ナガコンブの光合成及び生産力と関連した水中の光環境について

坂西芳彦¹·鈴木健吾²·宇田川徽¹·飯泉仁¹·山本正昭¹

 '独立行政法人水産総合研究センター北海道区水産研究所(085-0802 釧路市桂恋116)
*科学技術振興事業団(332-0012 川口市本町4-1-8) 現所属:(財)環境科学技術研究所 (039-3212 青森県上北郡六ヶ所村大字尾馼字家ノ前1-7)

Yoshihiko Sakanishi, Kengo Suzuki, Toru Udagawa, Hitoshi Iizumi and Masaaki Yamamoto: Underwater light climate in relation to photosynthesis and productivity of *Laminaria longissima*. Jpn. J. Phycol. (Sôrui) 49:117-123.

In order to gain a better understanding of eco-physiological characteristics of laminarian plants living in the subtidal zone, we investigated underwater light climate along the Kushiro coast of Hokkaido. Incident PAR was calculated from following three elements, PAR on land, attenuation coefficient and depth. PAR on land was continuously measured in 10 minute interval. The attenuation coefficient was obtained by the regression analysis of the relationships between depth and incident PAR measured in every 3 days. Depth was corrected for the effect of tidal change by using the program for calculation of the sea level. At the depth of 1, 2 and 3m (below Datum Level), estimated daily PAR showed the maximal value of 16.9, 10.9 and 7.1 mol \cdot m⁻² \cdot d⁻¹ each in May, and declined to reach the minimal value of 1.8, 0.6 and 0.2 mol \cdot m⁻² \cdot d⁻¹ each in November. Incident PAR showed the similar seasonal change in PAR on land. On the basis of the radiation data obtained, photosynthetic characteristics and productivity of *Laminaria longissima* under in situ light condition were discussed.

Key index words : attenuation coefficient, Lambert-Beer's law, Laminaria longissima, PAR, photosynthesis, underwater light climate

¹ Hokkaido National Fisheries Research Institute, Fisheries Research Agency, 116 Katsurakoi, Kushiro-shi, Hokkaido, 085-0802 Japan

² Japan Science and Technology Corporation, 4-1-8 Honcho, Kawaguchi-shi, Saitama, 332-0012 Japan. Present address: Institute for Environmental Sciences, Rokkasyo-mura, Kamikita-gun, Aomori, 039-3212 Japan

海藻群落の成立を制限する要因として,光,温 度,栄養塩,水の流れ,底質などの物理化学的要 因と,植食動物によるグレージングやアレロパシ ーを含む種間競争などの生物的要因が考えられる が,なかでも光は漸深帯の海藻の生育を制限する 最も重要な要因である。

コンブ目藻類では,群落内光環境と光合成特 性の解析結果から,補償光量と垂直分布との対応 関係が理論的に説明されている(Maegawa et al. 1987, 1988, 倉島 1996, 倉島ら 1996, 坂西ら 2001)。また,従来,飽和光条件での測定結果か ら求めたコンブ目藻類の光合成最適温度は,生育 温度に比べてかなり高くなることが報告されてき たが,倉島(1996),倉島ら(1996)により,現 場と同様な弱光下での光合成最適温度は生育温度 にほぼ等しいことが明らかとなった。

これらの研究は,水中光環境の解析が,漸深帯

の海藻の垂直分布や,群落形成の要因の解明に必 須であるとともに,水温と関連した生態現象を理 解する上でも重要な手段であることを示唆してい る。しかしながら,海藻群落の立地である沿岸浅 海域においては,長期わたり高い頻度で測定され た水中の光強度に関するデータが極めて少ないの が現状である(Lüning & Dring 1979)。そこで,本 研究では,野外調査によって,釧路市の沿岸浅海 域における水中光量子量の周年変動を明らかにす るとともに,得られた水中光量子量に関するデー タを用い,ナガコンブ Laminaria longissima Miyabe の生理生態学的特性についての考察を行なった。

地上の光強度は、1998年5月1日から1999年 4月30日までの間、北海道釧路市桂恋(北緯42° 57'、東経144°27')(Fig.1)の北海道区水産研究所 の屋上に設置したメモリー式の光量子計(LI-COR LI-1000/LI-190S)を用いて、10分間隔で連 続測定した。蓄積されたデータは、一定期間ごと にパーソナルコンピューターで読みとった。

海水の吸光係数は,実測した水中の光強度と 深度との関係から以下のようにして求めた。北海 道区水産研究所から約0.6km離れた桂恋漁砦突堤 先端部付近の海域(水深約4m)(Fig.1)で,水深 0.5,1.0,1.5,2.0,2.5,3.0mにおける光強度を 地上と同時に測定した(Fig.2)。光強度はそれぞ れ地上用および水中用の光量子センサー(LI-COR LI-190S/LI-192S)を組み合わせた光量子計 (LI-COR LI-189)を用いて3回ずつ測定した。水 中の光強度と水深の関係は次の式で表される (Lambert-Beer の公式)。

 $I_{\rm D} = I_0 \exp(-k{\rm D})\cdot \cdot \cdot \cdot (1)$

 I_D は水深 D (m) における水中の光強度, I_0 は 水面直下の光強度(海面で反射される分は除く), kは海水の吸光係数を示す。海面における光の反 射率(1日平均)は北緯40°付近の中緯度海域で は4~11%と報告されているので(Campbell & Aarup 1989),平均値をとって7.5%とした。地上 の光強度を I_L とすると,水面直下の光強度 I_0 は (1-0.075) I_L なので,(1)は(2)ように書き換えるこ とができる。

 $I_{\rm D} / I_{\rm I} = 0.93 \cdot \exp(-kD) \cdot \cdot \cdot \cdot (2)$

実測した各水深における相対光強度(I_D/I_L) (水深毎に3度繰り返し測定した平均値)と水深 (D)との関係はコンピューターソフトウエア(日 本ポラロイド DeltaGraph Pro3)を用いて,(2)に曲 線近似し, kの値を求めた。測定は1998年5月6 日から1999年4月30日までの1年にわたり,概 ね2日おきに,117回行った。測定時刻は,太陽 の南中時に近い11:30~13:00であった。また,桂 恋漁港周辺の海水の吸光係数と,コンブ群落が形 成される天然の岩礁周辺のそれを比較するため に,ほぼ同時刻に,桂恋漁港突堤先端部と漁港か ら直線距離で約600m離れた岩礁(Fig.1)で水中 の光強度を測定し,海水の吸光係数を求めた。

対象とした水深帯では、潮汐による水深の変 化が水中の光強度の計算に及ぼす影響が大きいと 予想された。そこで、地上光データのサンプリン グ間隔に合わせて、山本(1971)の潮位推算プロ グラムで計算した10分間隔の潮位データで水深 を補正し、地上光、海水の吸光係数とともに(1)に 代入して、各水深帯における光強度の瞬間値を計 算した。このようにして求めた光強度の瞬間値を



Fig. 1 Map showing Katsurakoi fishing port (\bigcirc) and rocky shore (\bigcirc) , where underwater light measurements were performed.

積分して,1日あたりの積算光量を求めた。また, 水中の光強度の瞬間値をもとに,大山(1998),倉 島(印刷中)の方法により7月の群落内のナガコ ンブ藻体が捕集する光強度を計算し,その値とナ ガコンブの光合成-光曲線のモデル式(坂西 1998,坂西ら2001)を使い,弱光下での光合成-温度特性や種々の天候条件下での群落の純生産量 を推定した。

その結果, 桂恋漁砦突堤先端部付近の相対光 強度と水深の関係,およびその回帰分析から得ら れた海水の吸光係数(月平均値)の季節変化を, それぞれ Fig. 3 と Fig. 4 に示す。測定日ごとにプ ロットを近似させて得られた海水の吸光係数は



Fig. 2 Schematic illustration of underwater light measurement at the fishing port.



Fig. 3 Attenuation of light in the subtidal zone at Katsurakoi fishing port, Kushiro from May 1998 to April 1999. Underwater light measurements were performed 117 times for a year with 3 replications for each measurement. Each plot shows one measurement.

0.33~2.35の間で変動した。吸光係数の月平均値 は、5月から7月にかけてほぼ一定の値を示した 後、11月まで増加して極大となり、12月に減少 後、4月まで明瞭な傾向を示さずに変動した。極 小値は0.42 (5月)、極大値は1.03 (11月)であった。 海水の吸光係数は,熱帯海域の透明度の著 しく高い外洋水では0.1以下,時として純水のそ れに近い値を示す場合があるが,日本沿岸では概 ね0.10~0.30の範囲にあり,プランクトンや懸 濁物質が少ない澄んだ外海域では0.1程度,平均



Fig. 4 Seasonal change in monthly average of attenuation coefficient of seawater, obtained by the regression analysis of the relationships between depth and incident PAR in Fig. 3, at Katsurakoi fishing port, Kushiro from May 1998 to April 1999.

的な沿岸域では0.2程度,養殖が盛んに行なわれ ているような濁りが強い内湾の湾奥部,赤潮発生 時の海域では0.3程度である(有賀 1973,大山 1998)。これらの値に比べ,本研究で得られた吸 光係数はかなり高いものと言える。

1998年5月29日に得られた吸光係数(0.44)は, 同日のほぼ同時刻に,ナガコンプ群落が形成され る岩礁周辺(Fig. 1)で得られた吸光係数(0.41) に極めて近い値を示した(Fig. 5)。また,過去に Fig. 1の岩礁周辺で8月下旬に調べられた吸光係 数(0.5)(水産庁 1988)も,桂恋漁砦周辺で得ら



Fig. 5 Attenuation of light in the subtidal zone at Katsurakoi fishing port (open circle and solid line) and rocky shore (closed circle and dotted line) near the fishing port, Kushiro on May 29, 1998.

れた8月の吸光係数 (0.55) に近い値であった。し たがって, Fig.3 に示した桂恋漁砦周辺での光の 減衰は,ナガコンブ群落が形成される岩礁域の漸 深帯における光の減衰とほぼ同様なものであると 考えられる。

北海道区水産研究所の屋上で10分間隔で連続 測定した光量子束密度と海水の吸光係数をもとに 計算した地上および水中の積算光量子量の季節変 化をFig.6に示す。地上の光量子量(日別値)(Fig. 6A)は、5~6月に高く、11~1月が低かった。 5~6月の2 + 7周で、40 mol·m⁻²·d⁻¹を越えた 日数は27日に達し、年間の最大値(58.7 mol·m⁻²· d⁻¹)も、この時期に記録された。11~1月では、 最大値は23.4 mol·m⁻²·d⁻¹であったが、日毎の変 動は、5~6月に比べると小さかった。これは、11 ~1月の晴天率が、5~6月のそれに比べて高い ことを反映している(釧路地方気象台 1998、 1999)。

地上の光量子量(月平均値)は,6月に極大(35.6 mol・m⁻²・d⁻¹),12月に極小(13.3 mol・m⁻²・d⁻¹) を示し,水中の光量子量(月平均値)は,5月に 極大,11月に極小を示した(Fig.6B)。水深1,2, 3m(基本水準面からの水深)における5月と11 月の光量子量は,それぞれ,16.9,10.9,7.1 mol ・m⁻²・d⁻¹であり,1.8,0.6,0.2 mol・m⁻²・d⁻¹で あった。水中光量子量の季節変化のパターンは, 地上の光量子量のそれと概ね同じであったが,水 中における光量子量が極大と極小を示す時期は, 地上におけるそれらとは多少異なっていた。極大 と極小を示す時期が,地上と水中で異なるのは, 海水の吸光係数の季節変化が原因である(cf.Fig. 4)。

7月の水深2m (平均水面からの水深)の群落内 (葉面積指数LAI=8.34)でコンブ藻体が昼間の時 間に捕集する平均的な光量子東密度を求めたとこ ろ、27 μ mol·m⁻²·s⁻¹となった。7月の種々の温 度条件(0, 5, 10, 15, 20°C)におけるナガコン ブの数式化された光合成-光曲線(坂西 1998)か ら、27 μ mol·m⁻²·s⁻¹における種々の温度条件で の純光合成速度を求めた。その結果得られた群落 内の平均的な光条件下での光合成-温度曲線を Fig.7Aに示す。また、同じく7月の水深2mの群 落内でコンブ藻体が捕集する平均的な光量子東密 度の日周変動を求めた。その値を7月の種々の温 度条件(0, 5, 10, 15, 20°C)におけるナガコン



Fig. 6 Seasonal changes in PAR on land and incident PAR at the coast of Kushiro, Hokkaido from May 1998 to April 1999. (A) PAR on land. (B) Monthly averages of PAR on land (\bigcirc) and estimated PAR at the depth of 1m (\bigcirc), 2m (\blacktriangle) and 3m (\blacksquare) (below Datum Level). Datum Level is located at the level of 0.87m below mean sea level at Kushiro.



Fig. 7 Effects of temperature on net photosynthetic rates (A) and net production (B) in sporophytes of *Laminaria longissima* growing at 2m depth (below mean sea level) in July, estimated by using P-I curve equations (Sakanishi 1998) and radiation data. Arrows show the average of seawater temperature in July in the study site.

ブの数式化された光合成-光曲線(坂西 1998)に 代入し,得られた種々の温度条件における純光合 成速度の日周変動データを積分して単位葉面積あ たりの1日の純生産を求め,群落内の平均的な光 条件下での純生産量-温度曲線をFig.7Bに示す。

Fig. 7A に示した曲線から日中の平均的なナガ コンブの純光合成速度の最適温度は10℃付近に あるものと判断される。また,夜間の呼吸を計算 に入れた1日あたりの純生産も10℃付近で最大 になるものと判断される(Fig. 7B)。

一般に,光合成と温度との関係を調べる場合 には,温度以外の要因が律速要因にならないよう に飽和光を照射して光合成速度を測定している が,アラメ,カジメの群落で報告されているよう に,濃密な海藻群落の内部の光強度は極めて低 く,海藻の葉面にあたる光強度もかなり低い(前 川・喜田 1987)。そこで実際に群落内とほぼ同じ 光条件でアラメとカジメの純光合成速度を測定 し,光合成-温度曲線を求めると,光合成最適温 度は飽和光下での光合成最適温度よりもかなり低



くなり, 生育水温により近づくことが, 最近明らかにされた(倉島 1996, 倉島ら 1996)。

ナガコンブの純光合成速度の最適温度は,飽 和光条件下では生育水温(-1~16℃)よりも高い 20℃付近にあることが報告されている(坂西・飯 泉 1998)。しかし本研究により群落内光条件に近 い弱光下では,生育水温(7月の月平均水温は12 ℃)に比較的近い温度になることが明らかになっ た。また,1日の純生産が最大になる温度も,純 光合成速度と同様,生育水温とほぼ一致した。

晴天,曇天,雨天時の,水深2mにおけるナガ コンブ群落の藻体が捕集できる光量子束密度の日 周変動,および数式化されたナガコンブの光合成 一光曲線(坂西ら 2001)から求めた群落内の ナガコンブの純光合成速度の日周変動をFig.
8Aに、さらに純光合成速度の日周変動を積分して求めたナガコンブ群落の日純生産の推定 値をFig. 8Bに示す。

晴天時と曇天時では,南中時頃,光量子束 密度は急速に極大に達するが,純光合成速度 の増大はそれほど顕著ではないことがわかる。 これは,南中時に近い時間帯における群落内 光条件が,ナガコンブの光合成速度の飽和光, またはそれに近いレベルに達している事を示 している。

推定されたナガコンブ群落の推定日純生産

は, 天候によって大きく異なった。曇天日の純生 産は, 晴天日のそれの65%にとどまり, 雨天日の それは, 光合成による生産と呼吸による消費がつ り合い, ほぼ0となった。方法の違いを考慮する 必要はあるが,本研究で推定されたナガコンブ群 落の日生産量は,他のコンブ属で報告されている 値(有賀 1986)とほぼ同様であった。

宗谷地方のリシリコンブ Laminaria ochotensis Miyabe では、実入り期の全天日射量と製品中の 等級の高いコンブ (藻体長,藻体重量などを基準 に判断される)の割合との間に相関がみとめられ ているが (瀧谷 1998),今回の純生産の推定結果 (Fig. 8B) は、そのような現象を植物の物質生産 に関わる生理生態学的観点から裏付けるものと言 える。

今後, さらに群落構造を含む水中の光環境に 関する知見を集積することにより, リシリコンブ の場合と同様に産業上の問題も含めてナガコンブ の物質生産に及ぼす光条件の影響を明らかにする ことが可能になると考える。

本研究は,北海道区水産研究所の経常研究課題「亜寒帯藻場の環境と生物生産構造との関係把握」および農林水産省農林水産技術会議事務局の プロジェクト研究「森林,海洋等におけるCO₂収 支の評価の高度化」の一環として行われた。水中 光量子量の測定,資料の提供,データの整理を通 じて本研究に協力して下さった釧路地方気象台防 災業務課の皆様,北海道区水産研究所海区産業研 究室非常勤職員の大西かおり氏(現室蘭市在住) に感謝する。

引用文献

- 有賀祐勝 1973. 水界植物群落の物質生産 II 植物プランクトン. 共立出版, 東京.
- 有賀祐勝 1986. 水界生態系における藻類の役割. p.1-13. 秋山 優他(編) 藻類の生態.内田老鶴圃,東京.
- Campbell, J.W. and Aarup, T. 1989. Photosynthetically

available radiationat high latitudees. Limnol. Oceanogr. 34: 1490-1499.

- 倉島 彰 1996. 褐藻アラメ及びカジメの光合成と生育に 関する生理生態学的研究.東京水産大学博士学位論 文.
- 倉島 彰(印刷中):現場における光強度の測定.第7編 海藻・海草の調査.地球環境調査辞典 第3巻 沿 岸域編.フジテクノシステム,東京.
- 倉島 彰・横浜康継・有賀祐勝 1996. 褐藻アラメ・カ ジメの生理特性.藻類 44:87-94.
- 釧路地方気象台 1998, 1999. 地上気象観測日別值.
- Lüning, K. and Dring, M. J. 1979. Continuous underwater light measurementnear Helgoland (North Sea) and its significance for characteristic light limits in the sublittoral region. Helgoländer wiss. Meeresunters. 32 :403-424.
- 前川行幸・喜田和四郎 1987. アラメ及びカジメ群落の 生産構造に関する研究. 藻類 35: 34-40.
- Maegawa, M., Yokohama Y. and Aruga, Y. 1987. Critical light conditions for young *Ecklonia cava* and *Eisenia bicyclis* with reference to photosynthesis. Hydrobiologia 151/152 : 447-455.
- Maegawa, M., Yokohama Y. and Aruga, Y. 1988. Comparative studies on critial light condition for young *Ecklonia cava* and *Eisenia bicyclis* with reference to photosynthesis. Jpn. J. Phycol. 36: 166-174.
- 大山温美 1998. 三重県錦湾におけるカジメ群落の構造 と生産力. 三重大学生物資源学部修士学位論文.
- 坂西芳彦 1998. 寒海産および暖海産コンブ目の光合成 特性. 東京水産大学博士学位論文.
- 坂西芳彦・飯泉 仁 1998. 褐藻ナガコンブの光合成-温度特性について. 藻類 46: 105-110.
- 坂西芳彦・鈴木健吾・宇田川 徹・飯泉 仁・山本正昭 2001. 釧路市沿岸における夏季のナガコンブの日補 償深度.北海道区水産研究所研究報告 65:45-54.
- 水産庁 1988. 大規模增殖場造成事業調査総合報告書 昭 和 62 年度版.水産庁,東京.
- 瀧谷明朗 1998. リシリコンブの品質に関する要因. 北 水試だより 41: 5-8.
- 山本正昭 1971. 潮位推算. 農業土木試験場技報-F 6: 85-96.

(Received 10 March 2001, Accepted 10 June 2001)

