Ｄ－０６１　流下栄養塩組成の人為的変化による東アジア縁辺海域の生態系変質の評価研究
（２）漁業生態系モデルに基づいたN、P、Si組成比の海洋高次生態系への影響評価

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
生産環境部　　　　環境動態研究室　　　　　　　樽谷賢治

平成18～20年度合計予算額　24,831千円
（うち、平成20年度予算額　　　7,020千円）
※上記の合計予算額には、間接経費5,730千円を含む

［要旨］栄養塩組成比と食物網の構造および動態との関係および沿岸生態系の食物連鎖構造や漁業生産に対するボトムアップ効果とトップダウン効果の相対的な重要性について、既往知見のレビューを行い、関連する研究の現状と課題を整理した。また、既往データを用いて、瀬戸内海（播磨灘）における栄養塩濃度と漁獲量との関係について検討したところ、1990年代半ば以降、海水中の溶存態無機窒素（DIN）濃度が減少傾向にあり、それとほぼ同期した形でクロロフィルa濃度や漁獲量も減少傾向を示していた。このことから、1990年代半ば以降の瀬戸内海の一部の海域においては、窒素負荷量の減少に伴うDIN濃度の減少が植物プランクトン現存量の低下、さらには漁業生産の低迷に結びついている（すなわちボトムアップ効果）可能性が示唆された。さらに、トップダウン効果（漁獲圧の増加）とボトムアップ効果（大型植物プランクトンに対する小型植物プランクトンの比率の増加）を示す２つのシナリオを想定し、瀬戸内海（播磨灘）を対象に構築した平衡状態モデル（Ecopathモデル）を基に感度解析を行い、有用魚介類やクラゲ類等のゼラチン質動物プランクトンを含む生物群の現存量に及ぼす影響について検討した。感度解析の結果、漁獲圧の増加は、有用魚介類現存量（資源量）の減少とクラゲ類現存量の増加をもたらすことが推定された。一方、大型植物プランクトン（ケイ藻類）に対する小型植物プランクトン（鞭毛藻類）の比率を増加させたところ、漁獲圧の増加に対する応答と同様に、有用魚介類現存量が減少し、クラゲ類現存量が増加する結果となった（ただし、変化量は漁獲圧の増加に比べ小さい）。以上の結果から、漁獲圧の増加（トップダウン効果）のみならず、栄養塩動態（組成比）の変化に起因する餌料環境の変化（ボトムアップ効果）も魚介類、クラゲ類等の高次生物を含む海洋生態系を変質（劣化）させる可能性があることが確認された。

［キーワード］拡大シリカ欠損仮説、ボトムアップ効果、トップダウン効果、微生物食物網、生態系モデル

１．はじめに

近年、東アジア諸国を中心とした急速な経済発展に伴い、窒素、リンおよび有機汚濁物質の陸域からの負荷が増大し、河口・沿岸域における富栄養化や貧酸素水塊の形成等の問題が顕在化する傾向にある。一方で、陸域から流入する主要元素（栄養塩）の一つであるケイ素は、自然の風化溶出作用によって水域に補給されるため、その負荷量が人為的な影響で増加する可能性は低い。したがって、ダム建設等により停滞水域が増加し、かつ窒素やリンの人為的負荷が強まると、陸

水性のケイ藻類によるケイ酸塩の吸収量も増加し、その大部分は陸水域で沈降・堆積する。その結果、ケイ酸塩の流下量が減少し、沿岸域ではケイ素を必要とするケイ藻類よりもケイ素を必要としない渦鞭毛藻や円石藻などの非ケイ藻類に有利に働くことが予想される（シリカ欠損仮説[1], [2]）。一般的に、ケイ藻類は、「海の牧草」と形容されるように、高次の生物の良好な餌料として位置づけられているのに対し、渦鞭毛藻類は、赤潮形成種や有毒種の多くを含むことから、ケイ藻類から非ケイ藻類への優占群の移行は、環境面はもとより水産上も重要な問題をはらんでいる。また、ケイ藻類は、窒素やリン、炭素等の物質を表層から底層へ効率よく引き降ろす効果（生物ポンプ）を持つのに対し、非ケイ藻類はその機能が弱い。このため、海洋が持つ二酸化炭素の貯蓄能が低下するとともに、表層に残存した窒素やリンが夏季の浮遊生態系を肥大化させる可能性も考えられる（拡大シリカ欠損仮説；本仮説の詳細についてはサブテーマ (1) を参照されたい）。

植物プランクトンは、水圏生態系における生物生産の基盤として位置づけられることから、このような植物プランクトンの群集構造の変化が、栄養段階で上位にあ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測される。例えば、黒海では、1980年代後半にクシクラゲ類の増加により多大な漁業被害を被ったが、その一因として、黒海に流入するドナウ河にアイアンゲートダムが建設されたことにより、ケイ酸塩の流下量が減少し、非ケイ藻類の発生が増加したことが挙げられている[3]。東アジア海域（東シナ海など）でも、経済発展に伴う窒素およびリン負荷量の増加と大規模なダムの建設により、ケイ素の負荷量が相対的に減少している可能性が示唆されている[4]。特に黄河においては、「断流」によりケイ素の流下量そのものが減少しており、このことが漁獲圧の増大と複合的に作用することにより、大型クラゲ類の増加につながっている可能性も指摘されている。したがって、人間活動に伴う流下栄養塩組成の変化と沿岸・内湾域における生態系変質との因果関係を解明・検証し、東アジア諸国をはじめとする関連各国の長期的な環境対策につなげることが早急に求められている。

２．研究目的

実際の環境下において生じている沿岸・内湾生態系の変質は、栄養塩組成比の変化に加えて、漁獲圧の増加や稚仔魚の生息場として重要な浅場域の消失、地球温暖化に伴う水温の上昇、外来生物の侵入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[5]。このように、様々な要因の中から目的とする要素を抽出し、その影響を評価するためには、生態系モデルを用いた解析が有効な手法のひとつである。そこで、本課題では、「シリカ欠損仮説」および「拡大シリカ欠損仮説」を主たる作業仮説とし、既往の生態系モデルを用いた解析を基本に、関連する既往知見の収集・整理、室内培養実験および調査船による観測調査を並行して実施することで、陸水域の改変に起因する流下栄養塩組成の変化が瀬戸内海をはじめとする沿岸生態系、特に高次生物を含む食物網の構造および動態に及ぼす影響を評価することを目的とする。最終的には、本課題で得られた成果をサブテーマ（1）に集約し、UNEP-NOWPAP (国連環境計画-北西太平洋地域海行動計画) の報告書等に反映させることにより、国際的な環境施策に貢献することを目標とする。

３．研究方法

（１）既往知見の収集・整理

陸域から流下する栄養塩組成比と沿岸・内湾域における食物網の構造・動態との因果関係につ

いて、文献調査を中心に既往知見を収集・整理し、関連する研究の現状と課題をとりまとめた。

（２）室内培養実験

栄養塩組成比と植物プランクトンの元素組成比との関係について検討するため、ケイ藻類を用いた室内培養実験を行った。実験には、ケイ藻類の一種である*Thalassiosira rotula*の無菌培養株を用いた。対数増殖期にある細胞を、硝酸塩とケイ酸塩の濃度比を5段階（5:1、2:1、1:1、1:2および1:5）に調整した人工合成培地に接種し、温度15℃、光強度約100 µmol photons m^{-2} s^{-1}、明暗周期12 h L:12h Dの条件下で培養を開始した。培養方法は半連続培養とし、接種2日後から毎日一定時刻に培養液の一定量を抜き取り、上述した栄養塩濃度に調整した同量の培地を添加する操作を繰り返し行った。希釈率については、0.35、0.5および0.65 d^{-1}の3段階を設けた。抜き取った培養液中の細胞密度を連日測定し、その変動が±5%の範囲に収束した際に試料を採取し、細胞内の炭素、窒素およびケイ素含有量の分析に供した。炭素および窒素含有量の測定は、元素分析計を用いて行った。一方、ケイ素含有量については、Paasche[6)]の方法に基づき、アルカリ分解後、比色法によって分析した。

（３）現場観測調査

瀬戸内海における海水中の栄養塩組成比と粒状態物質の元素組成比との関係について検討するため、2006年7月、10月、2007年1月および4月に、瀬戸内海区水産研究所調査船しらふじ丸を用い、紀伊水道から安芸灘に至る海域に設けた28定点（図１）で観測調査を行った。各定点において、水深0、5、10（以下、10 m間隔）および底泥直上1 m層から採水し、各粒状態物質およびクロロフィル*a*濃度の分析に供した。粒状態有機炭素（POC）および窒素（PON）濃度は、試料を減圧条件下でガラス繊維濾紙（Whatman GF/F）上に捕集し、元素分析計（Thermo-Finnigan FlashEA1112）を用いて分析した。粒状態リン（PP）濃度は、メンブレンフィルター（Millipore HF）上に捕集した試料を過塩素酸で加圧分解後、比色法により分析した。生物態ケイ素（BSi）濃度は、ポリカーボネート製フィルター（Whatman ニュークリポアメンブレン、孔径0.6 µm）上に捕集した試料について、DeMaster[7)]の方法に基づき、アルカリ分解後、比色法により分析した。また、試水の一部をガラス繊維濾紙（Whatman GF/F）で濾過し、N, N-ジメチルホルムアミド中で抽出後、蛍光法によるクロロフィル*a*（Chl.*a*）濃度の分析に供した。

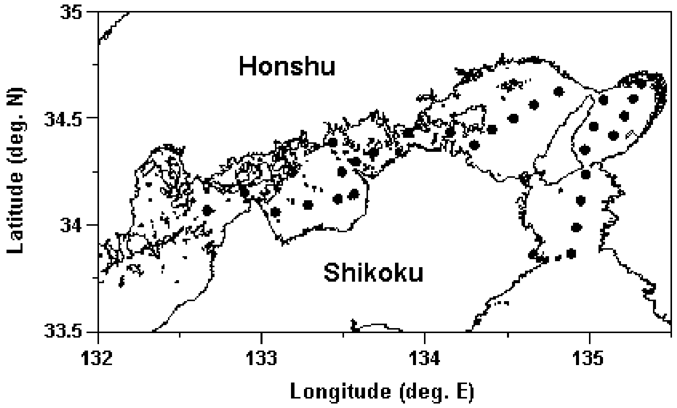

図１．瀬戸内海における観測定点。

（４）炭素・窒素安定同位体比解析による食性の推定

2006年10月に広島湾奥部定点において、ミズクラゲ*Aurelia aurita*の成体を採集した。また、改良型ノルパックネットを底泥直上から表層まで鉛直曳きし、得られた試料中から優占していた４種のカイアシ類（*Acartia erythraea*、*Acartia pacifica*、*Paracalanus parvus*および*Corycaeus affinis*）を選別した。さらに、同定点表層から採取した海水（目合い0.3 mmのネットを用いて動物プランクトンを含む大型の夾雑物を除去）をガラス繊維濾紙（Whatman GF/F）で濾過したものを懸濁態有機物の試料とした。ミズクラゲおよびカイアシ類の試料は、60℃で一昼夜乾燥後、粉砕し、塩酸蒸気に曝すことで炭酸塩を除去した。これらをクロロフォルム：メタノール（2：1）溶液に加えて脱脂後、再び乾燥させたものを分析用の試料とした。懸濁態有機物についても、乾燥後、脱炭酸および脱脂処理を施した後、再乾燥させたものを分析用試料として用いた。各試料の炭素･窒素安定同位体比は、Thermo Finnigan社製Flash EA1112-DELTA V ConFloⅢ Systemで測定し、次式の通り、標準試料からの相対千分率で表した。

$$\delta^{13}\mathrm{C}, \delta^{15}\mathrm{N} = (R_{SA} / R_{ST} - 1) \times 1000$$

ここで、R_{SA}は試料中の安定同位体比、R_{ST}は標準物質の安定同位体比である。標準物質として、炭素についてはPDB、窒素については大気中のN_2ガスを用いた。

（５）生態系モデルによる解析

本研究では、世界中で広く利用されている生態系モデルの一つであるエコパス（Ecopath）モデルを解析ツールとして用いた。Ecopathモデルは、生態系モデルを構築するためのオープンソース・ソフトウェアEcopath with Ecosimを構成する基本パッケージであり、平衡状態モデルを用いて、生物現存量や各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が可能である[8)]。本モデルでは、次の連立方程式を解くことにより、未知であるパラメータを推定することを基本とする。

$$B_i \cdot (P/B)_i - \sum_{j=1}^{n} B_j \cdot (Q/B)_j \cdot DC_{ji} - (P/B)_i \cdot B_i \cdot (1 - EE_i) - Y_i - E_i - BA_i = 0$$

ここで、B_iおよびB_jは生物群iおよびj（捕食者）の生物量、$(P/B)_i$は生物群iの生物量あたりの生産量、$(Q/B)_i$は生物群iの生物量あたりの消費量、DC_{ji}は生物群jの餌料中に占める生物群iの割合（餌料組成比）、EE_iは生物群iの生産のうち捕食および漁獲により利用される割合（転送効率）、Y_iは生物群iの漁獲量、E_iは生物群iの系外への流出量、BA_iは生物群iの生物量の増加分である。

ここでは、既往資料やデータを基に、瀬戸内海東部に位置する播磨灘を対象海域とした平衡状態モデルを作成するとともに、トップダウン効果（漁獲圧の増加）とボトムアップ効果（大型植物プランクトンに対する小型植物プランクトンの比率の増加；シリカ欠損に伴い、優占種が大型のケイ藻類から小型の非ケイ藻類に遷移するものと仮定した）を示す２つのシナリオを想定した感度解析を行い、それらの効果が有用魚介類やクラゲ類等のゼラチン質動物プランクトンを含む生物群の現存量に及ぼす影響について検討した。

４．結果・考察

（１）栄養塩組成比と食物網の構造および動態との関係に関する研究の現状と課題

１）栄養塩組成比が食物網の構造、動態に影響を及ぼす可能性

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～群集レベルで様々な機能的応答を示す。まず、細胞中の元素組成比に着目すると、植物プランクトンは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。一方、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との元素組成比のずれが大きくなると、植食者は餌料である植物プランクトンの絶対量から期待される成長、再生産能力を発揮できず、相対的に不足する餌料中の元素量によって、成長や再生産が律速されることとなる。また、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が予想される。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」[9)]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[10)]。一方で、海洋生態系においては、カイアシ類をモデル生物とした研究がなされている[11),12)]ものの絶対的な情報量が不足しているのが現状である。

栄養塩組成比の変化は、植物プランクトンの群集構造にも多大な影響を及ぼす。Sommer et al.[13)]は、栄養塩に対する植物プランクトン群集の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。

1) 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。
2) 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。
3) 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、後二者のように微生物食物網が卓越すると、本来魚類へ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生産者とする食物網が確立してしまうと生食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。

以上述べた考え方は、栄養塩組成比の変化が食物網の構造や動態に影響を及ぼす可能性を示したものであるが、実際の海域における検証までには至っていない。しかしながら、共通して言えることは、栄養塩組成比の変化がもたらす生態系の変質が微生物食物網の卓越という形で表現されていることである。我々が以前、瀬戸内海において実施した観測データを再解析したところ、特に夏季表層において栄養塩濃度の低下が顕著に認められる燧灘海域では、繊毛虫類、特に少毛類の現存量および生産量が高く、微生物食物網が卓越している可能性が示唆された（図２）。た

だし、これらの研究事例では、栄養塩組成比との関係について充分な検討が行われておらず、上記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。

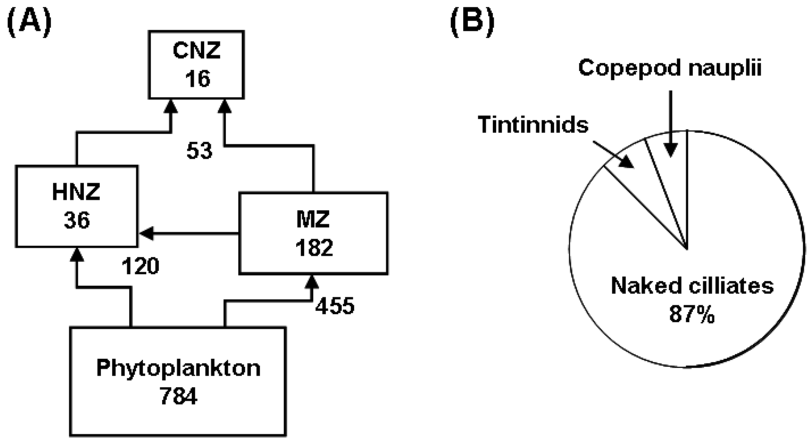

図２．（A）燧灘中央部定点における動植物プランクトンの生産構造（2002年5月～2003年1月の年平均値）。MZ；微小動物プランクトン、HNZ；植食性ネット動物プランクトン、CNZ；肉食性動物プランクトン。ボックス内の数字は生産量、矢印近傍の数字は炭素要求量を示す（単位はmg C m^{-2} d^{-1}）。植物プランクトンの生産量は実測値（安定同位体法）、動物プランクトンの生産量は細胞容積もしくは炭素現存量と水温の関係式から推定した。また、炭素要求量については、微小動物プランクトンおよびネット動物プランクトンの成長効率をそれぞれ0.4および0.3と仮定し、生産量から推定した。（B）微小動物プランクトンの生産量に占める少毛類、有鐘繊毛虫類およびカイアシ類ノープリウス幼生の割合。

２）沿岸生態系の食物網構造に及ぼすトップダウン効果とボトムアップ効果の相対的評価

沿岸・内湾生態系の変質は、栄養塩組成比の変化等による餌料環境の悪化以外にも、漁獲圧の増加や稚仔魚の生息場として重要な浅場域の消失、地球温暖化に伴う水温の上昇、外来生物の侵入などの要因によっても生じる。ここでは、沿岸生態系の食物連鎖（食物網）構造や漁業生産に対するボトムアップ効果（餌料環境、すなわち低次生態系の変化）とトップダウン効果（主に漁獲圧）の相対的な重要性について、近年の知見を中心に整理した。また、瀬戸内海における現状について、既往資料やデータを基に検証を試みた。

Ware and Thomson[14)]は、北米周辺の広範な海域から得られたデータについて、植物プランクトンの現存量と動物プランクトンの現存量および動物プランクトンの現存量と漁獲量との間に正の相関が認められることから、本海域における漁業生産に対するボトムアップ効果の重要性を指摘した。また、Chassot et al.[15)]も、北海、バルト海、黒海等のヨーロッパ周辺海域から得られたデータを解析し、植物プランクトンの生産量（基礎生産量）と漁獲量との間に正の相関が認められることを見出した。

一方、Gücü[16)]は、Ecopathモデルを用いた解析を行い、1980年代後半の黒海における漁獲量の減

少とクシクラゲ（*Mnemiopsis leidyi*）の大量発生は、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によるものであると推定した。Daskalov[17]も、Ecopathモデルを基にした動態モデル（Ecosim）を用いた解析から、過度な漁獲圧によるトップダウン効果もしくはトップダウン効果とボトムアップ効果の相互作用が漁獲量の減少とクシクラゲの大量発生をもたらした重要な要因であると結論づけた。また、東シナ海においても、Ecopathモデルを用いた解析により、近年、社会問題にまでなっている大型クラゲの大量発生は、大型クラゲの捕食者に対する漁獲圧の増加がその一因であると推定している[18]。

瀬戸内海においても、近年、漁獲量は漸減もしくは低位横這い傾向にある一方で、ミズクラゲやアカクラゲがしばしば大増殖し、漁業への被害事例も報告されている[19]。2006年7月～2007年4月に紀伊水道から安芸灘に至る海域において行った観測調査で得られたデータを基に、植物プランクトン現存量（クロロフィル*a*濃度）と動物プランクトン現存量（いずれも年平均値）との関係について解析すると、上述したWare and Thomson[14]の結果と同様に、両者の間に正の相関が認められた（図３）。また、兵庫県立農林水産技術総合センター水産技術センターが瀬戸内海東部の播磨灘海域で実施している定期観測調査で得られた栄養塩およびクロロフィル*a*濃度の時系列データと瀬戸内海の灘別漁獲統計（中国四国農政局統計情報部）から抜粋した播磨灘における漁獲量データを用いて、同海域における栄養塩濃度と漁獲量との関係について検討したところ、1990年代半ば以降、海水中の溶存態無機窒素（DIN）濃度が減少傾向にあり、それとほぼ同期した形でクロロフィル*a*濃度や漁獲量についても減少傾向が認められた[20]。この結果は、窒素負荷量の減少に伴う海水中のDIN濃度の減少が植物プランクトン現存量の低下、さらには漁業生産の低迷に結びついている可能性を示しており、近年の瀬戸内海における漁業生産量の減少は、主にボトムアップ効果（窒素負荷量の減少に伴う低次生態系の変質）によるものであると推定された。

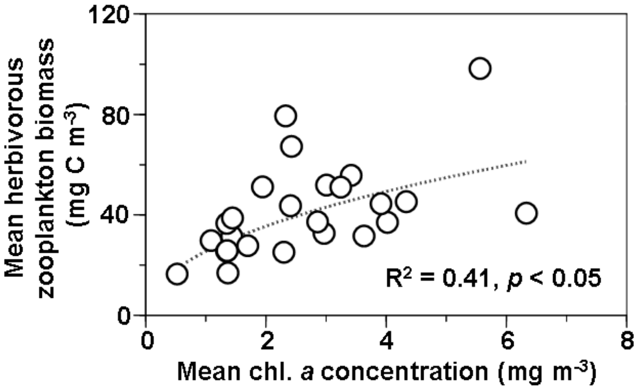

図３．瀬戸内海（紀伊水道～安芸灘）における植物プランクトン現存量（クロロフィル*a*濃度）と動物プランクトン現存量との関係。

（２）栄養塩組成比と植物プランクトンの元素組成比との関係

１）室内培養条件下におけるケイ藻類の元素組成比と栄養塩組成比との関係

上述したように、植物プランクトンは環境水中の栄養塩組成比に依存して、その細胞内元素組成比を大きく変化させることが知られている。しかしながら、これまでの知見は、概ね窒素とリ

ンに限定されており、ケイ素を対象とした知見は極めて少ない。ここでは、ケイ藻類の一種である*Thalassiosira rotula*の無菌培養株を用いた室内培養実験により、栄養塩（硝酸塩およびケイ酸塩）の負荷比と細胞内の元素（窒素およびケイ素）組成比との関係について検討した。

細胞内の窒素：ケイ素組成比は、硝酸塩とケイ酸塩の負荷比が増加するとともに上昇した（図４）。また、両者の関係は増殖速度にも依存しており、増殖速度が増加すると細胞内窒素：ケイ素組成比の変動幅が減少する傾向が認められた。以上の結果は、ケイ藻類の細胞内窒素：ケイ素組成比が栄養塩の負荷比に依存して大きく変動すること、また、その変動幅は栄養塩制限条件下でより顕著であることを示しており、植物プランクトンの細胞内窒素：リン比に関する既報の結果[21), 22)]とも一致していた。

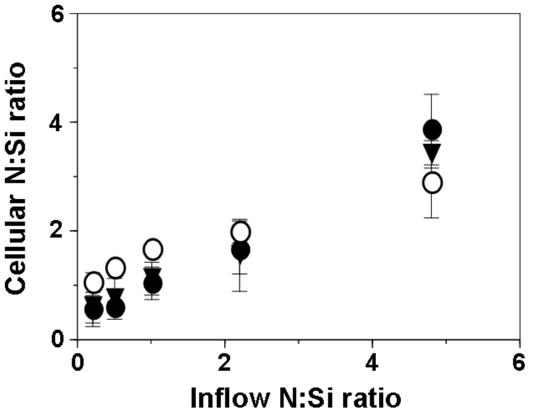

図４. *Thalassiosira rotula* の細胞内窒素:ケイ素比と栄養塩負荷比との関係。
増殖速度；0.35（●）、0.5（▼）、0.65 d^{-1}（○）。

２）瀬戸内海における栄養塩組成比と粒状態物質の元素組成比との関係

2006年夏季～2007年春季に紀伊水道から安芸灘に至る海域で行った調査結果を基に、瀬戸内海における栄養塩組成比（負荷比）と粒状態物質の元素組成比との関係について検討した。なお、ここでは海域への栄養塩負荷の指標として、溶存無機態と粒状態の総和を用いた[23)]。表層における粒状態有機窒素（PON）、粒状態リン（PP）および生物態ケイ素（BSi）濃度とクロロフィル*a*濃度との間には、いずれも有意な正の相関が認められた。このことは、表層における粒状態物質の大部分が植物プランクトンによって占められていたことを示している。粒状態物質中の窒素：リン比（PON/PP）と栄養塩負荷比（TN/TP）は、季節によるばらつきが認められるものの概ね同じ値を示す傾向にあった（図５）。一方、粒状態物質中の窒素：ケイ素比（PON/BSi）は、海域に負荷される溶存態無機窒素とケイ酸塩の比（TN/TSi）よりも大きい値を示した（ここで全ケイ素TSiはBSiとDSiの和とし、鉱物態ケイ素LSiは含めない)。溶存無機態と粒状態の総和を用いて栄養塩負荷比の指標とする点についてはさらなる検討を必要とするが、以上の結果から、①沿岸生態系において、ケイ素は窒素やリンとは異なる挙動を示すこと、②現場海域における粒状態物質中のケイ素：窒素比は、環境水中の栄養塩組成比に対する植物プランクトンの生理的応答以外の要因（例えば、ケイ藻類によるケイ素の沈降フラックスの促進）にも支配されていることが示唆された。

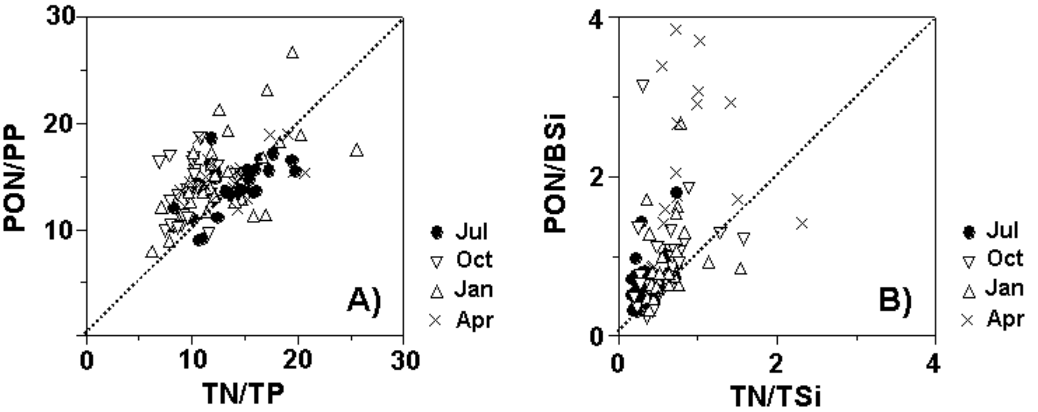

図５．瀬戸内海（紀伊水道～安芸灘）におけるA）粒状態有機窒素（PON）：粒状態リン（PP）比と全窒素（TN）：全リン（TP）比およびB）PON：生物態ケイ素（BSi）比とTN：全ケイ素（TSi）比との関係。

（３）炭素・窒素安定同位体比解析に基づくミズクラゲの餌料組成比の推定

広島湾奥部定点において採取したミズクラゲ*Aurelia aurita*、カイアシ類（*Acartia erythraea*、*Acartia pacifica*、*Paracalanus parvus*および*Corycaeus affinis*）および懸濁態有機物の炭素－窒素安定同位体比（δ^{13}C－δ^{15}N）マップを図６に示した。一般的に、δ^{13}C値は食物連鎖を通して高次栄養段階に輸送されても一栄養段階当たり1‰程度の上昇に留まることから、その生物の炭素源となっている一次生産者の種類を推定することが可能となる[24)]。一方、δ^{15}N値は、一栄養段階当たり約3～4‰上昇することが報告されていることから、対象とする生物の栄養段階を表す指標として用いることができる[25)]。このことを踏まえてミズクラゲの値に着目すると、植食性もしくは雑食性とされているカイアシ類（*A. erythraea*、*A. pacifica*および*P. parvus*）と比較し、δ^{13}Cおよびδ^{15}Nがそれぞれ1.7～2.7‰および1.6～3.3‰上昇していることが確認された。この結果から、ミズクラゲの栄養段階は植食性（雑食性）カイアシ類よりも上位にあり、これらを主な餌料源にしているものと推定された。

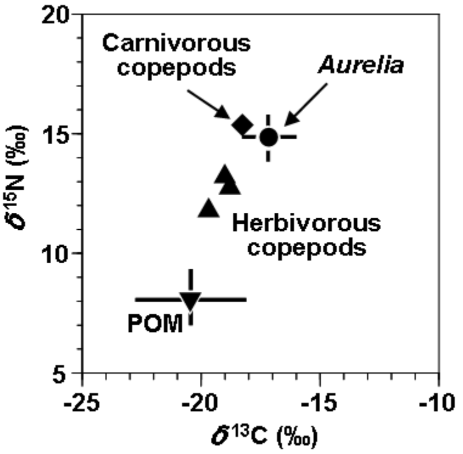

図６．広島湾奥部定点で採取したミズクラゲ（●）、動物プランクトン（植食性カイアシ類▲；肉食性カイアシ類◆）および懸濁態有機物（▼）の炭素－窒素安定同位体比マップ。

（４）トップダウン効果とボトムアップ効果の相対的評価－生態系モデルによる解析

上記の黒海や東シナ海の例でも示したように､漁業活動を組み込んだ生態系モデル（Ecopath with Ecosim）は、沿岸生態系の食物網構造に及ぼすトップダウン効果とボトムアップ効果の影響を相対的に評価する上で有効なツールとして機能する。ここでは、瀬戸内海東部に位置する播磨灘を対象海域とし、既往資料を用いて平衡状態モデル（Ecopathモデル）を作成した。本モデルを用いて推定した2000年代前半の播磨灘における食物網構造（炭素フロー）を図７に示した。なお、今回作成したモデルでは、いずれの生物群も対象海域外からの加入や移動は無いものと仮定した。

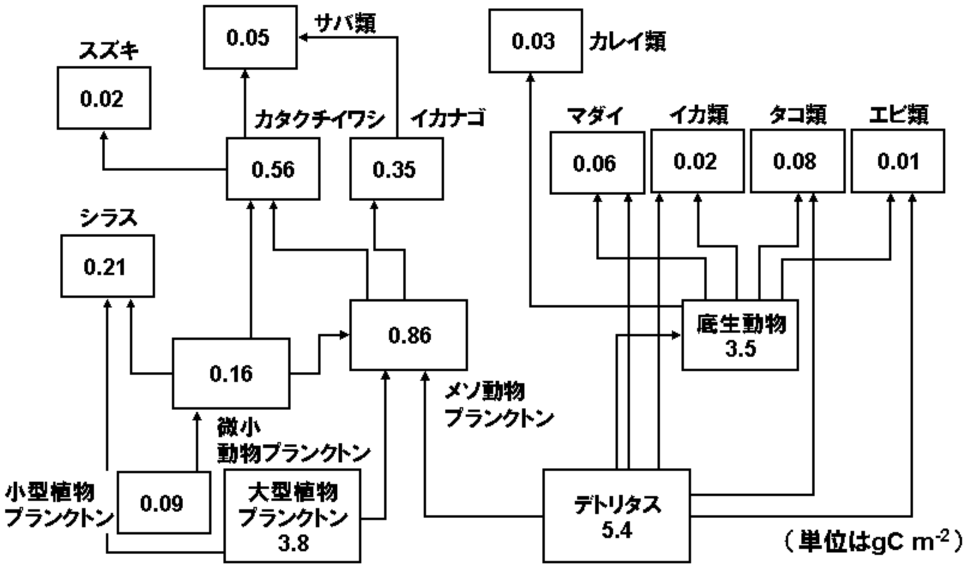

図７．平衡状態モデル（Ecopath）を用いて推定した2000年代前半の播磨灘における食物網構造（年平均の炭素現存量）。

本モデルを基に感度解析（mixed trophic impact (MTI) analysis[26)]）を行い、トップダウン効果とボトムアップ効果が有用魚介類やクラゲ類等のゼラチン質動物プランクトンを含む生物群の現存量に及ぼす影響について検討した。なお、ここでは漁獲圧の増加と大型植物プランクトンに対する小型植物プランクトンの比率の増加（シリカ欠損に伴い、大型のケイ藻類から小型の鞭毛藻類へ優占種が遷移するものと仮定した）をそれぞれトップダウン効果およびボトムアップ効果を示すシナリオとして想定した。感度解析の結果、漁獲圧の増加は、有用魚介類現存量の減少とクラゲ類現存量の増加をもたらした（図８）。一方、大型植物プランクトン（ケイ藻類）に対する小型植物プランクトン（鞭毛藻類）の比率を増加させたところ、効果は小さいものの、漁獲圧の増加に対する応答と同様に、有用魚介類の現存量が減少し、クラゲ類の現存量が増加する結果となった。したがって、漁獲圧の増加（トップダウン効果）のみならず、栄養塩動態の変化に起因する餌料環境の変化（ボトムアップ効果）も魚介類、クラゲ類等の高次生物を含む海洋生態系を変質（劣化）させる可能性があることが確認された。

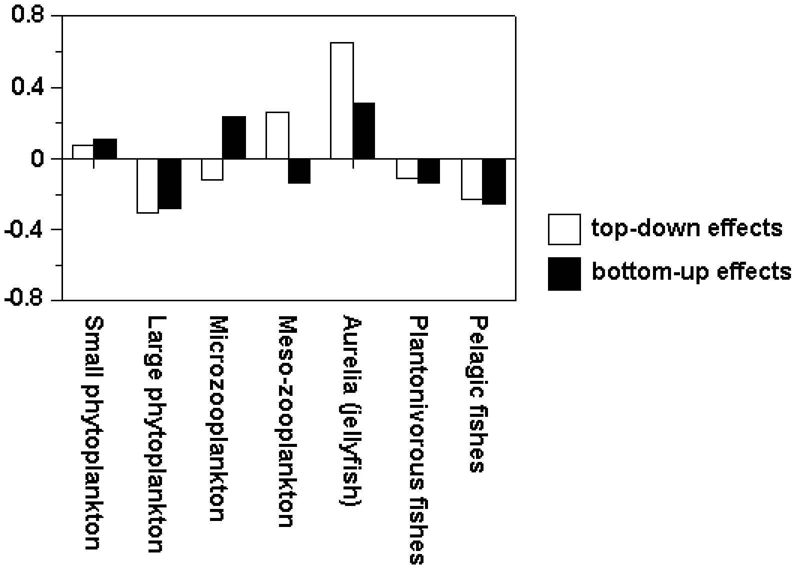

図８．EwEモデルに基づく感度解析。白抜きの棒グラフは漁獲圧を増加させた場合、黒色の棒グラフは大型植物プランクトン（ケイ藻類）に対する小型植物プランクトン（鞭毛藻類）の比率を増加させた場合の各生物群（小型および大型植物プランクトン、微小および中大型動物プランクトン、プランクトン食性魚類、魚食性魚類、クラゲ類）の現存量（相対値）の応答を示す。

本研究では、沿岸・内湾生態系の変質、特に高次生態系の変質を漁業生産（漁獲量）の減少とクラゲ類の大発生という形で代表させ、既往知見のレビュー、既往データおよび生態系モデルによる解析を中心に、低次生態系の変化との因果関係について検証した。その結果、栄養塩負荷の質的、量的変化に起因する低次生態系の変化が高次生態系を変質（劣化）させる可能性があることが確認された。これは、Sommer et al.[13]によって提案されたシナリオ（概念モデル）を定性的に支持するものであると同時に、本研究の作業仮説として位置づけた「拡大シリカ欠損仮説」の妥当性を裏付けるものであると考えられる。したがって、急速な産業構造の変化に伴う人間活動の影響を顕著に受ける東アジア縁辺海域を健全な形で維持していくためには、適正な漁業管理、資源管理を行うとともに、陸域から海洋に至る生態系を包括的に管理するようなアプローチを考えていく必要がある。

５．本研究により得られた成果

（１）科学的意義

１）沿岸・内湾域における生態系の変質、特に餌料環境の変化（ボトムアップ効果）に伴う変質は、しばしば微生物食物網の卓越を伴うことから、微生物食物網の相対的な重要性を生態系の変質を示す指標のひとつとして適用できる可能性を指摘した。

２）黒海や東シナ海は、陸域からのシリカ（ケイ酸塩）負荷量が相対的に低下している可能性が高い海域であるが、生態系モデル（Ecopath with Eosimなど）を用いた既往の解析結果からは、餌料環境の変化（栄養塩組成比の変化を含む）よりも漁獲圧（トップダウン効果）が漁業生産の低下やクラゲ類の大発生に代表される生態系の変質をもたらす主たる要因であると推察された。

３）近年、瀬戸内海の一部の海域においては、窒素負荷量の減少に伴うDIN濃度の減少が、植物プランクトン現存量の低下、さらには漁業生産の低迷に結びついている可能性が示唆された。
４）漁獲圧の増加（トップダウン効果）のみならず、栄養塩動態（組成比）の変化に起因する餌料環境の変化（ボトムアップ効果）も魚介類、クラゲ類等の高次生物を含む海洋生態系を変質（劣化）させる可能性があることが確認された。

（２）地球環境政策への貢献

本研究の成果は、課題レベルで集約し、UNEP-NOWPAP/3-WG2の議論を通じて、国際的な海洋環境保全策に反映させる。また、近年、EMECSやICSU-SCOPE-PACKMEDS-"Workshop on Dynamics and vulnerability of the semi-enclosed basins"等、各地域の閉鎖性海域に共通する事例を世界的に総合化して地球環境政策に反映させる動向があり、瀬戸内海に関する事例もこれらへの貢献とする予定である（サブテーマ(1)参照）。なお、本サブテーマで得られた成果の一部は、2008年度に開催されたEMECS 8 International Conference（第８回世界閉鎖性海域環境保全会議）で報告した。

６．引用文献

1) 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.
2) Ittekkot, V., Humborg, C. and Schafer, P. (2000): Hydrological alterations and marine biogeochemistry: A silicate issue? Bioscience 50, 776-782.
3) Murray, J.W. (ed.) (2005): Special Issue on Black Sea Oceanography. Oceanography 18, 14-133.
4) Wang, B. (2006): Cultural eutrophication in the Changjiang (Yangtze River) plume: History and perspective. Estuar. Coast. Shelf Sci. 71, 3-12.
5) Jackson, J.B.C., Kirby, M.X., Berger, W.H., Bjorndal, K.A., Botsford, L.W., Bourque, B.J., Bradbury, R.H., Cooke, R., Erlandson, J., Estes, J.A., Hughes, T.P., Kidwell, S., Lange, C.B., Lenihan, H.S., Pandolfi, J.M., Peterson, C.H., Steneck, R.S., Tegner, M.J. and Warner, R.R. (2001): Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. Science 293, 629-638.
6) Paasche, E. (1980): Silicon content of five marine plankton diatom species measured with a rapid filter method. Limnol. Oceanogr. 25, 474-480.
7) DeMaster, D.J. (1981): The supply and accumulation of silica in the marine environment. Geochim. Cosmochim. Acta 45, 1715-1732.
8) Christensen, V., Walters, C. J. and Pauly, D. (2005): Ecopath with Ecosim: a User’s Guide. Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver, 154 pp.
9) 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, 439 pages.
10) Urabe, J., Clasen, J. and Sterner, R. W. (1997): Phosphorus limitation of Daphnia growth: Is it real?, Limnol. Oceanogr. 42, 1436-1443.
11) Gismervik, I. (1997): Implications of zooplankton stoichiometry on distribution of N and P among planktonic size fractions. J. Plankton Res. 19, 343-356.
12) Jones, R.H., Flynn, K.J. and Anderson, T.R. (2002): Effect of food quality on carbon and nitrogen

growth efficiency in the copepod *Acartia tonsa*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 235, 147-156.

13) 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.

14) Ware, D. M and Thomson, R. E. (2005): Bottom-up ecosystem trophic dynamics determine fish production in the northeast Pacific. Science 308, 1280-84.

15) Chassot, E., Mélin, F., Le Pape, O. and Gascuel, D. (2007): Bottom-up control regulates fisheries production at the scale of eco-regions in European seas. Mar. Ecol. Prog. Ser. 343, 45-55.

16) 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.

17) Daskalov, G. M. (2002): Overfishing drives a trophic cascade in the Black Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 225, 53-63.

18) Jiang, H., Cheng, H-Q., Xu, H-G., Arreguín-Sánchez, F., Zetina-Rejón, M.J., Del Monte Luna, P. and Le Quesne, W.J.F. (2008): Trophic controls of jellyfish blooms and links with fisheries in the East China Sea. Ecol. Model 212, 492-503.

19) 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.

20) Tarutani, K., Harada, K. and Yamasaki, M. (2008): Possible bottom-up control of fisheries production in the Seto Inland Sea, Japan. EMECS 8 Abstracts, 224.

21) Rhee, G.-Y. (1978): Effects of N:P atomic ratios and nitrate limitation on algal growth, cell composition, and nitrate uptake. Limnol. Oceanogr. 23, 10-24.

22) Klausmeier, C. A., Litchman, E. and Levin, S. A. (2004): Phytoplankton growth and stoichiometry under multiple nutrient limitation. Limnol. Oceanogr. 49, 1463-1470.

23) Hall, S. R., Smith, V. H. Lytle, D. A. and Leibold, M. A. (2005): Constrains on primary producer N:P stoichiometry along N:P supply ratio gradients. Ecology 86, 1894-1904.

24) Fry, B. (1988): Food web structure on Geoges Bank from stable C, N, and S isotopic compositions. Limnol. Oceanogr. 33, 1182-1190.

25) Minagawa, M. and Wada, E. (1984): Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: further evidence and the relation between δ^{15}N and animal age. Geochim. Cosmochim. Acta 48, 1135-1140.

26) Ulanowicz, R.E. and Puccia, C.J. (1990): Mixed trophic impacts in ecosystems. Coenoses 5, 7-16.

７．国際共同研究等の状況

特に記載すべき事項はない。

８．研究成果の発表状況

（１）誌上発表

<論文（査読あり）>

1) 原島省・井関和夫・樽谷賢治: 海と空, 82, 11-21（2007）
“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”

（サブテーマ（１）と共著、再掲）

<その他誌上発表（査読なし）>

1) 水産総合研究センター研究開発情報「瀬戸内通信」, 2-3（2008）
「漁業生産を支える栄養塩の役割－栄養塩のバランスに注目して－（樽谷賢治）」

2) 平成20年度水産総合研究センター、宇宙航空研究開発機構共同研究発表会成果報告書「衛星観測システムの海洋生態系研究及び水産業利用のための基盤技術に関する研究」, 34-36（2009）
「瀬戸内海東部～中央部海域における植物プランクトン群集のサイズ組成（樽谷賢治・中川倫寿）」

（２）口頭発表（学会）

1) 樽谷賢治：九州大学応用力学研究所研究集会「沿岸海域の低次栄養段階をめぐる物質循環」（2006）
「植物プランクトン、特にケイ藻類の元素組成比と栄養塩の負荷比との関係」

2) 樽谷賢治：九州大学応用力学研究所研究集会「沿岸海域の低次栄養段階をめぐる物質循環」（2007）
「夏季の瀬戸内海における粒状態炭素・窒素・リンの分布」

3) 樽谷賢治：第２回瀬戸内海水産フォーラム（2007）
「瀬戸内海の水産生物と栄養塩とのかかわり」

4) K.Tarutani, K.Harada, M.Yamasaki: EMECS 8, Shanghai, China, 2008
"Possible bottom-up control of fisheries production in the Seto Inland Sea, Japan"

5) 樽谷賢治：九州大学応用力学研究所研究集会「沿岸海域の低次栄養段階をめぐる物質循環」（2008）
「瀬戸内海の低次生物生産構造は変化しているか？」

6) 樽谷賢治・中川倫寿：第３８回南海・瀬戸内海洋調査技術連絡会（2008）
「2008年春季の瀬戸内海における植物プランクトン群集のサイズ組成」

7) 樽谷賢治・中嶋昌紀・原田和弘・工藤孝也・和西昭仁：水産海洋シンポジウム「生態系アプローチと水産資源の持続的利用を考える」（2009）
「瀬戸内海における環境変動の現状と関連する取り組み」

8) 原島省・樽谷賢治・井関和夫・浅野和仁・高橋理・三木周：2009年度日本海洋学会春季大会（2009）
「長江エスチャリー起源の生態系要素エクスポートの評価」

（３）出願特許

なし

（４）シンポジウム、セミナーの開催（主催のもの）

なし

（５）マスコミ等への公表・報道等

なし

（６）その他

なし