学 位 論 文 題 名

Biological processes and silicon/nitrogen ratio relevant
to the spring diatom bloom

(春季珪藻ブルームに関する生物過程と Si/N 比について)

学位論文内容の要旨

西部北太平洋において、珪藻類（ケイ酸の外殻を持ち、植物性プランクトンの主要構成種である大型植物プランクトン）の挙動は生態系および物質循環に大きい影響を及ぼすこと、特に春季珪藻ブルーム（春季に珪藻が爆発的な大增殖を起こす現象）が重要となることが報告されてきた。

本研究では、その春季珪藻ブルームに注目し、そのとき生態系はどのような状態にあり、それに伴って物質循環がどのような影響を受けるのかについて、海洋生態系モデルを用いた詳細な解析から考察した。最初に、使用した海洋生態系モデルの説明をする。次に、ブルームはどのように始まりどのような過程を経て終焉を迎えるのかについて、生物学的な優占種の交代や生物量の変遷（プランクトンダイナミクス）の視点から議論する。最後に、ブルームに伴う溶存・粒子態物質のケイ素/窒素（Si/N）比の変遷について議論する。

海洋生態系モデルは、鉛直一次元物理-生態系結合モデル（Yamanaka *et al.*, 2002 投稿中）に改良を加えたものを使用した。このモデルでは、炭酸系として 1 全炭酸、2 全アルカリ度、3 二酸化炭素分圧；栄養塩として 4 硝酸塩、5 アンモニウム塩、6 珪酸塩；植物プランクトンとして 7 大型植物プランクトン（珪藻類）、8 小型植物プランクトン（円石藻や鞭毛藻など）；動物プランクトンとして 9 高次動物プランクトン（オキアミ類）、10 大型動物プランクトン（カイアシ類）、11 小型動物プランクトン（有孔虫類や繊毛虫類など）；沈降粒子として 12 粒状有機物、13 生物起源ケイ素（Opal）、14 炭酸カルシウム；その他溶存化学成分として 15 溶存有機物、16 カルシウム、以上 16 個の要素について鉛直的に 28 層（0-330m、表層 100m までは 5m 間隔）計算する。

境界条件として、北海道区水産研究所の定期観測定点 A7 (41°30'N, 145°30'E) の 1991 年から 1996 年までの海表面水温、海表面塩分、風応力、日射量、水深 330m 以下の栄養塩濃度を与えモデルを駆動した。なお、風応力と日射量は、最も近い沿岸である釧路と根室で観測された 1 時間毎のデータを用いた。

これまでの研究においてブルーム期として取り扱われてきたのは、主に成層化後の珪藻の大增殖以降であった。そして、その直前の冬季鉛直混合期に関しては栄養塩

供給量のみが議論され、プランクトンダイナミクスについてはほとんど議論されてこなかった。

本研究では、冬季鉛直混合期の希釈効果がブルームの規模を左右することがわかった。冬季の活発な鉛直混合により、表層の珪藻濃度は希釈されることで低下するにもかかわらず、鉛直積算した珪藻の生物量は増加し始める。これは、珪藻の被捕食速度が捕食者濃度と珪藻濃度の両方に依存するのに対して光合成速度が珪藻濃度のみ依存するため、被捕食圧が、珪藻の光合成に比べ、鉛直的な希釈によって大きく減少することによる。つまり、希釈効果によって、珪藻濃度は減少するものの、比成長速度はプラスとなる。その結果、鉛直混合が活発な時期の珪藻類の生物量と成長速度が、ブルームの規模に大きく影響を及ぼす。その後、成層化し混合層が浅くなると、一般的に知られているように、珪藻の大量増殖が始まる。生物生産は光・栄養塩環境が好条件のため急速に増加するが、捕食速度はゆっくりと増加する。ブルーム最盛期には、珪酸塩が減少し、弱いながらも珪酸塩制限がかかりはじめ、枯死が増加し成長速度が減少する。深層から真光層へ鉛直移動してきたカイアシ類の増加に伴い被捕食圧が高まり、珪藻の生物量は急激に減少し、ブルームは終焉を迎える。また、感度実験により、生物パラメータがブルームにどのように効いているかを示した。珪藻の最大光合成速度と珪酸塩取り込み時の半飽和定数は、珪酸塩が豊富にあるときの生産速度を左右し、ブルームの規模に影響を及ぼす。カイアシ類が鉛直移動してくる時期は、消費速度のピーク時期を左右し、ブルームの期間に影響を及ぼす。

これまでの研究では、ブルーム期には豊富に硝酸塩が存在し、アンモニアを介した再生産の影響は小さいと考えられてきたため、海水中のケイ酸塩濃度の減少/硝酸塩濃度の減少($\Delta \text{Si}(\text{OH})_4 / \Delta \text{NO}_3$)比は、生物による Si/N 取り込み比と同一視されてきた。また、沈降粒子は真光層中ではほとんど溶けないと考えられ、沈降粒子の Si/N 比は、生物による Si/N 取り込み比と同一視されてきた。これらの比は、ほぼ同じものと考えられながらも値が大きく異なることがあると報告されていたが、その原因は明らかではなかった。

本研究では、上記の Si/N 比の違いがブルーム末期に顕著であること、それらは生態系内でのケイ素循環と窒素循環の違いにより生じ、特にアンモニアを経由する窒素の再循環が重要であることがわかった。沈降粒子の Si/N 比は、珪藻の殻が動物プランクトンに代謝されず、糞粒としてすぐに排出される効果と粒状有機窒素が生物起源ケイ素よりも早く溶ける効果により変動する。生物の Si/N 取り込み比は、珪藻と珪藻以外の植物プランクトンの競合とアンモニアを利用して珪藻が殻を作る効果により変動する。水柱からの Si/N 減少比は、硝化により硝酸の減少が抑えられる効果と珪藻の再生産の割合により変動する。また、以上は珪藻の Si/N 比が一定であっても変動することだが、さらに珪藻の Si/N 比がストレス状況下で増加することによる影響もブルーム末期の高い Si/N 比に寄与していることがわかった。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 乗 木 新 一 郎
副 査 教 授 吉 川 久 幸
副 査 助 教 授 山 中 康 裕
副 査 教 授 岸 道 郎 (北海道大学水産科学研究科)
副 査 助 教 授 濱 健 夫 (筑波大学生物科学系)

学 位 論 文 題 名

Biological processes and silicon/nitrogen ratio relevant to the spring diatom bloom

(春季珪藻ブルームに関する生物過程と Si/N 比について)

西部北太平洋において、珪藻類（ケイ酸の外殻を持ち、植物性プランクトンの主要構成種である大型植物プランクトン）の挙動は生態系および物質循環に大きい影響を及ぼすこと、特に春季珪藻ブルーム（春季に珪藻が爆発的な大增殖を起こす現象）が重要となることが報告されてきた。

申請者は、春季珪藻ブルームに注目し、そのとき生態系はどのような状態にあり、それに伴って物質循環がどのような影響を受けるのかについて、海洋生態系モデルを用いた詳細な解析から考察した。

海洋生態系モデルは、鉛直一次元物理-生態系結合モデル (Yamanaka *et al.*, 2002 投稿中) に改良を加えたものを使用した。このモデルによって、炭酸系として 1 全炭酸、2 全アルカリ度、3 二酸化炭素分圧；栄養塩として 4 硝酸塩、5 アンモニウム塩、6 珪酸塩；植物プランクトンとして 7 大型植物プランクトン（珪藻類）、8 小型植物プランクトン（円石藻や鞭毛藻など）；動物プランクトンとして 9 高次動物プランクトン（オキアミ類）、10 大型動物プランクトン（カイアシ類）、11 小型動物プランクトン（有孔虫類や繊毛虫類など）；沈降粒子として 12 粒状有機物、13 生物起源ケイ素 (Opal)、14 炭酸カルシウム；その他溶存化学成分として 15 溶存有機物、16 カルシウム、以上 16 個の要素について鉛直的に 28 層 (0-330m、表層 100m までは 5m 間隔) を計算した。

境界条件として、北海道区水産研究所の定期観測定点 A7 (41°30'N, 145°30'E) の 1991 年から 1996 年までの海表面水温、海表面塩分、風応力、日射量、水深 330m 以深の栄養塩濃度を与えモデルを駆動した。なお、風応力と日射量は、それぞれ最

も近い沿岸である釧路と根室で観測された1時間毎のデータを用いた。

申請者は、冬季鉛直混合期の希釈効果がブルームの規模を左右することを明らかにした。示された過程は以下のようなものである。冬季の活発な鉛直混合により、表層の珪藻濃度は希釈されることで低下するにもかかわらず、鉛直積算した珪藻の生物量は増加し始める。これは、珪藻の被捕食速度が捕食者濃度と珪藻濃度の両方に依存するのに対して光合成速度が珪藻濃度のみ依存するため、被捕食圧が、珪藻の光合成に比べ、鉛直的な希釈によって大きく減少することによる。つまり、希釈効果によって、珪藻濃度は減少するものの、比成長速度はプラスとなる。その結果、鉛直混合が活発な時期の珪藻類の生物量と成長速度が、ブルームの規模に大きく影響を及ぼす。一般的に知られているように、成層化に伴って、珪藻の大増殖が始まる。生物生産は光・栄養塩環境が好条件のため急速に増加するが、捕食速度はゆっくりと増加する。ブルーム最盛期には、珪酸塩が減少し、弱いながらも珪酸塩制限がかかりはじめ、枯死が増加し成長速度が減少する。深層から真光層へ鉛直移動してきたカイアシ類の増加に伴い被捕食圧が高まり、珪藻の生物量は急激に減少し、ブルームは終焉を迎える。

申請者は次に、生態系におけるケイ素/窒素比の変化に注目した。これまでの研究では、海水中のケイ酸塩濃度の減少/硝酸塩濃度の減少($\Delta \text{Si}(\text{OH})_4 / \Delta \text{NO}_3$)比は、生物による Si/N 取り込み比と同一視されてきた。また、沈降粒子の Si/N 比は、生物による Si/N 取り込み比と同じと考えられてきた。しかし、実測された値が大きく異なる場合も報告されていてその原因は明らかではなかった。

申請者は、上記の Si/N 比の違いがブルーム末期に顕著であること、それらは生態系内でのケイ素循環と窒素循環の違いにより生じ、特にアンモニアを経由する窒素の再循環が重要であることを示した。沈降粒子の Si/N 比は、珪藻の殻が動物プランクトンに代謝されず、糞粒としてすぐに排出される効果と粒状有機窒素が生物起源ケイ素よりも早く溶ける効果により変動する。生物の Si/N 取り込み比は、珪藻と珪藻以外の植物プランクトンの競合とアンモニアを利用して珪藻が殻を作る効果により変動する。水柱からの Si/N 減少比は、硝化により硝酸の減少が抑えられる効果と珪藻の再生産の割合により変動する。また、以上は珪藻の Si/N 比が一定であっても変動することだが、さらに珪藻の Si/N 比がストレス状況下で増加することによる影響もブルーム末期の高い Si/N 比に寄与していることを明らかにした。

以上のように、申請者は海洋物質循環において最も重要な珪藻プランクトンブルーム過程について生態系モデルを用いて詳細に検討した。そして、希釈効果の重要性を初めて指摘した。また、生態系におけるケイ素/窒素 (Si/N) 比の変動をケイ素循環と窒素循環の違いから初めて明確に説明した。

審査員一同は、これらの成果を高く評価し、また研究者として誠実かつ熱心であり、大学院課程における研鑽や取得単位なども併せ申請者が博士(地球環境)の学位を受けるのに十分な資格を有するものと判定した。