

略 歴

1996年	3月	東京大学大学院 農学生命科学研究科 博士課程 修了
1996年	4月	国立極地研究所 COE 研究員
1997年	6月	創価大学工学部 助教
2000年	4月	水産庁東北区水産研究所 研究官
2004年	4月	(独)水産総合研究センター 東北区水産研究所 主任研究官
2011年	4月	東京大学大学院 農学生命科学研究科 准教授 現在に至る

## 温暖化に伴う外洋窒素固定量増加が食物網に与える影響の解明

全海洋のおよそ6割を占める亜熱帯外洋域表層は栄養塩が枯渇しているため、植物プランクトンの現存量が低く、「海の砂漠」と呼ばれている。近年、この海域では、窒素ガスを栄養源として利用できる窒素固定者が基礎生産者として重要であることが認識されつつあるが、その生産物が魚類生産にまで転送されているかどうかについては解明されていない。この点を明らかにするため、本研究では、中央太平洋において全長12,000kmの南北縦断観測線上の各観測点において、窒素固定速度および栄養塩濃度の実測に加えて、同じ測点から得られた植物プランクトン（基礎生産者：窒素固定者を含む）、植物プランクトンの捕食者であるメソ動物プランクトン、これを捕食する魚類マイクロネクトンの窒素・炭素安定同位体比を測定し、測点間で比較することにより、窒素固定者が亜熱帯外洋域表層食物連鎖に実際に寄与しているのかを検証した。その結果、太平洋外洋亜熱帯域には、窒素固定者の寄与が明瞭に異なる三つの食物連鎖が存在していることが明らかとなった。このうちハワイ周辺を含む15～25°Nおよび20～30°Sにおける食物連鎖はほぼ窒素固定者により支えていると考えられ、例えばハワイ周辺で漁獲されたキハダのタンパク質生産には空気由来の窒素が寄与していることが示された。今回の研究結果は、一見生産性の低い亜熱帯外洋域が、なぜカツオ、マグロ類などを始めとする重要な水産資源の漁場となっているのか、そのメカニズムを考える上で重要な成果であると言える。今後、亜熱帯域における環境変動と水産資源変動を理解するためには窒素固定に由来する窒素が二次生産者であるメソ動物プランクトンに転送されるプロセスを窒素固定者分類群毎に明らかにすることが必要である。

## 1. はじめに

全地表面積の約半分を占める亜熱帯外洋域は栄養塩供給が乏しく生物現存量が低いことから、生産性の低い不毛な海域として「海の砂漠」とも形容される。しかしながら、この海域はマグロ類をはじめとする多くの高度回遊性魚類の漁場としても知られており、「海の砂漠」がこれら高次捕食者の生産をいかに支えているのか、という点については十分に理解されていない。近年、一部のシアノバクテリアによる窒素固定が、この海域の重要な窒素供給源となっていることが明らかにされているが<sup>(1,2)</sup>、こうした窒素固定生物による生産と漁業資源との関係性は不明である。窒素固定性シアノバクテリアは高水温、貧栄養条件を好むため、近年の温暖化とこれに伴う海洋表層の成層化により将来的に窒素固定優勢海域は更に拡大する可能性が指摘されている<sup>(3)</sup>。亜熱帯外洋域の水産資源の適切な管理と将来的な気候変動に対する応答を予測するためには、食物網における窒素固定性生物の重要性、とくに魚類生産への寄与を明らかにする必要がある。本研究では動物プランクトンの体構成成分、とくに炭素・窒素安定同位体比に着目し、これを窒素固定由来窒素のトレーサーとして使用することで窒素固定者が高次捕食者の生産に果たす役割について吟味し、将来さらに進行することが予想される温暖化に伴う外洋窒素固定量増加が漁業生産に与える影響について考察することを目的とした。

## 2. 材料と方法

2013年12月～2014年2月、2014年6月～8月にかけてそれぞれ行われた白鳳丸 KH-13-7 および KH-14-3 次航海において、西経170度線上の計24測点(40°S～赤道～68°N)にて観測と採集を行った。一次生産者である植物プランクトン(懸濁態有機粒子:POM)は、深度0-200m間の最大6層からニスキン採水器またはバケツにて3.5-23L採水し、目合0.2mmのメッシュで一次濾過後、ガラス繊維濾紙GF/F上に濾集した。二次生産者(メソ動物プランクトン)は、目合い100または、200 $\mu$ mのプランクトンネットにて深度200mから表面までの鉛直曳きで得た試料を、0.2-0.5mm、0.5-1.0mm、>1.0mmにサイズ分画した。三次生産者(魚類マイクロネクトン)は、IKMTネットにて、水深300m以浅より夜間に採集した。これらの試料は、必要に応じ塩酸処理による炭酸塩除去、脱脂処理、またはエタノール固定の影響の補正<sup>(4)</sup>を行った後、50℃で一晩以上乾燥させ、質量分析計 DELTA V advantage-mass spectrometer (Thermo Fisher Scientific Inc., Waltham, MA, USA)により炭素及び窒素同位体比( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ )を測定した。なお、観測測点の海域区分には、水温、硝酸塩濃度、塩分、地理的特徴に基づいた最も一般的な海洋群系<sup>(5)</sup>を採用した(図1)。

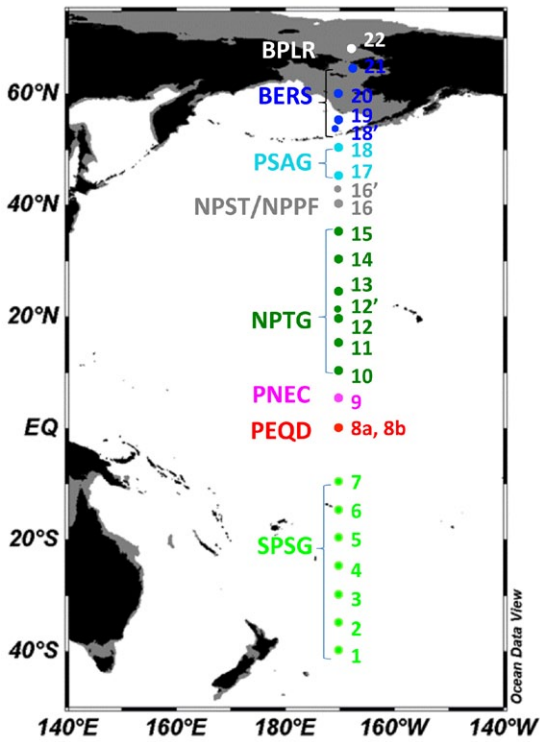


図1. 本研究試料の採集測点位置とLonghurst (2007)<sup>(1)</sup>による海洋群系.

SPSG = South Pacific Subtropical Gyre Province; PEQD = Pacific Equatorial Divergence Province; PNEC = North Pacific Equatorial Countercurrent Province; NPTG = North Pacific Tropical Gyre Province; NPST/NPPF = North Pacific Subtropical and Polar Front Provinces; PSAG = Pacific Subarctic Gyre Province; BERS = North Pacific Epicontinental Sea Province; BPLR = Boreal Polar Province.

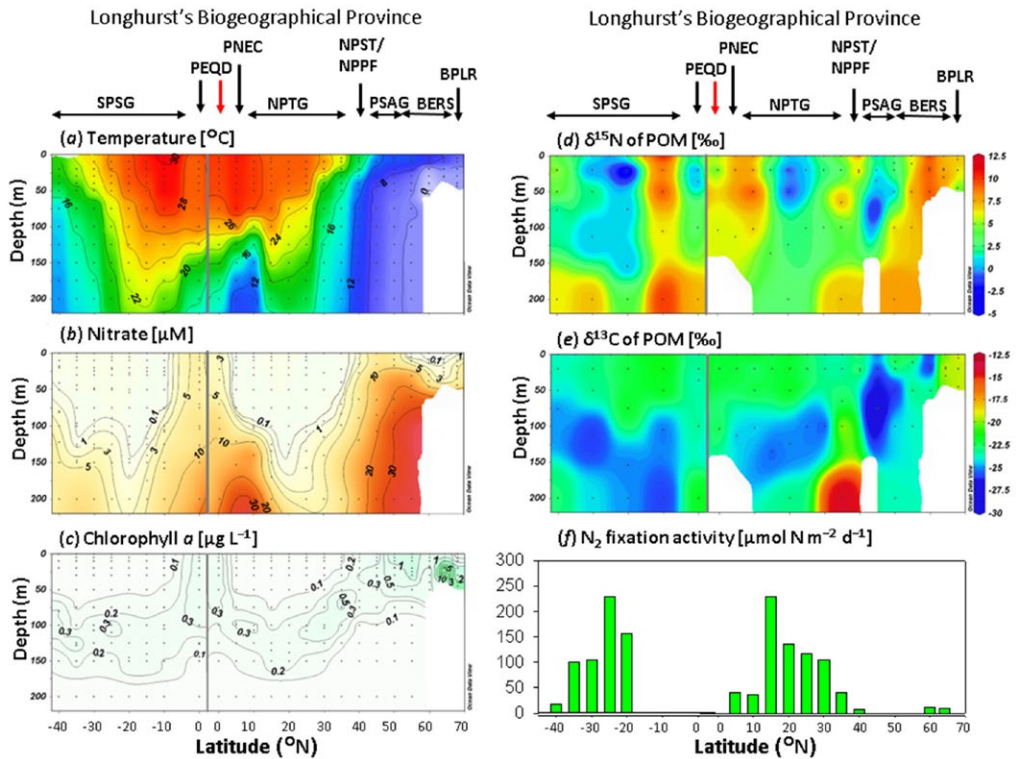


図2. 観測線断面における、(a) 水温、(b) 硝酸塩、(c) クロロフィル a、(d) POM 窒素安定同位体比、(e) POM 炭素安定同位体比、(f) 水柱積算窒素固定速度.

### 3. 結果と考察

Longhurst (2007) の海洋区系に基づき、本研究での観測点は8つの群系に分類された(図1)。PEQDとPSAG はともに表面の硝酸塩濃度が $5\mu\text{M}$ 以上と高い一方、クロロフィル *a* 濃度は一貫して $1\mu\text{g L}^{-1}$ 以下に留まるため(図2)、HNLC 海域 (high-nutrient, low-chlorophyll region) であると考えられた。亜熱帯群系であるSPSG、PNEC および NPTG では、強い成層化のため有光層内の硝酸塩濃度は常に $0.1\mu\text{M}$ 以下と枯渇していた(図2) 窒素固定活性はSPSG、PNEC、NPTG、NPST/NPPF および BERSと多くの海域で検出されたが、

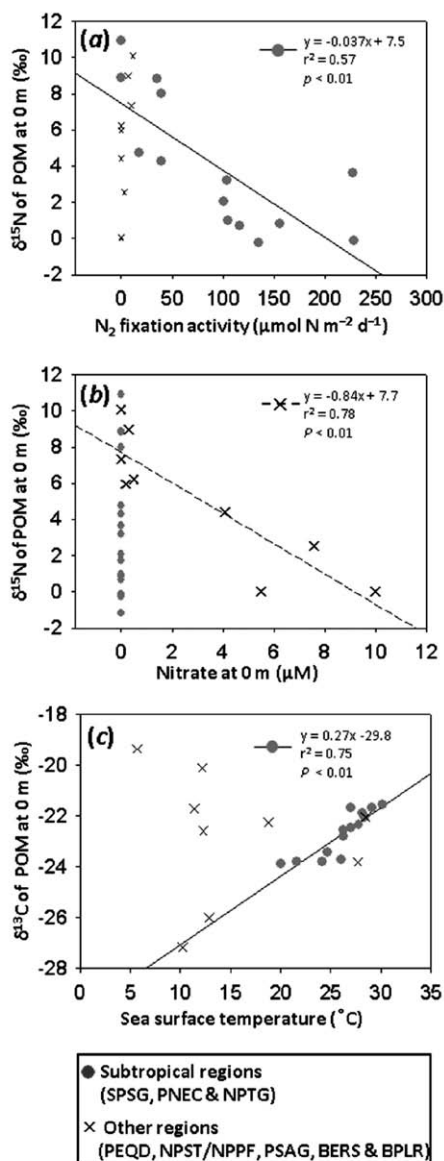


図3. 亜熱帯およびその他の海域における POM 安定同位体比と環境要因との関係。  
(a) 表層 POM 窒素安定動態比と窒素固定活性  
(b) 表層 POM 窒素安定同位体比と表層硝酸塩濃度  
(c) 表層 POM 炭素安定同位体比濃度と表層水温

表面から光深度 0.1 % までの水柱積算での活性は亜熱帯の SPSG および NPTG で高かった(図2)。SPSG および NPTG 内での窒素固定活性は、検出限界以下から $228.8\mu\text{mol N m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ と地理的に大きく変動し、亜熱帯循環の中心部(南緯 35 - 20 度、北緯 15 - 30 度)では $100\mu\text{mol N m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ 以上と高かったのに対し、PEQD や PNEC の縁辺部(南緯 15 - 10 度および北緯 10 度)や南北の亜熱帯フロントの近く(南緯 40 度および北緯 35 度)では $50\mu\text{mol N m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ 以下と低かった。

西経 170 度観測線上において POM の  $\delta^{15}\text{N}$  は緯度によって大きく変化し、10 - 15°S および 10 - 15°N、40°N の移行域、55°N 以北で 5 - 10‰ 程度と高く、一方、赤道、亜熱帯貧栄養海域 (15 - 35°N、20 - 40°S) および 45 - 50°N の HNLC 海域では 2‰ 以下と低かった(図 2d)。南北亜熱帯海域における POM  $\delta^{15}\text{N}$  が低い海域は、窒素固定活性の高い海域とほぼ一致した(図 2d, f)。さらに光量層 100%、25%、10% および 1% における POM  $\delta^{15}\text{N}$  と各層の窒素固定活性の間には、一貫して有意な負の相関が認められた(図 3a)。以上から、亜熱帯海域における低い POM の  $\delta^{15}\text{N}$  は窒素固定活性に起因しており、亜熱帯海域の基礎生産が窒素固定由来窒素に依存することが示された。一方、赤道及び HNLC 海域などを含む亜熱帯以外の海域における POM の  $\delta^{15}\text{N}$  は、表面硝酸塩濃度と有意な負の相関を示した(図 3b)。このことから、赤道及び HNLC 海域で見られる低い POM の  $\delta^{15}\text{N}$  は、基礎生産者の硝酸塩取り込みに伴う同位体分別効果に起因していると考えられる。また、POM の  $\delta^{13}\text{C}$  は亜熱帯でのみ表面水温と有意な正相関を示した(図

3c)。その変動範囲は概ね-24から-22の間にあり、亜熱帯域内においての変動幅はその他の海域よりも小さいことが示された。

各測点から得られたメゾ動物プランクトン、および魚類マイクロネクトンの安定同位体比は概ね表層POMと同様の地理的変動傾向を示した(図4)。とくに窒素固定が活発で、POMの $\delta^{15}\text{N}$ が低い北緯15~25度と南緯20~30度の海域では、メゾ動物プランクトン、それらを捕食する魚類マイクロネクトンの安定同位体比も同様に他の海域より低い傾向を示し、それぞれの $\delta^{15}\text{N}$ とPOMの値との差は二次生産者、三次生産者に相当したことから、亜熱帯海域では硝酸塩とともに窒素固定に由来する窒素が二次生産に直接寄与し、三次生産者の生産に寄与していることが示唆された。

亜熱帯海域におけるPOMから三次生産者(魚類マイクロネクトン)の安定同位体比の値は、 $\delta^{13}\text{C}$  vs  $\delta^{15}\text{N}$  ダイアグラムにおいて、窒素固定活性の異なる三つのグループ毎に有意な直線関係を示した(図5)。これらの回帰直線の傾きには有意差は認められない一方、切片は有意に異なっており、窒素固定が最も活発な海域では最も小さい切片を示した(図5d)。これらの結果より、窒素固定の活発な海域(Group 2)では、その生産物が少なくとも魚類マイクロネクトンまで転送されていることが明らかとなった。

次に、亜熱帯水産資源の代表種として、太平洋外洋に広く分布し、魚類マイクロネクトンを主な餌料としているキハダの炭素窒素安定同位体比について、既往文献の調査を行ったところ、ハワイで漁獲された

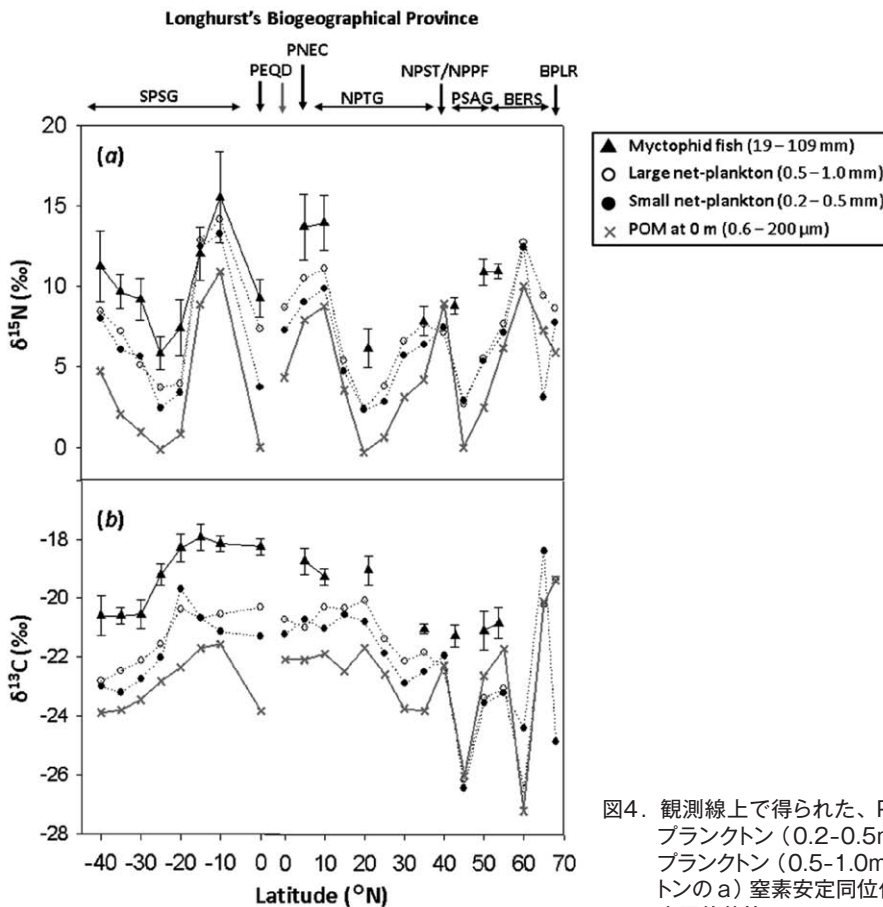


図4. 観測線上で得られた、POM、小画分メゾ動物プランクトン(0.2-0.5mm)、大画分メゾ動物プランクトン(0.5-1.0mm)、魚類マイクロネクトンのa)窒素安定同位体比、およびb)炭素安定同位体比。

キハダは、本研究で示された Group 2 の魚類マイクロネクトンの捕食者と推定される同位体比と一致する特徴を持っていることが明らかとなった (図 6)。このことはハワイのキハダが窒素固定者を起点とする食物連鎖上に位置していることを示唆している。本研究では、さらに別航海の観測により、このような海域が太平洋亜熱帯循環内、西経 130° から東経 140° 付近まで分布していることを見だし、小笠原諸島周辺で漁獲されたキハダの安定同位体比も、ハワイ産のものと同様の値を示すことを確認している。

本研究結果は、一見生産性の低い亜熱帯外洋域が、なぜカツオ、マグロ類などを始めとする重要な水産資源の漁場となっているのか、そのメカニズムを考える上で、窒素固定者から始まる食物連鎖が重要な役割を果たしていることを示している。貧栄養な亜熱帯の海域は、地球温暖化に伴い

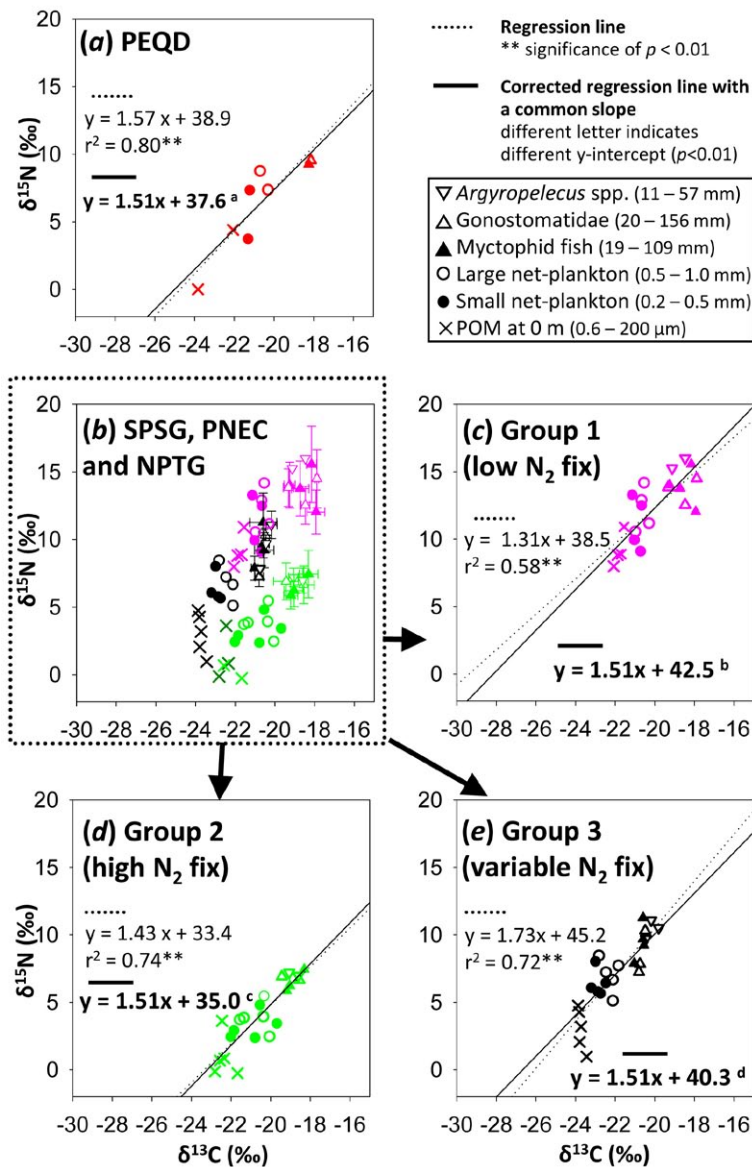


図5. 中央太平洋の各海域より得られたPOM, 動物プランクトン, 魚類マイクロネクトンの炭素窒素安定同位体比ダイアグラム. a) PEQD (赤道域), b) SPSG, PNEC, PNTG (亜熱帯域). c-e) クラスタ解析により区分された安定同位体比特性の異なる三つの亜熱帯グループ. 窒素固定の活性に対応していると考えられる。(6)

将来的に高緯度方向に拡大することが予測されている<sup>(7)</sup>。このような環境変動の中で窒素固定者は一時的に優勢になることが予想されるが、同時に進行すると考えられる、リンや鉄といった必須元素の制限や、二酸化炭素濃度の上昇といった様々な要因の影響を複雑に受けるため、亜熱帯海域の拡大に伴って窒素固定活性そのものの大きさや分布がどのように変動するかという点については様々な見解がある<sup>(8,9)</sup>。必須元素の要求性や、二酸化炭素濃度の上昇に対する窒素固定者の応答は種ごとに異なるため、今後、亜熱帯域における環境変動と水産資源変動を理解するためには窒素固定に由来する窒素が二次生産者であるメソ動物プランクトンに転送されるプロセスを窒素固定者分類群毎に明らかにすることが必要である。

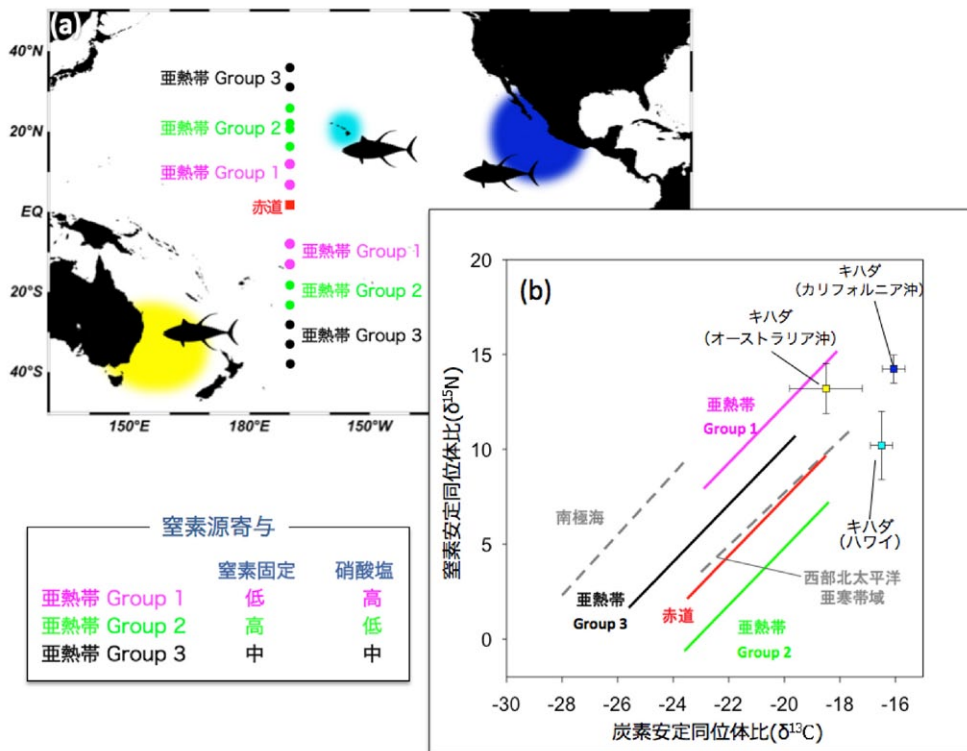


図6. 中央太平洋観測線上測点表層より得られた食物連鎖構成要素(植物プランクトン、メソ動物プランクトン、魚類マイクロネクトン)の炭素窒素安定同位体比の特徴に基づいて区分された(a)各測点の地理的配置および解析に用いた高次捕食者(キハダマグロ)の採集海域(既報研究)、と(b)食物連鎖構造の特徴と高次捕食者(キハダマグロ)の安定同位体比との関係。太平洋他海域(南極海、北太平洋亜寒帯域)より得られた安定同位体比に基づく食物連鎖構造の関係(既往研究)も同時に示してある。窒素固定が安定的に優勢する海域(Group 2)の食物網は、窒素固定のほとんどない海域(Group 1)や変動の大きい海域(Group 3)と、地理的にも同位体比の特徴からも明確に区分されることがわかる。またハワイのキハダマグロの安定同位体比のプロットは、窒素固定優勢海域(Group 2)ラインの延長線上に位置していることから、その生産が窒素固定者に支えられていることが示唆される。

## 謝 辞

本研究を進めるにあたり、助成金を賜りました公益財団法人アサヒグループ学術振興財団、研究内容に関して有益なご助言をいただきました選考委員並びに役員の皆様に心から御礼申し上げます。また洋上での試料採集、観測に協力いただきました、白鳳丸KH-13-7およびKH-14-3次航海の船長、乗組員、乗船研究者の皆様に深く感謝いたします。

## 参考文献

1. Capone, D. G., Burns, J. A., Montoya, J. P., Subramaniam, A., Mahaffey, C., Gunderson, T., Michaels, A. F., Carpenter, E. J. (2005). Nitrogen fixation by *Trichodesmium* spp.: An important source of new nitrogen to the tropical and subtropical North Atlantic Ocean. *Global Biogeochemical Cycles*, 19 (2), GB2024.
2. Karl, D., Letelier, R., Tupas, L., Christian, J., & Hebel, D. (1997). The role of nitrogen fixation in biogeochemical cycling in the subtropical North Pacific Ocean. *Nature*. 388, 533–538.
3. Sherwood, O. A., Guilderson, T. P., Batista, F. C., Schiff, J. T., & McCarthy, M. D. (2014). Increasing subtropical North Pacific Ocean nitrogen fixation since the Little Ice Age. *Nature*, 505 (7481), 78-81.
4. Horii, S., Takahashi, K., & Furuya, K. (2015). Effects of ethanol-preservation on stable nitrogen isotopic signatures in marine predators. *Plankton and Benthos Research*, 10, 1–7,
5. Longhurst, A. (2007). The Pacific Ocean: Longhurst, A. (2007). *Ecological Geography of the Sea*. (2nd ed.. Ch. 11, pp. 327–441). San Diego, ELSEVIER, Academic Press.
6. Horii, S., K. Takahashi, T. Shiozaki, F. Hashihama, & K. Furuya (2018). Stable isotopic evidence for differential contribution of diazotrophs to the epipelagic grazing food chain in the mid-Pacific Ocean. *Global Ecology and Biogeography*, 27: 1467-1480
7. Polovina, J. J., Dunne, J. P., Woodworth, P. A., & Howell, E. A. (2011). Projected expansion of the subtropical biome and contraction of the temperate and equatorial upwelling biomes in the North Pacific under global warming. *ICES Journal of Marine Science*, 68, 986–995.
8. Eichner, M., Rost, B., & Kranz, S. A. (2014). Diversity of ocean acidification effects on marine N<sub>2</sub> fixers. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 457, 199–207.
9. Riche, O. G. J, & Christian, J. R. (2018). Ocean dinitrogen fixation and its potential effects on ocean primary production in Earth system model simulations of anthropogenic warming. *Elementa: Science of the Anthropocene*, 6.