.99	0.01
Nov.	1.00	0.00
Dec.	0.89	0.11
Jan.	0.86	0.14
Feb.	0.89	0.11
Mar.	0.89	0.11
Apr.	—	—
May	0.98	0.02

Table 3. Seasonal changes in $N_{d(t)} / N_{n(t)}$.

Month	$N_{d(t)} / N_{n(t)}$
Nov.	3.8 / 3.9
Dec.	4.7 / 3.7
Jan.	3.7 / 5.6
Feb.	1.9 / 4.9
Mar.	1.9 / 4.9
Apr.	—
May	1.9 / 4.9

Table 4. Seasonal changes in individual numbers of *Ecklonia cava* at the observation site.

Month	Fronds	Recruitment	Mortality
Oct.	9	—	—
Nov.	9	0	0
Dec.	9	0	0
Jan.	10	1	0
Feb.	9	0	1
Mar.	9	0	0
Apr.	11	2	0
May	11	0	0
June	11	0	0

Table 5. Timing of data assimilation and the stems mass or stems mass changes by recruitment.

Month	Stems Mass (g wet w.·m ⁻²)	Recruitment (g wet w.)
Oct.	1063	
Nov.		
Dec.		
Jan.		+6.5
Feb.	912	
Mar.		
Apr.		+6.9
May		

Table 6. Seasonal changes in the attenuation coefficient (C) at the observation site.

Month	C
Oct.	0.17
Nov.	0.18
Dec.	0.14
Jan.	0.15
Feb.	0.15
Mar.	0.19
Apr.	—
May	0.18

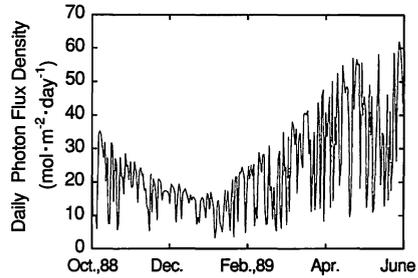


Fig. 9. Seasonal changes in the daily photon flux density at Yokosuka Research Laboratory.

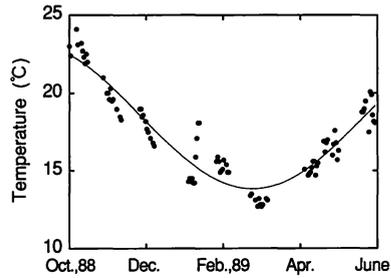


Fig. 10. Seasonal changes in the water temperature at the observation site.

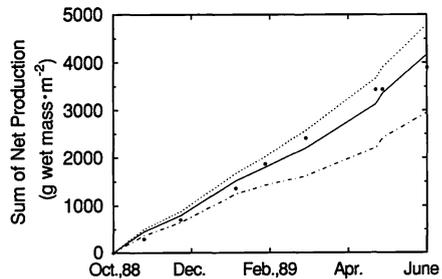


Fig. 11. Sum of calculated net production in *Ecklonia cava* community in the observation site (14m depth). ●, observed data; —, when maximum values of K 95% confident limits; —, when mean values of K 95% confident limits; - - -, when minimum values of K 95% confident limits.

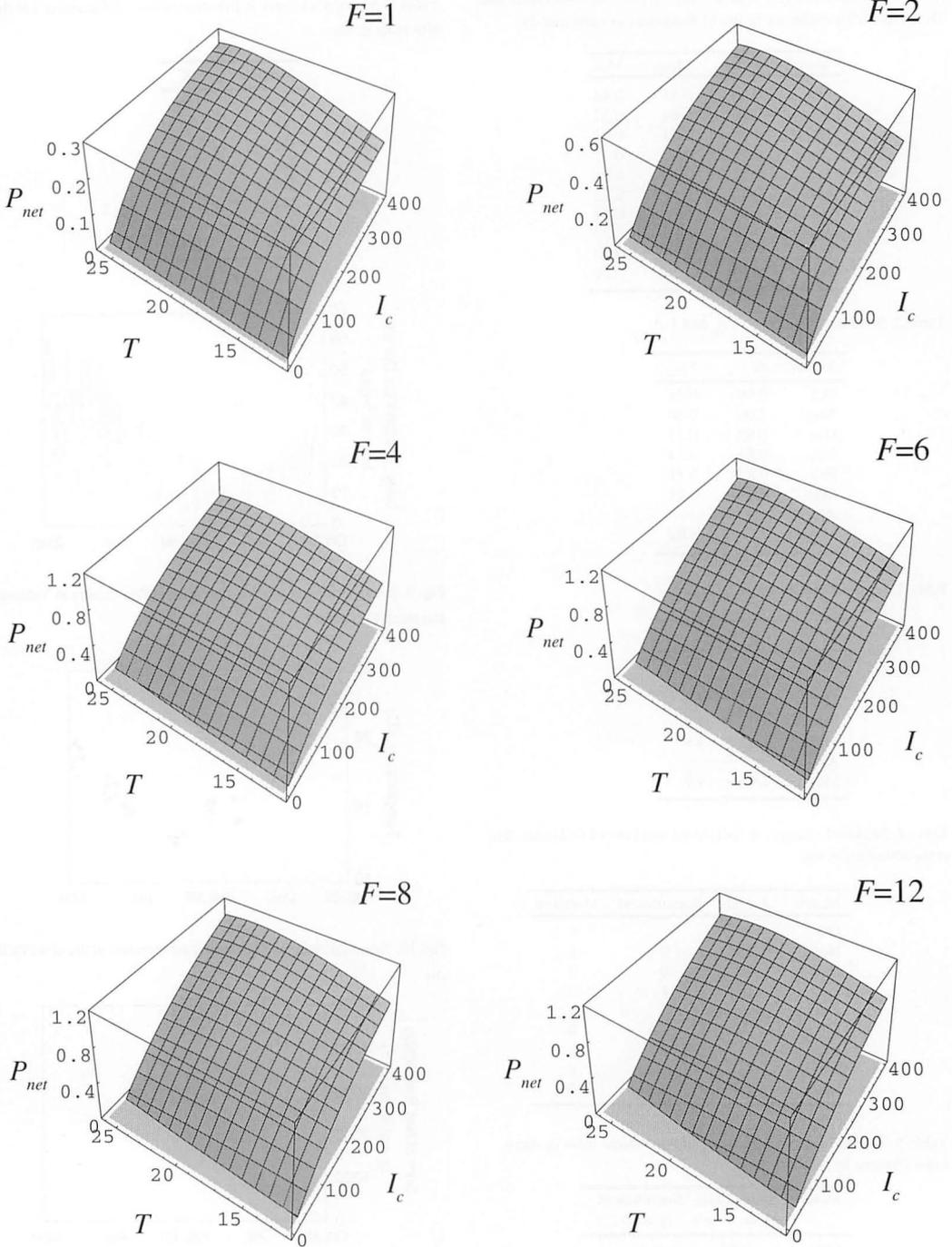


Fig. 12. Relationship of leaf area index (F : m² · m⁻²), photon flux density on community (I_c : μmol · m⁻² · sec⁻¹) and water temperature (T : °C) to production (P_{net} : gC · m⁻² · hr⁻¹) in *Ecklonia cava* community.

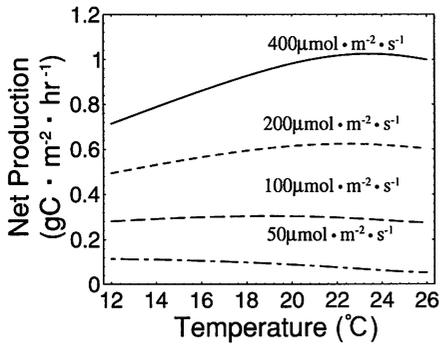


Fig. 13. Relationship of photon flux density on community (I_c : $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$) and water temperature (T : $^{\circ}\text{C}$) to production (P_{net} : $\text{gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{hr}^{-1}$) in *Ecklonia cava* community when leaf area index (F) was 6.

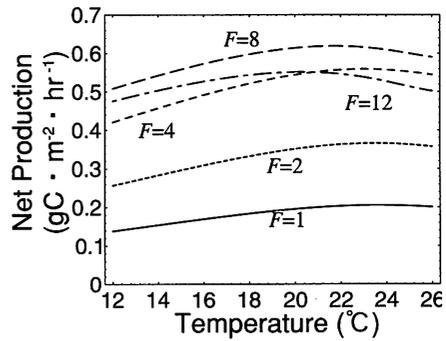


Fig. 14. Relationship of leaf area index (F : $\text{m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$) and water temperature (T : $^{\circ}\text{C}$) to production (P_{net} : $\text{gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{hr}^{-1}$) in *Ecklonia cava* community when photon flux density on community (I_c) was $200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$.

した個体数、加入個体数、流失個体数を Table 4 に示した。この加入や流失があった場合にデータ同化を行った。データ同化に用いた茎重量および加入個体の茎重量を Table 5 に示した。

海面に到達する光量：昼間の光強度は正弦曲線で変化するものとし、日積算光量から、各時刻の海面上に到達する光量を計算した (28) 式; Monteith (1973))。

$$Q = \int_0^{\pi} E_{(t_d)} dt = \frac{2NE_{m_d}}{\pi} \dots \dots \dots (28)$$

$$E_{(t_d)} = E_{m_d} \cdot \sin\left(\pi \cdot \frac{t_d}{N_d}\right) \dots \dots \dots$$

ここで、 Q ：日積算光量 ($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$)、 $E_{(t_d)}$ ：時刻 t_d における光量 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、 N_d ：日長 (sec)、 E_{m_d} ：日最大光量 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)

なお当所横須賀研究所藻場育成実験設備で測定した日積算光量子束密度の変化を Fig. 9 に示した。また海面での反射率には、0.066 (杉森 1985) を用いた。

海水の消散係数：尾ヶ島付近の観測地点において 1988 年 10 月から 1989 年 5 月まで各月に約 10 日間、1 日に 1 回、海面から海底まで水深 1m 刻みの光量と海面上での光量を測定し、水深と相対光量の関係から各日の消散係数を計算し、各月ごとにその調和平均値を求め、各月の代表値とした (Table 6)。

温度：1988 年 10 月から 1989 年 6 月にかけて、水深 14m 地点付近で各月 10 日間、日中に計った水温と正弦曲線で回帰した結果 (29) 式を得た (Fig. 10)。

$$T_{(\omega)} = 18.5 + 4.7 \sin 2\pi \left(\frac{\omega - 154}{365} \right) \dots \dots \dots (29)$$

ここで、 $T_{(\omega)}$ ：1 月 1 日から数えて ω 日目の観測地での水温 ($^{\circ}\text{C}$)

生産力モデルによる計算結果と本多 (1993) の現地観測値から求めた積算生産量を Fig. 11 に示した。なお計算結果には、吸光係数 K の平均値 95% 信頼限界に基づく幅を持たせた。計算結果は現地観測値とよく合っており、今回提案した生産力モデルが海中林の栄養成長期の生産力の計算に有効であると考えられた。

生産力モデルによるカジメ群落の光・温度一生産力関係の解析

カジメ群落の生産力に対する光と温度の複合的な影響について、生産力モデルを用いた解析例を以下に記した。

カジメ群落について、吸光係数 $K=0.4$ 、葉面積指数 $F=1, 2, 4, 6, 8, 12$ での、群落に到達する光量 I_c および温度 T と生産力の関係を Fig. 12 に示した。

Fig. 12 において葉面積指数を一定として ($F=6$)、群落に到達する光量を変化させた場合の温度と生産力の関係を Fig. 13 に示した。葉面積指数 $F=6$ において生産力が最大になる温度 (以下、最適温度) は、群落に到

達する光量 $I_c = 400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ では 23.4°C , $I_c = 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ では 22.4°C , $I_c = 100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ では 18.8°C と計算された。 $I_c = 50 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ では 12°C 以上の温度範囲では低温ほど生産力が高くなった。例えば、吸光係数 $K=0.4$, 葉面積指数 $F=6$ のカジメ群落では、 24°C での1時間当たりの生産力は 20°C の生産力に比べ、群落に到達する光量が $400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ の場合には約4%高く、 $100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ の場合には約6%低い。次に、Fig. 12において光量を一定として ($I_c = 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 葉面積指数を変化させた場合の温度と生産力の関係を Fig. 14 に示した。群落に到達する光量 $I_c = 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ における最適温度は、葉面積指数 $F=1$ では 23.6°C であるが、葉面積指数 $F=4$ では 23.0°C , 葉面積指数 $F=8$ では 21.7°C , 葉面積指数 $F=12$ では 20.3°C に低下する。例えば、吸光係数 $K=0.4$ のカジメ群落に $200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ の光が到達する場合、 24°C での1時間当たりの生産力は 20°C の生産力に比べ、葉面積指数 $F=1$ のカジメ群落では約5%高く、葉面積指数 $F=12$ のカジメ群落では約4%低い。

実際の海域では、太陽高度の経時変化や天候により、群落に到達する光量が日中において刻々変化するため、最適温度は一日のうちでも変動する。また海の濁りや群落が形成される水深の違いにより最適温度に相違が生じ、同一水深に形成される群落でも、その繁茂状況により最適温度が異なる。

生産動態は複数の環境因子による複合影響を受け

る非線形な現象であり、海の濁りの増大など、環境因子の変化により、その動態がどのように変わるかを定量的に把握することは難しい。このように複雑な現象の研究には数学モデルは有効な道具である。

引用文献

- Cullen J. J. 1990. On models of growth and photosynthesis in phytoplankton. *Deep-Sea Research* 37 (4): 667-683.
- 藤茂宏 1982. UP BIOLOGY 光合成. 東京大学出版会, 東京.
- 本多正樹 1993. 刈り取りを必要としない海中林の生産量測定法の開発. 電力中央研究所報告・研究報告: U92040.
- 本多正樹 1996a. 遷移確率に基づく光合成速度モデルの開発—光・温度-光合成速度モデルの誘導と藻類を用いた検証—. 電力中央研究所報告・研究報告: U95021.
- 本多正樹 1996b. 海中林(カジメ群落)の生産速度モデルの開発—光・温度因子と生産速度の関係—. 電力中央研究所報告・研究報告: U95058.
- Monsi M. and T.Saeki 1953. Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Jap. J. Bot.* 14 : 22-52.
- Monteith, J. L. 1973. *Principles of Environmental Physics*. Edward Arnold, London.
- 杉森康宏 1985. 海中の放射伝達. p80-128. 杉森康宏・坂本亘(編) 海洋環境光学, 東海大学出版会, 東京.