

論文の内容の要旨

氏名：福山 哲司

博士の専攻分野の名称：博士（生物資源科学）

論文題名：相模湾沿岸域におけるマイクロ植物プランクトン群集の季節変遷およびその栄養塩環境との関係

緒論

海洋植物プランクトンは、太陽光と海水中の CO_2 や無機化合物（栄養塩類：N、P、Si）を取り込んで有機物を光合成する独立栄養生物（一次生産者）である。植物プランクトン現存量（クロロフィル *a* 濃度、以下 Chl-*a* とする）とマイクロ植物プランクトン群集（ $>20 \mu\text{m}$ ）の季節変遷に関する研究は、国内外の主に温帯沿岸域で数多く行われてきた。その結果、Chl-*a* とマイクロ植物プランクトンの出現密度は、顕著な季節変遷を呈し、春季、夏季ならびに秋季にピーク（ブルーム）が現れ、優占するマイクロ植物プランクトンの種・サイズもまた顕著な季節変遷を呈することが知られている。しかし、栄養塩環境と関連した Chl-*a* サイズ組成およびマイクロ植物プランクトン群集の出現密度・優占種の変遷過程、特に低栄養塩類濃度によるマイクロ植物プランクトン（主要構成群は珪藻）の増殖制限、ならびにマイクロ植物プランクトン群集のバイオマスの変遷に関する知見は十分でなく、特に夏季ブルームについてはその発生機構が未だ解明されていない。

本研究は、相模湾沿岸域（江の島沖）で6年半にわたる現場観測により、(1) 物理・化学環境特性（水温、塩分、栄養塩類濃度）を把握すること、(2) マイクロ植物プランクトンの出現密度を明らかにすること、(3) 希釈培養実験によりマイクロ植物プランクトンの出現密度の変動と栄養塩環境との関係を明らかにすること、(4) マイクロ植物プランクトンのバイオマスを推定することを目的とした。

1. 相模湾沿岸域での物理・化学環境特性

ここでは、相模湾沿岸域（江の島沖）での物理・化学環境特性（水温、塩分、栄養塩類濃度）の季節変動を把握することを目的とした。

材料および方法: 2007年1月～2013年9月の期間、相模湾江の島沖約4.5 kmの沿岸域に設けた1定点（北緯 $35^{\circ}16.3'$ 、東経 $139^{\circ}29.77'$ 、平均水深55 m）で毎月2回（計163回）観測を行った。有光層深度は、海面光強度（100%）の1%となる深度とした。水温・塩分は、表層から海底まで1 m毎に測定した。海水試料は、水深0、5、10、20、30、40および50 m層から採取し、ガラス繊維濾紙（Whatman GF/F）で濾過後、吸光度法により栄養塩類（DIN: $\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^- + \text{NO}_2^- - \text{N}$ 、 $\text{PO}_4^{3-} - \text{P}$ 、 $\text{Si}(\text{OH})_4 - \text{Si}$ ）濃度を測定した。

結果および考察: 水温は $12.8 \sim 28.4^{\circ}\text{C}$ 、塩分は $27.1 \sim 34.7$ 範囲でそれぞれ変動した。秋～春季（11～5月）には鉛直混合が起り、水温・塩分は表層から底層までほぼ均一だった。夏～秋季（6～10月）には、水深20～30 m層付近に季節躍層が形成され、上層（表層～水深20 m層）で水温は高く、塩分は低かった。DIN濃度は $0.62 \sim 32.06 \mu\text{M}$ 、 $\text{PO}_4^{3-} - \text{P}$ 濃度は検出限界未満 $<0.02 \sim 1.51 \mu\text{M}$ 、 $\text{Si}(\text{OH})_4 - \text{Si}$ 濃度は $0.16 \sim 66.72 \mu\text{M}$ の範囲でそれぞれ変動した。栄養塩類濃度は、年間を通じて底層（水深30 m以深）で常に高濃度を維持したが、夏季（6～9月）の上層（表層～水深20 m層）で著しく低く枯渇状態だった。水温・塩分・栄養塩類濃度は、毎年ほぼ同様な季節変動パターンを呈した。

栄養塩類組成比（モル比）は、Si/N比が $0.01 \sim 5.3$ （平均1.3）、N/P比が $3.6 \sim 1,722$ （平均16.5）、Si/P比が $1.6 \sim 2,081$ （平均21.5）の範囲で変動した。N-P、Si-PおよびSi-Nの間にはそれぞれ有意な正の相関関係が認められた。得られた関係式より、栄養塩類組成比（勾配の比）は $\text{Si} : \text{N} : \text{P} = 12 : 8 : 1$ だった。

2. 相模湾沿岸域でのマイクロ植物プランクトン群集の出現密度の変動

ここでは、相模湾沿岸域でのサイズ画分した Chl-*a* 濃度とマイクロ植物プランクトン群集の出現密度を把握し、それらの変動と栄養塩環境との関係を明らかにすることを目的とした。

材料および方法: 1に記した通り、観測時に水深0～50 mの7層から海水試料を採取した。Chl-*a*濃度は、目合い $20 \mu\text{m}$ のネットを用いてサイズ画分し、Whatman GF/Fで濾過し、90%アセトンで抽出後に蛍光法で測定し

た。マイクロ植物プランクトンは、目合い20 μm のハンドネットを用いて海水試料を濃縮し、直ちにグルタルアルデヒドで固定・濃縮後、顕微鏡下で同定・計数した。

結果および考察: 全 Chl-*a* 濃度は 0.04~14.25 $\mu\text{g L}^{-1}$ の範囲で変動した。全 Chl-*a* 濃度は、11~1 月に水柱全体で低く ($<1 \mu\text{g L}^{-1}$)、2~5 月に全層あるいは上層で特段に高かった。夏季 (6~9 月) には、上層 (水深 0~10 m 層) で比較的高い全 Chl-*a* 濃度 ($>3 \mu\text{g L}^{-1}$) が維持された。全 Chl-*a* 濃度のうち、マイクロサイズ ($>20 \mu\text{m}$) が春季ブルーム発生時 (2~5 月) に大部分を占め、その他の時期 (冬季と夏~秋季) にはピコ・ナノサイズ ($<20 \mu\text{m}$) が大半を占めた。

本研究期間中に出現が確認されたマイクロ植物プランクトンは、珪藻 133 種、渦鞭毛藻 62 種、珪質鞭毛藻 5 種だった。全マイクロ植物プランクトンの出現密度は $2.9 \times 10^4 \sim 3.1 \times 10^6 \text{ cells L}^{-1}$ (平均 \pm 標準偏差: $5.4 \times 10^4 \pm 1.1 \times 10^5 \text{ cells L}^{-1}$) の範囲で変動し、そのうち珪藻が 8.6~100% (平均 91.0%)、渦鞭毛藻が 0~91.4% (平均 8.7%)、それ以外を珪質鞭毛藻が占めた。マイクロ植物プランクトン群集のうち、大型珪藻 *Eucampia zodiacus* や *Coscinodiscus* spp.などは春季ブルーム開始時に優占し、春季ブルームが終焉に近づくにつれて優占種が小型珪藻 *Chaetoceros* spp.や *Pseudo-nitzschia* spp.などに遷移した。これら小型珪藻は、その後の夏季ブルーム時にも優占した。渦鞭毛藻の出現密度は、春季珪藻ブルーム終焉後に増加し、春~夏季に高かった。この時期、渦鞭毛藻 *Ceratium fusus* や *C. furca* などが優占することが数回あった。

本海域での植物プランクトン (珪藻) の増殖に対する栄養塩環境の特徴は、Nは殆ど欠乏しない (制限濃度 DIN $<1 \mu\text{M}$ と仮定) が、稀に夏季に表層~水深 10 m 層付近で欠乏した。それに対して、Si 欠乏 (制限濃度 $\text{Si}(\text{OH})_4\text{-Si}<3 \mu\text{M}$ 、 $\text{Si}:\text{N}<1$ と仮定)、P 欠乏 (制限濃度 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}<0.1 \mu\text{M}$ 、 $\text{N}:\text{P}:\text{Si}:\text{P}>22$ と仮定)、Si・P 欠乏は、特に春~夏季 (3~9 月) に表層~水深 30 m 層 (有光層を含む) で頻繁に起こった。春季に有光層内で Si 欠乏、P 欠乏あるいは Si・P 欠乏状態になり、これによって春季ブルームが終焉し、また Chl-*a* 濃度とサイズ組成、マイクロ植物プランクトンの出現密度や種 (サイズ) 組成などの変化が引き起こされたと考えられる。特に、Si 欠乏によって優占種が大型珪藻から小型珪藻へ変化し、P 欠乏によってマイクロ植物プランクトン群集全体の出現密度が低下したものと考えられる。

3. 培養実験によるマイクロ植物プランクトンと栄養塩環境の因果関係の検証

1 ならびに 2 で述べたところの現場観測により得られた結果を踏まえ、希釈培養実験によりマイクロ植物プランクトン (珪藻) の比増殖速度と栄養塩環境との関係、特に夏季上層での低 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P} \cdot \text{Si}(\text{OH})_4\text{-Si}$ 濃度による珪藻の増殖制限の影響を明らかにすることを目的とした。

材料および方法: 2012 年・2013 年 5~9 月の期間、1 ならびに 2 と同じ定点で培養実験を行った。マイクロ植物プランクトン (珪藻) を含む海水試料は、表層より採取し、目合い 200 μm のネットを通して動物プランクトンを取り除いた後、これに水深 40 m 層より採取した海水を Whatman GF/F で濾過した濾過海水を加えて 100% (無調整: 対照区)、75%区、50%区、25%区を作成 (調整) し、表層で 24 時間現場係留・培養した。実験開始・終了時の各区の栄養塩濃度とマイクロ植物プランクトンの出現密度を測定した。

結果および考察: DIN は、実験開始時・終了時に全ての区で $>1 \mu\text{M}$ だったことより、N 欠乏による珪藻の増殖制限はなかったものと考えられる (制限濃度 DIN $<1 \mu\text{M}$ と仮定)。 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ と $\text{Si}(\text{OH})_4\text{-Si}$ は、実験開始時に 100% (無調整: 対照区) と 75%区で約半分が欠乏したが、50%区と 25%区で欠乏せず、実験終了時に全ての区で欠乏した (制限濃度 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}<0.1 \mu\text{M}$ 、 $\text{Si}(\text{OH})_4\text{-Si}<3 \mu\text{M}$ と仮定)。

大型珪藻 *Coscinodiscus* spp.の比増殖速度 (μ) は、実験開始時に P 欠乏 ($\text{PO}_4^{3-}\text{-P}<0.1 \mu\text{M}$ 、 $\text{N}:\text{P}:\text{Si}:\text{P}>22$) の区でほぼ 0 (ただし $\mu>0 \text{ d}^{-1}$) だったが、実験開始時に Si 欠乏 ($\text{Si}(\text{OH})_4\text{-Si}<2 \mu\text{M}$ 、 $\text{Si}:\text{N}<1$) の区で $\mu<0 \text{ d}^{-1}$ だった。一方、小型珪藻 *Chaetoceros* spp.の比増殖速度は、実験開始時に Si 欠乏 ($\text{Si}(\text{OH})_4\text{-Si}<3 \mu\text{M}$ 、 $\text{Si}:\text{N}<1$) の区で $\mu>1.5 \text{ d}^{-1}$ だったが、P 欠乏 ($\text{PO}_4^{3-}\text{-P}<0.05 \mu\text{M}$ 、 $\text{N}:\text{P}:\text{Si}:\text{P}>22$) の区で $\mu<0 \text{ d}^{-1}$ だった。以上より、大型珪藻は、P 欠乏・Si 欠乏による増殖制限を受けるものの、P 欠乏よりも Si 欠乏によって増殖がより大きく律速したことが明らかとなった。一方、小型珪藻は、Si 欠乏による増殖制限は受けないものの、P 欠乏によって増殖が律速したことが明らかとなった。

4. マイクロ植物プランクトンのバイオマスの推定

ここでは、マイクロ植物プランクトン群集のバイオマスを推定することを目的とした。

材料および方法: 2 で記した通り観測時に水深 0~50 m の 7 層から採集・固定したマイクロ植物プランクトンは、顕微鏡下で同定・計数および細胞各部位の計測を行い、細胞形態を 15 種類の幾何学的立体に近似させ

て細胞容積を算出した。マイクロ植物プランクトンのバイオマス（以下MPBとする）は、細胞容積から既存式を用いて推定した。

結果および考察: MPBは $0.02\sim 316.6\ \mu\text{g C L}^{-1}$ (平均 \pm 標準偏差: $16.8\pm 26.3\ \mu\text{g C L}^{-1}$) の範囲で変動した。そのうち、珪藻が $1.0\sim 100\%$ (平均 76.3%)、渦鞭毛藻が $0\sim 99.0\%$ (平均 23.0%)、残りを珪質鞭毛藻が占めた。本研究期間中、優占した小型珪藻 *Chaetoceros* spp.、大型珪藻 *Coscinodiscus* spp.、*E. zodiacus*、*Ditylum* spp.、渦鞭毛藻 *C. furca* が、全MPBの $3.2\sim 99.1\%$ (平均 57.4%) を占めた。2~5月の春季ブルーム期に珪藻は、MPBの大部分(ほぼ 100%)を占め、このとき大型珪藻 *E. zodiacus* と *Coscinodiscus* spp.が $2.7\sim 87.6\%$ (平均 27.1%) を占めた。一方、春~夏季(春季ブルーム終焉後)には、渦鞭毛藻がMPBの大半($>55\%$)を占めることが数回あった。

大型珪藻 *E. zodiacus*、*Coscinodiscus* spp.および渦鞭毛藻 *C. furca* のMPBに占める割合は、それらの出現密度に占める割合よりも数~数十倍高かった。一方、小型珪藻 *Chaetoceros* spp.、*Pseudo-nitzschia* spp.、*Leptocylindrus* spp.のMPBに占める割合は、それらの出現密度に占める割合よりも数倍低かった。

本研究の全期間ならびに冬季(12~2月)、春季(3~5月)、夏季(6~9月)、秋季(10~11月)についてChl-*a* ($>20\ \mu\text{m}$) とMPBとの間には、それぞれ有意な相関関係が認められた。得られた関係式の傾きから、Chl-*a* ($>20\ \mu\text{m}$) に対するMPBの比(MPB/Chl-*a* $>20\ \mu\text{m}$ 比)は、全期間で26.7、冬季に20.4、春季に20.8、夏季に29.5、秋季に37.4だった。本海域でのMPBは、得られたMPB/Chl-*a* $>20\ \mu\text{m}$ 比を用いてChl-*a* ($>20\ \mu\text{m}$) から容易に推定することが可能となった。

総括

本海域での物理・化学環境特性(水温・塩分・栄養塩類濃度)は、毎年ほぼ同様な季節変動パターンを呈した。春季ブルーム期には大型珪藻が全マイクロ植物プランクトン群集の出現密度・バイオマスの大部分を占め、それに対して上層での夏季ブルーム期を含むその他の時期には小型珪藻が大半を占めた。このような現象は、主に現場海域特有の物理・化学環境特性(水温、栄養塩類濃度)ならびにマイクロ植物プランクトン(珪藻)の物理・化学環境特性に依存した増殖特性(ボトムアップ効果、栄養塩類欠乏による増殖制限)により説明することができる。珪藻の出現密度・バイオマスが最初にピークに達するタイミング(春季ブルーム)は、冬季鉛直混合により下層から上層へ供給された高栄養塩類濃度と増大する太陽光強度に追従して起こった。すなわち、上層(有光層)が栄養塩・光制限のない好条件になると、大型珪藻が増殖速度を急激に増大させ、一時的に爆発的な大增殖(春季ブルーム)を果たした。晩冬~春季(2~5月)に珪藻の高出現密度・バイオマスと高栄養塩類濃度は経時的に交互に現れ、このような現象が各年1~3回起こった。珪藻は大增殖すると多量の栄養塩類を海水中から取り込むので、結果的に上層(有光層)で栄養塩類欠乏(特にP欠乏、Si欠乏)に陥り、最初のピークが衰退した。その後、珪藻が少ない(大增殖していない)間に鉛直混合により下層から上層へ栄養塩類が供給された。そして、最初のピークと同様に第2、第3の珪藻の出現密度・バイオマスのピークが現れ、その後衰退した。このことは、春季ブルーム期に $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ ・ $\text{Si(OH)}_4\text{-Si}$ 濃度・濃度比が珪藻の出現密度・バイオマスの変動を引き起こす主な外的制限因子であったことを示す。この時期、現場観測と希釈培養実験の結果から、大型珪藻は主にSi欠乏によって増殖制限を強く受け、優占種が大型珪藻から小型珪藻へ変化した。その後、小型珪藻は主にP欠乏によって増殖制限を受け、春季ブルームが終焉したことが明らかとなった。

夏季の上層(有光層)では、栄養塩類欠乏(P欠乏、Si欠乏)だったため、大型珪藻が増殖できなかった。それに対して、希釈培養実験の結果から小型珪藻 *Chaetoceros* spp.と *Pseudo-nitzschia* spp.については、Si欠乏により増殖が制限されると従来考えられてきた濃度($\text{Si(OH)}_4\text{-Si}$ $<3\ \mu\text{M}$)よりも相当低い濃度であっても全く制限を受けず、また増殖が制限される $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 濃度が従来考えられてきた濃度($\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ $<0.1\ \mu\text{M}$)よりも低い濃度($\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ $<0.03\sim 0.05\ \mu\text{M}$)だった。実際に、本研究期間中、夏季(6~9月)の上層で低 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 濃度(約 $0.05\ \mu\text{M}$)であっても、小型珪藻 *Chaetoceros* spp.と *Pseudo-nitzschia* spp.が優占する夏季ブルームが定常的に起こった。

マイクロ植物プランクトンの細胞当りのバイオマスは種間で大きく異なる(本研究で最大約17,000倍)ため、全マイクロ植物プランクトンの出現密度ならびにバイオマスに対する各種の割合(組成)は大きく異なった。実際に、春季ブルーム初期に優占する大型珪藻の出現密度はそれほど高くないが、バイオマスは非常に高かった。一方、春季ブルーム後期から夏季ブルーム期に優占する小型珪藻の出現密度は非常に高いが、バイオマスはそれほど高くなかった。MPBを推定するには、細胞各部位の計測に基づき算出した

細胞容積から推定する方法以外はなく、多大な時間と労力を要し、作業能率が極めて悪い。しかし、当該海域での MPB は、本研究で得られた値 (MPB/Chl-*a*>20 μm 比) を用いて Chl-*a*>20 μm 濃度から容易に推定することが可能となった。