

学 位 論 文 題 名

水圏におけるリンの循環機構と
制限栄養塩としてのその重要性

学位論文内容の要旨

水圏の生態系において最も重要な生産者である植物プランクトンが作り出す有機物は食物連鎖を通して高次の栄養段階に転送されており、水圏の生態系は植物プランクトンによる基礎生産によって支えられていると考えることができる。海洋においては窒素が、湖沼においてはリンが最も一般的に基礎生産を制限していると考えられてきたが、近年いくつかの海域においてリンが基礎生産を制限していることが明らかとなり、湖沼・海洋を問わずリンの動態が注目されている。リンは植物プランクトン体内で核酸・リン脂質・ATPといった重要な働きをする生体構成元素であるが、天然水中に存在する生物学的に利用可能なリンは非常に低濃度であるためにしばしば植物プランクトンの生長の制限要因となっており、リンが水環境中をどのように循環しているのかを知ることは非常に重要な課題である。本研究は同じ亜寒帯域に属する淡水域である渡島大沼および沿岸海域である噴火湾を調査対象とし、リン現存量の変化を精密に測定した。さらに、リンの動態を知るために放射性同位体を用いてリン酸塩の取り込み実験をおこなうとともにアルカリフォスファターゼ活性(APA)を測定した。アルカリフォスファターゼ(APase)はリン酸塩が低濃度になった際に溶存有機リン(DOP)を利用するために植物プランクトンおよびバクテリアが作り出すリン酸モノエステル加水分解酵素である。本研究では、植物プランクトンを単なる一つの群集としてとらえるのではなく、バクテリアと植物プランクトン、あるいはサイズの異なる植物プランクトンをそれぞれ独立した群集としてとらえるために、孔径の異なるフィルターによるサイズ分画法を用いて三つの群集に分画し、水圏のリンの循環機構の解明を試みた。

渡島大沼におけるクロロフィルa (Chl a)濃度は平均 $12 \mu\text{g L}^{-1}$ であり、一年を通して植物プランクトン現存量が高かった。また、基礎生産量も $35\text{--}460 \text{ mg-C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ と高く、生産性の非常に高い湖であった。一方、栄養塩環境は溶存無機窒素態栄養塩(DIN)濃度が高いものの溶存反応性リン(SRP)濃度が一年を通して極めて低かった。大沼は湖水の平均滞留時間が80日と短く、河川水の影響を強く受けており、N:P比が高い栄養塩の負荷が大沼の栄養塩環境(N:P=74–3000)に大きく影響していた。一方、植物プランクトンの元素組成比(N:P=33)はレッドフィールド比(N:P=16)を上回っており、リン制限を受けている傾向が見られた。このことは植物プランクトンのリン制限の指標であるAPAが高かったことから示唆された。プランクトン群集によるリン酸塩の取り込み速度は $2.4\text{--}6.3 \text{ nmol-P L}^{-1} \text{ min}^{-1}$ とはやく、ここから計算された全リンの回転時間は75–300分であり、取り込みから分解を経て無機化されるまでの過程が数時間のうちにおこなわれるリン循環系が構築されていた。リン酸塩の取り込みを優先したのは $0.2\text{--}1 \mu\text{m}$ 画分(45–86%)であったが、 $0.2\text{--}1 \mu\text{m}$ 画分の植物プランクトンの生物量および基礎生産量(無機炭素同化速度)が低かったことから(0–30%)、リン酸塩取り込みの多くはバクテリアによっておこなわれていたことが示唆された。植物プランクトンは非常に高いAPAを有しており、基礎生産がリン酸塩の直接の取り込みによって支えられていたわけではなく、APaseを作り出すことによってDOPを加水分解し、生成したリン酸塩を取り込んで増殖していたと考えられた。

一方、噴火湾におけるChl a濃度は春季ブルーム時には $20 \mu\text{g L}^{-1}$ に達するものの、他の期間は $1 \mu\text{g L}^{-1}$ 以下であり、大沼と比較して生産性は低かった。春季ブルーム前のSRP濃度は $1 \mu\text{M}$ であったが、春季ブルームにより硝酸塩・ケイ酸塩が枯渇した時点でSRPは $0.3 \mu\text{M}$ 残存していた。表層のSRP濃度はこれ以降DINが枯渇している環境下において徐々に減少し、8月末には完全に枯渇した。この時期の表層水は淡水の流入による塩分の低下がみられることから、このSRP濃度の減少には流入河川および降雨からもたらされた窒素に富んだ栄養塩の供給(N:P=88–190)が大きく関与していた。SRP濃度が減少していく夏期に測定したリン酸塩取り込み速度はSRP現存量の減少速度と比較的よく一致していた。また、SRP現存量の減少速度はセジメントトラップ実験によって報告されてい

るリンの沈降粒子束とも一致したことから、表層でリン酸塩が生物に取り込まれ、沈降除去されたために表層のSRP濃度が減少していたと推測された。Chl a濃度の増加した10月を除き、リン酸塩の取り込みは0.2–1 μm 画分が優占したが(55–94%), 0.2–1 μm 画分は基礎生産においても主画分であり(23–85%), 大沼で見られたほどバクテリアがリン酸塩の取り込みに関与していなかった。一方、リン酸塩の取り込み速度はSRPが残存していた期間は0.2–0.5 $\text{nmol L}^{-1} \text{h}^{-1}$ であったが、SRPが枯渇したときには2.2 $\text{nmol L}^{-1} \text{h}^{-1}$ と高く、リンが非常にはやく循環していた。SRPの枯渇した8月には非常に高いAPAが見られたが、その大部分は10 μm 以上画分によるものであった。この画分に含まれる大型の植物プランクトン群集はChl aにして全体の7%を占めたが、小型プランクトン群集にリン酸塩の取り込みを優占されたためにリン不足となり高いAPAを示しており、生物量を維持するためにDOPのリンを利用していたと推測された。

大沼と噴火湾は栄養塩環境は大きく異なったが、生物活動が活発化する以前の栄養塩のN:P比が大沼は330であったのに対し、噴火湾は11であり、大きく異なるN:P比のもとで植物プランクトンがN:P=16の比で栄養塩を同化することにより、大沼はリン制限となり噴火湾は窒素制限になったと考えられた。その後河川および降雨によるN:P比の高い栄養塩の負荷を受けるために大沼はリン枯渇環境が継続した一方、噴火湾表層は窒素枯渇環境を維持しながらもSRP濃度を徐々に減少させた。湖沼および沿岸海域においてリン制限環境が形成される過程には系外からのN:P比の高い栄養塩の負荷が大きく関わっていた。

一方、リン酸塩の取り込みのサイズ組成は0.2–1 μm 画分が優占する点で大沼と噴火湾は一致した。0.2–1 μm 画分に取り込まれたリンは微生物食物連鎖を経由するなかでの分解過程で放出され、これが再び利用されることによりはやいリン循環機構が成り立っていたと推測された。大沼は1 μm よりも小型の植物プランクトン量が少なかったためにリン酸塩の取り込みに対するバクテリアの寄与が明確であった。噴火湾では1 μm より小型の植物プランクトンが基礎生産に大きな役割をはたしていたことから、リン酸塩の取り込みをめぐる0.2–1 μm 画分内でのバクテリアと植物プランクトンの競合関係は明らかではなかった。しかし、1–10 μm 画分にもリン酸塩の取り込みが見られたことはバクテリアによるリン酸塩の取り込みを制限する要因があったことを示唆しており、バクテリア

の炭素源である溶存有機炭素の供給が不足していたためにバクテリアの増殖が制限され、その結果リン酸塩の取り込みが制限されていたと推測された。一方、大型植物プランクトンはリン酸塩の取り込みに何ら関与しておらず、APaseを作り出すことによってDOPからリンを得て増殖していた。APaseは、特に大沼では高い基礎生産量を支えるリンの取り込みをも可能にする働きを担っていた。

学位論文審査の要旨

主 査	教 授	久 万 健 志
副 査	教 授	角 皆 静 男
副 査	教 授	松 永 勝 彦
副 査	助教授	工 藤 勲

学 位 論 文 題 名

水圏におけるリンの循環機構と 制限栄養塩としてのその重要性

リンは植物プランクトン体内で核酸・リン脂質・ATPといった重要な働きをする生体構成元素であるが、天然水中に存在する生物学的に利用可能なリンは非常に低濃度であるためにしばしば植物プランクトンの生長の制限要因となっており、リンが水環境中をどのように循環しているのかを知ることは非常に重要な課題である。本研究は同じ亜寒帯域に属する淡水域である渡島大沼および沿岸海域である噴火湾を調査対象とし、リン現存量の変化を精密に測定するとともに、リン酸塩の取り込み実験および溶存有機リン(DOP)加水分解酵素であるアルカリフォスファターゼ活性(APA)の測定をおこなった。本研究では、植物プランクトンを単なる一つの群集としてとらえるのではなく、孔径の異なるフィルターによるサイズ分画法を用いて三つの群集に分画し、水圏のリンの循環機構の解明を試みた。

渡島大沼におけるクロロフィルa(Chl a)濃度は平均 $12 \mu\text{g L}^{-1}$ であり、基礎生産量も $35\text{--}460 \text{ mg-C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ と高く、生産性の非常に高い湖であった。一方、栄養塩環境は溶存無機窒素態栄養塩(DIN)濃度が高いものの溶存反応性リン(SRP)濃度が一年を通して極めて低く、河川から高いN:P比の栄養塩負荷が栄養塩環境に大きく影響していた。一方、植物プランクトンの元素組成比(N:P=33)はリン制限を受けている傾向を示したが、このことは植物プランクトンのリン制限の指標であるAPAが高かったことから示唆された。プランクトン群集によるリン酸塩の取り込み速度は $2.4\text{--}6.3 \text{ nmol-P L}^{-1} \text{ min}^{-1}$ とはやく、取り込みから分解を経て無機化されるまでの過程が短時間のうちにおこなわれるリン循環系が構築されていた。リン酸塩の取り込みを優占したのは $0.2\text{--}1 \mu\text{m}$ 画分(45–86%)であったが、 $0.2\text{--}1 \mu\text{m}$ 画分の植物プラ

ンクトンの生物量および基礎生産量が低かったことから(0-30%), リン酸塩取り込みの多くはバクテリアによっておこなわれていたことが示唆された. 植物プランクトンは非常に高いAPAを有しており, アルカリフォスファターゼ(APase)を作り出すことによってDOPを加水分解し, 生成したリン酸塩を取り込んで増殖していたと考えられた.

一方, 噴火湾におけるChl *a*濃度は春季ブルーム時には $20 \mu\text{g L}^{-1}$ に達するものの, 他の期間は $1 \mu\text{g L}^{-1}$ 以下であり, 大沼と比較して生産性は低かった. 春季ブルームによりSRP濃度は大きく減少するものの3割は残存するが, これ以降も徐々に減少し, 8月末には完全に枯渇した. このSRP濃度の減少には流入河川および降雨からもたらされた窒素に富んだ栄養塩が大きく関与していた. リン酸塩の取り込みは $0.2-1 \mu\text{m}$ 画分が優占したが(55-94%), $0.2-1 \mu\text{m}$ 画分は基礎生産においても主画分であり(23-85%), 大沼で見られたほどバクテリアがリン酸塩の取り込みに関与していなかった. 一方, リン酸塩の取り込み速度はSRPが残存していた期間は $0.2-0.5 \text{ nmol L}^{-1} \text{ h}^{-1}$ であったが, SRPが枯渇したときには $2.2 \text{ nmol L}^{-1} \text{ h}^{-1}$ と高く, リンが非常にはやく循環していた. SRPの枯渇した8月には $10 \mu\text{m}$ 以上画分による非常に高いAPAが見られたことから, 生物量を維持するためにDOPのリンを利用していたと推測された.

大沼は一年を通してリン制限環境であった一方, 噴火湾はブルーム後には窒素制限環境であったが, その後河川および降雨から多量の窒素の負荷を受けるために徐々にリンが枯渇しており, 湖沼および沿岸海域においてリン制限環境が形成される過程には系外からのN:P比の高い栄養塩の負荷が大きく関わっていた.

一方, リン酸塩の取り込みのサイズ組成は $0.2-1 \mu\text{m}$ 画分が優占する点で大沼と噴火湾は一致した. $0.2-1 \mu\text{m}$ 画分に取り込まれたリンは微生物食物連鎖を経由するなかでの分解過程で放出され, これが再び利用されることによりはやいリン循環機構が成り立っていたと推測された. 大沼は $1 \mu\text{m}$ よりも小型の植物プランクトン量が少なかったためにリン酸塩の取り込みに対するバクテリアの寄与が明確であった. 噴火湾では $1 \mu\text{m}$ より小型の植物プランクトンが基礎生産に大きな役割をはたしていたことから, リン酸塩の取り込みをめぐる $0.2-1 \mu\text{m}$ 画分内でのバクテリアと植物プランクトンの競合関係は明らかではなかった. しかし, $1-10 \mu\text{m}$ 画分にもリン酸塩の取り込みが見られたことから, 溶存有機炭素の供給が不足していたためにバクテリアの増殖が制限され, その結果バクテリアによるリン酸塩の取り込みが制限されていたと推測された. 一方, 大型植物プランクトンはリン酸塩の取り込みに何ら関与しておらず, APaseを作り出すことによってDOPからリンを得て増殖していた. APaseは, 特に大沼では高い基礎生産量を支えるリンの取り込みをも可能にする働

きを担っていた。

審査員一同は申請者が博士（水産科学）の学位を授与される資格のあるものと判定した。