

瀬戸内海における植物プランクトン態 N:P 比とその変動要因

山本民次^{†1}, 橋本俊也¹, 松田 治¹, 多田邦尚²

Phytoplanktonic N:P Ratio in Waters of the Seto Inland Sea, Japan, and the Possible Factors Affecting its Fluctuation

Tamiji YAMAMOTO^{†1}, Toshiya HASHIMOTO¹, Osamu MATSUDA¹ and Kuninao TADA²

Investigations were carried out in 4 seasons from 1993 to 1994, in the entire Seto Inland Sea, Japan. Seawater samples were collected from 5 different depths at 19 stations in each season. Concentrations of chlorophyll *a* (Chl *a*), particulate nitrogen (PN), particulate carbon (PC) and particulate phosphorus (PP) were determined. Regression analysis was carried out to estimate the relative proportion of phytoplanktonic nitrogen, carbon and phosphorus using the relationships between Chl *a* and these particulate elements. While phytoplanktonic carbon to nitrogen ratio was similar to the Redfield ratio ranging from 6.2 to 8.0, phytoplanktonic nitrogen to phosphorus ratio (3.2–14) was obviously low compared to the Redfield ratio with only one exception (17). Although the reduction of sewage discharge from land by the legal treatment appears to have reduced the number of red tide occurrences in the Seto Inland Sea during last 2 decades, imbalanced reduction measure of effluent phosphorus seems to have stimulated the occurrence of nuisance species belonging to Raphidophytes (*Chattonella antiqua*, *Heterosigma akashio* etc.) and Dinophytes (*Gymnodinium mikimotoi*, *Alexandrium tamarense* and *Heterocapsa circularisquama* etc.) in recent years. These species commonly have low values of the q_{oN}/q_{oP} (ratio of the nitrogen minimum cell quota to phosphorus minimum cell quota). From this point of view, it is concluded that phosphorus reduction might have caused the predominance of species which are capable of storing phosphorus in the cells under phosphorus depleted condition.

Key words: Nitrogen/phosphorus ratio, phytoplankton, Seto Inland Sea, red tide

はじめに

外洋域表層においては、海産植物プランクトンの増殖がアンモニア態、亜硝酸態あるいは硝酸態などの溶存態無機窒素 (DIN) によって制限されている場合が多いと言われている (Kilham and Hecky, 1988; Mahoney, 1989)。しかしながら、瀬戸内海では1979年の「瀬戸内海環境保全特別措置法」によってCODの排出総量規制とともにリンの削減指導がなされてきたため、例えば大阪湾では溶存態無機リン (DIP) 濃度が低下してきていることが報告されている (城, 1991)。このことから、瀬戸内海では窒素よりもリンによって植物プランクトンの増殖が制限されている可能性が高いことが想像される。

ここでは、瀬戸内海において季節別に行った水中の粒状物質濃度データを集計して、植物プランクトン態のN/P比を算出し、それらの値および既往の赤潮発生状況から、瀬戸内海における植物プランクトンの増殖環境について考察することを目的とした。

材料と方法

広島大学生物生産学部附属練習船「豊潮丸」を用いて、1993年10月、1994年1、4、6月の4回、瀬戸内海全域の調査を行った。観測では、瀬戸内海全域に合計19測点を設定し、鉛直的に5層 (0、5、10、20、海底上2m) から採水を行った (Fig. 1)。採取した試水を用いて、懸濁態リン (PP)、懸濁態窒素 (PN)、懸濁態炭素 (PC)、およびクロロフィル *a* (Chl *a*) 濃度を測定した。PPは試水500 mlを熱水処理 (80°C, 5 min) したメンブラン・フィルター (Millipore, HA) で吸引ろ過し、過塩素酸加圧分解 (角皆・乗木, 1989) —モリブデンブルー法 (Strickland and Parsons, 1972) で、PNとPCは試水300 mlをあらかじめ450°Cで2時間焼いたグラスファイバー・フィルター (Whatman

1999年2月27日受付、1999年6月14日受理

¹ 広島大学生物生産学部

Faculty of Applied Biological Science, Hiroshima University, Higashi-Hiroshima 739-8528, Japan

² 香川大学農学部

Faculty of Agriculture, Kagawa University, Miki, Kagawa 761-0795, Japan

[†] tamiyama@ipc.hiroshima-u.ac.jp

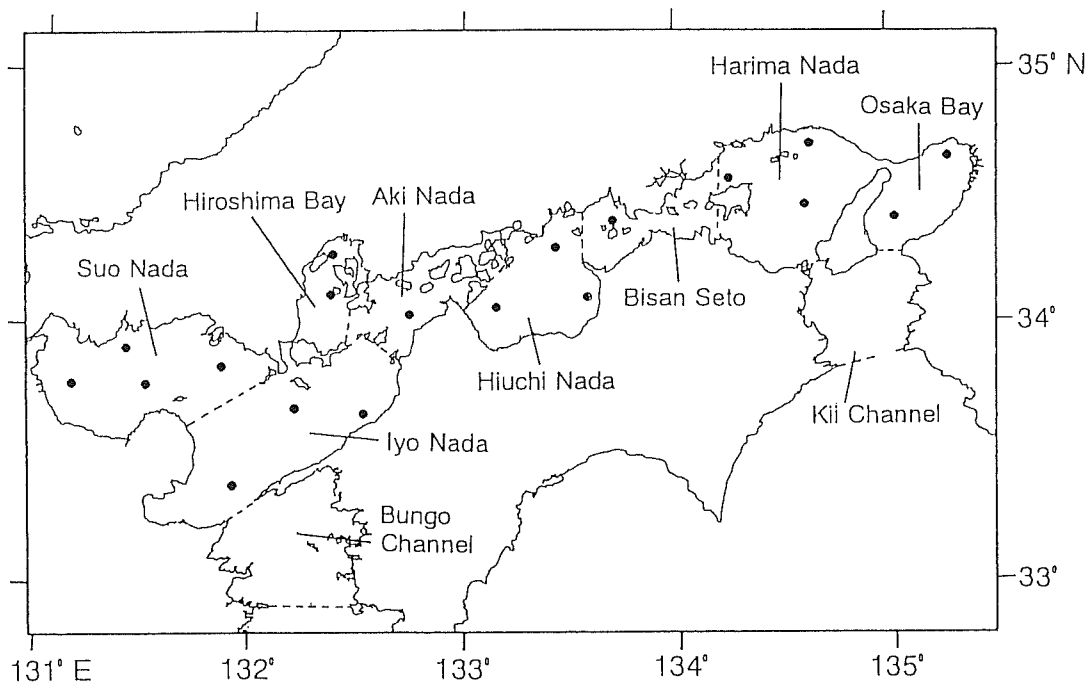


Figure 1. Map showing sampling stations.

GF/F) でろ過し、ろ過の最後に0.6N硫酸ナトリウム2mlで塩素を洗い流し、乾燥後、CHNコーダー（ヤナコ、MT-3型）で測定した。Chl *a*は試水1lをグラスファイバー・フィルター（Whatman GF/F）でろ過し、ジメチルホルムアミド抽出（Suzuki and Ishimaru, 1990）—分光法（Parsons *et al.*, 1984）で定量した。すべてのろ過は植物プランクトン細胞を破壊しないよう、30 mmHg以下の圧力で吸引により行った。なお、これらの測定値は橋本ほか（1996）が調査報告として公表している。

海中には微細鉱物粒子、植物プランクトン、バクテリア、微小動物プランクトン、生物由来のデトリタスなど、さまざまな粒子が懸濁している。ここでは、粒状態の各元素濃度とChl *a*濃度との回帰直線の傾きからChl *a*に対する各元素の比ならびに各元素間の比を求め、植物プランクトンの元素比とみなした。また、回帰直線の切片を植物プランクトン態以外の元素量とした。

結果

Chl *a*とPNの回帰直線の傾き（PN/Chl *a*重量比）は10月は5.83と最も小さく、1月は7.9、4月は25で最高値を示し、6月は12であった（Fig. 2）。PC/Chl *a*比もPN/Chl *a*比と同様に、10月に最小値（36）、4月に最大値（190）を示した（Fig. 3）。さらに、PP/Chl *a*比もPN/Chl *a*、PC/Chl *a*比と同様に、10月に最小値（1.0）、4月に最大値（3.0）を示した（Fig. 4）。PN/Chl *a*比、PC/Chl *a*比、PP/Chl *a*比が小さいことは、植物プランクトンの増殖活性が高いことを意味する

と考えられ（パーソンズ・高橋, 1974）、今回の観測では10月に光合成速度が最も大きかったという、橋本ほか（1997）やTada *et al.*（1998）の報告とも一致する。同年の夏季は日本全体において記録的な大雨に見舞われ、神戸海洋気象台（1994）によれば、瀬戸内海域の6~8月の降水量は平年の約2倍であった。このため、陸域からの有機物の負荷量および底泥における有機物の分解量が平年より顕著に大きくなっていた可能性がある。事実、底質の有機物量の指標である強熱減量も同年10月の観測時には翌年4月と6月に比べて20%程度高く（山本ほか, 1999）、底泥からのNH₄-NおよびPO₄-Pの溶出速度も有意に高い値が得られている（山本ほか, 1998）。

植物プランクトン態以外のPN濃度（回帰直線の切片）は10月と6月にそれぞれ34.3、34.0 μg l⁻¹と高く、1月と4月はそれぞれ17.5、13.7 μg l⁻¹と低かった（Fig. 2）。PC軸の切片もPNの場合と同様、10月と6月にそれぞれ258、222 μg l⁻¹と高く、1月と4月はそれぞれ149、70.9 μg l⁻¹と低かった（Fig. 3）。さらに、PP軸の切片もPNおよびPCの場合と同様、10月と6月にそれぞれ5.59、4.99 μg l⁻¹と高く、1月と4月はそれぞれ2.40、2.44 μg l⁻¹と低かった（Fig. 4）。これらのことも、1993年の異常な降雨にともなう陸起源有機物粒子の増加によるものと想像される。

以上の植物プランクトン態以外のPC、PN、PP量を差し引いて植物プランクトン態のC、N、Pの量的相互関係を求めたところ、C/N比（モル比）は10月に7.2、1月に6.2、4月に7.9、6月に8.0が得られた（Fig. 5）。これらの値は

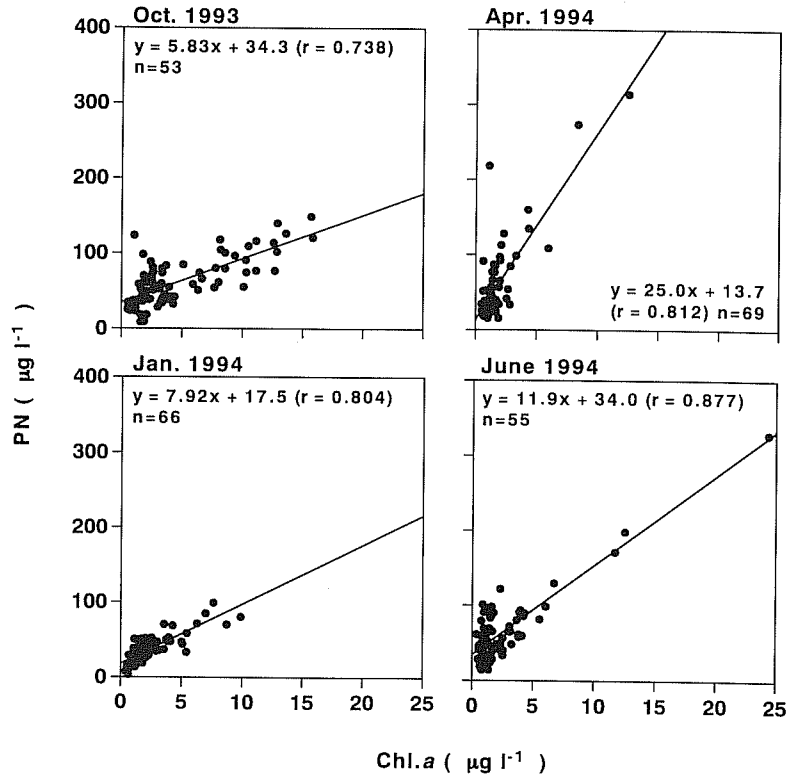


Figure 2. Correlation between chlorophyll *a* (Chl *a*) and particulate nitrogen (PN).

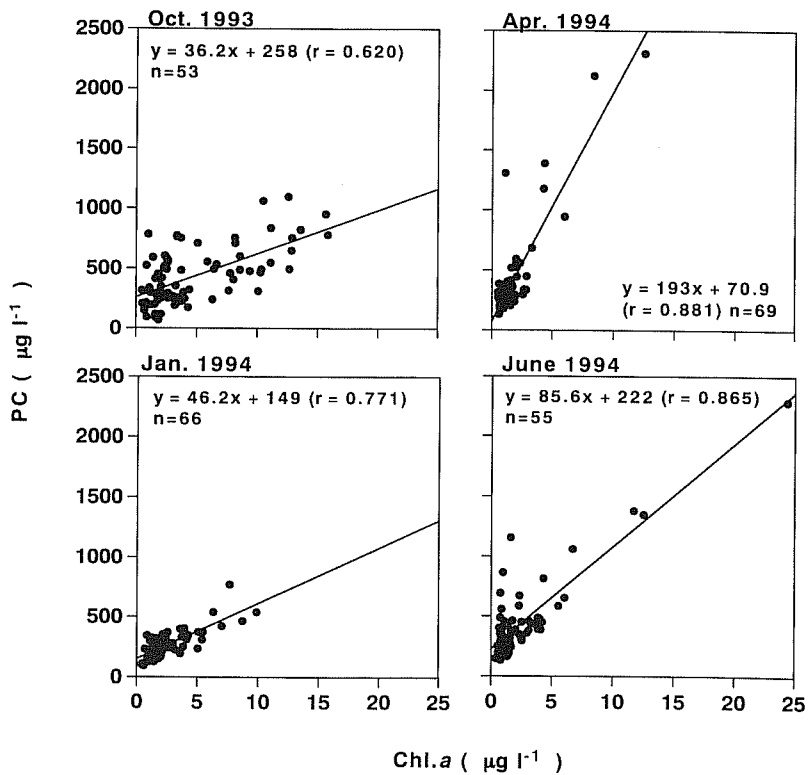


Figure 3. Correlation between chlorophyll *a* (Chl *a*) and particulate carbon (PC).

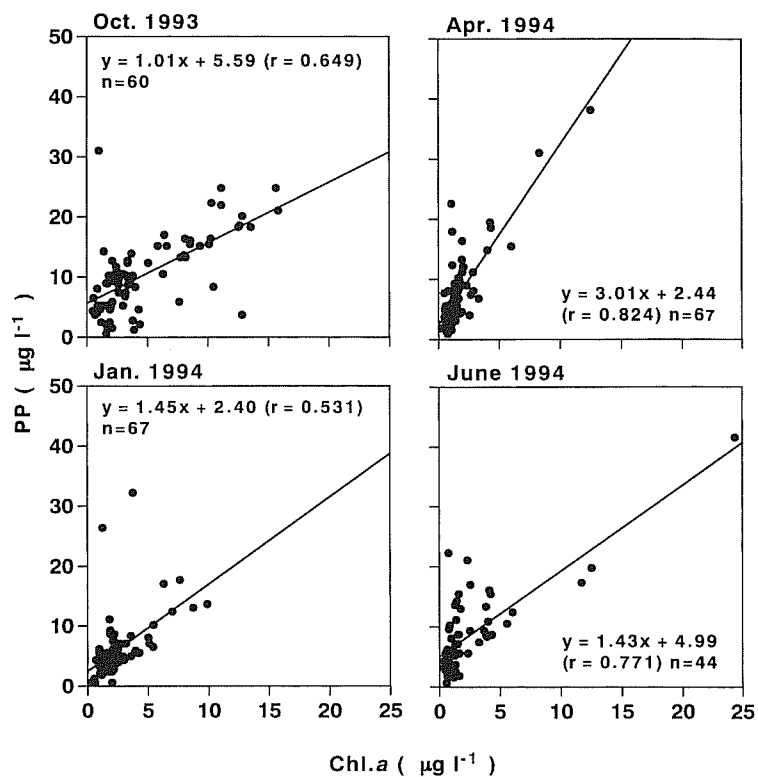


Figure 4. Correlation between chlorophyll *a* (Chl *a*) and particulate phosphorus (PP).

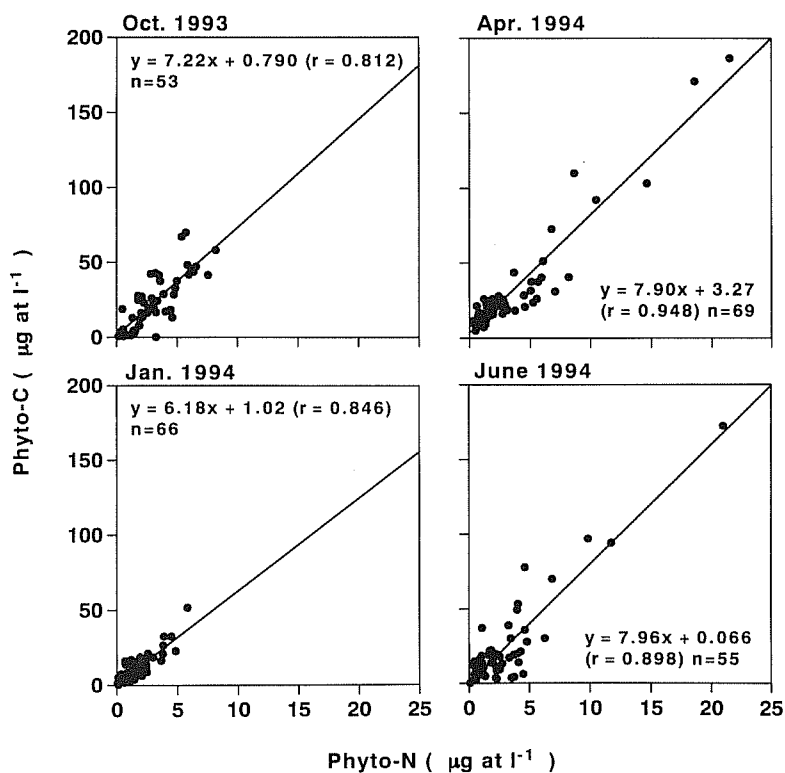


Figure 5. Correlation between phytoplanktonic-N (Phyto-N) and -C (Phyto-C) which were estimated from the regressions between Chl *a* and PN (Fig. 2) and PC (Fig. 3).

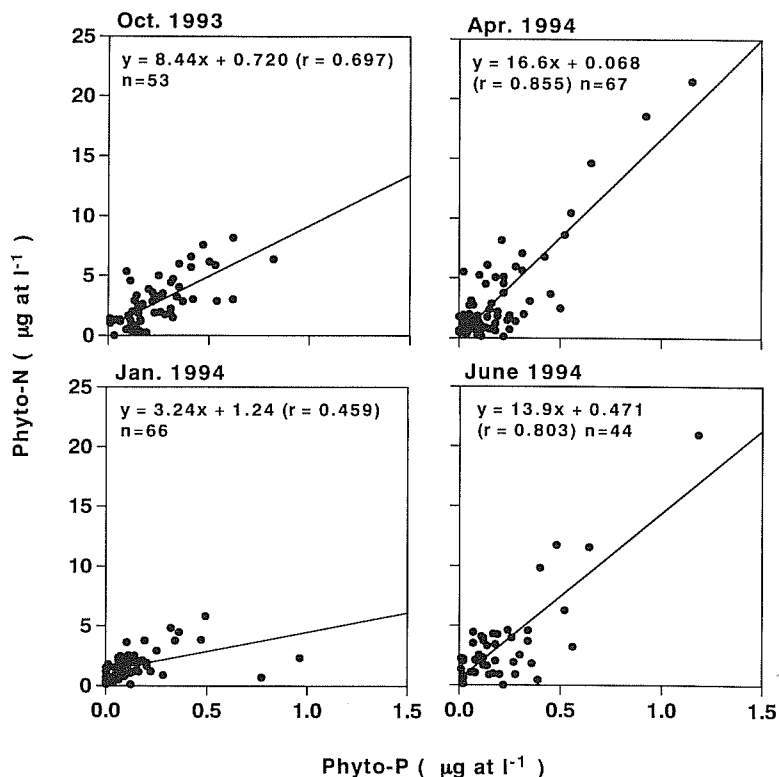


Figure 6. Correlation between phytoplanktonic-P (Phyto-P) and -C (Phyto-C) which were estimated from the regressions between Chl *a* and PP (Fig. 4) and PC (Fig. 3).

Redfield (1936) による植物プランクトン態の C/N 比 6.6 (より正確には Fleming (1940) が提唱している 6.8) と非常に近い値であることが分かる。一方, 植物プランクトン態の N/P 比 (モル比) は 3.2~17 とばらつきも大きい, 1994 年 4 月を除いて Redfield 比 16 と比べて低い値が得られた (Fig. 6).

考 察

海水中の DIN/DIP 比の経年変化が植物プランクトンの遷移や種組成に影響を与えている可能性が指摘されている (Smayda, 1989, 1990; 吉田, 1993)。我が国においては, 海水中の無機栄養塩濃度は, 水質環境パラメータの一般測定項目としてモニタリングされ, 十分なデータの蓄積がある。これらのデータを整理して, 海水中の DIN/DIP の長期変動を示した報告も見られる (例えば, 矢持, 1993; 堀, 1996)。しかしながら, 海水中の DIN/DIP 比を本来は植物プランクトン細胞構成元素比である Redfield 比と比較して, DIN と DIP のいずれが植物プランクトンの増殖制限要因であるかというような議論は意味をなさない。すなわち, (i) DIN/DIP 比が同じであっても, DIN と DIP のそれぞれが取りうる値の組み合わせは無限にあり, (ii) 細胞内での窒素とリンの回転速度が異なることが容易に想像されるからで

ある。さらに言えば, (iii) 植物プランクトンによる栄養塩類の取り込み機作が外界の栄養塩濃度に依存するという Michaelis-Menten 型の反応と, 増殖が細胞内の栄養塩持ち分 (cell quota) に依存するという Droop 型のプロセスとは切り離して考える必要があるからである。すなわち, 栄養塩の取り込み速度を支配する要因として, リービッチの最少律に基づいて, 海水中の栄養塩濃度の絶対値を取り上げて議論することはできても, それらの比によって植物プランクトンの増殖を議論することはできない。比を取り上げて議論できるのは, 海域に対するそれらの元素負荷比と, 植物プランクトン態の元素比 (Redfield 比) に限られる。

山本ほか (1996) は, 各県の環境部が発行する 1991~1993 年の「公共用水域の水質調査結果」をまとめ, 瀬戸内海に流入する河川経由の全窒素/全リン (TN/TP) 比は 24 (大阪湾)~92 (燧灘) であり, Redfield 比 16 に比べて大きいことを報告している。これは瀬戸内海環境保全特別措置法 (瀬戸内法) にともなうリンの削減指導による結果であると考えられる。単一種を用いた室内実験のいずれの結果においても, 例えば P 制限では植物プランクトン中の N/P 比が大きくなることが認められ, これは制限元素によって分裂に要する時間が長くなることで, 細胞サイズが大きくなり, 外圍水中に余剰に存在する制限元素以外の元

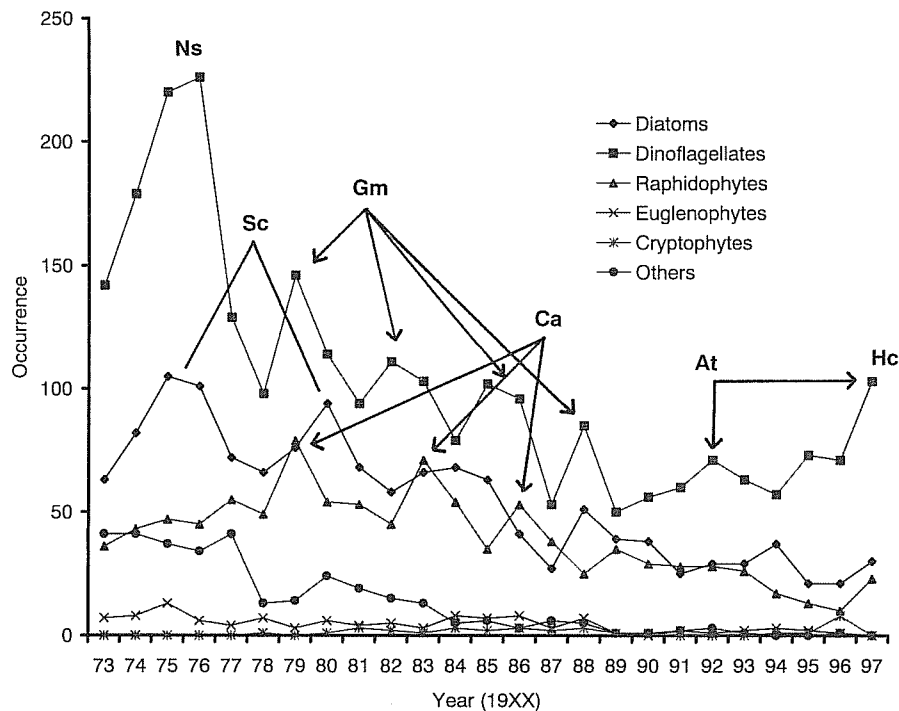


Figure 7. Yearly variations of red tide occurrence of major taxonomic groups in the Seto Inland Sea, Japan (Seto-naikai Fisheries Coordination Office, 1974–1998). Characteristic red tide species were indicated with acronym (At: *Alexandrium tamarense*, Ca: *Chattonella antiqua*, Gm: *Gymnodinium mikimotoi*, Hc: *Heterocapsa circularisquama*, Ns: *Noctiluca scintillance*, Sc: *Skeletonema costatum*).

素を必要以上に貯め込むことによると解釈されている (Harrison *et al.*, 1977; Rhee, 1978; Cembella *et al.*, 1984; Lewitus and Caron, 1990; 山口, 1993; Yamamoto and Tsuchiya, 1995). したがって、陸域からのリンの負荷が減少し、リンが海域の植物プランクトンの増殖制限となっているのであれば、植物プランクトン態のN/P比は大きくなるのが予想される。しかしながら、Fig. 6で明らかとなったように、今回の結果は逆である。このことは、N/P負荷比の変化が同一種の細胞内N/P比を変えたのではなく、種組成を変化させたと考えるのが妥当である。

瀬戸内海の赤潮発生状況 (水産庁瀬戸内海漁業調整事務所, 1974–1998) から、分類上の優占群について集計した結果をFig. 7に示す。赤潮発生件数は1970年代にピークを示したが、この20年あまりの間に減少傾向にある。これは瀬戸内法が功を奏したと解釈して良い。しかしながら、1970年代には *Noctiluca scintillance* や *Skeletonema costatum* などの養殖業にとって無害な藻類群に代わり、1970年代後半から1980年代にかけては *Gymnodinium mikimotoi* などの渦鞭毛藻や *Chattonella antiqua* などのラフィド藻の赤潮が猛威を振るい、魚類養殖に大きな被害を与えた (山口, 1998; 吉松, 1998)。さらに1990年代になると、*Gymnodinium mikimotoi* に加え、*Alexandrium tamarense* や *Heterocapsa circularisquama* などの渦鞭毛藻が発生し、貝類養殖

に大きな被害を与えている (山口, 1998; 吉松, 1998)。このように、Fig. 7からも瀬戸内海に発生する赤潮プランクトンの組成に変化が現れていることが読みとれる。

Redfield比を基準にすれば、今回の結果は細胞当たりのPがNやCに比べて過剰に蓄えられていることになり、細胞内リンプールの大きい種が優占するようになったと解釈することができる。Rhee and Gotham (1980) が指摘しているように、窒素とリンの最小細胞内含量の比 (q_{0N}/q_{0P} ; この比では、いずれの元素によっても増殖の制限になっておらず、最大の増殖速度が得られると期待される) について議論することは意味がある。例えば、*Chattonella antiqua* の q_{0N}/q_{0P} 比は11.0 (Nakamura and Watanabe, 1983)、*Gymnodinium mikimotoi* のそれは13 (山口, 1993) といずれもRedfield比より小さい。また、広島湾で1992年から個体群サイズを拡大して、毎年貝毒を引き起こすようになった *Alexandrium tamarense* の最小細胞内リン酸塩プールは $0.56 \text{ pM P cell}^{-1}$ と大きく (樽谷, 1997)、Flynn *et al.* (1996) がバッチ培養で得た最小細胞内窒素含量 ($5.2 \text{ pM N cell}^{-1}$) を用いて、それらの比を計算すると9.3を得る。以上のことから、瀬戸内海に対する排水の近年のリン制限は、赤潮の発生件数を減少させたが、一方で今回の解析結果と発生種との照合から、細胞内リンプールの大きい種を優占させるように作用してきたと結論される。

内湾・沿岸域では河川水流入によりパルス的な栄養塩の負荷があるため、定常状態にはない。このような非定常な系では、これまで研究されてきた定常な系とは別のメカニズムが作用する (Odum *et al.*, 1995)。非定常な系での植物プランクトンの動態に関する研究は緒に着いたばかりであるが、例えば樽谷 (1997)、山本ほか (1999)、Yamamoto *et al.* (1999) が *Alexandrium tamarense* と他の種と比較して示したように、リン酸塩のパルスの負荷はリン酸塩を貯め込む能力に優れ、かつプールサイズの大きな同種を優占させる。このようなことから考えて、環境庁がリンのみの排出削減で沿岸水域の保全が成り立つとする考えから (Schindler, 1977)、1994年には瀬戸内法の一部改正という形で窒素も削減指導の対象として取り上げたことは評価できる。

謝 辞

現場観測においてご協力いただいた豊潮丸の郷 秋雄船長をはじめ乗組員の方々に感謝するとともに、観測、分析をお手伝いいただいた広島大学生物生産学部水圏環境学研究室および香川大学農学部海洋資源化学・生化学研究室の学生諸氏に対し、厚く御礼申し上げる。とくに、大洲由起子さんにはデータの集計および作図などでお世話になった。また、英文を手直しして下さった、広島大学生物生産学部 Vaishali Pawar さんに感謝する。この研究は日本生命財団特別助成「瀬戸内海における有用水産資源の持続的生産と環境保全に関する学際的研究」(研究代表者、岡市友利、1992年10月~1995年9月)により行われた研究成果の一部である。

引用文献

- Cembella, A.D., N.J. Antia and P.J. Harrison (1984) The utilization of inorganic and organic phosphorus compounds as nutrients by eukaryotic microalgae: a multidisciplinary perspective: part 2. *CRC critical Rev. Microbiol.*, **11**, 13-81.
- Fleming, R.H. (1940) The composition of plankton and units for reporting population and production. *Proc. Sixth Pacific Sci. Cong. Calif.*, **3**, 535-540.
- Flynn, K., K.J. Jones and K.J. Flynn (1996) Comparisons among species of *Alexandrium* (Dinophyceae) grown in nitrogen- or phosphorus-limiting batch culture. *Mar. Biol.*, **126**, 9-18.
- Harrison, P.J., H.L. Conway, R.W. Holmes and C.O. Davis (1977) Marine diatoms grown in chemostats under silicate or ammonium limitation. III. Cellular chemical composition and morphology of *Chaetoceros debilis*, *Skeletonema costatum*, and *Thalassiosira gravida*. *Mar. Biol.*, **43**, 19-31.
- 橋本俊也・山本民次・多田邦尚・松田 治・永末寿宏 (1997) 瀬戸内海の一次生産と海洋構造。沿岸海洋研究, **35**, 109-114.
- 橋本俊也・山本民次・多田邦尚・松田 治・永末寿宏・多田充利・郷 秋雄・中口和光 (1996) 瀬戸内海全域の季節別水質調査結果。広島大学生物生産学部紀要, **35**, 243-274.
- 堀 豊 (1996) 播磨灘における DIN:DIP 比。第2回瀬戸内海資源海洋研究会報告, pp. 7-9.
- 城 久 (1991) 大阪湾の開発と海洋環境の変遷。沿岸海洋研究

- ノート, **29**, 3-12.
- 神戸海洋気象台 (1994) 1993年夏の不順な天候について。神戸海洋気象台彙報, **213**, 25-39.
- Kilham, P. and R.E. Hecky (1988) Comparative ecology of marine and freshwater phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **33**, 776-795.
- Lewitus, A.J. and D.A. Caron (1990) Relative effects of nitrogen or phosphorus depletion and light intensity on the pigmentation, chemical composition, and volume of *Pyrenomonas salina* (Cryptophyceae). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **61**, 171-181.
- Mahoney, J.B. (1989) Algal assay of relative abundance of phytoplankton nutrients in northeast United States coastal and shelf waters. *Water Res.*, **23**, 603-615.
- Nakamura, Y. and M.M. Watanabe (1983) Nitrate and phosphate uptake kinetics of *Chattonella antiqua* grown in light/dark cycles. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **39**, 167-170.
- Odum, W.E., E.P. Odum and H.T. Odum (1995) Nature's pulsing paradigm. *Estuaries*, **18**, 547-555.
- Parsons, T.R., Y. Maita and C.M. Lalli (1984) A Manual of Chemical and Biological Methods for Seawater Analysis. Pergamon Press, Oxford, 173 pp.
- パーソンズ, T.R.・高橋正征 (1974) 生物海洋学。市村俊英 (訳), 三省堂, 東京, 246 pp.
- Redfield, A.C., B.H. Ketchum and F.A. Richards (1963) The influence of organisms on the composition of sea-water. *In*, The Sea (M.N. Hill ed.), vol. 2, Inter Science, New York, pp. 26-77.
- Rhee, G.-Y. (1978) Effects of N:P atomic ratios and nitrate limitation on algal growth, cell composition, and nitrate uptake. *Limnol. Oceanogr.*, **23**, 10-25.
- Rhee, G.-Y. and I.J. Gotham (1980) Optimum N:P ratios and coexistence of planktonic algae. *J. Phycol.*, **16**, 486-489.
- Schindler, D.W. (1977) Evolution of phosphorus limitation in lakes. *Science*, **195**, 260-262.
- Smayda, T.J. (1989) Primary production and the global epidemic of phytoplankton blooms in the sea: A linkage? *In*, Novel Phytoplankton Blooms: Causes and Impacts of Recurrent Brown Tides and Other Unusual Blooms, (eds.) Cosper, E.M., E.J. Carpenter and V.M. Bricej, (Lecture Notes on Coastal and Estuarine Studies), Springer-Verlag, Berlin. pp. 449-483.
- Smayda, T.J. (1990) Novel and nuisance phytoplankton blooms in the sea: Evidence for a global epidemic. *In*, Toxic Marine Phytoplankton, (eds.) Graneli, E., B. Sundström, L. Edler and D.M. Anderson, Elsevier, New York, Amsterdam, London. pp. 29-40.
- Strickland, J.D.H. and T.R. Parsons (1972) A Practical Handbook of Sea Water Analysis, 2nd ed. Fish. Res. Bd. Canada, pp. 167-311.
- 水産庁瀬戸内海漁業調整事務所 (1974-1998): 瀬戸内海の赤潮。
- Suzuki, R. and T. Ishimaru (1990) An improved method for the determination of phytoplankton chlorophyll using N,N-Dimethylformamide. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **46**, 190-194.
- Tada, K., K. Monaka, M. Morishita and T. Hashimoto (1998) Standing stocks and production rates of phytoplankton and abundance of bacteria in the Seto Inland Sea, Japan. **54**, 285-295.
- 樽谷賢治 (1997) 有毒渦鞭毛藻 *Alexandrium tamarense* の増殖機構に関する生理生態学的研究。広島大学大学院生物圏科学研究科博士論文, 119 pp.
- 角皆静男・乗木新一郎 (1989) 海洋化学。西村雅吉 (編), 産業図書出版, 東京, pp. 252-256.
- 山口峰生 (1993) 植物プランクトンの増殖に及ぼす N:P 比の影響, 1. 渦鞭毛藻類。吉田陽一 (編), 水域の窒素: リン比と水産生物, 水産学シリーズ95, 恒星社厚生閣, 東京, pp. 11-19.
- 山口峰生 (1998) 赤潮。平野敏行 (編), 沿岸の環境圏, フジ・テクノシステム, 東京, pp. 181-190.

- 山本民次・松田 治・北村智顕 (1996) 瀬戸内海に対する河川流入による淡水, 全窒素および全リンの負荷. 広島大学生物生産学部紀要, **35**, 81-104.
- 山本民次・松田 治・橋本俊也・妹背秀和 (1999) 瀬戸内海表層底泥に見られる強熱減量, 酸化還元電位および酸揮発性硫化物濃度の関係. 沿岸海洋研究, **36**, 171-176.
- 山本民次・松田 治・橋本俊也・妹背秀和・北村智顕 (1998) 瀬戸内海底泥からの溶存無機態窒素およびリン溶出量の見積もり. 海の研究, **7**, 151-158.
- 山本民次・樽谷賢治・松田 治 (1999) : 有毒渦鞭毛藻 *Alexandrium tamarense* ブルームの発生メカニズムとその予知および防御の可能性. 石田祐三郎 (編), 有害・有毒赤潮の発生と予知・防除, 日本水産資源保護協会 (印刷中).
- Yamamoto, T., K. Tarutani and O. Matsuda (1999) Effects of Si/P loading ratio and supply modes on the population dynamics of *Alexandrium tamarense*. Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci., **2261**, 14-17.
- Yamamoto, T. and H. Tsuchiya (1995) Physiological responses of Si-limited *Skeletonema costatum* to silicate supply with salinity decrease. Bull. Plankton Soc. Japan, **42**, 1-17.
- 矢持 進 (1993) 水域別の水産生物に及ぼすN:P比の影響—大阪湾. 吉田陽一 (編), 水域の窒素:リン比と水産生物, 水産学シリーズ95, 恒星社厚生閣, 東京, pp. 84-95.
- 吉田陽一 (編) (1993) 水域の窒素:リン比と水産生物, 日本水産学会 (監修), 水産学シリーズ95, 恒星社厚生閣, 東京, 152 pp.
- 吉松定昭 (1998) 赤潮生物の生理生態. 日本海水学会誌, **52**, 195-201.