

## 論文内容の要旨

### 論文題目 **Nutrient Dynamics in Tropical and Subtropical Coastal Ecosystems Assessed by $\delta^{15}\text{N}$ in Macroalgae**

大型藻類の窒素安定同位体比を用いた熱帯・亜熱帯沿岸域における  
陸起源窒素影響域の時空間変動とその要因の解析

氏名 梅澤 有

#### 1. はじめに

サンゴ礁、海草帯、マングローブ林といった生産性が高く他の生物の生活基盤を作り出すことが出来る大型の一次生産者は、熱帯・亜熱帯の沿岸域に特有の生態系を構成している。陸域での人間活動の発展に伴って、海域への窒素負荷量が増加していくことが想定されるこれらの地域において、生態系へ流入窒素の起源とその影響について明らかにすることは、この生態系のみならず、既に富栄養化が進行した温帯海域では得にくい窒素循環の多様なプロセスについて、さらに富栄養化とのリンクが想定される構成生物種の変化に対しても多くの有益な情報をあたえる。しかしながら、系外からの低栄養塩負荷に加え、河川、地下水や湧昇流という時空間的に不均一な栄養塩の供給形態が卓越するこれらの海域では、発達した一次生産者が無機栄養塩の大きな吸収(放出)源として存在しており、さらに生物地形によって生み出される複雑な海水流動が水質の不均一性を作り出している。そのため従来の栄養塩モニタリングや窒素収支計算では、系内の栄養塩環境の時空間変動を捉え、さらに発達した生物相への実際の影響を評価することは困難であった。

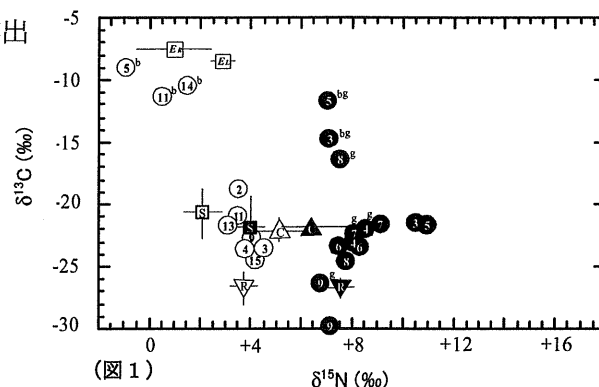
これらの課題を解決する手法として 1990 年代半ばになると、海藻体内の化学成分がその生育期間中の時間平均的な現場での栄養塩環境を反映し、また実際に海藻が受けている影響を示すという点に着目し、体内の窒素 (N)・リン (P) の含量から、環境場の時空間的な栄養塩環境を把握する研究がなされてきた。

本研究では、窒素安定同位体比( $\delta^{15}\text{N}$ )が窒素源特定に利用できる可能性に着目し、先ず、タイ南西部のマングローブ林に隣接した海草帯において海域に分布する大型藻類の $\delta^{15}\text{N}$ の時空間変動から、海域の一次生産者の窒素源の時空間変動とそれを規定している要因について明らかにすることを試みた。しかしながら、用いた大型藻類の海藻種別の窒素取り込み時の生理特性の不確実性や、また現場海域での陸水の $\delta^{15}\text{N}$ 値等の環境因子の情報が乏しいこと等により、広いエリア間での窒素源の違いに関する断片的な解析に限られた。そこで、大型海藻の窒素取り込み時の環境に応じた同位体分別の影響、また生長量の季節変化など、調査現場に卓越して分布する藻類の

特性を明らかにするために、複数の培養実験を行った。これらの実験結果をもとに、各窒素源のエンドメンバーが有意に異なりまた陸域からの窒素負荷が異なることが想定される海域が隣接しているサンゴ礁生態系として、沖縄県石垣島サンゴ礁において同様の調査を行うことで、海域の一次生産者の窒素源の時空間変動とそれを規定している要因について、より詳細な解析を試みた。

## 2. 方法・結果

環境勾配が大きく同一種の海藻を全調査海域で用いることが困難なタイ南西部のマングローブ河口域海草帯において、栄養塩環境に対する応答に共通性を持つと報告されている形態の類似した海藻(糸状・枝状)を併用して $\delta^{15}\text{N}$  値の時空間分布を調べた。海藻採取地点での採水による DIN 濃度は低く、地点間、季節間による違いは殆ど見られなかったが、都市域や養魚場等からの間欠的な栄養塩負荷が推測される海域では、河川の DIN より重たい海藻の $\delta^{15}\text{N}$  値が観測されたのに対し、比較的自生のマングローブ林の広がる河口域では軽い $\delta^{15}\text{N}$  値が観測され、分布する海藻の種類からも、大気からの固定や堆積物から溶出した窒素を利用していることが示された(図 1)。河川由来の直接の DIN/P 供給量は少ないものの海草とマングローブ林由来の大量の有機物供給を受ける浅海域では、間隙水中に豊富な窒素(e.g., 50-100  $\mu\text{M}\cdot\text{NH}_4^+$ ) が含まれており、低潮位時の潮汐流・風波による物理攪乱も加わった拡散によって 100~400  $\mu\text{mol}\cdot\text{N}/\text{m}^2\cdot\text{day}$  の水中への溶出が推定されることなど、低栄養塩海域における海藻の低い $\delta^{15}\text{N}$  値から示唆される窒素供給源と矛盾しない結果が得られた(Chapter 3)。



(図 1) 乾季初期(Dec.)の陸起源窒素の影響が大きいと思われる地域 (●)と他起源の窒素の影響が大きいと思われる地域 (○)の海藻及び周辺の POM の  $\delta^{15}\text{N}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$  値(乾季后期は本文中)

対象とするサンゴ礁海域に時空間的に広く分布するために現場への応用性が高いと判断された *Padina australis*, Hauck (ウスバウミウチワ) (図.2) を材料とし、異なる水温・光量・栄養塩環境において、 $^{15}\text{N}$  で標識した硝酸 ( $^{15}\text{NO}_3^-$ ) と通常の  $\text{NO}_3^-$  添加による 1-2 週間の培養実験、および生長量測定実験を行った。食用資源である *Laminaria* spp.(コンブ科の一種) や富栄養化指標でもある *Ulva* spp.(アオサ科の一種) 等と比較



(図.2 *Padina australis*)

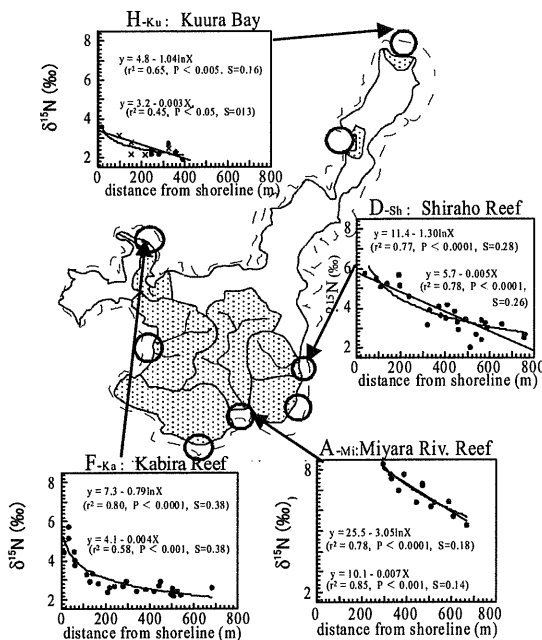
して研究例の殆どないウミウチワ類において、 $^{15}\text{NO}_3^-$  添加実験の結果から、藻体全体で窒素を取り込み、生長に応じて体内に蓄積していくメカニズムを明らかにした。この結果、藻体全体を試料とすることで、その化学成分が海藻の生育期間である 2~3 ヶ月の時間平均的な情報を有することが確認された。また、体内の無機態窒素(DIN)プール大きさは窒素供給量に依存し、窒素の枯渇条件下では限りなく小さいことも示唆された。一方で、 $\text{NO}_3^-$  添加実験から、海藻の N 含量が 2.0%に達する N 飽和条件下では植物プランクトンと同様に $\delta^{15}\text{N}$  値も軽い方へ移行した。また培養装置内に共存している、窒素の取り込み速度の速い浮遊性藻類・付着藻類による軽い窒素の選択的な取り込み反映して、大型藻類の $\delta^{15}\text{N}$  値が逆に重い方へ移行する傾向も見いだされた(表 1)。

しかしながら、1) 体内での窒素の活発な細胞間移動の存在、2) 栄養塩枯渇条件下において、

NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> conc.	Observational δ <sup>15</sup> N (‰)		Expected δ <sup>15</sup> N (‰)	Color
<i>Winter conditions</i>				
2 (μM)	2.9	>>	2.55–2.76	↑ Light
20 (μM)	3.1	=	2.97–3.24	↕
40 (μM)	2.6	<<	2.88–3.20	↓ Dark
<i>Summer conditions</i>				
2 (μM)	3.3	>>	2.61–2.83	↑ Light
40 (μM)	3.5	<	3.52–3.76	↓ Dark

表1. 培養(12日間)終了後の環境条件別の藻体のδ<sup>15</sup>N値と単純希釈からの期待δ<sup>15</sup>N値および培養終了後の藻体色の変化。他の培養結果からDarkのchl.aは10.0 mg/cm<sup>2</sup>, Lightは6.0 mg/cm<sup>2</sup>程度と推定

細胞内に入った DIN の速やかな細胞有機窒素への同化、3) 栄養塩供給量と他の成長量に関する因子(光量・水温)の相対的な供給量に応じての、体内の chl.a 量の調整、などの特徴から、少なくとも現場の条件下のウミウチワ類においては、成長量や栄養塩供給量の時空間変動に伴う窒素の同位体分別は、比較的生じにくいメカニズムをもっていることが明らかとなった(Chapter 3)。



次に石垣島周辺のサンゴ礁海域において *Padina* spp. を面的に高密度で採取し、藻体のδ<sup>15</sup>N 分布の地域別特徴(図.3)及び同一海域での季節変化(図.5a)を、陸域の土地利用、海域地形、流入窒素濃度やδ<sup>15</sup>N 値、更に海藻のN 含量(図.5b)やδ<sup>13</sup>C 値との比較・検討を行った。その結果、海域の一次生産者の窒素源としての陸域窒素の利用は、全般的には陸から離れるにつれて減少するものの、その寄与率の空間変動は、窒素負荷量のみならず、流入形態(河川水・地下水)と海域地形で決まる海水交換での希釈効果、降水量に左右される流入

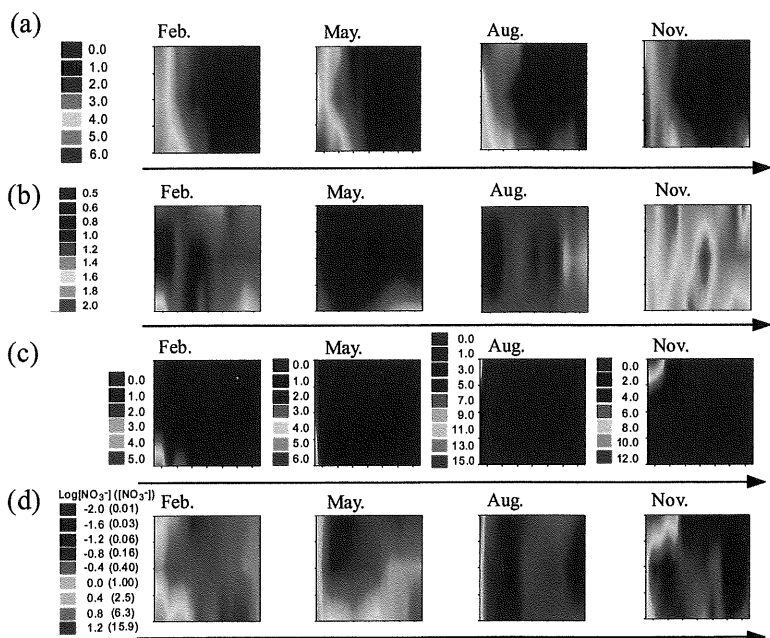
(左図: 図3)異なる4地域における陸域からの距離に応じた海藻のδ<sup>15</sup>N 値分布(本文中では8地域)。河川水流出海域では直線に地下水流出海域では曲線回帰され、低負荷域では岸近くで収束する。



(左図: 図4)  
(右図: 図5)

石垣島白保サンゴ礁 800m × 800m の範囲(上

図)に分布する *Padina* spp. の a) δ<sup>15</sup>N 値(‰)、b) N 含量(%)の季節変化、および同時採集した海水の[NO<sub>3</sub><sup>-</sup>](μM)を、c) 各海域の最大 range にて、および d) 対数表示にてプロットしたもの。夏季・秋季は低濃度の DIN を含んだ陸水の流入や系内の一次生産量の影響が見られる(秋季は分別効果の影響の可能性もある)。



する窒素濃度、海水流動方向、系内の他の降水量に左右される流入窒素濃度、海水流動方向、系内の他の一次生産者による窒素利用などの複合的要因によって決まることが明らかとなった。採水によって求められた  $\text{NO}_3^-$  分布 (図 5c,d) は、海藻の  $\delta^{15}\text{N}$  値(‰)分布(図 5a)や窒素含量(%)分布(図 5b)、さらには、陸起源硝酸の流入フラックスから推定された海域での硝酸濃度分布とも異なる傾向を示していた。熱帯・亜熱帯海域において、 $\delta^{15}\text{N}$  をはじめとした海藻の化学成分を指標として用いることによって、従来の栄養塩モニタリングや窒素収支計算では得られなかった一次生産者の時間平均的な窒素供給環境とその起源について、生物分布に即したスケールで把握することができた (Chapter 4)。

### 3. まとめ・考察

有機物の無機化による DIN 供給が広い範囲で卓越することが示唆されている熱帯のマングローブ林隣接の海草帯において、海藻の  $\delta^{15}\text{N}$  値から陸起源の窒素供給および、生態系内での POM および DIN の二次的な供給に関しての時空間変動が、地形的・物理的側面からの複合的な規定要因を含めて示された。一方、陸域からは  $\text{NO}_3^-$  としての窒素負荷が卓越するサンゴ礁においては、培養実験によって得られた基礎データを応用し、海藻の  $\delta^{15}\text{N}$  値の面的分布から、数ヶ月の時間軸を含んだ陸起源窒素の影響域がその規定要因を含めて詳細に明らかにすることが出来た。石垣島サンゴ礁での *P. australis* の N 含量分布 (外洋側で高め) と  $\delta^{15}\text{N}$  値分布 (陸側で高め) の不一致や、海草帯での海草上の付着藻類現存量と DIN/P フラックスの関係からも示唆されるように、これら海域における固着性の一次生産者への窒素供給は、陸域からの間欠的な高濃度の陸起源窒素流入だけでなく、外洋水由来および系内での無機化による低濃度の窒素供給(Miyajima et al. in prep.) のそれぞれが、局所的に固有の物理場のもとで大きな影響力をもっており、生態系内の一次生産者への実際の窒素源寄与率や窒素供給量の空間分布を決めていると考えることが出来た。

全球的に見た場合、底層や中層での脱窒や表層での植物プランクトンによる取り込みを経て重たくなった  $\delta^{15}\text{N}$  値を持つ DIN の湧昇流による供給のため、 $\delta^{15}\text{N}$  値からでは沿岸海域における窒素の供給源やフローのメカニズムを掴むことが困難と思われる海域も存在する (例：西部インド洋・熱帯赤道域・東部太平洋)。熱帯・亜熱帯地域は、陸域の土地利用やその気候条件も含めて、陸起源窒素の  $\delta^{15}\text{N}$  値がそれほど重たい値はとらないと考えられるものの、赤道域を除いて、東シナ海や Andaman 海を含めたこれらの外洋海域では窒素固定が活発で外洋水起源の DIN の  $\delta^{15}\text{N}$  値が低い特性から、本研究と同様に海藻の  $\delta^{15}\text{N}$  値により、細かな空間スケールでの窒素源の違いを把握することができると考えられる。一方で、熱帯赤道域においても、本研究で得られた DIN 供給の時空間分布とそれを決定する規定要因の関係に着目して、それぞれの規定要因を細かく解析することで、沿岸生態系における窒素循環の理解に応用することができよう。

近年問題となっているサンゴ礁や海草帯での栄養塩負荷と微細・大型藻類の繁茂との因果関係については、従来の水柱の栄養塩観測や窒素収支計算のみでは正しい評価ができなかった。海藻の  $\delta^{15}\text{N}$  値や N 含量を用いて、一次生産者にとっての実際の N 起源と Flux の時間平均的な栄養塩環境を把握することで、双方の因果関係を正確に把握することができる。今後、生物相の時空間変動を合わせて解析し、また、培養実験を通して、異なる生長量・栄養塩吸収特性等を持つ複数の海藻種を様々な環境指標として用いることが出来るようになれば、栄養塩環境が関係する主要生物種の移行及び付随する生元素循環の変化の予測や制御が可能になっていくであろう。