

## 流入栄養塩比の変化による内湾・大陸棚域の生態系変質の可能性

原島 省\*・井関和夫\*\*・樽谷賢治\*\*\*

## 要旨

We evaluate the possibility of the deterioration of the coastal marine ecosystem based on the following “silica deficiency hypothesis”. While the loadings of nitrogen (N) and phosphorus (P) are enhanced by the human activities, dissolved silicate (DSi) supplied naturally tends to be trapped in the eutrophicated still waters such as dammed reservoirs, which are also increasing globally. The consequent change in the N:P:Si stoichiometric ratio of the river water flowing into the coastal sea may be advantageous to flagellates (nonsiliceous and potentially harmful) but not to diatom (siliceous and mostly benign). We develop it further to the “extended silica deficiency hypothesis”: while the diatoms effectively draw down the substances from the upper layer with their sinking after the spring bloom (biological pump), other algae do not. Such a change will cause the retention of the surplus nutrients and biogenic substances in the upper layer and will be significant in the coastal and shelf seas of the east Asia.

## 1. はじめに

近年、東アジア諸国の急速な経済発展により、窒素N、リンPおよび有機汚濁物質の負荷が増大しつつある。これらの影響として、河口・沿岸海域に富栄養化・貧酸素域が形成されることが報告されているが<sup>(1)</sup>、さらに、その二次的影響が縁辺海域に拡大してゆくことも推測される。一方、陸から流入するもう1つの主要元素であるケイ素Siは、ケイ藻の殻に使われることから、その重要性がかねてから指摘されていた<sup>(2),(3),(4)</sup>。近年、特にダム建設の増加など陸水域の改変が海域のN:P:Si比を変化させ、さらに海洋生態系に影響を及ぼす可能性が「シリカ欠損仮説」に基づいて議論されるようになり、最近では、地球温暖化問題や広汎な地球科学も含めた視点からSiの循環が再認識されるようになっている<sup>(5)</sup>。

上記の仮説については、関連する素過程が非常に多様で、当然それらの相互作用も無視できないので、限定された個別研究によって確定的な結論が得られることは期待できない。そこで、以下の各章では、関連研究のレビューを行い、並行して我々の見解・考察も加えながらこの問題に関して総説する。6章では、特に対象フィールドとして4つの陸海連続水系(aquatic continuum)を選択し、それらについての既存研究の現状を紹介する。これらの水系には共通してシリカ欠損(シリカトラップ)

を起こす要因が存在するが、個々の条件や現在問題となっている環境変質に差異があり、将来的にそれらが概ね無理なく説明できれば上記仮説が検証できたといえるだろう。また、7章ではこの問題に関する科学的不確実性についてとりまとめ、8章ではそれらの不確実性を減じてゆくために必要な目標を記す。

## 2. 海洋低次生態系とケイ素循環とのかかわり

海水中に存在する植物プランクトン、動物プランクトンの糞粒、デトライタスなどの粒子は、物質循環システムを通して人類の生存にとって重要な働きをしている(Fig. 1)。その一つは、食物連鎖による低次(植物プランクトン)から高次(魚類)への物質輸送であり、人類へ食料を供給する役割を担う。もう一つは、これら粒子の沈降による海洋の表層から深層への物質輸送(生物ポンプと呼ばれるもの)であり、地球温暖化物質である二酸化炭素のメッセンジャー役を担い、深層(または深海)貯留に貢献している。海水中生物粒子の二つの機能は、根本的には栄養塩の量と組成によって制御されている。

上記の両機能にとって重要な働きをするケイ藻類は、増殖のために生元素C, N, Pをほぼ一定のモル比で必要とするほかに、殻形成のためにSiを必要とする。この比を最初に提案したRedfieldの原著ではC:Si:N:P=106:15:16:1<sup>(6)</sup>としているが、後述のようにある程度幅があり、ほぼNと同量との認識が一般的となっている<sup>(7)</sup>。ケイ藻に使われるSiは溶存ケイ酸塩(以降DSiまたはシリカと略称する)として、外洋域では栄養塩豊富な亜表層水の湧昇により供給される。赤道湧昇域では、

2007年2月15日受領

2007年3月14日受理

\* 独立行政法人国立環境研究所

\*\* 広島大学大学院生物圏科学研究科

\*\*\* 独立行政法人水産総合研究センター瀬戸内海区水産研究所

DSi 濃度が基礎生産, すなわち光合成による無機炭素の取り込み量の上限を決めており, Si による制限要因は鉄のそれと匹敵するほどになる場合もある<sup>(8)</sup>. 一方, 沿岸域のケイ藻群集は, 主に河川からの DSi 供給により支えられている (Fig. 1 (a)). 沿岸域は全海洋と比較して面積で 10%, 容積に至っては 0.5% 以下であるが, 新生産は 30~50% に相当し<sup>(9)</sup>, 新生堆積物中に取り込まれる有機炭素は 80% 程度を占めている<sup>(10)</sup>. 従って, 河川から供給される栄養塩の量や組成変動は, 沿岸域におけるケイ藻の多寡に影響し, ひいては地球環境にとって大きな意味を持つと推定される<sup>(5)</sup>.

### 3. シリカ欠損仮説と拡大シリカ欠損仮説

このような基本的な循環パターンに対して複合的な人為影響が働いた場合, 海洋生態系がどのように変質するかに関して, 次に示すような「シリカ欠損仮説」が生まれた. すなわち, ① Si は自然の風化で DSi として補給されるが, N, P 負荷とともにダム湖などの停滞陸水域が増大すると陸水性ケイ藻が増殖し, さらに静水効果 (乱流強度が小さいので粒子状物質が沈降しやすい) のために陸水性ケイ藻の殻となった Si (BSi) も陸水域でトラップされることになる. このため, ② 沿岸海域への Si 流下が減少し, Si 殻をつくるケイ藻類 (海洋生態系の基盤と

して重要) よりも Si 殻をつくらない鞭毛藻類 (HAB すなわち有害赤潮形成種を含む) が有利になる」という説である<sup>(11), (12)</sup> (Fig. 1 (b)).

仮説中の①の部分, すなわち停滞陸水域の Si のトラップあるいは保留については, 世界の観測例により概ね確認される. ところが, ②の部分, すなわちケイ藻から非ケイ藻類への遷移については検証例が限られている. それは, 海域における N, P, Si および藻類種組成がセットになった時系列データが少ないことと, 後述のように沿岸海域の生物地球化学過程に本来的な科学的不確実性が伴っているからである.

ここでケイ素の役割についてさらに考察を進めよう. ケイ藻やそれを捕食した動物プランクトンの糞粒はケイ素殻の物理的特性から顕著に沈降する (生物ポンプ, Fig. 1 (a)). 非ケイ藻類についてはこの傾向がそれほど顕著でない. ピコプランクトンは上層だけで栄養塩をやりとりする「再生生産」を行うし, 渦鞭毛藻の中には遊泳で鉛直移動するものさえある. したがって, Si 補給の減少がケイ藻の増殖を不利にすれば, 物質の下方輸送も弱まり, 春季ブルーム後にも無機栄養塩や有機物質が上層に残留しやすくなるかもしれない (生物ポンプ, Fig. 1 (b)). すなわち上層の「富栄養化」を助長するともいえよう. この過程が有意であれば, Si の欠損により, 夏季の上層において, 非ケイ藻類植物プランクトンによる光

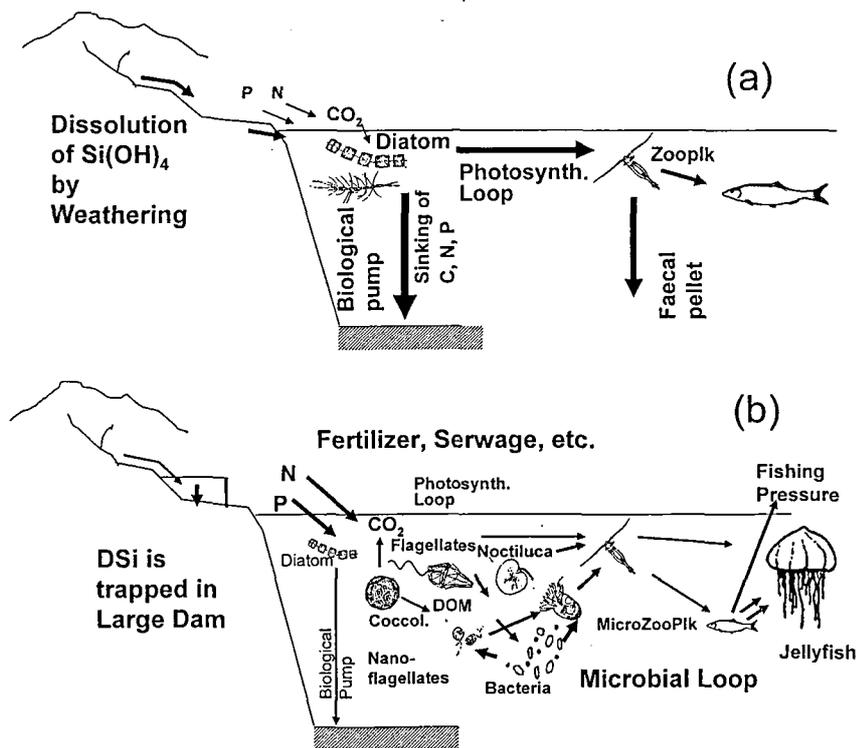


Fig. 1 Schematic diagrams of the aquatic continuum with less anthropogenic effects (a) and with increased N and P loadings and Si trap (b).

合成ループ、微生物ループ双方の生物量が残存しやすくなるだろう。そうすると、低次栄養段階のみならず、高次の捕食者にとっても餌量が増大することになる。近年のクラゲ増大もこのような変化と関連するかもしれない。さらに、ケイ藻はSiとCの両フラックスをカップリングさせているといえることから<sup>(13)</sup>、地球温暖化問題にも関わってくるだろう。以降、このようなSiとケイ藻の沈降のかかわりまで拡張した考え方を筆者らは「拡大シリカ欠損仮説」と呼ぶことにする。

この仮説の検証例はまだ少ないが、メゾコズム（隔離水塊）による現場実験でSiを添加した後に下向きの生物起源の粒子フラックスが増加したという結果が報告されている<sup>(14)</sup>。また、これに対して、同様の実験から、非ケイ藻植物プランクトンでも沈降率の高いもの（例えば*Phaeocystis pouchetii*）が卓越する場合にはSi添加は一意的に沈降フラックスを強めるとはいえないという研究報告もある<sup>(15)</sup>。

#### 4. 流下栄養塩組成比の高次生態系への影響の可能性

植物プランクトンは、その生息域に流入する栄養塩の組成比が変化することによって、細胞レベル<sup>(16)</sup>、<sup>(17)</sup>、個体群レベルもしくは群集レベル<sup>(18)</sup>で様々な機能的応答を示す。生物生産の基盤としての植物プランクトンの位置づけを考慮すると、このような機能的応答を介して、栄養塩組成比の変化が間接的に植物プランクトンを餌料とする生物群の現存量や食物網の構造、動態に対しても何らかの影響を及ぼすであろうことは容易に推定できる。

まず、細胞もしくは個体中の元素組成比に着目すると、植物プランクトンが環境水中の栄養塩組成比に依存してその細胞内元素比を大きく変化させるのに対し、栄養段階で上位にある動物プランクトンをはじめとする生物群は、一般的に恒常性（ホメオスタシス）によって、ほぼ一定の元素組成比を維持する。したがって、栄養塩組成比が変化することで、植物プランクトンと植食者における元素組成比が好適値から離れてゆくと、餌料である植物プランクトンの絶対量から期待される植食者の潜在的な成長および再生産能力は発揮されず、相対的に不足する餌料中の元素量によって律速されることとなる。一方で、餌料中に過剰に存在する元素は、利用されずに糞粒もしくは溶存態有機物の形で環境水中に排泄されることから、それらがバクテリアの増殖を促進し、結果として、バクテリアを出発点とする微生物食物網の卓越につながることも同時に予想される。

このような考え方は、複数の異なる元素の絶対量のみならず、相対的な比率にも焦点を当て、様々な生態学的

現象の解析を目指す「生態学的化学量論」<sup>(19)</sup>の中心的命題のひとつであり、湖沼生態系において、枝角類（*Daphnia*）をモデル生物として精力的に研究が行われてきた<sup>(20)</sup>、<sup>(21)</sup>。一方で、海洋生態系に目を転じると、カイアシ類（*Acartia tonsa*）をモデル生物とした研究がなされているものの<sup>(22)</sup>、<sup>(23)</sup>、絶対的な情報量が不足しているのが現状である。

#### 5. 植物プランクトン群集遷移の高次生態系への影響の可能性

それでは栄養塩組成比が変化することによって、植物プランクトンの優占種ひいては優占群の遷移が生じた場合、食物網構造にどのような影響を及ぼすであろうか。Sommerら<sup>(16)</sup>は、栄養塩に対する植物プランクトンの機能的応答と植食性動物プランクトンの至適餌料サイズに関する既往知見を基に、栄養塩環境と食物網構造との関係について、以下のような3つのシナリオを提案した。

- i) 栄養塩に富み、かつSi/NおよびSi/P比の高い条件下ではケイ藻類が優占し、ケイ藻類を直接の餌料とするカイアシ類からプランクトン食性魚類へとつながる生食連鎖が卓越する。
- ii) 貧栄養条件下では、カイアシ類等が効率的に摂食できないピコ植物プランクトンが優占し、従属性微小鞭毛虫類を経て繊毛虫類へとつながる微生物食物網が卓越する。
- iii) 人為的な富栄養化によりSi/NおよびSi/P比が低下すると、比較的大型の鞭毛藻類がケイ藻類に取って替わり（シリカ欠損仮説）、それらの分解によって生成する溶存態有機物を出発点とする微生物食物網が卓越するようになる。

また、ii)、iii)のように微生物食物網が卓越すると、本来魚類へと流れていたエネルギーのかなりの部分が、クラゲをはじめとするゼラチン質動物プランクトンへと流れるであろうこと、ゼラチン質動物プランクトンを最終消費者とする食物網が確立してしまうと生食食物連鎖の卓越する生産構造を取り戻すことが困難であることも併せて指摘した。

近年、瀬戸内海でもミズクラゲやアカクラゲがしばしば大增殖し、漁業への被害事例も報告されている<sup>(24)</sup>。また、一部の海域では、特に夏季の成層期において、微生物食物網が卓越している可能性が示唆されている<sup>(25)</sup>。ただし、残念ながら、栄養塩組成比との関係については十分に検討されてはいない。また、クラゲ側からのトップダウンコントロール説にたった研究結果も考慮する必要がある<sup>(26)</sup>。このような種々のシナリオの検証という点も併せて今後の研究の展開が必要とされるところである。

## 6. 4水系の比較解析

## 6-1 アイアンゲートダム - ドナウ川 -

## 黒海水系 (IDB水系)

近年のシリカ欠損仮説について最もインパクトを与えたのが、この水系 (以後 IDB 水系と略称する) についての研究である<sup>(11)</sup> (Fig. 2 (a)). 世界の他の河川と同様、ドナウ川の DIN (溶存無機窒素) と DIP (溶存無機リン) の流量は増加してきたが、1972年にアイアンゲートダムができた後、DSi 流量は減少した。ドナウ川部分については、このダムだけでなく、それより上流の中小ダム群でもシリカが欠損しているという報告もある<sup>(27)</sup>。そして黒海で渦鞭毛藻類のブルームが増加した。また、クラゲ (*Aurelia aurita*) およびクシクラゲ (*Mnemiopsis leidyi*) が増加し、漁業に甚大な被害を及ぼした<sup>(28), (29)</sup>。

ダム建設後に植物プランクトンの組成変化、さらにクラゲの大発生、漁獲量の急速な減少が起こったため、当

初は、シリカ欠損との因果関係、あるいは広く富栄養化による環境悪化がこれらの生態系変質を招いたという説が提出された。しかし、これらのボトムアップ説については否定的な考えもある。Lancelotら<sup>(30)</sup>は物質循環を表現した生態系モデルを構築し、ダム建設に伴う変化の過程を推定したが、黒海における基礎生産の制限要因は P であって Si ではない、すなわち Si 欠損は主要因でないとしている。また、Güçü<sup>(31)</sup>は漁業生態系モデル (Ecopath) を用いて、漁業活動を含めた解析を行い、漁獲量の減少は栄養塩組成比の変化に起因する食物網構造の変質よりもむしろ漁獲圧の増加を主たる要因として引き起こされたものと推定した。また、*Mnemiopsis leidyi* の大量発生はむしろそれが外来種で天敵種の不在という要因が大きかったという説もある。すなわち、大西洋起源のクシクラゲがたまたま移入し、天敵が存在しないため爆発的に増えた。さらにこれが動物プランクトンへの捕食圧を増大させたというものである。これらのトップダウン説のほ

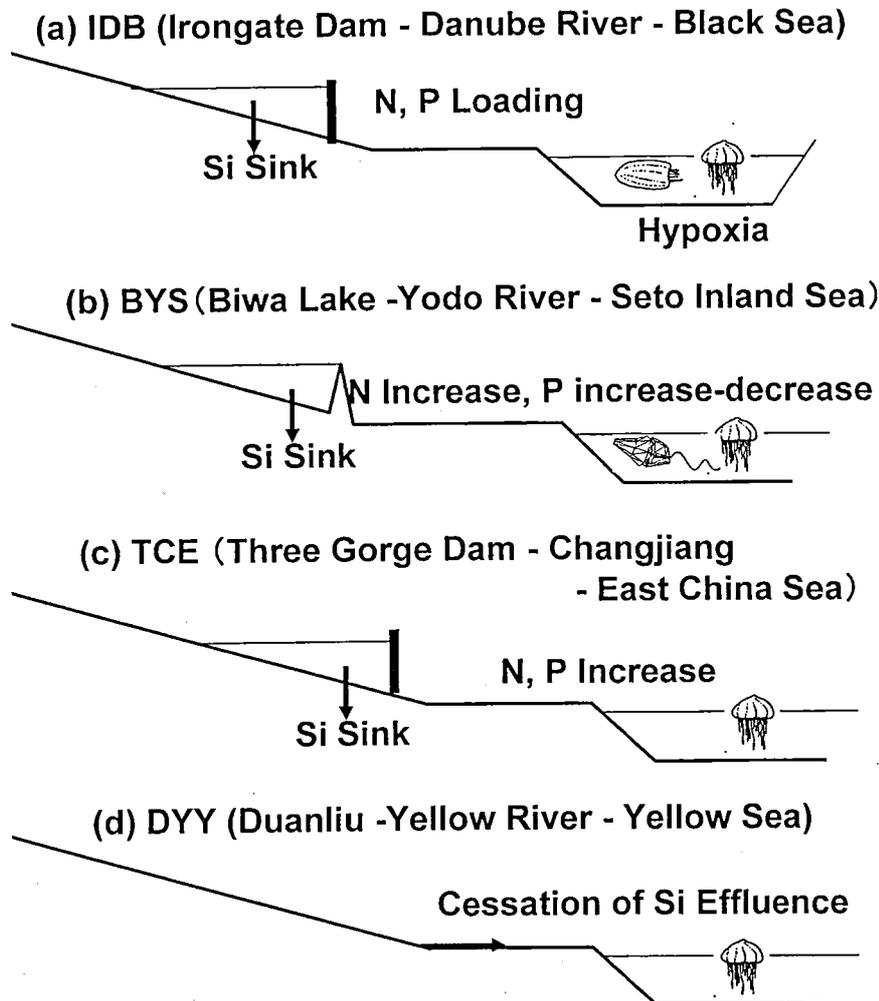


Fig. 2 Four aquatic continua to be considered.

か、さらには気候変動・地球温暖化の影響も議論されている<sup>(28)</sup>。

我々がこの水系の事柄から学ぶべき点は、研究結果だけでなく、ドナウ川が国際河川で黒海も複数の国が面しているため、国際協力による環境保全策が議論されている点であり<sup>(29)</sup>、今後東アジア沿岸・縁辺海域についても同様な努力が必要になるだろう。

## 6-2 琵琶湖—淀川—瀬戸内海水系 (BYS水系)

地質学的には、ヨーロッパ大陸が概ね堆積岩から形成されているため本来的にDSiの溶出率が小さいのに対し、我国では火山起源の土地が多く<sup>(32)</sup>、東南アジアのモンスーン地帯に類似して温暖期の降雨量が大きいためDSiの供給総量が大きい<sup>(33)</sup>。そのためシリカ欠損による生態系変質は相対的に起こりにくいと推定される。逆説的にいえば、もし日本でシリカ欠損との因果関係が検知できれば、この仮説が補強されることになる。

このような考えから琵琶湖—淀川—瀬戸内海（以後BYS水系と略称する、Fig. 2 (b)) を選択し<sup>(33)</sup>、陸水域においては既存データの解析、瀬戸内海表層海水についてはフェリーによる栄養塩の時空間モニタリングを行った。さらに水産庁によるケイ藻、鞭毛藻別の赤潮発生記録<sup>(34)</sup>との比較解析を行った。この研究結果によれば、琵琶湖に流入する河川のDSi濃度平均値は200 $\mu$ M程度であったが、流出点（瀬田川）では30~40 $\mu$ M程度と低くなっていた。まず、この差が湖にトラップされた量、すなわちシリカ欠損量といえるだろう。また、流出水の栄養塩比からはPが最も主要な制限要因であると推定された。

さらに、琵琶湖流出水におけるDSi濃度は、1960~1970年代に減少し、1990年代以降には回復傾向にあった。この研究結果で高度成長期のP負荷増大とその後の規制等によるP負荷軽減との因果関係を完全に立証するには至らなかったが、少なくとも時系列的にみて、ある程度の符合がみられたことは興味深い。なお、1950年代においても流出水のDSiはある程度低く、当時のN、P流入と静水効果によってシリカトラップは年代を通じて作用してきたことも確認された。

瀬戸内海域表層栄養塩を1994~2000年のフェリー計測結果について長期平均した値からは、DIN、DIP、DSiともに大阪湾で高く、瀬戸内海全体では東高西低の勾配が見られた。これに対してDSi/DIN相対比は逆に大阪湾で低く、西高東低であった。また、ケイ藻赤潮+鞭毛藻赤潮の発生件数は東高西低であるが、興味深いことに大阪湾ではケイ藻赤潮が多かった。特に淀川河口は常時ケイ藻赤潮で占められており、これに対して渦鞭毛藻赤潮は播磨灘で多かった。これらの空間勾配からは、大阪地

区からのN、Pの負荷および淀川によるSiの流入が、それぞれ大阪湾における濃度を高めているが、大阪湾での高密度のケイ藻による吸収がSiの相対値を低下させているという構造が見えてきた。また、琵琶湖の存在が淀川のSi相対濃度を低下させているものの、淀川から大阪湾に補給されるSiの絶対量は、大川が流入しない他の灘に比べて大きい。このため大阪湾ではケイ藻赤潮が卓越するとの説明ができた。すなわち、播磨灘ではSiの絶対量補給が大阪湾よりも少なく、しかもN、P濃度がある程度高いため渦鞭毛藻赤潮が卓越すると考えられた。

一方、信州大学が信濃川水系の生坂ダムの上下流でモニターしたDSi濃度からは、渇水期にはある程度のSi欠損がみられたものの、通常期にはSi欠損はそれほど顕著でなかった<sup>(35)</sup>。水の平均滞留時間（容積/流量）が琵琶湖では5年間程度あるのに対し生坂ダムでは1~2日程度であり、このことからSiトラップは平均滞留時間が長い水域で顕著なことが確認された。

このように、陸水域~沿岸海域で第一に制限要因となる元素はPであり、我国の海域においてシリカ欠損のために非ケイ藻赤潮が増加したとはストレートには結論できないものの、ケイ藻赤潮と非ケイ藻赤潮の割合にSiの補給が関わっていることは十分推定できる。もし有害な渦鞭毛藻赤潮の発生件数がNとPの多寡だけに依存するのであれば、大阪湾で最も発生件数が増えるはずである。

## 6-3 三峡ダム—長江—東シナ海 (TCE水系)

我が国周辺の代表的な縁辺海である東シナ海は広大な大陸棚を有し、長江から供給される大量の栄養塩類により生物生産性が高い。また、沖縄舟状海盆には太平洋から流入した黒潮が北上後に太平洋へ再び流出するため、隣接外洋域へのインパクトも大きいと考えられる。長江では2003年に三峡ダムへの一部貯水が開始された (Fig. 2 (c))。因果関係については議論があるものの、下流部の水質モニタリング地点でDIN、DIPの増加と並んでDSiが減少したことが報告されている<sup>(36)</sup>。さらに、この他にも支流のうちの漢江に1960年代に建設された丹江口ダムをはじめとして多くのダムが建設され、それら過去の流系変更の影響もあったといわれている。一方、長江のDSi濃度あるいは流量の変化には、森林減少による土壌裸出でDSi溶出が一時的に増えたことや、気候変動すなわち南方振動指数 (SOI) と相関がみられる降雨量の変動も影響しており、ダム建設と水質変化の関連はストレートには判別できないとする考えもある<sup>(37)</sup>。

長江のエスチャリー部分においても、長期的にDIN、DIPが増加し、DSiが減少してきたことが示されている<sup>(36)</sup>。また海域部については、三峡ダム建設後一次生

産が減少したという報告もあり、N, P, Si 流下量変化のほかに、河川水補給が平準化されたことの影響も考えられている<sup>(38)</sup>。

このように、東シナ海は、地球規模の物質循環に果たす沿岸域の役割を評価する上で格好な研究材料を提供するため、すでに1990年代にMASFLEXプロジェクト(緑辺海における物質循環機構の解明に関する国際共同研究)のモデル海域となっている<sup>(39), (40), (41)</sup>。またIGBP関連のJGOFS (Joint Global Ocean Flux Studies) と LOICZ (Land-Ocean Interaction in the Coastal Zone) の両プログラムにも関連し、国際的にも注目されてきた。このプロジェクトでは、長江河口沖の St. 12 から沖縄舟状海盆の St. 1 に至る観測線を主体にした四季の物理・生物・化学・堆積物などの総合観測、大陸棚端から大陸棚斜面の物質輸送を中心とした観測、さらに、沖縄舟状海盆における時系列式セディメントトラップを用いた粒子フラックスの周年観測などが行われた (Fig. 3)。

研究成果として、上述の観測線の四季における海洋構造、栄養塩・各種化学成分・粒状懸濁物・植物プランクトンの分布、基礎生産量・粒子フラックス、堆積速度等が把握された。そして、東シナ海の大陸棚の基礎生産量は海域・季節変動が大きく ( $68 \sim 3,900 \text{ mgC m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ )、最大値は春季の大陸棚中央部 (St. 8) で得られ、年平均で見ると黒潮域 ( $250 \sim 300 \text{ mgC m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ ) より数倍以上大きいこと<sup>(42)</sup>、粒状物質は主として大陸棚や大陸棚斜面の海底付近に沿って沖縄舟状海盆へと輸送されること<sup>(43), (44)</sup>、また、高濃度の溶存無機炭素を含んだ高密度の海水が、等密度面にそって沖合へ輸送されること (Continental Shelf Pump)<sup>(45)</sup>などが明らかとなった。

また、本稿に特に関連のある植物プランクトンの分布に関しては、HPLCの色素分析により、植物プランクトン中に占めるケイ藻類の割合は、春(1996年4月)では長江沖で50%、大陸棚中央部で60%、黒潮域で10%、夏(1994年7~8月)では各々85%、15%及び数%程度という値が得られている<sup>(46)</sup>。MASFLEXは1990年代半ばにおける観測であるため、三峡ダムの貯留前に関する有益な情報となり得る。しかし、長江河川水中のケイ酸塩濃度の減少と溶存態無機窒素・無機リンの増加(およびそれに伴うDSi/DIN比の減少)は、前述のように、すでに1960年代から始まり長江河口域でも同様の傾向が検出されている<sup>(36)</sup>。また、河口域におけるHABの出現頻度は1980年以前は皆無に近かったが、1980年代半ばから年間20回程度まで増加した。さらに、MASFLEXのプロジェクト後の2000年以降は急増し、年間60回程度に至ったことが報告されている<sup>(36)</sup>。したがって、厳密にはMASFLEXプロジェクト以前のデータも切望されるところであるが、いずれにせよ、同プロジェクトによる既存

データの整理・解析、保存試料の分析等が重要となる。

また、同海域のみならず、長江における流下栄養塩の濃度と組成の変化が、東シナ海および隣接海域にどの程度の時空間的規模で影響するかを見極めることは、下流側に位置する我が国にとっては特に重要な課題と言える。この点では、ガンジス、ブラマプトラの2大河川やインド半島の河川による淡水流入の影響を受け易いベンガル湾北部と影響の少ない湾中央部におけるセディメントトラップの周年観測の結果が大きな参考となる<sup>(47)</sup>。ベンガル湾を取り囲む河川では、南西モンスーン期の河川流量は非モンスーン期より一桁以上は大きく、この流量と湾北部(ガンジス河口より300km程度の距離)に設置したセディメントトラップから得られたオパール(すなわちBSi)のフラックスは時間的に良く同調した変動を示しているが、一方、さらに100kmほど南の係留点では、フラックスピークは出現していない。これらの観測事実から、ベンガル湾北部は栄養塩に富んだ河川水の影響下にあり、ケイ藻ブルームとその後の急速な粒子の沈降が生じたことが示唆される。

ガンジス川の例を参考にすると、河川流量の規模と地形、海流、海洋構造等により、河川水の影響範囲は変化するが、長江の規模から判断してその影響範囲は決して小さくはないと考えられる。

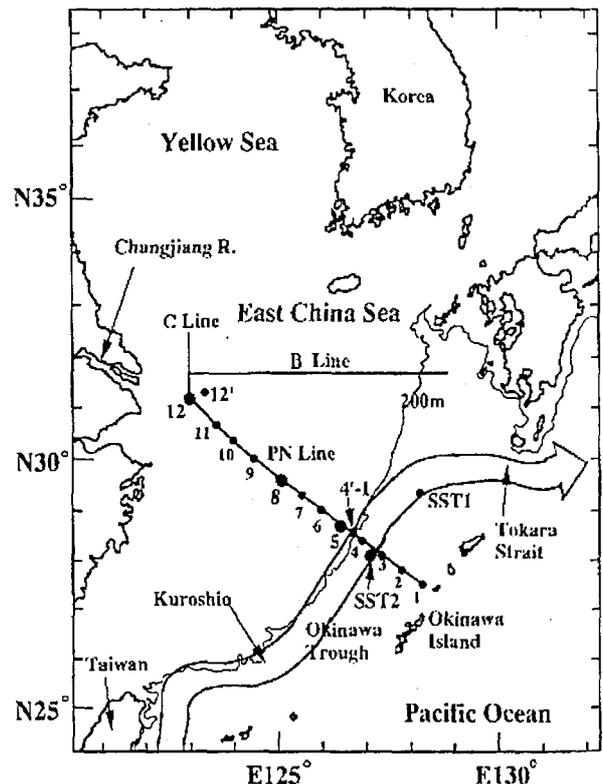


Fig. 3 Observation legs and stations of MASFLEX (from ISEKI *et al.*, 2003<sup>(43)</sup>)

#### 6-4 断流 - 黄河 - 黄海 (DYY水系)

前述の3水系ではDSiの相対値の減少が問題になっているが、この水系では黄河下流部の濁水、すなわち「断流」によって、DSiの絶対的な補給が途絶えることが問題になるであろう (Fig. 2 (d)). 長期時系列データの存在は期待できないが、黄海の制限栄養塩を栄養塩添加実験から推定した研究例<sup>(48)</sup>によれば、渤海南部でP-制限、黄海西部でN-制限、黄海中央部は貧栄養でN, P, Siのどれもが制限要因になりうる。概ね第一の制限要因はPであり、Siではないことは確認されたが、Laizhou湾でSiの減少傾向がはっきりしている。またJiaozhou湾ではSiが制限要因であるとする報告がある<sup>(49)</sup>。さらに、生態系変質に関しては2002年以降、日本海でエチゼンクラゲの増大が報告され、その起源は長江河口~黄海であると推定されている<sup>(50)</sup>ことが特筆される。

### 7. 科学的不確実性

上記の事例に見られるように、静水効果を有する停滞陸水域にNとPの負荷が加わるとDSiがトラップされ、エスチャリー部分のSi相対比が低下することはほぼ間違いないといえる。ところが、この影響で海域のケイ藻→非ケイ藻類の遷移が起こることや生物ポンプの機能が低下することはストレートには検証できず、以下に列挙するように科学的に不確実な部分が多い。

まず、第一に海域においては、人為影響によるN, P増、Si減が顕在化するのが、沿岸域あるいはエスチャリー水域内に限られ、大陸棚スケールでは自然の物理的変動の影響によりマスクされてしまう可能性が大きい。具体的には、海面冷却期間における鉛直混合および潮汐混合、大陸棚下層を經由しての外洋からの栄養塩流入、沈降した粒子状物質の堆積分解・再生の比率および気候変動によるシステム全体の長期変化である。このため、観測による検知・立証が限定される。

また、実際に生じている生態系変質は、漁獲量の増加や稚仔魚の生息場となる環境の消失などの要因が複合的に作用した結果であると考えられる。また、栄養塩レベルからのボトムアップ制御か、上位捕食者からのトップダウン制御によるものかが常に議論となる。そして、各生物が環境変化への適合性やホメオスタシス機能を備えているため、因果関係はさらにみえにくいものになる。

Tettら<sup>(51)</sup>は海水の栄養塩比が藻類存在比に反映しにくい問題について、以下のようなレビューを示している。

1) 植物プランクトン (一次生産者) のレッドフィールド比はフレキシブルであり、Nを16とした時、N : Si : P : Fe = 16 : (4 - 32) : (0.3 - 1.0) : (10<sup>-4</sup> - 10<sup>-3</sup>) が想定範囲である。すなわち、従来いわれている相対比に

ついてSiについては多寡両側、またPについては寡の側に許容量がある。

2) 微細藻類は、周囲同時期の無機栄養塩だけに頼るのではなく、栄養塩潤沢時に、多めに吸収 (luxury uptake) をして、セルクォータとして細胞内に蓄え、栄養塩枯渇時にそれによって生存するというような適応戦略を有している。同様に、鉛直移動、混合栄養(ある時は捕食により従属栄養となる)、貧栄養域において行う再生生産、溶存有機物からの栄養取得等も戦略として備えている。C : N : Pを一定に保っている (ホメオスタシス) のはむしろ動物プランクトン以上の消費者である。

筆者らの見解であるが、増殖制限因子としての元素比だけに関する議論ではシリカ欠損と出現藻類比の関連は見えてこないが、ケイ藻の行動様式あるいは生存戦略まで視野にいれると、議論が進む部分があるかもしれない。特にSi殻の形成が、従来いわれていたような捕食および感染への防御だけでなく、沈降を制御するバラストとしての機能をはたしているとの指摘もあり<sup>(52)</sup>、栄養塩変化→ケイ藻の能動的移動というメカニズムが本質的であるかもしれない。

一例をあげると、前述した瀬戸内海のフェリー観測と赤潮記録の比較では、シリカ欠損仮説と一見相反するような事例もあった。播磨灘の上層では、栄養塩の観測では、夏季(7~8月)は成層状態のため、有機物が下層で分解されて再生したDIN, DIPはまだ上層に上がってこない。ところが夏の降雨・河川流入に伴ってDSi流入が増えるため、DSi/DIN比はむしろ大きくなる。渦鞭毛藻による有害赤潮が発生しやすいのがこの夏季であり、見かけ上シリカ欠損仮説とは相反する。この問題点は、Bienfangら<sup>(53)</sup>の知見を用いて説明できるかもしれない。彼らの培養実験によれば、ケイ藻のいくつかの種は、栄養塩、特にSiが枯渇した時に、沈降速度を大きくして上層から離脱する。そして栄養塩を添加してもすぐには戻らない。この知見からすれば、すべての種でないにしても、ケイ藻は春季ブルーム後に栄養塩枯渇を感知して沈降し、夏季に上層でDSiが増えても上がってこない。ケイ藻が不在になった上層は渦鞭毛藻が卓越しやすくなる、という説明も成立するだろう。

### 8. まとめと今後の発展

上記のような科学的不確実性を減じてゆくにはどのような努力が必要だろうか? 地球温暖化問題についてIPCC (気候変動に関する政府間パネル) が力をいれたのは、膨大な知見のレビューであり、本報告でも上述のように小規模ながらその方針を踏襲した。この作業はさら

に継続・充実させてゆく必要がある。

また筆者らは、環境省地球環境研究総合推進費により「流下栄養塩組成の人為的变化による東アジア縁辺海域の生態系変質の評価研究」を遂行中である。その中では、長期的な環境変質を検知するために、既存データの再解析に重点を置いている。また、データ収集が困難なものについて新規の観測を行うことが必要になる。東シナ海では、クロロフィル $a$ やケイ藻類に関する長期変動データは、長崎海洋気象台のPNラインで把握できているが、ケイ藻と渦鞭毛藻および円石藻を含む植物プランクトン組成の長期データは皆無である。この点で、時空間的に分散した東シナ海における海水中や沈降粒子中の主成分(有機・無機炭素、窒素、ケイ素)分析値や植物プランクトン種組成に関するデータ収集と解析により、長期変動を把握していくことが必要となる。また、データ収集が不可能な大陸棚上における植物プランクトン種組成については、新たに、季節変動を考慮して年4回程度の観測を行い、2000年代後半における海洋生態系の変遷を調べる努力が必要である。

また、生物ポンプの変質が重要なので、セディメントトラップによる粒子フラックスの長期変動データが得られている海域について、栄養塩組成の変化との関連に着目した解析を行う必要がある。このようなデータが整備されている海域は限定されているし、外交上の問題からくる観測の困難さも大きい。その意味で、上記の4水系のほか、粒子フラックスデータがとられているアラスカ湾、サルガッソー海など、あるいはシリカ欠損が顕著なフランスのプレスト湾などとの比較研究によってデータの空白を補完することも重要である。

また、7章で述べたように、複数要因の軽重や相互作用を評価しつつ、事例を評価するためには、生態系モデルを併用して観測的知見を補完してゆく必要がある。現在、筆者らは、IDB水系の生態系変質の把握に用いられたように、以下の2系統のモデル作成を試みている。

1つは、生態系を構成するコンポーネント間の物質循環を表した式の時間積分を行うタイプのモデルであり、MSFTM (Marine Stoichiometric Functional Type Model) と名づけた<sup>(54)</sup>。ただし、Functional Typeとは、上述のように植物プランクトンを機能あるいは挙動特性によって大まかに分類した型のことである。<sup>(55)</sup>我々のモデルでは一次生産者をsilicifier (ケイ藻)、non-silicifier (非ケイ藻植物プランクトン)の2つの型に分けて表現する。また、エスチャリー海域上層の単位体積を1ボックスで表し、システム力学用ソフトウェアを用いてプログラムを作成する。想定する物質フローは以下である。陸からの溶存無機態栄養塩3種(DIN, DIP, DSi)の流入、それらを吸収して植物プランクトン2種が基礎生産を行う部分が

光合成ループを表現する。それを動物プランクトンが捕食し、さらにそれをクラゲを想定した上位捕食者が捕食する。各生物の物質吸収量と成長量の差(デトライタス)は易分解性および難分解性の粒子状有機物および溶存有機物に分配され、それらを吸収するバクテリア、微小原生動物を経由する物質フラックスが微生物ループを表現する。これらの生物間のフラックスはCを変数として計算する。またN, P, Siの循環はCの循環と並行して独立に計算するが、基礎生産および分解の際にレッドフィールド比に準拠してCに帯同するものとする。また、溶存・浮遊物質はそれぞれの現存量に同一の流出率で外洋に流出する。この値により各物質の滞留時間が概ね規定される。また、流入・流出フラックスのほか、春季ブルーム開始前の栄養塩初期値も重要なパラメータとなる。

もう1つは、前述のGüçü<sup>(31)</sup>と同じ漁業生態系モデルEcopathの活用である。Ecopathはオープンソース・ソフトウェアEcopath with Ecosim (EwE)を構成する基本パッケージであり、各生物要素現存量のデータに基づき、平衡状態を仮定して、要素間の相互作用等のスナップショットを推定することを目的としている<sup>(56)</sup>。この手法は比較的簡便で、かつ水産資源の評価と管理に資することを目的とした多数の活用事例があることから、栄養塩組成比の変化が食物網構造に及ぼす影響を総合的に評価するツールとして機能するものと考えられる。さらに、近年、食物網構造の解析に汎用されつつある炭素・窒素安定同位体等の手法で得られる解析結果と組み合わせることにより、モデル解析の精度向上を図ることも可能であろう。

シリカ欠損仮説の当否についての検証は容易なことではないが、これまでのN, P, 有機汚濁負荷量の議論にSiの要素を加え、陸と海をaquatic continuumとして一体化して考えるという点で、環境科学にとってブレークスルーとなる可能性がある。また、元素量比の生態系影響を考えるという点で基礎科学に寄与する可能性もあり、努力を払う価値は大きいと考えられる。

## 9. 謝 辞

本報告の内容は、環境省地球環境研究推進費D06I課題(2006~2008年度)で得られた知見の一部に基づいて作成された。また、同課題の推進にあたり、広島大学上真一教授ならびに岡山大学大久保賢治教授にアドバイザーボード委員をつとめていただいた。

## 引用文献

- (1) LI, D. and DALER, D. (2004): Ocean pollution from land-based sources: East China Sea China, *Ambio*, **33**, 30-39.
- (2) OFFICER, C. B. and RYTHER, J. H. (1980): The possible importance of silicon in marine eutrophication, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **3**, 83-91.
- (3) TSUNOGAI, S. and WATANABE, Y. (1983): Role of dissolved silicate in the occurrence of phytoplankton bloom, *J. Oceanogr. Soc. Jpn.*, **39**, 231-239.
- (4) BILLEN, G., LANCELOT, C. and MEYBECK, M. (1991): N, P, Si retention along aquatic continuum from land to ocean, MANTOULA, R. F. C. *et al.* (eds.) *Ocean Margin Processes in Global Change*, 19-44, Wiley.
- (5) ITTEKKOT, V., UNGER, D., HUMBORG, C., SCHAFFER, P. and NGUEN, T. A. (eds.) (2006): *The Silicon Cycle*, Island Press, 275pages.
- (6) REDFIELD, A. C. (1934): On the proportions of organic derivations in seawater and their relation to the composition of plankton, in DANIEL, R. J. (ed.) *James Johnstone Memorial Volume*, 176-192, Liverpool Univ. Press.
- (7) BRZEZINSKI, M. (1985): The Si: C: N ratio of marine diatoms: interspecific variability and effects of some environmental variables, *J. Phycol.*, **21**, 347-357.
- (8) DUGDALE, R. C. and WILKERSON, F. P. (1998): Silicate regulation of new production in the equatorial Pacific upwelling, *Nature*, **391**, 270-273.
- (9) PEARL, H. (1995): Coastal eutrophication in relationship to atmospheric nitrogen deposition: Current perspectives, *Ophelia*, **41**, 237-259.
- (10) BERNER, R. A. (1982): Burial of organic carbon and pyrite sulfur in the modern ocean: Its geochemical and environmental significance, *American Journal of Science*, **282**, 451-473.
- (11) HUMBORG, C., ITTEKKOT, V., COCIASU, A. and von BODUNGEN, B. (1997): Effect of Danube river dam on Black Sea biogeochemistry and ecosystem structure, *Nature*, **386**, 385-388.
- (12) ITTEKKOT, V., HUMBORG, C. and SCHAFFER, P. (2000): Hydrological alterations and marine biogeochemistry: A silicate issue?, *Bioscience*, **50**, 776-782.
- (13) RAGUENEAU, O., SCHULTES, S., BIDLE, K., CLAQUIN, P. and MORICEAU, B. (2006): Si and C interactions in the world ocean: Importance of ecological processes and implications for the role of diatoms in the biological pump, *Global Biogeochem. Cycles*, **20**, GB4S02.
- (14) WASSMANN, P., EGGE, J., REIGSTAD, K. M. and AKSNES, D. L. (1996): Influence of dissolved silicate on vertical flux of particulate biogenic matter, *Mar. Pollut. Bull.*, **33**, 10-21.
- (15) SVENSEN, C. (2002): Eutrophication and vertical flux: a critical evaluation of silicate addition, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **240**, 21-26.
- (16) SOMMER, U., STIBOR, H., KATECHAKIS, A., SOMMER, F. and HANSEN, T. (2002): Pelagic food web configurations at different levels of nutrient richness and their implications for the ratio fish production: primary production, *Hydrobiologia*, **484**, 11-20.
- (17) LEONARDOS, N. and GEIDER, R. J. (2004): Responses of elemental and biochemical composition of *Chaetoceros muelleri* to growth under varying light and nitrate: phosphate supply ratios and their influence on critical N : P, *Limnol. Oceanogr.*, **49**, 2105-2114.
- (18) TURPIN, D. H. (1988): Physiological mechanisms in phytoplankton resource competition, in SANDGREN, C. D. (ed.), *Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton*, pp.316-368, Cambridge University Press.
- (19) STERNER, R. W. and ELSER, J. J. (2002): *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 439pages.
- (20) URABE, J., CLASEN, J. and STERNER, R. W. (1997) : Phosphorus limitation of *Daphnia* growth: Is it real?, *Limnol. Oceanogr.*, **42**, 1436-1443.
- (21) ELSER, J. J., HAYAKAWA, H. and URABE, J. (2001) : Nutrient limitation reduces food quality for zooplankton: *Daphnia* response to seston phosphorus enrichment, *Ecology*, **82**, 898-903.
- (22) ANDERSON, T. R. and HESSEN, D. O. (1995) : Carbon or nitrogen limitation in marine copepods, *J. Plankton Res.*, **17**, 317-331.
- (23) JONES, R. H., FLYNN, K. J. and ANDERSON, T. R. (2002) : The effect of food quality on carbon and nitrogen growth efficiency in *Acartia tonsa*, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **235**, 147-156.
- (24) 上 真一・上田有香 (2004) : 瀬戸内海における

- クラゲ類の出現動向と漁業被害の実態. 水産海洋研究, **68**, 9-19.
- (25) 樽谷賢治・新村陽子・手塚尚明・花村幸生 (2005): 燧灘における動植物プランクトンの生産量と転送効率, 平成17年度日本水産学会春季大会講演要旨集, **226**.
- (26) GRANÉLI, E., TURNER, J. T. (2002): Top-down regulation in ctenophore-copepod-ciliate-diatom-phytoflagellate communities in coastal waters: a mesocosm study, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **239**, 57-68.
- (27) RIEDLE, G., TEODORU, C. and WEHRLI, B. (2004): Is the Iron Gate I reservoir on the Danube River a sink for dissolved silica?, *Biogeochemistry*, **32**, 21-68.
- (28) MURRAY, J. W. (ed.) (2005): Special Issue on Black Sea Oceanography, *Oceanography*, **18**, pp.14-133.
- (29) DANUBE POLLUTION REDUCTION PROGRAMME (ed.) (1999): Causes and effects of eutrophication in the Black Sea Summary Report, 94pages.
- (30) LANCELOT, C., STANEVA, J., Van EECKHOUT, D., BECKERS, J.-M. and STANEV, E. (2002): Modelling the Danube-influenced North-western continental shelf of the Black Sea. II: Ecosystem response to changes in nutrient delivery by the Danube River after its damming in 1972, *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **54**, 473-499.
- (31) GÜCÜ, A. C. (2002): Can overfishing be responsible for the successful establishment of *Mnemiopsis leidyi* in the Black Sea?, *Estuar. Coastal Shelf Sci.*, **54**, 439-451.
- (32) HARTMANN, J., JANSEN, N., DÜRR, H. H. and KEMPE, S. (2007): High riverine fluxes of dissolved silica from Japan – the influence of lithology, *Geophysical Research Abstracts*, EGU2007-A-00861, Vienna, 2007.
- (33) HARASHIMA, A., KIMOTO, T., WAKABAYASHI, T. and TOSHIYASU, T. (2006): Verification of the silica deficiency hypothesis based on biogeochemical trends in the aquatic continuum of Lake Biwa – Yodo River – Seto Inland Sea, Japan, *Ambio*, **35**, 36-42.
- (34) 水産庁瀬戸内海漁業調整事務所 (各年刊行): 瀬戸内海の赤潮.
- (35) 樋上照男・上田雅博・西俣和哉・中島剛司 (2006): 信濃川水系における溶存シリカの動態 – シリカ欠損仮説に関連して – , *海洋化学研究*, **19**, 26-33.
- (36) WANG, B. (2006): Cultural eutrophication in the Changjiang (Yangtze River) plume: History and perspective, *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **71**, 3-12.
- (37) ZHANG, J., LIU, S., WU, Y., QI, X., ZHANG, G. and LI, R. (2006): Dissolved silica in the Changjiang (Yangtze River) and adjacent coastal waters of the East China Sea, in ITTEKKOT, V. *et al.* (eds.): *The Silicon Cycle*, pp.71-80, Island Press.
- (38) GONG, G., CHANG, J., CHIANG, K., HSIUNG, T., HUNG, C., DUAN, S. and CODISPOTI, L. A. (2006): Reduction of primary production and changing of nutrient ratio in the East China Sea: Effect of the Three Gorges Dam?, *Geophys. Res. Lett.*, **33**, L07610.
- (39) ISEKI, K. (1996): Particulate flux studies at continental shelf margin using sediment traps, *Bull. Plankt. Soc. Jap.* **43**, 142-144.
- (40) LIU, K., ISEKI, K., CHAO, S. (1999): Continental margin carbon fluxes. In: DUCKLOW *et al.* (Ed.) *The Changing Ocean Carbon Cycle*, Cambridge Univ. Press, Cambridge, 187-239.
- (41) TSUNOGAI, S., ISEKI, K., KUSAKABE, M., SAITO, Y. (2003): Biogeochemical cycles in the East China Sea: MASFLEX program, *Deep-Sea Res. II*, **50**, 321-326.
- (42) HAMA, T., SHIN, K. H., HANDA, N. (1997): Spatial variability in the primary productivity in the East China Sea and its adjacent waters, *J. Oceanogr.*, **53**, 41-51.
- (43) ISEKI, K., OKAMURA, K., KIYOMOTO, Y. (2003): Seasonality and composition of downward particulate fluxes at the continental shelf and Okinawa Trough in the East China Sea, *Deep-Sea Res. II*, **50**, 457-473.
- (44) HOSHIKA, A., TANIMOTO, T., MISHIMA, Y., ISEKI, K., OKAMURA, K. (2003): Variation of turbidity and particle transport in the bottom layer of the the East China Sea, *Deep-Sea Res. II*, **50**, 443-455.
- (45) TSUNOGAI, S., WATANABE, S., SATO, T. (1999): Is there a continental shelf pump for the absorption of atmospheric CO<sub>2</sub>?, *Tellus*, **51B**, 701-712.
- (46) FURUYA, K., HAYASHI, M., YABUSHITA, Y., ISHIKAWA, A. (2003): Phytoplankton dynamics in the East China Sea in spring and summer as revealed by HPLC-derived pigment signatures, *Deep-Sea Res. II*, **50**, 367-387.
- (47) ITTEKKOT, V., NAIR, R. R., HONJO, S., RAMASWAMY, V., BARTSCH, M., MANGANINI, S. J. and DESAI, B. N. (1991): Enhanced particle

- fluxes in Bay of Bengal induced by injection of fresh water., *Nature*, **351**, 385-387.
- (48) ZOU, L., ZHANG, J., PAN, W. and ZHAN, Y. (2001): In situ nutrient enrichment experiment in the Bohai and Yellow Sea, *J. Plankton Res.*, **23**, 1111-1119.
- (49) YANG, D., ZHANG, J. and LU, J. (2003): Examination of silicate limitation of primary production in the Jiaozhou Bay North China, Silicate being a limiting factor of phytoplankton primary production, *Chin. J. Oceanol. Limnol.*, **20**, 208-225.
- (50) KAWAHARA, M., UYE, S., OHTSU, K. and IIZUMI, H. (2006): Unusual population explosion of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa: Rhizostomeae) in East Asian waters, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **307**, 161-173.
- (51) TETT, P., HYDES, D. and SANDERS, R. (2003): Influence of nutrient biogeochemistry on the ecology of northwest European shelf seas, in BLACK, K. D. and SHIMMIELD, G. B. (eds.): *Biogeochemistry of Marine Systems*, 293-363, Blackwell.
- (52) RAVEN, J. A. and WAITE, A. M. (2004): The evolution of silicification in diatoms: inescapable sinking and sinking as escape?, *New Phytologist*, **162**, 45-61.
- (53) BIENFANG, P. K., HARRISON, P. J. and QUARMBY, L. M. (1982): Sinking rate response to depletion of nitrate phosphate and silicate in four marine diatoms, *Mar. Biol.*, **67**, 295-302.
- (54) 原島 省・浅野和仁・高橋 理・石原靖文 (2007) : 拡大シリカ欠損仮説に関するモデル解析, 日本海洋学会2007年度春季大会講演要旨集, 386.
- (55) LE QUÉRÉ, C. *et al.* (2005): Ecosystem dynamics based on phytoplankton functional types for global ocean biogeochemistry models, *Global Change Biology*, **11**, 2016-2040.
- (56) CHRISTENSEN, V., WALTERS, C. J. and PAULY, D. (2005): *Ecopath with Ecosim: a User's Guide*. Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver, 154pp. ([www.ecopath.org](http://www.ecopath.org)).

Possibility of the deterioration of Coastal and Shelf Ecosystem due to the Change in the Nutrient Input Ratio

Akira HARASHIMA\*, Kazuo ISEKI\*\*, and Kenji TARUTANI\*\*\*

Received 15 February 2007

Accepted 14 March 2007

\*National Institute for Environmental Studies

\*\*Graduate School of Biosphere Science, Hiroshima University

\*\*\*National Research Institute of Fisheries and Environment of Inland Sea, Fisheries Research Agency