

令和 5 年 5 月 18 日現在

機関番号：10101

研究種目：基盤研究(A) (一般)

研究期間：2018～2022

課題番号：18H04130

研究課題名(和文) 海洋植物プランクトンに関する形質空間の概念確立と気候変動に伴う将来予測

研究課題名(英文) Establishment of the concept of trait space for marine phytoplankton and future projections with climate change

研究代表者

山中 康裕 (Yamanaka, Yasuhiro)

北海道大学・地球環境科学研究所・教授

研究者番号：40242177

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 33,200,000円

研究成果の概要(和文)：海洋の植物プランクトン個体が環境変化に対して適応するメカニズムを数値シミュレーションに導入し、観測で得られた生物量分布の再現性を顕著に上昇させることに成功した。光の少ない深海では植物プランクトンは細胞内のクロロフィル(葉緑素)の量を増やすことで、受け取る光の量を増やすように適応する。この適応を適切に表すことで、海洋のクロロフィル分布の再現性を上げることができた。また、適応による植物プランクトン細胞内の炭素・窒素比の変化を導入することによって、海洋の炭素・窒素比の分布の再現性を向上させた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

海洋の植物プランクトンは光合成によって二酸化炭素を吸収して有機物を形成し、その死骸が海洋深層へ沈降することで、炭素を海洋深層へ貯留する役割を担っている。この光合成による二酸化炭素吸収は将来の気候変動に伴って変化することが予測されており、予測には数値シミュレーションが用いられている。我々の研究は、現在環境下における再現性を向上させることによって、数値シミュレーションの信頼性を大きく向上させた。

研究成果の概要(英文)：We have introduced the mechanism by which oceanic phytoplankton acclimatize to environmental changes into a numerical simulation and succeeded in significantly increasing the reproducibility of the observed biomass distribution. In the deep sea, where light is insufficient, phytoplankton acclimates to increase the amount of chlorophyll in their cells in order to increase the amount of light they acquire. By properly representing the acclimation process, we were able to improve the reproducibility of the chlorophyll distribution in the ocean. By introducing changes in the carbon/nitrogen ratio in phytoplankton cells due to acclimation, we were also able to improve the reproducibility of the distribution of carbon/nitrogen ratios in the ocean.

研究分野：海洋科学

キーワード：植物プランクトン 海洋大循環モデル 炭素循環 CN比 環境適応

1. 研究開始当初の背景

海洋の植物プランクトンは光合成によって二酸化炭素を吸収して有機物を形成し、その死骸が海洋深層へ沈降することで、炭素を海洋深層へ貯留する役割を担っている。また、植物プランクトンは海洋の食物連鎖の出発点であり、その生物量が変化すると最終的な影響は魚類にまで及ぶと考えられる。気候変動に伴う植物プランクトンの光合成量、生物量の変化を予測することは、人類が直面する地球環境の変化を予測する上で不可欠の要素である。

気候変動に伴う植物プランクトンの変化予測では、植物プランクトン数種（正確には機能群）を表現した海洋生態系モデルが用いられている。現実海洋には数万種の植物プランクトンが存在するので、これはかなり強引な近似と言える。計算機の制約上、数万種を表すのは無理でも、数百種を表すモデルを作成して、気候変動に伴う予測計算を行うと、従来の計算とは異なる結果が得られるはずというアイデアが、この研究の出発点である。しかし、研究を進める中で、現在のモデルでは生物個体が環境変化に対して適応する（馴化）メカニズムが極めて不十分にしか表現されていないのが、より大きな問題だと考えるようになった。その理由は、馴化を導入したモデルとそうでない従来モデルの比較によって、馴化のないモデルは、将来予測以前に現在の海洋における生物量の分布を正確には再現できないことが分かったからである。

2. 研究の目的

植物プランクトンの個体の環境変化に対する馴化が海洋の 1. クロロフィル濃度分布、2. 炭素・窒素比を決めることを示す。

海洋のクロロフィル濃度は基本的に表層ではなく、亜表層で最大値を取ることが知られており、この構造は亜表層クロロフィル極大と呼ばれている。亜表層クロロフィル極大の深度は海域によって大きく異なっており、亜熱帯では深度 100 m より深い場所、亜寒帯では深度 40m 付近に存在することが多い。これまでの研究では、亜表層クロロフィル極大全球分布の形成メカニズムを説明することは出来ていなかった。我々は植物プランクトンの馴化による細胞内クロロフィル含有量の変化によって、亜表層クロロフィル極大全球分布が形成されることを示す。

海洋の現場観測では、粒子状有機物の炭素・窒素比が亜熱帯で高く、南極海で低くなることが示されている。植物プランクトンの培養実験では、細胞内の炭素・窒素比が 3.0~20.0 (molC/molN) の値を取ること、海水の硝酸塩濃度が低下すると炭素・窒素比が上昇すること、同じ環境でも種が異なると炭素・窒素比が大きく異なることが示されている。しかし、これらの観測事実を説明できるメカニズムは分かっていなかった。我々は光合成による炭素獲得能力と窒素獲得能力のトレードオフを提唱した植物プランクトン馴化理論によって、炭素・窒素比に関する観測事実を説明できると示す。

3. 研究の方法

海洋大循環モデル（気象研究所共用海洋モデル：MRI.com）と結合した海洋生態系モデルを用いてシミュレーションを行った。計算領域は全球で、北極海以外の水平解像度は東西 1 度×南北 0.5 度である。生態系モデルは最新の植物プランクトン馴化理論 (Pahlow, 2005; Smith et al., 2016) に基づいて構築されている。モデルの構成要素は、植物プランクトン 1 種、動物プランクトン 1 種であり、窒素・鉄循環を計算している。計算期間は 1985 年からの 20 年間であり、最後の数年を解析の対象とした。

Pahlow (2005), Smith et al. (2016) の馴化理論では、光・栄養塩・温度環境に応じて、成長速度が最大になるように細胞内のリソースが分配される。これに伴い、細胞内の炭素・窒素・クロロフィル比が変化する。光が豊富で栄養塩が少ない亜熱帯表層のような環境では、炭素は容易に獲得出来る一方、窒素の獲得が難しいので、炭素・窒素比が高くなる。この環境では植物プランクトンは、光吸収（炭素獲得）に割くリソースを減らし、栄養塩獲得に割くリソースを増やすので、細胞内クロロフィル含有量は減少する。逆に、光が少なく栄養塩の豊富な深度 100m 付近では、光合成による炭素獲得が難しいため、炭素・窒素比が低くなる。リソースは光吸収（炭素獲得）に優先的に回されるため、細胞内クロロフィル含有量は増加する。

4. 研究成果

我々のシミュレーション結果では亜表層クロロフィル極大は亜熱帯で 100m 以深、亜寒帯で 30~40m、赤道域で 60~70m に位置しており、世界で初めて観測と整合する全球分布を再現することに成功した (Masuda et al., 2021)。クロロフィル濃度はバイオマスと細胞内クロロフィル濃度（単位バイオマスあたりのクロロフィル量）の積で表される。従来のモデルとは異なり、我々のモデルは細胞内クロロフィル濃度を Pahlow, Smith の馴化理論に従って計算している。我々のシ

シミュレーション結果を解析した結果、バイオマスは表層で最大値を取り深度増加に伴って減少する一方、細胞内クロロフィル濃度は深度増加に伴う光の減少に応じて増加しており、この両者のバランスがクロロフィル極大深度を決めることが分かった。亜熱帯の中央 (23.4N, 34W) では、表層から深度 118mの間で細胞内クロロフィル濃度が 50 倍に増加する一方、バイオマスは 1/3 に減少していた。この結果、クロロフィル濃度はバイオマスより細胞内クロロフィル濃度により強く依存し、細胞内クロロフィル濃度が最大値を取る 100m 以深に亜表層クロロフィル極大が形成される。亜寒帯の中央 (43N, 160E) では、表層から深度 82mの間に細胞内クロロフィル濃度は 5 倍に増加するが、バイオマスは 1/16 に減少する。結果、クロロフィル鉛直分布はバイオマスの影響をより強く受けており、表層に近い深度(28m)に亜表層クロロフィル極大が形成される。まとめると、亜表層クロロフィル極大の全球分布を再現するには、細胞内クロロフィル濃度の鉛直分布の海域による違いを再現することが決定的に重要である。シミュレーションによる亜表層クロロフィル極大全球分布の再現によって、細胞内クロロフィル濃度は細胞内リソース最適化に基づく馴化によって決まることが示された。

植物プランクトンの光合成速度はクロロフィル濃度に大きく依存する。よって、光合成による一次生産量を正しくモデルで再現する為には、前提としてクロロフィル分布が正しく再現されていなければならない。全海洋の一次生産量は、最も基本的な量であるにも関わらず、世界各国のモデル間のばらつきが 17~83 PgC/year (Laufkötter et al., 2015) と不確実性が非常に大きかった。このばらつきはクロロフィル鉛直分布の再現性の低さが原因と考えられる。われわれのモデルはクロロフィル鉛直分布を正確に再現性することによって、全海洋の一次生産量の不確実性を減らすのに貢献する。

Pahlow (2005), Smith et al.(2016)の馴化理論を採用した海洋生態系モデルを用いたシミュレーションを行い、植物プランクトンの炭素・窒素比が亜熱帯で高く、南極海で低くなるという結果を得た (Masuda et al., 2023)。これは現場観測で得られた粒子状有機物の炭素・窒素比の全球分布と整合的である。Pahlow, Smith の理論では栄養塩濃度が高い海域では相対的に炭素より窒素の獲得が容易になるため、炭素・窒素比は栄養塩濃度の高い南極海で低くなり、栄養塩濃度の低い亜熱帯で高くなる。種によって炭素・窒素比の変化が異なる点については、生存に最低限不可欠な窒素・炭素比 (Q_0 =Droop's minimum nitrogen quota) の種による違いが寄与していた。培養実験で得られている Q_0 の範囲は 0.038~0.13 molN molC⁻¹ である。珪藻や緑藻 (大型や中型の種) の Q_0 は 0.038~0.7 molN molC⁻¹ であり、シネココッカス (非常に小型の種) は 0.08 molN molC⁻¹ 以上の Q_0 を持つ。我々の海洋生態系モデルを用いてパラメータ Q_0 を変えた実験を行った結果、現在の海洋環境下での植物プランクトンの炭素・窒素比は、 Q_0 が 0.04 molN molC⁻¹ の種で 6.0~25.0 molC molN⁻¹ の値を持ち、 Q_0 が 0.13 molN molC⁻¹ の種で 2.5~7.7 molC molN⁻¹ の値を持つ。つまり、培養実験で得られた炭素・窒素比の変動範囲 (3.0~20.0 molC molN⁻¹) は、 Q_0 の異なる様々な種が環境に対する馴化によって炭素・窒素比を変化させることで説明できる。

もし、将来の気候変動に伴って植物プランクトンの窒素・炭素比が変わるならば、海洋に吸収される炭素の量が変わるということの意味する。従来の海洋生態系モデルでは植物プランクトンの炭素・窒素比を一定の値 (Redfield 比) に固定していたため、この効果を議論することはできなかった。我々の結果は、気候変動に伴う海洋の炭素・窒素比の変化を引き起こすメカニズムが、環境に対する生物個体の馴化、種構成の変化であることを示しており、確立されたメカニズムに基づいて海洋の炭素・窒素比の将来変化を予測することが可能となった。

参考文献

- Laufkötter, C., and others. 2015. Drivers and uncertainties of future global marine primary production in marine ecosystem models. *Biogeosciences* 12: 6955–6984. doi:10.5194/bg-12-6955-2015
- Masuda, Y., Y. Yamanaka, S. L. Smith, T. Hirata, H. Nakano, A. Oka, and H. Sumata. 2021. Photoacclimation by phytoplankton determines the distribution of global subsurface chlorophyll maxima in the ocean. *Commun. Earth Environ.* 2: 128. doi:10.1038/s43247-021-00201-y
- Masuda, Y., Y. Yamanaka, S. L. Smith, T. Hirata, H. Nakano, A. Oka, and H. Sumata and M. N. Aita. 2023. Acclimation by diverse phytoplankton species determines oceanic carbon to nitrogen ratios. *Limnol. Oceanogr. Lett.* <https://doi.org/10.1002/lol2.10304>
- Pahlow, M. 2005. Linking chlorophyll-nutrient dynamics to the Redfield N:C ratio with a model of optimal phytoplankton growth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 287: 33–43. doi:10.3354/meps287033
- Smith, S. L., and others. 2016. Flexible phytoplankton functional type (FlexPFT) model: Size-scaling of traits and optimal growth. *J. Plankton Res.* 38: 977–992. doi:10.1093/plankt/fbv038

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計3件（うち査読付論文 3件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 3件）

1. 著者名 Masuda Yoshio, Yamanaka Yasuhiro, Smith Sherwood Lan, Hirata Takafumi, Nakano Hideyuki, Oka Akira, Sumata Hiroshi, Aita Maki Noguchi	4. 巻 なし
2. 論文標題 Acclimation by diverse phytoplankton species determines oceanic carbon to nitrogen ratios	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Limnology and Oceanography Letters	6. 最初と最後の頁 1-10
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1002/lol2.10304	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

1. 著者名 Masuda Yoshio, Yamanaka Yasuhiro, Smith Sherwood Lan, Hirata Takafumi, Nakano Hideyuki, Oka Akira, Sumata Hiroshi	4. 巻 2
2. 論文標題 Photoacclimation by phytoplankton determines the distribution of global subsurface chlorophyll maxima in the ocean	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Communications Earth & Environment	6. 最初と最後の頁 128
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1038/s43247-021-00201-y	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

1. 著者名 Masuda Yoshio, Yamanaka Yasuhiro, Hirata Takafumi, Nakano Hideyuki, Kohyama Takashi S.	4. 巻 430
2. 論文標題 Inhibition of competitive exclusion due to phytoplankton dispersion: a contribution for solving Hutchinson's paradox	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Ecological Modelling	6. 最初と最後の頁 109089 ~ 109089
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.ecolmodel.2020.109089	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

〔学会発表〕 計8件（うち招待講演 0件/うち国際学会 5件）

1. 発表者名 増田良帆、野口真希、Sherwood Lan Smith、山中康裕、中野英之
2. 発表標題 亜表層クロロフィル極大を再現できるモデルを用いた一次生産の鉛直分布の解析
3. 学会等名 日本海洋学会2022年度秋季大会（国内学会）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名	Masuda Yoshio, Yamanaka Yasuhiro, Sherwood Lan Smith, Hirata Takafumi, Nakano Hideyuki, Akira Oka, Sumata Hiroshi
2. 発表標題	Acclimation by diverse phytoplankton species determines oceanic carbon to nitrogen ratios
3. 学会等名	JpGU(Japan Geoscience Union Meeting) 2022 (国際学会)
4. 発表年	2022年

1. 発表者名	Sherwood Lan Smith, Onur Kerimoglu, Prima Anugerahanti, Markus Pahlow, Yoshio Masuda, Yasuhiro Yamanaka, Yoshikazu Sasai
2. 発表標題	Instantaneous acclimation allows computationally efficient modelling of plankton ecophysiology and nutrient and carbon cycling
3. 学会等名	JpGU(Japan Geoscience Union Meeting) 2022 (国際学会)
4. 発表年	2022年

1. 発表者名	増田良帆、山中康裕、中野英之
2. 発表標題	植物プランクトンのCN比はどのように決まるか
3. 学会等名	日本海洋学会2021年度秋季大会
4. 発表年	2021年

1. 発表者名	Masuda, Y., Yamanaka, Y., Hirata, T., Nakano, H.
2. 発表標題	Impact of the deviation of phytoplankton stoichiometry from Redfield ratio on global oceanic net primary production
3. 学会等名	JpGU-AGU Joint Meeting 2020 (国際学会)
4. 発表年	2020年

1. 発表者名 Yoshio Masuda, Yasuhiro Yamanaka, Takafumi Hirata, Hideyuki Nakano
2. 発表標題 Significance of acclimation process in simulating chlorophyll distribution in the Arctic Ocean
3. 学会等名 Japan Geoscience Union (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 増田良帆, 平田貴文, 山中康裕, 中野英之
2. 発表標題 次世代植物プランクトンモデルによる北極海の垂表層クロロフィル極大の再現
3. 学会等名 日本海洋学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Yoshio Masuda, Yasuhiro Yamanaka, Takafumi Hirata, Hideyuki Nakano
2. 発表標題 A phytoplankton model with dynamic stoichiometry based on a new instant acclimation scheme: good reproduction of the subsurface chlorophyll maximum and primary production
3. 学会等名 Japan Geoscience Union (国際学会)
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究 分担 者	平田 貴文 (Hirata Takafumi) (80576231)	北海道大学・北極域研究センター・特任准教授 (10101)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8 . 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------