

海洋生態系におけるケイ藻とシリカの役割

Role of the Diatom-Silicon Process in Marine Ecosystem

原 島 省

AKIRA HARASHIMA

独立行政法人国立環境研究所 水圏環境研究領域 海洋環境研究室 〒305-8506 つくば市小野川 16-2

TEL: 029-850-2508 FAX: 029-850-2576

E-mail: harashim@nies.go.jp

National Institute for Environmental Studies 16-2 Onogawa, Tsukuba, Ibaraki 305-8506, Japan

キーワード: ケイ藻, シリカバラスト, C:N:P:Si 比, シリカ欠損仮説

Key words: diatom, silica ballast, C:N:P:Si ratio, silica deficiency hypothesis

(原稿受付 2008年4月18日/原稿受理 2008年5月1日)

1. はじめに

ケイ素 (Si) は地殻重量の 28% を占める。ケイ藻は豊富な Si をシリカ殻として使い^{脚註1)}、現在の海洋基礎生産の 40% を占める。これは全地球の有機炭素固定量の 20% に相当し、熱帯林の固定量とほぼ等しい。同様に Si を含有するイネ²⁾ の有用性をあわせて考えると、Si の役割は非常に示唆的である。一方で、Si の機能は生物体の部材であり、生命機能には関わりが薄いという認識からか、生理・生化学上では炭素 (C)、窒素 (N)、リン (P) の役割ほどには関心を引いてこなかった。

本総説では、Si-C リンクによる C 循環へのかかわり、ケイ藻の動力学的な生存戦略について述べ、さらに、米国のケイ藻ゲノム解読研究を紹介するとともに、「シリカ欠損仮説」に基づいた地球環境変動の可能性について報告する。この仮説の示すシナリオは「地球規模で大規模ダム湖が増え、それらの静水域に P や N の負荷が増大すると、そこで淡水性ケイ藻類に Si が吸収されて湖底に沈降・堆積してしまう。このため流下する Si が減ると、沿岸海域では Si 相対比が低下し、Si を必要とするケイ藻類よりも Si を必要としない非ケイ藻植物プランクトン (有害赤潮を引き起こす渦鞭毛藻類などを含む) が有利になる」というものであり、この仮説の検証のために我々が行っている研究を紹介する。この仮説が妥当であるとすれば、有害赤潮にとどまらず、ケイ藻を基盤とする海洋生態系が潜在的に変質するという広汎な問題を経由して、海洋の CO₂ 引き込みの変化やクラゲの増加などの問題につながる可能性もある。また、そこまでの具体性は立証できなくても、これまで生理生化学や環境科学での扱いが小さかった Si 過程の知見を整理する

ことは価値のあることだろう。

2. 地球規模の Si 循環と Si-C リンク

地球規模のシリカの循環として 2 つのループが存在する (図 1)。第 1 のループは地殻と海洋圏にまたがるもので、陸の鉱物態ケイ素 (LSi) が風化溶出し、溶存ケイ酸 (DSi) として河川経由で海洋に流入することが主体となる。このフラックスが年間 5.5 テラモルと見積られる。これよりも数値的には小さくなるが、黄砂などの大気飛散粒子経由、熱水吐出分経由などの流入も加わり、河川経由と合わせて、年間 6.1 テラモルの海洋流入が見積られる。

第 2 のループは、海洋内部のケイ藻の基礎生産にともなう DSi から BSi に固定されるもので、この量は年間 240 テラモルと見積られる。固定された BSi は沈降してゆくが、沈降の過程で溶出したり、堆積した後に溶出したりすることにより大半が DSi に戻る。この DSi の一部は海水の湧昇や鉛直混合で再び海洋上層に戻り、第 2 のループに戻る。埋没した分の BSi は続成作用を経て LSi に戻り、前述の第 1 のループに戻る。海洋内部の (DSi+BSi) 総量が変化していないと仮定すれば、陸から海洋への流入総量に等しい量が正味海底に埋没するとみなし得る。なお、これらの数値は主に Tréguer^ら2) を参考にしたが、最近 Si 循環の全般に関する書籍³⁾ も出版され、様々な知見が整理されつつある。

海洋中での Si の平均滞留時間を、海洋の DSi と BSi の総和/第 1 ループ循環量で定義すると、1~2 万年程度と算出される。この値を他元素平均滞留時間と比べてみると、N と P の中間であり、Na, Mg, Cl などに比

¹⁾ シリカとは本来無水ケイ酸 (SiO₂) をさすが、ここでは溶存態のケイ酸 (DSi すなわち Si(OH)₄)、非晶質の生物起源シリカ (BSi すなわちオパール) およびケイ酸塩鉱物 (LSi) も含めての総称として扱う。

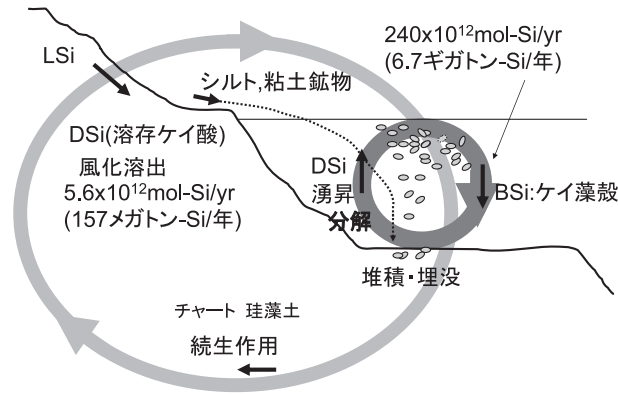


図 1. 地球規模のケイ素循環

Si の流れは、地圏-海洋圏にわたるループと、ケイ藻の海洋基礎生産-栄養塩回帰からなる海洋圏内部のループからなる。Si 量の単位は 1 テラモル (10^{12} モル) を基本にした。これは重量単位では約 28 メガトンにあたる。ケイ藻のレッドフィールド比 (C:Si=106:15) を考慮すると、1 テラモルの BSi 形成は約 7 テラモル (約 0.084 ギガトン) の有機炭素固定に当たる。このことから推定されるように、Si と C の循環は密接に関連している。

べるとかなり小さいほうに位置する。すなわち、Si は河川を經由して地圏と海洋圏と比較的速く巡っていることになる。これをつきつめると、ケイ藻の基礎生産が旺盛で、しかも速く沈降することが影響していることがわかる。

ケイ藻の挙動は、単に Si 循環だけでなく、ほかの生元素の循環をも駆動している。植物プランクトンは C, N, P を 106:16:1 の元素比 (レッドフィールド比) で吸収する。この比はそれぞれの元素の流れをリンクさせることになるが、ケイ藻はさらに Si を 15 の割合でリンクさせる。C についていえば、ケイ藻は海洋上層の物質を深海に引き下ろす作用 (生物ポンプ) の最大の担い手であり、海洋への CO_2 引き込みに寄与していることがわかる。また、ケイ藻を捕食したコペポダ (カイアシ類動物プランクトン) の糞粒の沈降フラックスも大きい。これに対してケイ藻以外の微細藻類は、例えば鞭毛で遊泳しながら上層にとどまるもの、細胞サイズが微小なため沈降速度が遅いものなどからなるため、生物ポンプへの寄与が格段に小さい。

3. ケイ藻の沈降・拡散・増殖の三位一体戦略

ケイ藻が現れたのは中生代であるが、それ以来、ただか 2 億年ほどの間に、陸水域、沿岸海域、亜寒帯海域、海洋亜表層など、水域のうち光と栄養塩が得やすいほとんどの空間で卓越するに至った。真核生物ができたのが 20 億年前とすると、相当なスピードである。種の分化・放散ということのほか、個々の細胞レベルでも、光、栄養塩濃度、水温などの季節・気象の変動や、他所への移流、他生物からの捕食や感染などの攻撃などのダイナミカルな条件に適応してきたことが特筆される。このような条件は、例えば古細菌が適応 (享受) してきた「極限 (安定) 環境」とは対照的であり、変動の著しい場での生存のためには、ダイナミカルな戦略が必要になる。

Riley らは、ケイ藻が、重力沈降、乱流拡散、および高い増殖速度が三位一体となった戦略を有していることを指摘した (図 2)⁴⁾。ケイ藻は、母細胞と娘細胞に分裂して増殖し、その比重が海水より大きいため、重力で沈

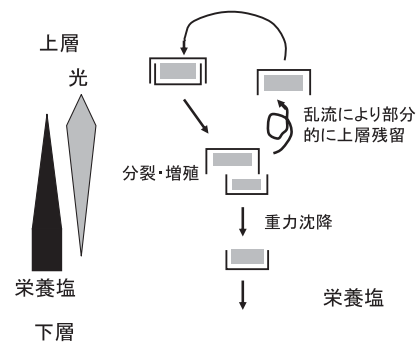


図 2. 旺盛な増殖、重力沈降、乱流拡散のバランスによるケイ藻の生存戦略 (Riley ら⁴⁾ による)。

降してゆく。これは光から離れることになり、生態学的には不利のようであるが、もし上層にとどまっていたら栄養塩の枯渇にみまわれるだろう。一方、全部の細胞が沈降してしまったら次代の増殖が不可能になる。ここで、乱流拡散の役割、すなわち沈降する粒子群をばらけさせ、一部の細胞を上層に残すことが重要になる。ただし、乱流拡散が大きすぎると、有光層にとどまっていられる確率が小さくなってしまい (冬季の鉛直混合期が該当する)、これも増殖には適さない。この点でケイ藻は基本的に静穏な成層海域 (低緯度) よりも適度の乱流拡散が存在する温帯から高緯度にかけての海域のほうが有利であるといえるだろう。

また、乱流拡散が下層の栄養塩を引き上げることもケイ藻を助ける。非ケイ藻類のうち渦鞭毛藻には、鞭毛運動で鉛直移動することにより、下層の栄養塩と上層の光エネルギーの双方を獲得する戦略をとるものがある。また、シネコッカス (微小球状のシアノバクテリア) は、粒子サイズが小さいため沈降せず、ある細胞の排出する栄養塩を他の細胞がすばやく吸収する「再生生産」を手段として生存している。ケイ藻は渦鞭毛藻のように運動のためにエネルギーを消費せず、代謝にまわして旺盛な増殖を実現しているといえるだろう。さらに BSi の殻は、基本的にガラスであるため光合成を妨げず、無数のポア (微細孔) によって物質交換を可能にしている。

上記の「三位一体戦略」を考えると、沈降速度、乱流強度、増殖スピードそれに各代謝速度の各パラメータが個別としてではなく、組み合わせとして適切かどうかケイ藻の生存の鍵になる。そのために、ケイ藻は調節できるパラメータを確保しているだろうことが推測される。

ここで、ケイ藻の沈降速度は、ストークスの最終速度として

$$(2/9)gr^2(\rho_{\text{cell}} - \rho_{\text{water}})/\mu\Phi$$

で表される。ただし、 g , r , ρ_{cell} , ρ_{water} , μ , Φ はそれぞれ、重力定数、粒子半径、細胞の密度、海水の密度、海水の動粘性係数、形状係数（沈降方向に直交する面積が大きいほど大きくなる）である。この函数形あるいはパラメータ構成は彼らの生存戦略を如実に示しているといえるだろう。

まず、BSi 殻のみの密度は $2.6 \sim 2.7 \text{ gcm}^{-3}$ 程度であるため、ケイ藻は BSi 殻の厚さの調節で細胞全体の比重を大きくして沈降基調とすることができる（バラスト効果）。反対に、細胞周囲に針状の微細突起（これも BSi）をほどこしたり、海水中に有機物を糸状に伸ばしたりして形状抵抗を大きくし（ Φ を大きくし）、沈降速度を遅くする戦術をとることもできる。

さらに、Bienfang⁵⁾ は培養実験により、ケイ藻は栄養塩が枯渇すると浮力を減らして（比重を大きくして）沈降速度を大きくすることがあることを示した。この傾向は特に DSi が枯渇したときの円心ケイ藻でのケースで顕著であり、また、種によっては枯渇後に栄養塩を添加しても沈降速度が大きいままであった。Richardson⁶⁾ の実験によれば、*Thalassiosira weissflogii* というケイ藻は DIN の枯渇に反応し、枯渇後 1 日程度で沈降率が大きくなった。ただし、DIN の再添加後 1 日程度で沈降率はもとに戻った。そして、浮力調節は、シリカ殻を厚くすることではなく、細胞液の炭水化物／タンパク質比の変化によることによると推定された。一方、Fe が不足するとケイ藻の Si 摂取が顕著になるとの報告があり⁷⁾、これはバラスト効果を大きくする方向に働くと考えられる。

これらの実験例を見ると、ケイ藻全体に同一性のある沈降形態が見えないようであるが、それは、沈降形態が微妙に異なることによってケイ藻各種が棲み分けことができ、結果として多様性が維持されているということでもあるかもしれない。また、このような戦略は、次のような物理環境の季節変動とケイ藻自身の生活サイクルの局面に応じて「運用」されているものかもしれない。

亜寒帯海域におけるケイ藻の生活サイクルは、まず、春に海水の温度成層が形成されはじめると、豊富な栄養塩を吸収して爆発的に増えることにある（春季ブルーム）。この栄養塩は、冬の間鉛直混合で上層にあがってきたものである。成層形成は鉛直混合が弱まることと同義であり、この結果、ケイ藻は深層までひきこまれることがなくなり、上層で光を十分浴びられるようになる⁸⁾。春季ブルームで上層の栄養塩が枯渇するとケイ藻は増殖をやめ、沈降して休眠胞子として生き延びる。秋以降の海面冷却による鉛直混合によって再び浮上し、次年の春季ブルームを迎える。

4. 防御としてのシリカ殻

BSi 殻は、動物プランクトン（主に甲殻類のコペポダ）による捕食の防御に有効であることは確かである⁹⁾。これに対し、コペポダのほうでも、ケイ藻の BSi 殻を破砕するための硬い歯顎を発達させたが、この成分がシリカを主成分とするセラミックなのである¹⁰⁾。これは「共進化」のよい例であろう。さらに興味深いのは、捕食者の共存する実験系でケイ藻を培養すると BSi 殻が有意に厚くなったという報告¹¹⁾ である。これからすると、ケイ藻は、物理・化学的条件だけでなく捕食者の存在といった生態学的条件を感知していることになる。別の側面からいえば、進化の時間スケールでの適合だけでなく、個体が感知する時間スケールでの適合を行っていることになる¹²⁾。

BSi 殻には他の生物（ウィルス、バクテリアや真核生物さえも含まれる）の感染・寄生に対する対策としての役割があるとも考えられる。ただし、前述の微細孔の存在を考えると感染防御として機能しているかどうかは議論の余地がある。Raven¹³⁾ は、ケイ藻の個体群が寄生された細胞を除去し、健全な細胞への感染を最小限にするという面を強調している。すなわちここでもバラストとして役割が中心であり、彼らによる総説の題名「ケイ藻のシリカ析出の進化：避けられない沈降、逃避としての沈降」にたくみに言い表されている。

5. ケイ藻のゲノム解読

主に CO₂ 引き込み機能の重要性に触発されて、アメリカのエネルギー省（Department of Energy）のプロジェクトとしてケイ藻 *Thalassiosira pseudonana* のゲノム解読の事業が行われた。筆者の専門はこの分野ではないので、以下のような簡略な紹介にとどめるが、この事業には、地球温暖化対策以外にも、進化過程の検証やケイ藻の生理生態学を基礎的に明らかにする目的が盛り込まれており、*Science* 誌に発表された論文は、各国の生物学、バイオテクノロジー、海洋科学、環境科学などの研究者 45 名の共著となっている¹⁴⁾。成果として、BSi の析出（ケイ藻の精緻な構造を常温・低エネルギーで形成することは人類もまだ実現できていない究極のナノテクノロジーである）、窒素の代謝（N を尿素として処理するという高等動物なみのメカニズム）等に関わる遺伝子が特定された。また、真核生物の進化の過程において、2 回の細胞内共生によってケイ藻が出現したこと（第 1 回目は、従属栄養宿主がシアノバクテリアを飲み込んで葉緑体としつつ紅藻細胞となり、第 2 回目は従属栄養宿主が紅藻細胞を飲み込んでケイ藻や渦鞭毛藻等になった¹⁵⁾）が検証されたと報告されている。

6. ケイ藻出現と地球環境の共進化

ケイ藻の環境適合だけでなく、ケイ藻が出現したために環境や生物群集構造のほうも大きく変わったという考えがある。ケイ藻出現以前にも BSi を析出する生物は存在した。特に、チャート（珪岩）は、古生代から存在している放散虫の遺骸由来であると考えられている。た

だし、放散虫はケイ藻ほどには旺盛に DSi を吸収しなかった。その他の DSi のシンクとしては無機化学的な沈殿が弱く働く程度であったから、海洋上層の DSi 濃度は現世の海洋上層よりもはるかに高かったと推定される。このような環境で、カイメンの中でも特に BSi を骨材として多く析出する硬質カイメンが存在し、礁を形成していた。その後、ケイ藻の隆盛とともに浅海域の DSi は枯渇した。このため硬質カイメンは衰退し、現今では比較的深い海底で小規模に生存しているのみである¹⁶⁾。

新生代の半ば以降には地球全体が寒冷化した。この時期には、陸上では BSi を構造物とするイネ科植物と草食の有蹄哺乳類が共進化した。また海域では、ケイ藻が発展した。その理由は、また植物が大地から Si を吸収して作った BSi を草食動物が摂食・排泄することによって、陸から海への Si の移動量が増えたことと考えられる¹⁵⁾。また、3. で述べたような海洋物理的な要素も作用したであろう。すなわち、温暖・静穏だった中生代の海洋では成層傾向が強く、遊泳を戦略とする円石藻と渦鞭毛藻が有利だった。新生代の寒冷化で海洋の安定成層傾向が弱まり乱流拡散による鉛直混合が強まると下層の栄養塩が上がってきやすくなり、これはケイ藻に有利に働いたと推定される¹⁷⁾。

7. シリカ欠損の地球環境問題

人間活動の影響として、化石燃料の燃焼→ CO_2 増加→気候変動というシナリオとともに、肥料の使用増大や

生活排水増大→ N 、 P 負荷増大→海域富栄養化というシナリオがかねてから指摘されてきた。それでは、 Si -ケイ藻過程は人間活動から何かの影響を受けないだろうか？ (図3)

地球規模でダムが増えつつあり、ある見積もりによれば、河川による水貯留量は先史時代の7倍になった¹⁸⁾。いかえれば、降水時から海洋に到達するのに要する時間が格段に増えた。図1に戻ろう。 DSi と平行して、物理的風化を受けた LSi すなわち、無機懸濁物質(シルトおよび粘土鉱物)も海洋に流入している。この流下量は過去には約14ギガトン/年ほど流入していたが、現在はダム湖の静水効果でトラップされてしまうため12.6ギガトン/年に減っているといわれる¹⁹⁾。このため、土砂補給と侵食のバランスがくずれ、海浜やデルタの後退が顕在化している。潜在的には、海底に堆積した有機炭素を正味埋没させて大気 CO_2 を低下させる作用も減退しつつあると推定される。

ところで DSi のほうはどのような影響を受けるだろうか？「リービッヒの樽」のモデルを考えたときに、植物プランクトンの増殖制限要因になりやすいのは、陸水域では P 、海域では N であるといわれるが、一方でケイ藻を考えた場合の Si の重要性も指摘されていた²⁰⁾。さらに Billen ら²¹⁾ は、陸域で Si がトラップされてしまうことが海域でケイ藻卓越→渦鞭毛藻卓越の遷移を招くことを示唆した。Egge ら²²⁾ は、メゾコズム(隔離水界実験)において、 DSi 濃度が $2\mu M$ を下回るとケイ藻卓越が減退することを示した。そして、Humborg ら²³⁾ は、ドナウ川にアイアンゲートダムが建設された後、黒海の

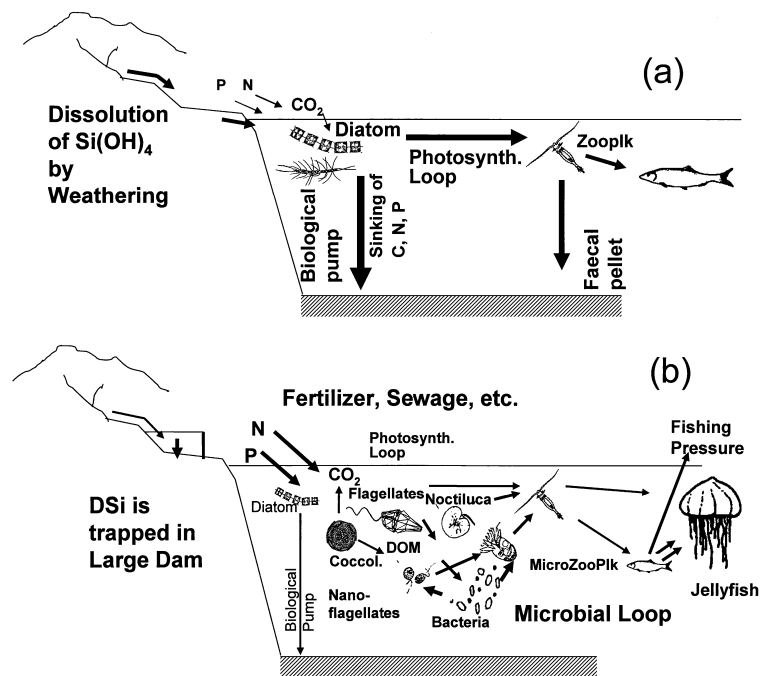


図3. シリカ欠損仮説と拡大シリカ欠損仮説

(a) 人為影響の小さい系では、 Si が潤沢に陸から流入し、ケイ藻が春の大増殖(ブルーム)で Si 、 N 、 P を吸収して沈降してしまう。(b) 人為影響で N 、 P の海域流入が増大し、 Si の流下が大ダム湖増大でトラップされると、海域の Si 濃度が低下する。このためケイ藻の増殖が制限され、ケイ藻が使い残した N 、 P を使って非ケイ藻類(渦鞭毛藻など)が増える(シリカ欠損仮説)。さらに、ケイ藻の生物ポンプ機能(海洋下層に物質を引きおろす)が低下するため、夏季においても上層に栄養物質が残りやすくなり(拡大シリカ欠損仮説)、バクテリアを起点とする微生物ループ、これらを餌量とする上位の捕食者(クラゲなど)が有利になる。本図は文献³⁰⁾中の図より転載した。

DSiが減少し、渦鞭毛藻による有害赤潮が増加したことを報告している。さらに、長江やその河口域でもDSi相対比が減少しつつあり²⁴⁾、これは三峡ダムだけでなく、過去から累積している複数のダムの影響と考えられている。また、黄河では「断流」により、DSiの流下絶対量が減少している。これを補うための「南水北調」が進めば、長江のDSi流下絶対量も低下するであろう。ただし、DSi流下量は、長江流域の森林伐採でかえって増えたり、ENSO気候変動サイクルの降雨変動によって増減するため、ダムの影響のみを抽出するのは難しいという意見もある²⁵⁾。いずれにせよ、上記の仮説的シナリオは、自然起源・人為起源の変動が集約している東アジアの沿岸・縁辺海域で特に重要であるだろう。

8. 琵琶湖－淀川－瀬戸内海におけるシリカ欠損仮説の検証

現在、気候変動は大きな関心を呼んでおり、化石燃料燃焼との間の因果関係が議論されている。その検証はたやすいことではないが、世界全体の研究者によるa) 長期時系列モニタリング（ハワイマウナロアによる観測等）、b) 数値モデルによるシミュレーション、およびc) 広汎な関連論文のレビュー（IPCC報告書等）の3方面からのアプローチにより、生物、化学、物理、さらには陸域からのシステムとしての動態全体の把握が累積されて一般からの支持を得るにいたった。

シリカ欠損仮説の立証においても同様にa)、b)、c)のセットが必要であるという観点から、我々は以下のような研究を行っている。まず、モデル水系として、琵琶湖－淀川－瀬戸内海の連続水系（aquatic continuum）を選択した²⁷⁾（図4）。我国の水域では、ヨーロッパと比べ火山起源の土壌地質が多く、しかもモンスーンによる夏の降水が多いため、DSiの溶出率が高い。また、ダムの平均滞留時間（容積／通過水流量）も比較的短いものが多い。したがって、シリカ欠損はむしろ起こりにくい。

一方NとPの水域流入が大きいことはシリカ欠損を増大させる要素である。そのため、我国の水系で検証できれば、この仮説の適用範囲も広がるだろうと考えられる。琵琶湖は自然の湖であるが、平均滞留時間が5年間と我国の陸水域では例外的に長いので仮想大ダム湖としての条件にあう。

最も検討を要したのはa)の長期時系列的モニタリングの実現である。海洋を長期、高頻度、反復的に計測できるプラットフォームを確保することはたやすいことではない。しかも、大気と異なり、海洋は不均質であるので、1地点だけのモニタリングでは不十分である。調査専用船をこのような目的で占有することはコスト的に不可能である。人工衛星は、生物化学量の実測にはならないし、故障が起こったときの「フェイルセーフ」という点については難点がある。

このような経緯から、同一航路を定時航行するフェリー船で海水を連続的にくみ上げ、移動体の観測プラットフォームとした。図4で航路を示したフェリー「さんふらわああいはり」(関西汽船所属)の航路を点線で示す。本図は文献²⁷⁾中の図を加筆修正したものである。

9. 栄養塩の水系における分布と時系列変動

前述の文献²⁷⁾で示したが、琵琶湖では流入河川のDSi平均濃度が200μMあるのに対して流出河川（瀬田川）では40～50μMまで下がり、流入するDSiの約70%がトラップされていることが確認できた。一方、瀬戸内海の経度区画ごとに栄養塩の長期平均値をもとめ、それらを経度方向にプロットすると、DIN、DIP、DSiともに東高西低であることが確認できた。これは、人口密度

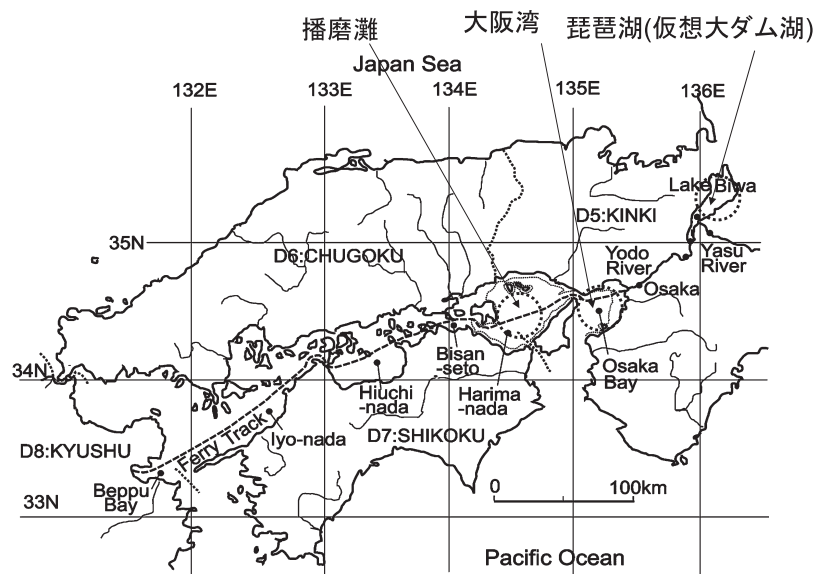


図4. 研究対象とした琵琶湖（仮想大ダム湖）－淀川－瀬戸内海の連続水系。海洋モニタリングを行ったフェリー「さんふらわああいはり」（関西汽船所属）の航路を点線で示す。本図は文献²⁷⁾中の図を加筆修正したものである。

の高い京阪神地区からの N, P が直接流入することと、淀川が DSi の補給源となっているためである(琵琶湖でかなりの部分が欠損するとしても)。ただし、塩分から算出した河川水流入率と、1950年代の河川の DSi 平均濃度(約 200 μM) から保存性を仮定して推算した、本来あるべき DSi 濃度は、もっと東高西低でなくてはならない。この本来あるべき DSi 濃度と現在の DSi 観測値の差が、すなわち海域における DSi の欠損部分として理解できる。この DSi 欠損値は、大阪湾で大きくなる。その理由は、琵琶湖でトラップされた DSi 分と、大阪湾への N, P 負荷によって大阪湾内のケイ藻が DSi を吸収・沈降することで DSi が低下するためである。

海域では、各栄養塩の時系列変化とケイ藻の挙動が重要である。図5は播磨灘中央部の DSi および DIN (溶存無機窒素) のデータを抽出して時系列表示したものである。冬季には栄養塩は豊富であるが植物プランクトン濃度は低い。早春(2月~3月)には、主にケイ藻が春季大増殖(スプリングブルーム)を起こし、このため栄養塩は吸収されて急激に減少する。逆にケイ藻のほうは増加するが、表層の栄養塩が枯渇するとともに増殖が止まり、捕食を受けたり沈降したりするため減少する。それらの死骸(デトリタス)からなる有機物は分解されて無機栄養塩にもどり、これが秋の鉛直混合によって上がってくるため表層の栄養塩値が上昇する。

ここで重要なのはブルーム終了時に栄養塩のうちのどれが枯渇してどれが過剰に残るかである。1990年代には、DSi が 2 μM 、すなわち前述のケイ藻卓越の下限²²⁾までしばしば低下した(図5)。1970年代についてはデータが存在しないが、琵琶湖への N, P 負荷は現在より多く Si の欠損も多かっただろうと推定される。また阪神地区からの流入や、ハマチ養殖等による N, P 負荷も多かったため、この海域の DSi 濃度はさらに枯渇しやすかったと推定される。最近のデータでは、2000年代以降はそまでの枯渇はなくなり、DSi は回復傾向にあるといえるだろう。これが N, P の削減の効果なのかは即断できないが、負荷量変化の効果を推定するためにはこのような時系列データが鍵になるだろう。

10. 拡大シリカ欠損仮説

近年、黒海ではクシクラゲの一種 *Mnemiopsis leidyi*、東シナ海ではエチゼンクラゲが増加するなどの生態系変質が問題になっている。このことから、有益なケイ藻→有害性もある非ケイ藻類への遷移という図式以外に、より基盤的な海洋環境の変質がシリカ欠損に関連して進行している可能性もある。前述のシリカバラスト効果を考えてみよう。

ケイ藻は春季の大増殖時に N, P などの栄養塩を大量に吸収し、シリカバラスト機能で沈んでしまう。すなわち、上層の栄養物質を引き下ろしていることになる(生物ポンプ機能)。Si が十分であれば、夏場の上層に残る栄養物質は最小限となり、動物プランクトンを経てクラゲなどの上位捕食者につながる物質フラックス(食物連鎖)も細るだろう。逆に、ケイ藻が減退すればこの機能も弱まり、夏でも栄養塩や、非ケイ藻類バイオマス、非ケイ藻類由来の溶存有機物(DOM)などが上層に残る

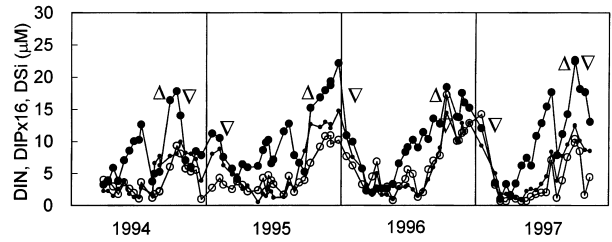


図5. 播磨灘表層海水における水温(線), DIN(○), DIP(●), DSi(●)の1994~1997年当時の時系列変動。3種栄養塩はともに春のケイ藻大増殖で吸収されて減少するが(▽), 下層で分解してできた栄養塩が秋~冬の鉛直混合で上層に戻る(Δ)。初夏にN, P, Siのうちどれが枯渇してどれが残留するかが重要である。本図は文献²⁹⁾中の図を加筆修正して転載したものである。

ことになる。そうなれば、DOMをバクテリアが摂取することが起点となる「微生物ループ」の食物網も肥大することになる。こうして増加した動物プランクトンや微小動物プランクトン(原生動物)を捕食するクラゲなども増大するだろう。このような想定シナリオを我々は「拡大シリカ欠損仮説」と呼ぶことにする。

この仮説を検証するため、生態系上の生物過程については樽谷賢治博士(瀬戸内海区水産研究所)、生物粒子の沈降過程については広島大学の井関和夫博士に分担していただき、2006年度から共同研究を行っている³⁰⁾。このプロジェクトはまだ途次にあるが、ここでは、その一部を紹介する。

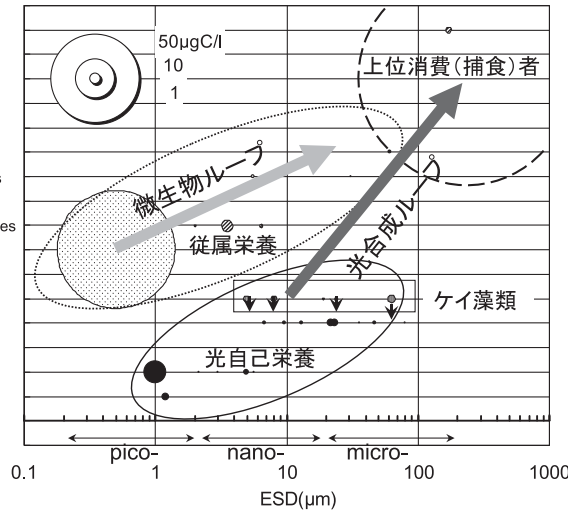
夏季の海洋上層で、物質を沈降させ得るケイ藻とその他の浮遊生物粒子の現存状況を、富栄養化度合いの異なる海域で比較しよう。フェリーの取水系でサンプル海水を採取・固定し、比較的大型のマイクロサイズ(20~200 μm)の植物プランクトンは光学顕微鏡で、分類群の同定、計数、サイズ計測等を行う。比較的小さいサイズ、すなわち20 μm 以下のナノ・ピコサイズの生物粒子は、DAPI(真核細胞か原核細胞かの判別用)およびFITC(独立栄養か従属栄養かの判別用)の二重染色の後、蛍光顕微鏡分析で判別、計数、サイズ計測を行った。ともに計測値から等価粒径(ESD)を算出するとともに、Strathmanらのサイズ-炭素バイオマス間の経験式によって炭素バイオマス量に換算した。

このようにして得られた浮遊粒子生物の組成を図6に示した。(a)の播磨灘において、ケイ藻が少量になっているが、これは前述のように春季ブルーム終了時に被捕食または沈降で減少してしまったためである。(b)の大阪湾では、ある程度のケイ藻バイオマスが維持されているが、この理由は淀川からSiがとぎれずに補給されているためと考えられる。また、N, Pが枯渇しないため、渦鞭毛藻などの非ケイ藻類も存在している。また、バクテリアの現存量も多いが、これを維持しているのは夏でも多く存在する一次生産者の排出するDOMと考えられる。さらにバクテリアが多ければ、それらを捕食する従属微生物も多くなり(微生物ループが肥大し)、上位消費者(クラゲなど)の増加につながるだろう。この説明は定性的なものであるが、「拡大シリカ欠損仮説」と一致する。

大阪湾において(図6(b)), 夏場でも残っているケ

(a) 播磨灘西:

分類群の栄養段階



(b) 大阪湾西

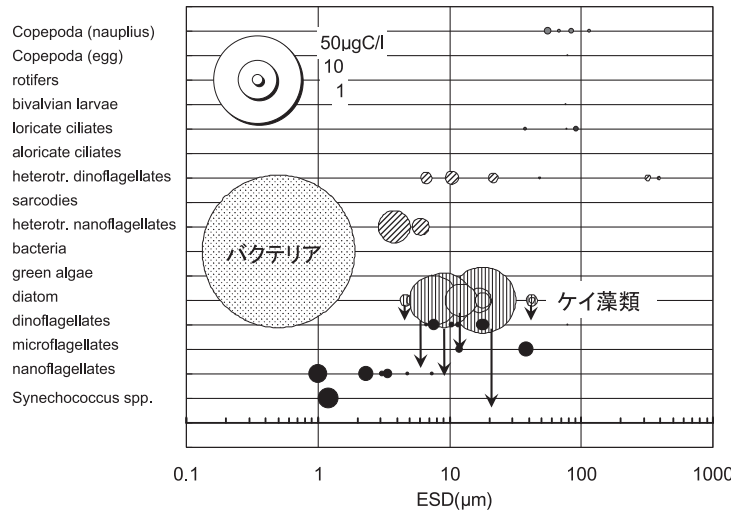


図6. 夏場(2007年8月2日)の(a)播磨灘と(b)大阪湾の表層海水における浮遊生物粒子の炭素換算現存量を円の大小で示した。横軸は粒子サイズ分画、縦軸は栄養段階分画(縦軸)を示し、一次生産者を下、従属栄養者、捕食者を上方とした。(a)に示したように、実線楕円の部分が光自己栄養生物グループ、点線楕円の部分が従属栄養のグループにあたる。バクテリア(影をつけた円)を起点とする「微生物ループ」、ケイ藻(縦縞の円)を起点とする両グループとも上位消費者の栄養源となるが、ケイ藻のみが↓で示したように、沈降で上層の栄養物質を取り除いている。

イ藻は、海域に流入するN、Pを使ってSiを吸収することにより、Siのシンクとなっている(すなわち、琵琶湖だけでなく、海域が静穏であればN、Pの流入により海域でもSiのシンクが大きくなる)。この過程が9で示したように、大阪湾でDSi/DIN 相対比を低下させているといえるだろう。

11. まとめと考察

ケイ藻は基礎生産・沈降の過程でSiとCをリンクさせているため、地球規模の炭素循環に本質的なかわりを持っている。また、中生代以降のケイ藻の隆盛は地球環境の変化とも大きなかわりをもってきた。ケイ藻のシリカ殻は、捕食への防御のほか、沈降のためのバラストとしての役割が大きい。また、この点で、生物・化学的過程だけでなく、成層状態か混合状態などの物理的

過程とのかかわりが重要である。

現代のN、P施肥増大とダム増加から「シリカ欠損仮説」に関わる環境問題が議論されはじめた。研究の結果、琵琶湖のように平均滞留時間が大きく、かつ富栄養化した静水域でシリカがトラップされることが確認できた²⁷⁾。ただし、シリカ欠損の影響が瀬戸内海域でのケイ藻卓越→非ケイ藻類卓越がストレートに発現するものではないこともわかった。すなわち、栄養塩観測から得られたDSi/DIN 相対比は西高東低であるが、東端の大阪湾では無害なケイ藻赤潮が多く、有害な渦鞭毛藻赤潮はむしろ播磨灘付近で多いことが報告されている³¹⁾。考えられる理由は、大阪湾では淀川から(琵琶湖でかなり欠損したとはいっても)DSiがコンスタントに補給されつづけることによってケイ藻の増殖が支えられていることである。また、N、P 負荷の高い大阪湾でのケイ藻の活

性が高いために大阪湾でも DSi のシンクが顕著に起こり、DSi/DIN 相対比をさげているという面もあるだろう。Si 相対比の影響がストレートに卓越藻類種に発現しないことには、さらに春季大増殖で Si が枯渇したときにケイ藻が能動的に沈降してしまい、その空白を非ケイ藻類が埋めるという面も考慮する必要がある³²⁾。総合的に考えると、栄養塩→植物プランクトンの一方的な因果関係でなく、双方向の「相互作用」であること。

シリカのバラスト効果からは、ケイ藻が減退することによる生物ポンプ機能の減退も示唆される（「拡大シリカ欠損仮説」）。ケイ藻が不在になれば、栄養物質を引きおろす役割もなくなり、残留した栄養物質で非ケイ藻類、それが排出する溶存有機物、バクテリアを起点とする微生物ループ、高次消費者が夏にも上層に残ることになる。これがクラゲなどの増加につながることは矛盾しない。このように海洋生態系を考える時に、Si の要素を含めて考えると有効な答えが見出されることが多いと考えられる。

謝 辞

本研究は環境省地球環境研究推進費（Grant No. D-061）により行った。併せて、長期にわたりフェリー船舶で海洋モニタリングをさせていただいた関西汽船株式会社に感謝する。

文 献

- 高橋英一. 1988. ケイ酸植物と石灰植物. 農文協 自然と科学技術シリーズ 622, 191 pages.
- Tréguer, P., D.M. Nelson, A.J. van Bennekom, D.J. DeMaster, A. Leynart, and B. Quéguiner. 1995. The silica balance in the world ocean: a re-estimate. *Science* 268: 375–379.
- Ittekkot, V., D. Unger, C. Humborg, P. Schafer, and N.T. An. 2006. The silicon cycle, Island Press, Washington, DC.
- Riley, G.A., H. Stommel, and D.F. Bumpus. 1949. Quantitative ecology of the plankton of the western North Atlantic. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll. (Yale Univ.)* 12: 1–169.
- Bienfang, P.K., P.J. Harrison, and L.M. Quarmby. 1982. Sinking rate response to depletion of nitrate, phosphate and silicate in four marine diatoms. *Mar. Biol.* 67: 295–302.
- Richardson, T.L., and J.J. Cullen. 1995. Changes in buoyancy and chemical composition during growth of a coastal marine diatom: ecological and biogeochemical consequences. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 128: 77–90.
- Takeda, S. 1998. Influence of iron availability on nutrient consumption ratio of diatoms in oceanic waters. *Nature* 393: 774–777.
- Platt, T., D.F. Bird, and S. Sathyendranath. 1991. Critical depth and marine primary production. *Proc. R. Soc. Lond. B* 246: 205–217.
- Hamm, C.E., R. Merkel, O. Springer, P. Jurkojc, C. Maier, K. Prectel, and V. Smetacek. 2003. Architecture and material properties of diatom shells provide effective mechanical protection. *Nature* 421: 841–843.
- Hamm, C.E. 2005. The evolution of advanced mechanical defenses and potential technological applications of diatom shells. *J. Nanosci. Nanotechnol.* 5: 108–119.
- Pondaven, P., M. Gallinari, S. Chollet, E. Bucciarelli, G. Sarthou, S. Schultes, and F. Jean. 2007. Grazing-induced changes in cell wall silicification in a marine diatom. *Protist* 158: 21–28.
- Smetacek, V.S. 1984. Role of sinking in diatoms life-history cycles: ecological, evolutionary and geological significance. *Mar. Biol.* 84: 239–251.
- Raven, J.A., and A.M. Waite. 2004. The evolution of silicification in diatoms: inescapable sinking and sinking as escape? *New Phytologist* 162: 45–61.
- Armbrust, E.V. et al. 2004. The genome of the diatom *Thalassiosira pseudonana*: ecology, evolution, and metabolism. *Science* 306: 79–86.
- Falkowski, P.G., M.E. Katz, A.H. Knoll, A. Quigg, J.A. Raven, O. Schofield, and F.J.R. Taylor. 2004. The evolution of modern eukaryotic phytoplankton. *Science* 305: 354–360.
- Maldonado, M., C. Carmona, M.J. Uriz, and A. Cruzado. 1999. Decline in Mesozoic reef-building sponges explained by silicon limitation. *Nature* 401: 785–788.
- Tozzi, S., O. Schofield, and P. Falkowski. 2004. Historical climate change and ocean turbulence as selective agents for key phytoplankton functional groups. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 274: 123–132.
- Vörösmarty, C.J., and D. Sahagian. 2000. Anthropogenic disturbance of the terrestrial water cycle. *Bioscience* 50: 753–765.
- Syvitski, J.P.M., C.J. Vörösmarty, A.J. Kettner, and P. Green. 2005. Impact of humans on the flux of terrestrial sediment to the global coastal ocean. *Science* 308: 376–380.
- Officer, C.B., and J.H. Ryther. 1980. The possible importance of silicon in marine eutrophication. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 3: 83–91.
- Billen, G., C. Lancelot, and M. Meybeck. 1991. N, P, Si retention along aquatic continuum from land to ocean, pp. 19–44. In R.F.C. Mantoura, J.-M. Martin, and R. Wollast (ed.), *Ocean Margin Processes in Global Change*, Wiley, New York.
- Egge, J.K., and D.L. Aksnes. 1992. Silicate as regulating nutrient in phytoplankton competition. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 83: 281–289.
- Humborg, C., V. Ittekkot, A. Cociasu, and B. von Bodungen. 1997. Effect of Danube River dam on Black Sea biogeochemistry and ecosystem structure. *Nature* 386: 385–388.
- Wang, B.-D. 2006. Cultural eutrophication in the Changjiang (Yangtze River) plume: History and perspective. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 71: 3–12.
- Zhang, J., S.-M. Liu, Y. Wu, X.-H. Qi, G.-S. Zhang, and R.-X. Li. 2006. Dissolved silica in the Changjiang (Yangtze River) and adjacent coastal waters of the East China Sea, Chapter 6, pp. 71–80. In V. Ittekkot, D. Unger, C. Humborg, and N.T. An (ed.), *The silicon cycle*, Island Press, Washington, DC.
- 原島 省. 2003. 陸水域におけるシリカ欠損と海域生態系の変質. *水環境学会誌.* 26: 621–625.
- Harashima, A., T. Kimoto, T. Wakabayashi, and T. Toshiyasu. 2006. Verification of the silica-deficiency hypothesis based on biogeochemical trends in the Lake Biwa–Yodo River–Seto Inland Sea, Japan. *Ambio* 35: 36–42.
- Harashima, A., R. Tsuda, Y. Tanaka, T. Kimoto, H. Tatsuta, and K. Furusawa. 1997. Monitoring algal blooms and related biogeochemical changes with a flow-through system deployed on ferries in the adjacent seas of Japan, pp. 85–112. In M. Kahru, and C.W. Brown (ed.), *Monitoring algal blooms: new techniques for detecting large-scale environmental change*, Springer, Berlin, Germany.
- 原島 省. 2006. 定期航路利用による海洋環境変動の高頻度モニタリング. 計測と自動制御. 45: 866–870.
- 原島 省, 井関和夫, 樽谷賢治. 2007. 流入栄養塩比の変化による内湾・陸棚域の生態系変質の可能性. *海と空 (海洋気象学会誌).* 82: 11–21.
- 水産庁瀬戸内海漁業調整事務所. 各年刊. 瀬戸内海の赤潮.
- Harashima, A. 2007. Evaluating the effects of change in input ratio of N: P: Si to coastal marine ecosystem. *J. Environ. Sci. Sustainable Soc.* 1: 33–38.