

— 総説 —

## 造礁サンゴの栄養塩利用と生態生理学的影響\*

田中 泰章†

### 要 旨

サンゴ礁は貧栄養海域に発達する生態系であるが、隣接する陸域から栄養塩の流入を受けるケースは多く、特に土地開発などに伴う人為的栄養塩負荷の増加によって、サンゴ礁の富栄養化が長年に渡って懸念されている。造礁サンゴは共生する褐虫藻とともに貧栄養海水に上手く適応してきたが、栄養塩濃度の増加は褐虫藻の増殖を促し、面積当たりの光合成速度を増加させることが多くの先行研究で報告されてきた。その一方で、最も注目されるサンゴの成長（石灰化）速度への影響については、実験的に設定される栄養塩濃度によって異なる応答を示すことが示唆されている。本総説では、造礁サンゴ-褐虫藻共生体による栄養塩の吸収同化過程を各種栄養塩ごとに解説し、サンゴと褐虫藻の役割や栄養塩吸収速度に影響を与える要因をまとめる。さらに陸域からの栄養塩流入という観点から、栄養塩吸収に伴う宿主と褐虫藻の生態生理学的応答に関する知見を整理し、今後の研究の方向性を述べる。

キーワード：サンゴ，褐虫藻，栄養塩，光合成，石灰化

### 1. はじめに

サンゴ礁は熱帯・亜熱帯の浅海域に発達し、透明度の高い海と豊富な魚種で多くの人々を魅了する。この生態系が漁業や観光、生物多様性などの様々な面で貴重な資源であることは言うまでもなく、世界各地でその保全活動が行われている。サンゴ礁が透明度の高い「きれいな海」として認識されるのは、海水中の栄養塩濃度が低く、植物プランクトンなどの一次生産者の成長が抑制されているからである。一般的なサンゴ礁海域の栄養塩濃度は、

硝酸イオン ( $\text{NO}_3^-$ ) とアンモニウムイオン ( $\text{NH}_4^+$ ) がそれぞれ  $0.1\sim 0.5\ \mu\text{mol L}^{-1}$  (以下,  $\mu\text{M}$ )、リン酸イオン ( $\text{PO}_4^{3-}$ ) が  $0.01\sim 0.1\ \mu\text{M}$  程度である (Table 1)。このような貧栄養海域にもかかわらず、底生微細藻類や造礁サンゴ内に共生する褐虫藻の働きによって、サンゴ礁は海洋生態系の中で最も高い総一次生産速度を維持し、活発に有機炭素が生産されている。生産された有機物の大部分は生物の呼吸活動によって消費されるため、純生産としてはほとんどゼロであるが (Atkinson, 2011)、貧栄養でありながら高生産というこの逆説的なサンゴ礁構造の謎は、いまだに明瞭な答えを得ていない。海水中の栄養塩が希薄でその動態を捉えにくいため、窒素 (N) やリン (P) などの栄養分がサンゴ礁でどのように循環しているのか詳細は明らかにされておらず、生物によるそれらの吸収・代謝・再生過程などを明らかにすることが、この謎を解く鍵の一つであることは間違いない

\* 2011年12月14日受領; 2012年4月18日受理

著作権: 日本海洋学会, 2012

† 琉球大学理学部 (熱帯生物圏研究センター瀬底研究施設)

〒905-0227 沖縄県国頭郡本部町瀬底 3422

TEL: 0980-47-2888

e-mail: tanaka.yask@gmail.com

**Table 1.** Nutrient concentrations in coral reef waters. “Total DIN” indicates the total concentration of  $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^- + \text{NH}_4^+$ .

Sites (references)	$\text{NO}_3^-$ ( $\mu\text{M}$ )	$\text{NH}_4^+$ ( $\mu\text{M}$ )	$\text{PO}_4^{3-}$ ( $\mu\text{M}$ )
Enewetak Atoll, Marshall Islands (Webb et al. 1975)	0.0–0.3	0.2–0.3	
Abrolhos Islands, Australia (Johannes et al. 1983)	0.9–1.2	0.0–0.3	0.21–0.38
Barbados, West Indies (Tomascik and Sander 1985)			
more polluted	0.8–4.4	1.0–2.7	0.10–0.21
more pristine	0.4–0.6	0.5–0.7	0.06–0.11
One Tree Reef, Australia (Hatcher and Hatcher 1981)			
offshore	0.3	0.0	
reef slope	0.3	0.8	
lagoon	1.0	2.9	
reef crest	1.5	5.5	
Ningaloo Reef, Australia (Alongi et al. 1996)	0.4	1.3	0.14
Florida Keys, USA (Szmant and Forrester 1996)			
inshore	<2.0	<2.1	<1.2
offshore	<1.0	<0.7	<0.3
Bahia, Brazil (Costa et al. 2000)			
developed, rainy season	8.0	4.8	1.4
developed, dry season	5.8	11	0.35
less developed, rainy season	1.7	3.6	0.18
less developed, dry season	0.4	0.9	0.13
One Tree Reef, Australia (Steven and Atkinson 2003)		0.7	0.2
Great Barrier Reef, Australia (Furnas et al. 2005)	Total DIN	0.05–0.3	0.02–0.2
Shiraho Reef, Japan (Miyajima et al. 2007)	0.2–1.0	0.1–0.4	0.02–0.10
New Caledonia (Rochelle-Newall et al. 2008)			
inshore	Total DIN	0.2–0.4	0.07–0.66
offshore	Total DIN	0.02–0.2	0.01–0.08
Shiraho Reef, Japan (Tanaka et al. 2011a)			
inshore	Total DIN	1.3	0.03
offshore	Total DIN	0.4–0.8	0.03–0.06

であろう。

サンゴ礁は貧栄養環境にあるとはいえ、季節や地点によって多少の栄養塩濃度変動を示す。特に陸域と隣接して発達する、いわゆる裾礁型のサンゴ礁では、陸域から地下水や河川水などを通じて栄養塩が流入するため、陸域の土地利用や植生などの影響を大きく受ける。石垣島の白保サンゴ礁では、 $100\sim 300\ \mu\text{M}$  程度の高濃度の  $\text{NO}_3^-$  を含む地下水が陸域から流入していることが報告され、人為起源の窒素であることが示唆されている (Umezawa *et al.*, 2002)。また、比嘉ら (2001) や金城ら (2006) では沖縄県内を流れる多くの河川において  $100\ \mu\text{M}$  前後の高濃度の全窒素が観測されており、その大部分は  $\text{NO}_3^-$  と推測される。河川水や地下水を通じた栄養塩流入は、国内外を問わず、陸域と隣接する多くのサンゴ礁において観測されるが (Fabricius, 2005)、流入した栄養塩は外洋由来の貧栄養海水によって速やかに希釈されるため、結果として多くのサンゴ礁では Table 1 のような低い濃度が観測される。上述した白保サンゴ礁においても、沿岸に近い一部の地点を除いたほとんどの観測点で  $\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$  は  $1\ \mu\text{M}$  未満、 $\text{PO}_4^{3-}$  は  $0.05\ \mu\text{M}$  未満であった (Tanaka *et al.*, 2011a)。サンゴ礁の栄養塩濃度は主に陸水と外洋海水との混合比率や、生物による吸収・再生産 (有機物の無機化) などによって変動するが、なかでも陸水の流入は沿岸域の栄養塩濃度を大きく左右する。バイーア州 (ブラジル) では沿岸域の土地開発と人口増加によって地下水の汚染が進み、沿岸域への栄養塩流入量が増加した結果、サンゴ礁海水としては極めて高い  $5\sim 10\ \mu\text{M}$  の  $\text{NO}_3^-$  や  $\text{NH}_4^+$ 、約  $1\ \mu\text{M}$  の  $\text{PO}_4^{3-}$  が観測され、造礁サンゴの被度は 10% 以下に低下した (Costa *et al.*, 2000)。後述するように、栄養塩とサンゴの成長の直接的な因果関係については見解が分かれているが、栄養塩負荷が藻類の増殖を促すことは間違いなく、生態系構造に何らかの変化を及ぼすことになる。

本総説ではサンゴ礁生態系で最も主要な底生生物ともいえる造礁サンゴに焦点を当て、サンゴ及び共生する褐虫藻による栄養塩の基礎代謝をまとめるとともに、陸域からサンゴ礁への栄養塩流入による過度な栄養塩の吸収同化が、造礁サンゴの生態生理に与える影響についてレビューした。サンゴ礁の富栄養化という観点から造礁サ

ンゴに対する栄養塩負荷実験が多く行われてきたが、「負荷」ではなく「利用」という観点からも見ることで、造礁サンゴがどのように貧栄養海水から栄養塩を吸収し生体を維持しているのかを見出すことができ、さらにはサンゴ礁生態系の維持機構を解明する上でも重要な総説となることを期待する。

## 2. 造礁サンゴによる栄養塩吸収機構

造礁サンゴの細胞内には褐虫藻と呼ばれる単細胞藻類 (*Symbiodinium* 属渦鞭毛藻) が多数共生し ( $1\ \text{cm}^2$  あたり数百万細胞)、一つの共生体として見れば動物・植物両方の代謝特徴を持つことになる。本論文では共生関係を明示するため、植物体を褐虫藻または共生藻、動物体をサンゴまたは宿主、両者を合わせて共生体または造礁サンゴと呼ぶことにする。褐虫藻は海水中の溶存無機炭素 (DIC) や栄養塩を利用して有機物を合成し、細胞の維持・分裂に利用するが、大部分の光合成産物は共生体内で宿主へと移行し (Muscatine *et al.*, 1984)、宿主の代謝に利用される (Fig. 1)。宿主は海水中の動物プランクトンなどを触手で捕食し、効率良く栄養を摂取するが、後述するように  $\text{NH}_4^+$  を直接吸収同化する可能性も指摘されている。通常、サンゴ礁海水中の栄養塩濃度は低いため、褐虫藻によって作られる有機物は炭素 (C) に比べて N や P の含有率が非常に小さいが (C/N=約  $70\sim 100$ ; Tanaka *et al.*, 2006)、それでも造礁サンゴによる栄養塩由来 N の吸収量は動物プランクトンの捕食による N の獲得量と同レベルと考えられ (Grover *et al.*, 2008; Houlbrèque and Ferrier-Pagès, 2009)、栄養塩が造礁サンゴにとって重要な NP 源であることは確かであろう。本節ではサンゴ-褐虫藻共生体による栄養塩吸収プロセスを、各種栄養塩 ( $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{PO}_4^{3-}$ ) について見ていきたい。

### 2.1 $\text{NH}_4^+$

造礁サンゴによる栄養塩の利用は、 $\text{NH}_4^+$  について先行的に研究が行われてきた。宿主と褐虫藻はともに  $\text{NH}_4^+$  を吸収してアミノ酸を合成するための酵素 (グルタミン合成酵素及びグルタミン酸脱水素酵素) を持つこ

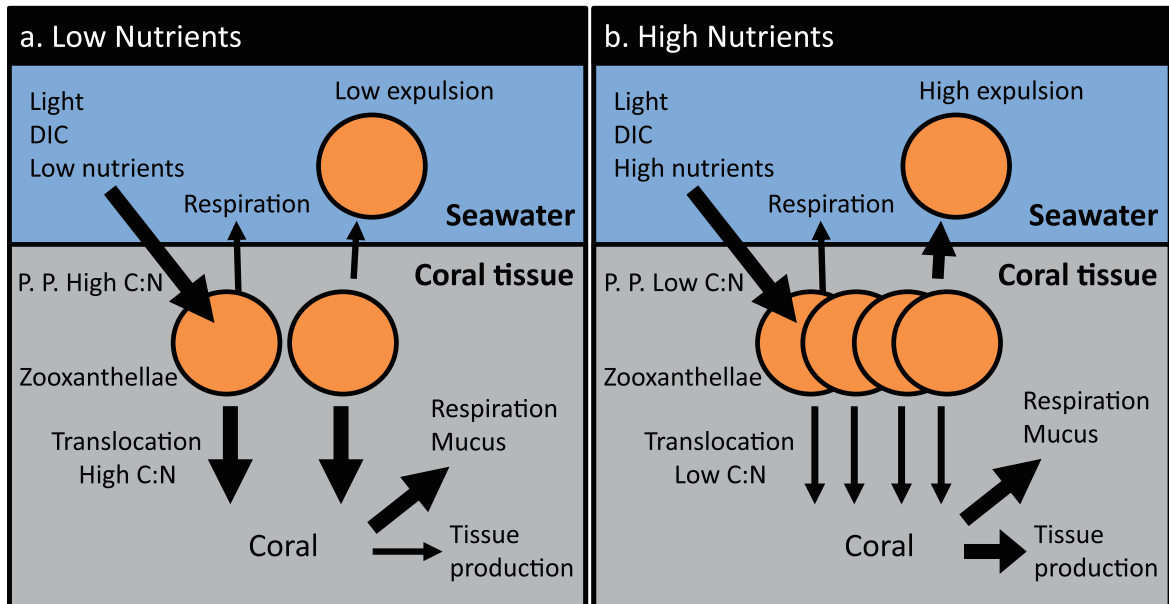


Fig. 1. Scheme describing the effect of nutrient enrichment on the metabolic flow of carbon and nitrogen in a coral-zooxanthellae symbiotic colony. P. P.: primary production.

とが報告され (Catmull *et al.*, 1987; Yellowlees *et al.*, 1994), 両者とも単独で  $\text{NH}_4^+$  を同化できる可能性が示されたが, どちらが主な吸収者かという点については意見が分かれてきた。D'Elia *et al.* (1983) は, サンゴから分離した褐虫藻の  $\text{NH}_4^+$  取込速度が分離していない共生状態での取込速度と同レベルであったことから,  $\text{NH}_4^+$  の吸収は大部分が褐虫藻によるものであり, 細胞膜を通した  $\text{NH}_4^+$  濃度勾配に従って取り込まれていると考えた (Depletion-Diffusion 仮説)。共生型サンゴは通常の日周期に見られる 10 時間程度の暗条件において  $\text{NH}_4^+$  を正味に吸収し続けることができるが (Bythell, 1990), 数日以上の長期的な暗条件になると逆に放出するようになる (Szmant *et al.*, 1990; Wang and Douglas, 1998)。また, 褐虫藻を持たない非共生型サンゴは共生型サンゴに比べて暗条件下で  $\text{NH}_4^+$  を多く排出したという結果 (Szmant *et al.*, 1990) や,  $\text{NH}_4^+$  の吸収速度が光によって促進されたという報告 (Muscatine & D'Elia, 1978) は, いずれも褐虫藻による  $\text{NH}_4^+$  吸収を示し, Depletion-Diffusion 仮説を裏付けた。

その一方で, 他の先行研究では宿主が  $\text{NH}_4^+$  の吸収・同化を担っていると考え, その根幹には宿主が褐虫藻の

栄養塩利用を制限し, 炭素過剰な光合成産物を宿主に移行させることによって褐虫藻の細胞分裂を抑え, その密度を制御しているとする古くからの仮説があった (Muscatine and Pool, 1979; Jones and Yellowlees, 1997)。海水中の栄養塩濃度が増加すると褐虫藻密度も増加したことから, 宿主によるこの制御機能は疑問視されたが (Hoegh-Guldberg and Smith, 1989), 褐虫藻の光合成産物のほとんどが宿主に移行するという共生体の代謝特徴がこの仮説を裏付けてきた (Muscatine *et al.*, 1984; Davy and Cook, 2001)。 $\text{NH}_4^+$  の吸収が宿主によって行われていることを上手く示唆したのは Wang and Douglas (1998) で, 彼らはサンゴと同じ刺胞動物門であるイソギンチャク *Aiptasia pulchella* を調査対象とし, 褐虫藻による栄養塩吸収が行われなくても (7 日間の暗条件下または人工的な褐虫藻除去), 海水中に  $\alpha$ -ケトグルタル酸などの有機炭素を供給すれば, 宿主細胞内の  $\text{NH}_4^+$  濃度は明条件下と同レベルであることを示した。この結果は, 褐虫藻は宿主が  $\text{NH}_4^+$  を同化する際に必要となる有機炭素を提供するに過ぎないことを示し, 宿主が褐虫藻の  $\text{NH}_4^+$  吸収を規制しているという仮説を支持した。

その後、Grover *et al.* (2002) は安定同位体トレーサー  $^{15}\text{NH}_4^+$  を使用して造礁サンゴ *Stylophora pistillata* による吸収過程を調べ、 $^{15}\text{N}$  は宿主よりも褐虫藻に多く取り込まれたことから、主に褐虫藻が  $\text{NH}_4^+$  を吸収していると考えた。しかし、宿主内でも同時に  $^{15}\text{N}$  が検出されたことから、宿主が直接  $\text{NH}_4^+$  を同化した可能性もあることを彼らは付け加えている。このように、 $\text{NH}_4^+$  吸収過程においてサンゴと褐虫藻がそれぞれどのような役割を担っているのかについてはいまだに不明な点が残る (Yellowlees *et al.*, 2008)。

## 2.2 $\text{NO}_3^-$

造礁サンゴの飼育実験を行うと海水中の  $\text{NO}_3^-$  濃度が減少することから、造礁サンゴによる  $\text{NO}_3^-$  吸収は古くから示唆されていた (Webb and Wiebe, 1978; Bythell, 1990)。しかし、 $\text{NO}_3^-$  を同化する際に必要な硝酸・亜硝酸還元酵素は一度検出されただけで (Crossland and Barnes, 1977)、検出されなかったという報告もあり (Muscatine *et al.*, 1984)、また近縁種のイソギンチャクなどは  $\text{NO}_3^-$  を取り込まなかった (Wilkerson and Muscatine, 1984)。これらを踏まえ、観察された  $\text{NO}_3^-$  濃度の減少については細菌による吸収の可能性も挙げられ (Miller and Yellowlees, 1989)、造礁サンゴによる  $\text{NO}_3^-$  の利用については長い間疑問視されてきた。しかし、1990年代になると、 $\text{NO}_3^-$  濃度を増加させることによって造礁サンゴの明瞭な生態生理的变化が多く報告され (Marubini and Davies, 1996; Marubini and Thake, 1999; Ferrier-Pagès *et al.*, 2001)、その後、 $^{15}\text{NO}_3^-$  を使った吸収実験によって、 $\text{NO}_3^-$  が褐虫藻に取り込まれ、有機窒素に合成されていることが明確に確認された (Grover *et al.*, 2003; Tanaka *et al.*, 2006)。この  $^{15}\text{N}$  は褐虫藻とサンゴの両者から検出されており、褐虫藻から宿主への有機窒素移行が示唆されている。現在のところ、宿主による直接同化の可能性は報告されていない。 $\text{NH}_4^+$  と同様に、日周期サイクルの中では昼夜を問わず  $\text{NO}_3^-$  も吸収されるが、人工的な長時間の暗条件は  $\text{NO}_3^-$  取込速度を徐々に低下させることが報告されている (Bythell, 1990; Szmant *et al.*, 1990)。

## 2.3 $\text{PO}_4^{3-}$

P は核酸やリン脂質、ATP など多くの生体分子・機構に利用される重要な元素であるが、造礁サンゴによる  $\text{PO}_4^{3-}$  の吸収機構は、 $\text{NH}_4^+$  や  $\text{NO}_3^-$  に比べてあまり進んでいないのが現状である。その上、分離した褐虫藻を対象にした研究が先行的で (Deane and O'Brien, 1981; Jackson and Yellowlees, 1990)、共生体としての  $\text{PO}_4^{3-}$  吸収に焦点を当てた研究は現時点ではまだ少ない (D'Elia, 1977; Godinot *et al.*, 2009; 2011; Dunn *et al.*, 2012)。D'Elia (1977) は、褐虫藻と共生するサンゴは  $\text{PO}_4^{3-}$  の吸収・放出を同時に行いながら正味には吸収しており、一方で非共生型のサンゴは  $\text{PO}_4^{3-}$  を海水中に専ら放出していることを報告した。また、Godinot *et al.* (2009) は光照射下の方が暗条件下に比べて  $\text{PO}_4^{3-}$  の取込速度が大きいこと、 $\text{PO}_4^{3-}$  を吸収しても宿主細胞内の P 濃度は変わらず、褐虫藻内の P のみが増加したことなどを報告し、これらの研究結果は褐虫藻が  $\text{PO}_4^{3-}$  の吸収者であること、吸収された P は宿主へは移行しないことなどを示している。

## 2.4 栄養塩取込速度と共存効果

吸収過程において宿主と褐虫藻がそれぞれどのような役割を果たしているのかという点にはいくつかの課題が残るが、共生体としての栄養塩取込速度はその濃度及び周囲の海水流速などに依存することが知られている (Thomas and Atkinson, 1997; Hoegh-Guldberg and Williamson, 1999; Badgley *et al.*, 2006; Godinot *et al.*, 2011)。同じ流速環境にある場合、栄養塩取込速度は Michaelis-Menten の式で表すことができ、濃度の増加とともに取込速度もある一定値まで増加する (Badgley *et al.*, 2006; Fig. 2)。言い換えると、濃度が著しく高くなったとしても最大 (飽和) 取込速度以上には増加しない。しかし、現実的なサンゴ礁における栄養塩濃度の範囲内では最大取込速度に達することはなく、取込速度はほぼ濃度に比例するといっている (Bythell *et al.*, 1990)。一方、同じ栄養塩濃度下で流速が増加すれば、海水-サンゴ間の栄養塩拡散律速が緩和され (Atkinson and Falter, 2003; Atkinson, 2011)、栄養塩取込速度が増加

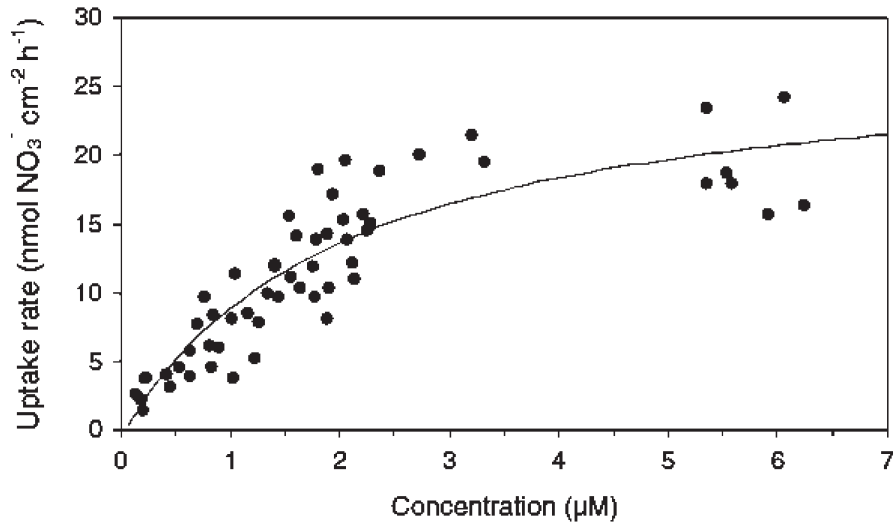


Fig. 2. The relationship between  $\text{NO}_3^-$  concentration and uptake rate by the reef-building coral *Diploria strigosa* (Badgley *et al.*, 2006).

する (Badgley *et al.* 2006)。しかし, Badgley *et al.* (2006) は  $6\ \mu\text{M}$  の  $\text{NO}_3^-$  条件下では取込速度の流速依存性は見られなかったことも同時に報告した。二つの律速要因をまとめると, 共生体による栄養塩要求度が高く, 海水-サンゴ境界層の栄養塩拡散が律速しているときは流速の増加によって栄養塩取込速度も増加し, 逆に栄養塩要求度に対して境界層の栄養塩拡散が十分に早いときは, 取込速度は濃度に比例して増加する (Sanford and Crawford, 2000)。つまり, 共生体の栄養塩要求度と海水中の栄養塩濃度, 造礁サンゴ周囲の海水流速の三要因によって, 実際の栄養塩取込速度は大きく影響を受ける。

Grover *et al.* (2002) は,  $0.2, 1, 5\ \mu\text{M}$  条件で *Stylophora pistillata* による  $\text{NH}_4^+$  吸収速度を調べ, 動物プランクトンを日常的に捕食した個体は  $\text{NH}_4^+$  取込速度が低下したことを報告した。これは, 動物プランクトンから獲得した N と褐虫藻の栄養塩吸収によって獲得した N は, 結果的に共生体の中で共有されていることを強く示唆し,  $\text{NH}_4^+$  同化速度は濃度や流速だけでなく共生体の栄養状態にも依存することを示している。同様の代謝機構は P についても報告されている。Godinot *et al.* (2011) は, 動物プランクトン捕食履歴の異なる *S. pistillata* に  $\text{PO}_4^{3-}$  を吸収させたところ, 摂餌した造礁サンゴの  $\text{PO}_4^{3-}$  取込速度は摂餌していない個体に比べて

小さかった。前述の Godinot *et al.* (2009) と合わせて考えると, 褐虫藻が  $\text{PO}_4^{3-}$  として吸収した P は宿主へ移行しないが, 宿主が動物プランクトンとして獲得した P は何らかの経路で褐虫藻へ移行することが示唆される。

実際の海域では通常  $\text{NH}_4^+$  と  $\text{NO}_3^-$  が共存しており, 植物プランクトンについては  $\text{NH}_4^+$  が約  $1\ \mu\text{M}$  を超えると  $\text{NO}_3^-$  の吸収速度が低下することが知られているが (Dortch, 1990), 同様の共存効果が造礁サンゴについても報告されている。Grover *et al.* (2002) は  $5\ \mu\text{M}$  と  $<1\ \mu\text{M}$  の  $\text{NH}_4^+$  濃度条件で *S. pistillata* を飼育しながら,  $\text{NO}_3^-$  取込速度を測定した結果,  $\text{NH}_4^+$  濃度が低い方が  $\text{NO}_3^-$  取込速度が大きかった。また, Badgley *et al.* (2006) は造礁サンゴ *Diploria strigosa* を  $0.5\ \mu\text{M}$  の  $\text{NH}_4^+$  条件下で 48 時間飼育したところ,  $\text{NO}_3^-$  取込速度が  $\text{NH}_4^+$  吸収前の 10% 以下に低下した。これらの結果は,  $\text{NH}_4^+$  によって  $\text{NO}_3^-$  の吸収が阻害されたことを必ずしも示しているわけではなく, 共生体としての N 要求度 (充足率) を反映した結果といえる。実際のサンゴ礁では, 造礁サンゴは常に貧栄養海水にさらされているため, N 要求度は高く,  $\text{NO}_3^-$  と  $\text{NH}_4^+$  を同時に吸収することが報告されている (Bythell, 1990)。Grover *et al.* (2008) は一般的なサンゴ礁の栄養塩濃度から造礁サンゴによる取込速度を計算し,  $\text{NO}_3^-$  と  $\text{NH}_4^+$  の取込量は

**Table 2.** The effects of nutrient enrichment on reef-building corals. CA: areal chlorophyll, CZ: chlorophyll per zooxanthella, ZA: areal zooxanthellate density, GPA: areal gross primary production, RA: areal respiration, GR: growth rate (including calcification), +: increase, 0: no change, -: decrease.

Nutrients ( $\mu\text{M}$ )	Responses						References
	CA	CZ	ZA	GPA	RA	GR	
$\text{NH}_4^+$ (20, 50)	+	0	0		0		Stambler <i>et al.</i> (1994)
$\text{NH}_4^+$ (2-46)	+		+	+	0		Hoegh-Guldberg and Smith (1989)
$\text{NH}_4^+$ (20)	+	0	+				Muscatine <i>et al.</i> (1989)
$\text{NH}_4^+$ (20) + $\text{PO}_4^{3-}$ (4)	+	0	+				
$\text{NH}_4^+$ (20)	+	+	+				Muller-Parker <i>et al.</i> (1994b)
$\text{NH}_4^+$ (20)		+			0		Steven and Broadbent (1997)
$\text{NH}_4^+$ (20) + $\text{PO}_4^{3-}$ (4)		+				+	
$\text{NH}_4^+$ (20)						-	Ferrier-Pagès <i>et al.</i> (2000)
$\text{NH}_4^+$ (20) + $\text{PO}_4^{3-}$ (2)						-	
$\text{NO}_3^-$ , $\text{NH}_4^+$ (20)	+						Marubini and Thake (1999)
$\text{NH}_4^+$ (15)		+					Snidvongs and Kinzie (1994)
$\text{NO}_3^-$ (15)	0		0	-	0	-	Nordemar <i>et al.</i> (2003)
$\text{NH}_4^+$ (10)						0	Ferrier-Pagès <i>et al.</i> (2000)
$\text{NO}_3^-$ (5-20)	+		+	+	0	-	Marubini and Davies (1996)
$\text{NO}_3^-$ (5-10)						-	Renegar and Riegl (2005)
$\text{NO}_3^-$ (5-10) + $\text{PO}_4^{3-}$ (2-4)						-	
$\text{NO}_3^-$ (6)						0	Marubini and Atkinson (1999)
$\text{NO}_3^-$ (5)				0	0		Faxneld <i>et al.</i> (2010)
$\text{NO}_3^-$ (5) + $\text{PO}_4^{3-}$ (0.3)	+						Tanaka <i>et al.</i> (2007)
$\text{NO}_3^-$ (5) + $\text{PO}_4^{3-}$ (0.3)						0	Holcomb <i>et al.</i> (2010)
$\text{NO}_3^-$ (5) + $\text{PO}_4^{3-}$ (0.1)	+					+	Chauvin <i>et al.</i> (2011)
$\text{NO}_3^-$ (2)	0		0	0	-	0	Ferrier-Pagès <i>et al.</i> (2001)
$\text{NO}_3^-$ (1)	0		0	0	0	-	Marubini and Davies (1996)
$\text{PO}_4^{3-}$ (5)						+	Dunn <i>et al.</i> (2012)
$\text{PO}_4^{3-}$ (4)	0	0	0				Muscatine <i>et al.</i> (1989)
$\text{PO}_4^{3-}$ (4)		0				+	Steven and Broadbent (1997)
$\text{PO}_4^{3-}$ (2-4)						-	Renegar and Riegl (2005)
$\text{PO}_4^{3-}$ (2.5)	-		0			+	Godinot <i>et al.</i> (2011)
$\text{PO}_4^{3-}$ (2)						-	Kinsey and Davies (1979)
$\text{PO}_4^{3-}$ (2)						-	Ferrier-Pagès <i>et al.</i> (2000)
$\text{PO}_4^{3-}$ (1.2)		0					Snidvongs and Kinzie (1994)

同レベルと推定した。陸域から流入する河川水や地下水には、一般的に  $\text{NH}_4^+$  よりも  $\text{NO}_3^-$  が圧倒的に多く含まれるため、それらの流入を受けるサンゴ礁エリアでは  $\text{NO}_3^-$  の方が高い濃度で存在し (Table 1), 造礁サンゴによる吸収量も多いことが予想される。

このように、造礁サンゴは各種の希薄な栄養塩を海水から吸収し、同時に動物プランクトンや細菌などの微生物を捕食することで (Houlbrèque and Ferrier-Pagès, 2009), 共生体として効率良く N や P を獲得している。この栄養源の多彩さこそが、サンゴ礁という貧栄養海域で造礁サンゴが豊かに生息できる大きな理由の一つとなっている。しかしながら、上述したように栄養塩吸収の詳細な機構はいまだに判然としない点が多いのも事実であり、今後は海水・サンゴ・褐虫藻間の栄養塩輸送機構が分子レベルで解明されていくことが望まれる。

### 3. 栄養塩吸収後の有機物代謝

造礁サンゴが前節のような機構で各種の栄養塩を吸収・同化することが明らかになっていく一方で、サンゴ礁の富栄養化という環境学的観点から、栄養塩負荷に対する造礁サンゴの生態生理学的応答が研究されていった。栄養塩負荷の直接的な影響を調べるため、造礁サンゴを研究施設内の水槽で飼育しながら栄養塩添加有無の影響を観察するというのが主な調査方法であった。その結果、造礁サンゴを富栄養化させた海水中で飼育すると、栄養塩吸収量の増加によって褐虫藻の光合成産物は N や P を多く含むようになり、褐虫藻の細胞分裂が促進される。そして面積当たりの褐虫藻数やクロロフィル量が増加し、面積当たりの光合成速度も増加することが多くの先行研究で報告されていった (Table 2, Fig. 1)。褐虫藻密度の増加によって、造礁サンゴは見た目にも分かるほど濃い褐色に変色する (Fig. 3)。造礁サンゴは共生する褐虫藻の一部を常に海水中に放出していることが知られているが (Hoegh-Guldberg *et al.*, 1987), 富栄養化によって宿主内の褐虫藻密度が増加すると、海水中へ放出される褐虫藻数も増加する (Stimson and Kinzie, 1991)。この放出速度の増加は正午から夕方にかけて顕著に見られたことから、放出機構は褐虫藻の光合成活動に深く関係すると思われる。このような栄養塩吸収に伴う褐虫藻

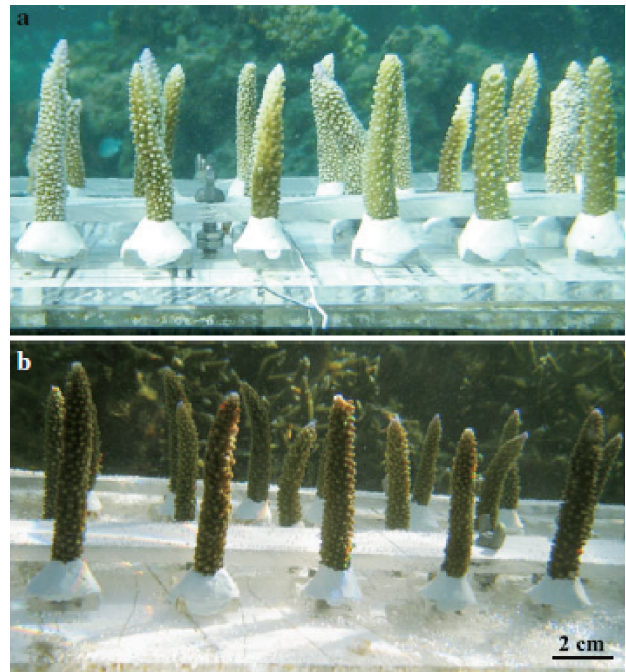


Fig. 3. The scleractinian coral *Acropora muricata* in the offshore nutrient-depleted area (a) and the inshore nutrient-enriched area (b) in the La Saline fringing reef, La Réunion Island, western Indian Ocean (Chauvin *et al.*, 2011).

の代謝活性化は、言い換えると通常のサンゴ礁においては褐虫藻の成長が栄養塩によって律速されていることを示唆する。実際に、共生体中の褐虫藻の分裂時間は 12~100 日 (Hoegh-Guldberg and Smith, 1989; Szmant *et al.*, 1990; Dubinsky and Stambler, 1996) であり、分離培養された褐虫藻 (Chang *et al.*, 1983) やサンゴ礁の植物プランクトン (Furnas *et al.*, 2005) と比べて非常に遅い。褐虫藻は動物細胞内という一見、栄養状態の良い (栄養塩濃度が高い) 環境に置かれているが、細胞内外の栄養塩濃度勾配によって物理化学的に、あるいは宿主によるコントロールで (Muscatine and Pool, 1979; Jones and Yellowlees, 1997), その増殖速度が低く抑えられているようである。海水の富栄養化は細胞内外の栄養塩濃度勾配を大きくし、褐虫藻への栄養塩移送が促進される結果、褐虫藻代謝の活性化につながると考えられる。Table 2 を見ると、 $\text{NO}_3^-$  または  $\text{NH}_4^+$  が  $5 \mu\text{M}$  を超えると、褐虫藻 (クロロフィル) の増加が起



こるようであるが、それ以下の濃度で実験を行った研究例は少なく、影響が表われ始める濃度については注意が必要である。実験開始時における共生体の栄養状態（生息環境の栄養塩濃度やプランクトン捕食状況）によって、応答を示す栄養素や濃度は異なることが推測される。例えば、褐虫藻の分裂がレッドフィールド比に従って N:P 比が 16:1 のときに最も効率良く進行すると仮定すると、ある海域の栄養塩 N:P 比が 16 よりも十分に大きいときは、その海域の褐虫藻の制限栄養素は P である可能性が高く、実験的な N 濃度の増加に応答を示さなくても不思議ではない。このような造礁サンゴの制限栄養素や C:N:P 比に着目した研究例はほとんどなく、今後の進展が望まれる。造礁サンゴの C:N:P 比は *Pocillopora damicornis* について報告されており、貧栄養海水中で飼育したとき褐虫藻と宿主がそれぞれ 365:21:1, 172:27:1,  $\text{NH}_4^+$  添加区 (20  $\mu\text{M}$ ) で 8 週間飼育後はそれぞれ 320:30:1, 105:20:1 であった (Muller-Parker *et al.*, 1994a)。レッドフィールド比と比較すると、褐虫藻の分裂が NP によって制限されていることがうかがえる。また一方で、Ferrier-Pagès *et al.* (2001) は *S. pistillata* の飼育実験において、2  $\mu\text{M}$  の  $\text{NO}_3^-$  濃度上昇では褐虫藻密度に有意な増加は見られなかったが、6nM の鉄イオン濃度上昇で有意な増加が見られたことを報告しており、褐虫藻の分裂が鉄律速にある可能性も示唆されている。

サンゴ礁の貧栄養海水中で褐虫藻が合成する有機物は C 含有率が高く、細胞器官の生成には効率が悪い。そのため光合成産物の多くは宿主へ移行するが、海水中の栄養塩濃度が高くなると、褐虫藻は N や P を豊富に含む光合成産物を合成することができ、この有機物は上述のように自らの細胞合成に積極的に利用するようになるため、褐虫藻から宿主へ移行する光合成産物の割合は減少すると考えられる (Fig. 1; Dubinsky and Jokiel, 1994; Dubinsky and Berman-Frank, 2001)。しかし一方で、高栄養塩環境下においても共生体の呼吸量や生物量は変化しない、あるいは増加する (Hoegh-Guldberg and Smith, 1989; Muller-Parker *et al.*, 1994b; Marubini and Davies, 1996; Chauvin *et al.*, 2011) という報告が多く見られることから (Table 2), 褐虫藻細胞当たりの光合成産物移行割合は減少するものの、栄養塩によって

面積当たりの褐虫藻数や光合成速度は増加するため、宿主が褐虫藻から受け取る光合成産物の総量は大きく減少しないことが推測される。Tanaka *et al.* (2006) は、褐虫藻と宿主の組織 N 比率は 0.07:1 であったのに対し、 $\text{NO}_3^-$  として取り込まれた N の配分比率は 0.3:1 であったことを  $^{15}\text{N}$  標識法を用いて定量的に示し、栄養塩の吸収は褐虫藻と宿主の組織比率を変化させる可能性があることを報告したが、これは言い換えると  $\text{NO}_3^-$  として同化された窒素も 80% 近くは宿主へ移行したことになる。Grover *et al.* (2002; 2003) においても  $^{15}\text{N}$  で標識された  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{NO}_3^-$  をサンゴに吸収させたところ、褐虫藻だけでなく宿主からも  $^{15}\text{N}$  が検出されたことが報告されている。Marubini and Davies (1996) や Chauvin *et al.* (2011) では、栄養塩取込量の増加によって宿主細胞内のタンパク質含量も増加した。栄養塩濃度の増加は、褐虫藻から宿主への有機物移行によって（あるいは  $\text{NH}_4^+$  の場合、宿主による直接同化によって）、宿主の有機物代謝にも変化を及ぼすと考えられる。

その他の有機物代謝への影響として、海水中への有機物放出が挙げられる。造礁サンゴは日常的に (Nakajima *et al.*, 2010; Tanaka *et al.*, 2010), あるいは干出などのストレスによって (Wild *et al.*, 2004), 海水中に粘液状の懸濁態・溶存態有機物を放出することが知られており、この粘液は褐虫藻の光合成産物を材料にして宿主内で合成される (Davies, 1984; Brown and Bythell 2005)。海水中に放出されたサンゴ粘液は、サンゴ礁の微生物食物連鎖に取り込まれ、生態系の重要なエネルギー源として機能していると考えられるが (Wild *et al.*, 2004; Tanaka *et al.*, 2011b), 栄養塩濃度の増加はこのサンゴ粘液の放出量を低下させたことが報告されている (Naumann *et al.*, 2010; Tanaka *et al.*, 2010)。栄養塩濃度が増加すると、造礁サンゴによる栄養塩の吸収・同化速度が増加し、さらに宿主が捕食する微小生物の NP 含有量も増加するため、共生体は効率良く細胞生産を行うことができ、海水中への不要な有機物排出が減少したと推測される。

#### 4. 石灰化への影響

栄養塩吸収に伴う褐虫藻と宿主の有機物代謝の応答は、

上記のように多くの一致した見解が得られてきたが、宿主の石灰化への影響についてはいまだに明らかにされていない部分が多い。石灰化は狭義にはサンゴ骨格の形成のみを指すが、細胞などの有機軟組織は骨格に比べて十分に重量が小さいため、本論文では石灰化は細胞組織を含めた造礁サンゴとしての成長（縦横方向への拡大）と同義とする。石灰化は炭酸カルシウムを主成分とするため、一見、栄養塩とは無関係のように思われがちだが、サンゴ骨格には貝殻と同様に微量の有機物が含まれ、CだけでなくNやPもタンパク質 (Allemand *et al.*, 1998) やリン脂質 (Isa and Okazaki, 1987) として骨格に組み込まれている。Allemand *et al.* (1998) は *S. pistillata* のタンパク質合成を阻害した結果、すぐに石灰化速度の低下が見られたことから、骨格に組み込まれる有機基質（タンパク質）の合成が石灰化を律速している可能性を挙げた。また、宿主や褐虫藻の細胞合成には当然のことながらNやPなどの栄養素を必要とし、長期的には有機軟組織の成長なくして骨格の成長はない。さらに、褐虫藻の光合成は石灰化にとって化学的に好適な環境を作ることが知られており (Allemand *et al.*, 2004)、栄養塩濃度はこの光合成活性を大きく左右する。このように、様々な過程で石灰化と栄養塩は直接的あるいは間接的に関与していることは間違いない。

1970年代からサンゴ礁海水中の栄養塩濃度と造礁サンゴの成長速度の間に負の相関があることが報告され、海水の富栄養化が造礁サンゴの成長を阻害し、サンゴ礁生態系の荒廃につながっていることが注目され始めた (Kinsey and Davies, 1979; Pastorok and Bilyard, 1985; Tomascik and Sander, 1985)。現場では栄養塩濃度の変動に伴い様々な水質が同時に変化するため、造礁サンゴの成長と栄養塩の直接的な因果関係を示すに至らなかったが (Tomascik and Sander, 1985)、Stambler *et al.* (1991) は研究施設内の環境条件管理下のもとで造礁サンゴ *Pocillopora damicornis* を飼育し、富栄養化海水 ( $15 \mu\text{M NH}_4^+$ ) が石灰化を阻害することを初めて明瞭に示した。著者らはその機構について、富栄養化によって褐虫藻から宿主への有機物移行量が減少し、宿主がエネルギー不足になったため、あるいは褐虫藻の光合成速度が増加したことにより、サンゴ細胞内のDICが多く消費されるようになり、石灰化に利用可能なDICが減

少したためと考えた。その後、Marubini and Davies (1996) は  $0.2\sim 20 \mu\text{M}$  の  $\text{NO}_3^-$  濃度下で *Porites porites* と *Montastrea annularis* を飼育し、わずか  $1 \mu\text{M}$  の  $\text{NO}_3^-$  によってもサンゴの石灰化速度が大きく低下したことを示し、Stambler *et al.* (1991) の後者の説を支持した。わずかな栄養塩濃度増加でさえも石灰化の抑制効果があることを示したため、この結果は非常にインパクトが大きかった。しかしそれ以降、同様の低レベルな栄養塩負荷でサンゴの石灰化が抑制されたという研究結果は報告されておらず、Ferrier-Pagès *et al.* (2000) は *S. pistillata* について  $10 \mu\text{M}$  の  $\text{NH}_4^+$  濃度では成長速度の変化は見られず、 $20 \mu\text{M}$  で有意な低下が見られたことを報告した。これはStambler *et al.* (1991) と同レベルの高い濃度であり、その他の先行研究においても多くの場合  $10 \mu\text{M}$  以上の高い  $\text{NH}_4^+$  または  $\text{NO}_3^-$  濃度条件において石灰化速度の低下が観察されている。しかしながら、実際のサンゴ礁海域で  $10 \mu\text{M}$  を超えるような濃度が観測されることはほとんどなく、実験的研究と現実環境とのギャップの一つといえる。

Chauvin *et al.* (2011) は、実際のサンゴ礁海域における栄養塩の濃度勾配を利用して、栄養塩濃度の低い沖側 ( $\text{NO}_3^-$ :  $0.6 \mu\text{M}$ ) に生息する造礁サンゴ *Acropora muricata* と栄養塩流入量の多い岸付近 ( $\text{NO}_3^-$ :  $5 \mu\text{M}$ ) に生息する同種サンゴを採取し、両者の代謝速度を比べた結果、岸付近のサンプルの方が光合成・石灰化速度が大きいことを報告した (Fig. 4)。Sawall *et al.* (2011) も現場の栄養塩濃度勾配を利用して *Stylophora subseriata* の代謝速度を比較したところ、Chauvin *et al.* (2011) と同様の結果を示した。これらはサンゴ礁の現実的な栄養塩負荷環境に適応した造礁サンゴの代謝を比較したという点で重要な知見といえる。また、Atkinson *et al.* (1995) はワイキキ水族館 (ハワイ) で長期間飼育されている造礁サンゴについて、高い栄養塩環境 ( $\text{NO}_3^-$ :  $5 \mu\text{M}$ ,  $\text{NH}_4^+$ :  $2 \mu\text{M}$ ,  $\text{PO}_4^{3-}$ :  $0.6 \mu\text{M}$ ) にもかかわらず、現場海域の造礁サンゴに比べて早い成長速度を維持していることを報告している。その他の先行研究を見ても、 $\text{NO}_3^-$  が  $5 \mu\text{M}$  程度の栄養塩環境であれば、サンゴの石灰化速度が有意に低下したという報告はほとんど見られない (Table 2)。栄養塩が造礁サンゴの成長を促進する機構としては、上述した石灰化に必要な有機

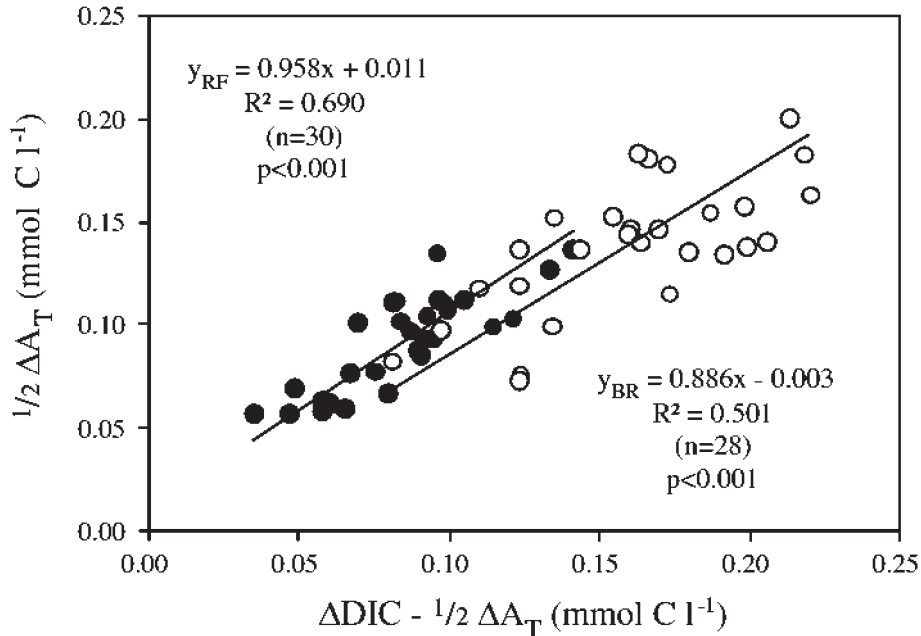


Fig. 4. The relationship between photosynthesis ( $\Delta\text{DIC} - 1/2 \Delta A_T$ ) and calcification ( $1/2 \Delta A_T$ ) rates by the coral *Acropora muricata*, which inhabited the offshore nutrient-depleted area (filled circle) and the inshore nutrient-enriched area (open circle) as explained in Fig. 3 (Chauvin *et al.*, 2011).

基質の合成、宿主・褐虫藻の細胞組織の合成、光合成による化学的な石灰化促進効果、などが挙げられる。

このように  $\text{NO}_3^-$  や  $\text{NH}_4^+$  は有機物代謝の変化から石灰化に影響を与えるが、一方で過度の  $\text{PO}_4^{3-}$  は化学的に炭酸カルシウムの結晶生成を阻害することが古くから指摘され (Simkiss, 1964),  $\text{PO}_4^{3-}$  濃度増加に伴うサンゴの石灰化速度の低下を観察した先行研究の多くがその効果を支持してきた (Kinsey and Davies, 1979; Ferrier-Pagès *et al.*, 2000)。しかし最近の研究では、 $5 \mu\text{M}$  の  $\text{PO}_4^{3-}$  濃度下で4か月間飼育された *A. muricata* は、骨格密度は減少したが成長速度は増加したという結果が示され (Dunn *et al.*, 2012), 成長速度の増加は上述した褐虫藻の活性増加のため、骨格密度の低下は  $\text{PO}_4^{3-}$  による結晶化阻害のためであると考察された。また、Godinot *et al.* (2011) でも  $2.5 \mu\text{M}$  の  $\text{PO}_4^{3-}$  濃度で *S. pistillata* の成長速度が増加した。Ferrier-Pagès *et al.* (2000) は栄養塩負荷終了後の *S. pistillata* の成長回復過程を観察した結果、 $\text{PO}_4^{3-}$  単独添加区に比べて  $\text{PO}_4^{3-}$  と  $\text{NH}_4^+$  の同時添加区の方が成長回復が早かった。

著者らの考察によれば、 $\text{PO}_4^{3-}$  が  $\text{NH}_4^+$  や  $\text{NO}_3^-$  に比べて過剰に存在する場合、褐虫藻に吸収されない  $\text{PO}_4^{3-}$  が化学的に石灰化を阻害し、その影響は海水中の  $\text{PO}_4^{3-}$  濃度低下後もしばらく継続されるが、 $\text{NH}_4^+$  や  $\text{NO}_3^-$  が適度に存在する場合は、 $\text{PO}_4^{3-}$  は効率良く褐虫藻に吸収されるため、石灰化に直接影響を与えることは少なく、その後の回復も早いのではないかと推察されている。この仮説に従えば、造礁サンゴの石灰化に対する  $\text{PO}_4^{3-}$  の影響は  $\text{NH}_4^+$  や  $\text{NO}_3^-$  の利用性 (N:P 比) によって変化することになり、今後着目していくべき点といえる。

サンゴと褐虫藻は細胞内共生という極めて密接な代謝関係を持つため、栄養塩の吸収は褐虫藻の光合成だけでなく、サンゴの石灰化にも大きな影響力を持つ。栄養塩と石灰化の関係はいまだに解明されていない点が多いが、栄養塩濃度だけでなく、光合成に影響を及ぼす光強度や、宿主のプランクトン捕食履歴などにも左右されると推測される。このような種々の環境条件を考慮しながら、詳細な機構解明に向けた研究デザインを組む必要がある。サンゴ礁への過度な栄養塩負荷は、植物プランクトンや

底生藻類の繁茂を招き、海水透明度の低下や海底被覆などの影響によって造礁サンゴの成長を間接的に阻害することが予想されるが、現実的なサンゴ礁の栄養塩環境を考慮すれば、河川などから多少の栄養塩流入が起こったとしてもそれが直接的にサンゴの石灰化速度を低下させるということは現時点では考えにくい。Szmant (2002) はサンゴ礁と栄養塩との関係について、栄養塩濃度の増加がサンゴ礁生態系衰退の主要原因となることもまれにはあるが、多くの場合は土地開発や過度な漁獲、温暖化などに起因し、栄養塩負荷はあくまで二次的な影響に過ぎないと結論付けている。Atkinson (2011) の総説においても、栄養塩が造礁サンゴの生育に直接的に悪影響を及ぼすことはないとし、新たな仮説として栄養塩負荷によって底生藻類などの一次生産や呼吸速度も増加し、局所的もしくは一時的な海水の貧酸素化が造礁サンゴの死を招く可能性を挙げている。

## 5. その他の栄養塩負荷効果

栄養塩濃度の増加が造礁サンゴに与える他の直接的な影響として、繁殖過程に関する研究結果が報告されている。Ward and Harrison (2000) や Harrison and Ward (2001) では、 $1\sim 20\ \mu\text{M}\ \text{NH}_4^+$ 、 $1\sim 4\ \mu\text{M}\ \text{PO}_4^{3-}$  の栄養塩濃度で飼育された造礁サンゴは、産卵数や卵サイズが小さく、受精率も低下した。また、 $20\ \mu\text{M}\ \text{NH}_4^+$  条件下で4か月間飼育された *P. damicornis* は幼生を放出せず (*P. damicornis* はサンゴ胃腔内で受精して発生を進め、プラヌラ幼生となってから海中へ放出する)、*Montipora capitata* が産卵した卵のサイズは対照区に比べて有意に小さかったことも報告されている (Cox and Ward, 2002)。サンゴの繁殖活動はサンゴ礁生態系の長期的な維持機構に直結し、幼サンゴは親サンゴに比べて環境ストレスに弱いことも予想されるため、今後さらなる研究の進展が望まれる。

栄養塩負荷が造礁サンゴへの病原菌の感染を促進させることも報告されている。Voss and Richardson (2006) は *Siderastrea siderea* を人工的に Black band disease に感染させ、栄養塩濃度が高いほど ( $3\ \mu\text{M}\ \text{NO}_3^-$ ) その後の感染速度が速いことを観察した。また、Bruno *et al.* (2003) は *Montastraea annularis* と *Montastraea*

*franksii* について、栄養塩添加 ( $1\sim 6\ \mu\text{M}\ \text{NO}_3^-$ 、 $1\sim 11\ \mu\text{M}\ \text{NH}_4^+$ 、 $1\sim 5\ \mu\text{M}\ \text{PO}_4^{3-}$ ) が Yellow band disease の感染速度を速めることを報告している。これらの病原菌はシアノバクテリアや硫酸還元細菌などの集合体であり、通常はサンゴ組織を溶解しながら栄養を得ているが、海水中の栄養塩濃度の増加によって栄養獲得量が増え、増殖が活性化されたと考えられる (Voss and Richardson, 2006)。

## 6. 今後の展望

ここ数十年でサンゴ礁生態系の衰退が注目され、環境ストレスの一つとして富栄養化を想定した調査研究が行われてきた。造礁サンゴの代謝変化と栄養塩の直接的な因果関係を評価するため、水槽などを利用した実験的研究が行われてきたが、その多くがサンゴ礁にはあまりにも高い栄養塩濃度を設定し、現実的な栄養塩環境が想定されていないと言わざるを得ない。サンゴ礁は貧栄養海域にありながら高い生産性を持つため、栄養塩が生物個体スケールあるいは群集スケールで迅速に吸収と再生を繰り返しているという古くからの見方があるが、サンゴ礁における海水の滞留時間は通常短く、そのようなリサイクルは物理化学的に不可能だとも考えられている (Atkinson and Falter, 2003; Atkinson, 2011)。Atkinson (2011) の総説では、陸域から栄養塩が流入したとしても、一次生産者と海水の境界層における拡散律速によって、栄養塩の大部分は吸収されずに外洋に流されるという機構が解説されている。恒常的に高い栄養塩濃度が維持される可能性があるのは、サンゴ礁の中でも河川水や地下水が流入する一部の限られた地点のみであり、サンゴ礁全体の富栄養化に容易にはつながらない。多くのサンゴ礁で栄養塩負荷が進行していることは事実であるが、実際に想定される栄養塩の濃度変動を考慮しながら、より現実的な造礁サンゴの応答を評価していくことが望まれる。また、同時に C : N : P 比などの化学量論的観点から、海水中の栄養塩組成と造礁サンゴの代謝を比較するなどして、代謝や物質循環における制限栄養素に注目していくことも必要であろう。

近年では地球規模で進行する温暖化や海洋酸性化なども注目を集め、温暖化はサンゴの白化を、酸性化は石灰

化速度の低下を招く要因として懸念されている (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007; Pandolfi *et al.*, 2011)。造礁サンゴに対する環境変化の影響は、これまでのところ単一因子の変化として調査されており、実際には複数の環境因子が同時に変動することがほとんど考慮されていない。Wooldridge (2009) はグレートバリアリーフ (オーストラリア) における観測結果から、水温上昇によるサンゴの白化は栄養塩濃度が高い海域ほど顕著であったことを報告し、水質環境の改善が白化を招く水温の閾値を低下させることを提唱した。これは現場データのモデル化によるものだが、今後は水温と栄養塩の両条件を制御した実験などを行うことによって、機構・因果関係の検証が望まれる。また、Langdon and Atkinson (2005) や Chauvin *et al.* (2011) は、栄養塩を吸収して多くのクロロフィルを持つ造礁サンゴは酸性化による石灰化速度の低下を受けにくいことを示した。これは将来的に海洋酸性化が進行したとしても、褐虫藻の光合成活性次第では石灰化速度の低下は免れることを意味しており、酸性化による炭酸カルシウム飽和度の低下という無機化学的考察だけでは不十分となる。このように複合的な環境変動の観点から研究を行うことは、より現実的な将来予測につながり、さらには日常的な環境変動下の生態生理機構の解明にも非常に有効と思われる。

最後に、本総説は造礁サンゴの生態生理に対する栄養塩の直接的効果に焦点を当てたが、実際のサンゴ礁生態系では様々な生物が複雑に絡み合いながら栄養塩負荷に対して応答し、それらを通じた間接的効果もまた造礁サンゴに影響を与えることを忘れてはならない。植物プランクトンや底生藻類などは栄養塩負荷の影響を直接に受ける一次生産者であるが、それらの光合成産物の一部は溶存態有機物として海水中に放出され、細菌群集を起点とした微生物食物連鎖に取り込まれ、さらにはより高次の生食食物連鎖にも影響を与える。造礁サンゴの NP 源は栄養塩だけでなく、動物プランクトンなどの捕食や、アミノ酸 (Hoegh-Guldberg and Williamson, 1999; Grover *et al.* 2008) や尿素 (Grover *et al.*, 2006) などの溶存態有機物の吸収によっても賄われるため、栄養塩負荷によってサンゴ礁海水の水質や微生物構成などが変化すれば、間接的に造礁サンゴの生態生理にも影響を与えることになる。現時点ではこのような物質循環学的

観点から造礁サンゴ周囲の研究を行っている例は少なく、化学・微生物学・藻類学・物理学などの多岐にわたる分野の連携が今後ますます必要になるであろう。

## 謝 辞

2名の査読者には時間を割いて頂き、多角的な視点から多くの有益な意見を頂いた。本研究は、環境省環境研究総合推進費 (RF-1009 サンゴ骨格を用いたサンゴ礁環境に及ぼす人間活動の影響評価に関する研究) による成果の一部である。

## References

- Allemand, D., É. Tambutté, J.-P. Girard, and J. Jaubert (1998): Organic matrix synthesis in the scleractinian coral *Stylophora pistillata*: role in biomineralization and potential target of the organotin tributyltin. *J. Exp. Biol.*, **201**, 2001–2009.
- Allemand, D., C. Ferrier-Pagès, P. Furla, F. Houlbrèque, S. Puverel, S. Reynaud, É. Tambutté, S. Tambutté, and D. Zoccola (2004): Biomineralisation in reef-building corals: from molecular mechanisms to environmental control. *C. R. Palevol.*, **3**, 453–467.
- Alongi, D. M., F. Tirendi, and A. Goldrick (1996): Organic matter oxidation and sediment chemistry in mixed terrigenous-carbonate sands of Ningaloo Reef, Western Australia. *Mar. Chem.*, **54**, 203–219.
- Atkinson, M. J., B. Carlson, and G. L. Crow (1995): Coral growth in high-nutrient, low-pH seawater: a case study of corals cultured at the Waikiki Aquarium, Honolulu, Hawaii. *Coral Reefs*, **14**, 215–223.
- Atkinson, M. J., and J. L. Falter (2003): Chapter 2, Coral Reefs, p. 40–64. In *Biogeochemistry of marine systems*, edited by K. D. Black and G. B. Shimmield, Blackwell publishing, Oxford.
- Atkinson, M. J. (2011) Biogeochemistry of nutrients, p. 199–206. In *Coral Reefs: an ecosystem in transition*, edited by Z. Dubinsky and N. Stambler, Springer.
- Badgley, B. D., F. Lipschultz, and K. P. Sebens (2006): Nitrate uptake by the reef coral *Diploria strigosa*: effects of concentration, water flow, and irradiance. *Mar. Biol.*, **149**, 327–338.
- Brown, B. E., and J. C. Bythell (2005): Perspectives on mucus secretion in reef corals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **296**, 291–309.
- Bruno, J. F., L. E. Petes, C. D. Harvell, and A. Hettinger (2003): Nutrient enrichment can increase the severity of coral diseases. *Ecol. Lett.*, **6**, 1056–1061.
- Bythell, J. C. (1990) Nutrient uptake in the reef-building coral *Acropora palmata* at natural environmental concentrations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **68**, 65–69.
- Catmull, J., D. Yellowlees, and D. J. Miller (1987): NADP+-dependent glutamate dehydrogenase from *Acropora formosa*: purification and properties. *Mar. Biol.*, **95**, 559–563.

- Chang, S. S., B. B. Prézelin, and R. K. Trench (1983): Mechanisms of photoadaptation in three strains of the symbiotic dinoflagellate *Symbiodinium microadriaticum*. *Mar. Biol.*, **76**, 219–229.
- Chauvin, A., V. Denis, and P. Cuet (2011): Is the response of coral calcification to seawater acidification related to nutrient loading? *Coral Reefs*, DOI 10.1007/s00338–011–0786–7
- Costa Jr., O. S., Z. M. A. N. Leão, M. Nimmo, and M. J. Attrill (2000): Nitrification impacts on coral reefs from northern Bahia, Brazil. *Hydrobiologia*, **440**, 307–315.
- Cox, E. F., and S. Ward (2002): Impact of elevated ammonium on reproduction in two Hawaiian scleractinian corals with different life history patterns. *Mar. Poll. Bull.*, **44**, 1230–1235.
- Crossland, C. J., and D. J. Barnes (1977): Nitrate assimilation enzymes from two hard corals, *Acropora acuminata* and *Goniastrea australensis*. *Comp. Biochem. Physiol. B.*, **57**, 151–157.
- Davies, P. S. (1984): The role of zooxanthellae in the nutritional energy requirements of *Pocillopora eydouxi*. *Coral Reefs*, **2**, 181–186.
- Davy, S. K., and C. B. Cook (2001): The influence of 'host release factor' on carbon release by zooxanthellae isolated from fed and starved *Aiptasia pallida* (Verrill). *Comp. Biochem. Physiol. Part A*, **129**, 487–494.
- Deane, E. M., and R. W. O'Brien (1981): Uptake of phosphate by symbiotic and free-living dinoflagellates. *Arch. Microbiol.*, **128**, 307–310.
- D'Elia, C. F. (1977): The uptake and release of dissolved phosphorus by reef corals. *Limnol. Oceanogr.*, **22**, 301–315.
- D'Elia, C. F., S. L. Domotor, and K. L. Webb (1983): Nutrient uptake kinetics of freshly isolated zooxanthellae. *Mar. Biol.*, **75**, 157–167.
- Dortch, Q. (1990): The interaction between ammonium and nitrate uptake in phytoplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **61**, 183–201.
- Dubinsky, Z., P. L. Jokiel (1994): Ratio of energy and nutrient fluxes regulates symbiosis between zooxanthellae and corals. *Pac. Sci.*, **48**, 313–324.
- Dubinsky, Z., N. Stambler (1996): Marine pollution and coral reefs. *Glob. Change. Biol.*, **2**, 511–526.
- Dubinsky, Z., I. Berman-Frank (2001): Uncoupling primary production from population growth in photosynthesizing organisms in aquatic ecosystems. *Aquat. Sci.*, **63**, 4–17.
- Dunn, J. G., P. W. Sammarco, G. LaFleur Jr. (2012): Effects of phosphate on growth and skeletal density in the scleractinian coral *Acropora muricata*: A controlled experimental approach. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **411**, 34–44.
- Fabricius, K. E. (2005): Effects of terrestrial runoff on the ecology of corals and coral reefs: review and synthesis. *Mar. Poll. Bull.*, **50**, 125–146.
- Faxneld, S., T. L. Jörgensen, and M. Tedengren (2010): Effects of elevated water temperature, reduced salinity and nutrient enrichment on the metabolism of the coral *Turbinaria mesenterina*. *Est. Coast. Shelf Sci.*, **88**, 482–487.
- Ferrier-Pagès, C., J.-P. Gattuso, S. Dallot, and J. Jaubert (2000): Effect of nutrient enrichment on growth and photosynthesis of the zooxanthellate coral *Stylophora pistillata*. *Coral Reefs*, **19**, 103–113.
- Ferrier-Pagès, C., V. Schoelzke, J. Jaubert, L. Muscatine, and O. Hoegh-Guldberg (2001): Response of a scleractinian coral, *Stylophora pistillata*, to iron and nitrate enrichment. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **259**, 249–261.
- Furnas, M., A. Mitchell, M. Skuza, and J. Brodie (2005): In the other 90%: phytoplankton responses to enhanced nutrient availability in the Great Barrier Reef Lagoon. *Mar. Poll. Bull.*, **51**, 253–265.
- Godinot, C., C. Ferrier-Pagès, and R. Grover (2009): Control of phosphate uptake by zooxanthellae and host cells in the scleractinian coral *Stylophora pistillata*. *Limnol. Oceanogr.*, **54**, 1627–1633.
- Godinot, C., R. Grover, D. Allemand, and C. Ferrier-Pagès (2011): High phosphate uptake requirements of the scleractinian coral *Stylophora pistillata*. *J. Exp. Biol.*, **214**, 2749–2754.
- Grover, R., J. F. Maguer, S. Reynaud-Vaganay, and C. Ferrier-Pagès (2002): Uptake of ammonium by the scleractinian coral *Stylophora pistillata*: Effect of feeding, light, and ammonium concentrations. *Limnol. Oceanogr.*, **47**, 782–790.
- Grover, R., J. F. Maguer, D. Allemand, and C. Ferrier-Pagès (2003): Nitrate uptake in the scleractinian coral *Stylophora pistillata*. *Limnol. Oceanogr.*, **48**, 2266–2274.
- Grover, R., J. F. Maguer, D. Allemand, C. Ferrier-Pagès (2006): Urea uptake by the scleractinian coral *Stylophora pistillata*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **332**, 216–225.
- Grover, R., J.-F. Maguer, D. Allemand, and C. Ferrier-Pagès (2008): Uptake of dissolved free amino acids by the scleractinian coral *Stylophora pistillata*. *J. Exp. Biol.*, **211**, 860–865.
- Harrison, P. L., and S. Ward (2001): Elevated levels of nitrogen and phosphorus reduce fertilization success of gametes from scleractinian reef corals. *Mar. Biol.*, **139**, 1057–1068.
- Hatcher, A. I., and B. G. Hatcher (1981): Seasonal and spatial variation in dissolved inorganic nitrogen in One Tree Reef Lagoon. *Proc. 4th Int. Coral Reef Symp.*, **1**, 419–424.
- 比嘉榮三郎・仲宗根一哉・大見謝辰男・満本裕影 (2001): 沖縄島の河川河口から海域への SS 及び栄養塩の流出. 沖縄県衛生環境研究所報, **35**, 111–119.
- Hoegh-Guldberg, O., L. R. McCloskey, and L. Muscatine (1987): Expulsion of zooxanthellae by symbiotic cnidarians from the Red Sea. *Coral Reefs*, **5**, 201–204.
- Hoegh-Guldberg, O., and G. J. Smith (1989): Influence of the population density of zooxanthellae and supply of ammonium on the biomass and metabolic characteristics of the reef corals *Seriatopora hystrix* and *Stylophora pistillata*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **57**, 173–186.
- Hoegh-Guldberg, O., and J. Williamson (1999): Availability of two forms of dissolved nitrogen to the coral *Pocillopora damicornis* and its symbiotic zooxanthellae. *Mar. Biol.*, **133**, 561–570.
- Hoegh-Guldberg, O., P. J. Mumby, A. J. Hooten, R. S. Steneck, P. Greenfield, E. Gomez, C. D. Harvell, P. F. Sale, A. J. Edwards, K. Caldeira, N. Knowlton, C. M. Eakin, R. Iglesias-Prieto, N. Muthiga, R. H. Bradbury, A. Dubi, M. E. Hatzioles (2007): Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science*, **318**, 1737–1742.
- Holcomb, M., D. C. McCorkle, and A. L. Cohen (2010): Long-term effects of nutrient and CO<sub>2</sub> enrichment on the temperate coral *Astrangia poculata* (Ellis and Solander, 1786). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **386**, 27–33.
- Houlbrèque, F., and C. Ferrier-Pagès (2009): Heterotrophy in tropical

- scleractinian corals. *Biol. Rev.*, **84**, 1–17.
- Isa, Y., and M. Okazaki (1987): Some observations on the Ca<sup>2+</sup>-binding phospholipids from scleractinian coral skeletons. *Comp. Biochem. Physiol.*, **87**, 507–512.
- Jackson, A. E., and D. Yellowlees (1990): Phosphate uptake by zooxanthellae isolated from corals. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **242**, 201–204.
- Johannes, R. E., W. J. Wiebe, and C. J. Crossland (1983): Three patterns of nutrient flux in a coral reef community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **12**, 131–136.
- Jones, R. J., and D. Yellowlees (1997): Regulation and control of intracellular algae (= zooxanthellae) in hard corals. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, **352**, 457–468.
- 金城孝一・比嘉榮三郎・大城洋平 (2006): 沖縄県のサンゴ礁海域における栄養塩環境について. 沖縄県衛生環境研究所報, **40**, 107–113.
- Kinsey, D. W., and P. J. Davies (1979): Effects of elevated nitrogen and phosphorus on coral reef growth. *Limnol. Oceanogr.*, **24**, 935–940.
- Langdon, C., and M. J. Atkinson (2005): Effect of elevated pCO<sub>2</sub> on photosynthesis and calcification of corals and interactions with seasonal change in temperature/irradiance and nutrient enrichment. *J. Geophys. Res.*, **110**, C09S07.
- Marubini, F., and P. S. Davies (1996): Nitrate increases zooxanthellae population density and reduces skeletogenesis in corals. *Mar. Biol.*, **127**, 319–328.
- Marubini, F., and M. J. Atkinson (1999): Effects of lowered pH and elevated nitrate on coral calcification. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **188**, 117–121.
- Marubini, F., and B. Thake (1999): Bicarbonate addition promotes coral growth. *Limnol. Oceanogr.*, **44**, 716–720.
- Miyajima, T., H. Hata, Y. Umezawa, H. Kayanne, and I. Koike (2007): Distribution and partitioning of nitrogen and phosphorus in a fringing reef lagoon of Ishigaki Island, northwestern Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **341**, 45–57.
- Miller, D. J., and D. Yellowlees (1989): Inorganic nitrogen uptake by symbiotic marine cnidarians: a critical review. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **237**, 109–125.
- Muller-Parker, G., C. B. Cook, C. F. D'Elia (1994a): Elemental composition of the coral *Pocillopora damicornis* exposed to elevated seawater ammonium. *Pac. Sci.*, **48**, 234–246.
- Muller-Parker, G., L. R. McCloskey, O. Hoegh-Guldberg, and P. J. McAuley (1994b): Effect of ammonium enrichment on animal and algal biomass of the coral *Pocillopora damicornis*. *Pac. Sci.*, **48**, 273–283.
- Muscatine, L., and C. F. D'Elia (1978): The uptake, retention, and release of ammonium by reef corals. *Limnol. Oceanogr.*, **23**, 725–734.
- Muscatine, L., and R. R. Pool (1979): Regulation of numbers of intracellular algae. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **204**, 131–139.
- Muscatine, L., P. G. Falkowski, J. W. Porter, and Z. Dubinsky (1984): Fate of photosynthetically fixed carbon in light- and shade-adapted colonies of the symbiotic coral *Stylophora pistillata*. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **222**, 181–202.
- Muscatine, L., P. G. Falkowski, Z. Dubinsky, P. A. Cook, and L. R. McCloskey (1989): The effect of external nutrient resources on the population dynamics of zooxanthellae in a reef coral. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **236**, 311–324.
- Nakajima, R., T. Yoshida, K. Fujita, A. Nakayama, Y. Fuchinoue, B. H. R. Othman, and T. Toda (2010): Release of particulate and dissolved organic carbon by the scleractinian coral *Acropora formosa*. *Bull. Mar. Sci.*, **86**, 861–870.
- Nauman, M. S., A. Haas, U. Struck, C. Mayr, M. el-Zibdah, and C. Wild (2010): Organic matter release by dominant hermatypic corals of the Northern Red Sea. *Coral Reefs*, **29**, 649–659.
- Nordemar, I., M. Nyström, and R. Dizon (2003): Effects of elevated seawater temperature and nitrate enrichment on the branching coral *Porites cylindrica* in the absence of particulate food. *Mar. Biol.*, **142**, 669–677.
- Pandolfi, J. M., S. R. Connolly, D. J. Marshall, A. L. Cohen (2011): Projecting coral reef futures under global warming and ocean acidification. *Science*, **333**, 418–422.
- Pastorok, R. A., and G. R. Bilyard (1985): Effects of sewage pollution on coral-reef communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **21**, 175–189.
- Renegar, D. A., and B. M. Riegl (2005): Effect of nutrient enrichment and elevated CO<sub>2</sub> partial pressure on growth rate of Atlantic scleractinian coral *Acropora cervicornis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **293**, 69–76.
- Rochelle-Newall, E. J., J.-P. Torréton, X. Mari, and O. Pringault (2008): Phytoplankton-bacterioplankton coupling in a subtropical South Pacific coral reef lagoon. *Aquat. Microb. Ecol.*, **50**, 221–229.
- Sanford, L. P., and S. M. Crawford (2000): Mass transfer versus kinetic control of uptake across solid-water boundaries. *Limnol. Oceanogr.*, **45**, 1180–1186.
- Sawall, Y., M. C. Teichberg, J. Seeman, M. Litaay, J. Jompa, and C. Richter (2011): Nutritional status and metabolism of the coral *Stylophora subseriata* along a eutrophication gradient in Spermonde Archipelago (Indonesia). *Coral Reefs*, **30**, 841–853.
- Snidvongs, A., and R. A. Kinzie III (1994): Effects of nitrogen and phosphorus enrichment on in vivo symbiotic zooxanthellae of *Pocillopora damicornis*. *Mar. Biol.*, **118**, 705–711.
- Stambler, N., N. Popper, Z. Dubinsky, and J. Stimson (1991): Effects of nutrient enrichment and water motion on the coral *Pocillopora damicornis*. *Pac. Sci.*, **45**, 299–307.
- Stambler, N., E. F. Cox, and R. Vago (1994): Effect of ammonium enrichment on respiration, zooxanthellar densities, and pigment concentrations in two species of hawaiian corals. *Pac. Sci.*, **48**, 284–290.
- Steven, A. D. L., and A. D. Broadbent (1997): Growth and metabolic responses on *Acropora palifera* to long term nutrient enrichment. *Proc. 8th Int. Coral Reef Symp.*, **1**, 867–872.
- Steven, A. D. L., and M. J. Atkinson (2003): Nutrient uptake by coral-reef microatolls. *Coral Reefs*, **22**, 197–204.
- Stimson, J., and R. A. Kinzie III (1991): The temporal pattern and rate of release of zooxanthellae from the reef coral *Pocillopora damicornis* (Linnaeus) under nitrogen-enrichment and control conditions. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **153**, 63–74.
- Szmant, A. M., L. M. Ferrer, and L. M. FitzGerald (1990): Nitrogen excretion and O : N ratios in reef corals: evidence for conservation of nitrogen. *Mar. Biol.*, **104**, 119–127.
- Szmant, A. M., and A. Forrester (1996): Water column and sediment nitrogen and phosphorus distribution patterns in the Florida

- Keys, USA. *Coral Reefs*, **15**, 21–24.
- Szmant, A. M. (2002) Nutrient enrichment on coral reefs: Is it a major cause of coral reef decline? *Estuaries*, **25**, 743–766.
- Tanaka, Y., T. Miyajima, I. Koike, T. Hayashibara, and H. Ogawa (2006): Translocation and conservation of organic nitrogen within the coral-zooxanthella symbiotic system of *Acropora pulchra*, as demonstrated by dual isotope-labeling techniques. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **336**, 110–119.
- Tanaka, Y., T. Miyajima, I. Koike, T. Hayashibara, and H. Ogawa (2007): Imbalanced coral growth between organic tissue and carbonate skeleton caused by nutrient enrichment. *Limnol. Oceanogr.*, **52**, 1139–1146.
- Tanaka, Y., H. Ogawa, T. Miyajima (2010): Effects of nutrient enrichment on the release of dissolved organic carbon and nitrogen by the scleractinian coral *Montipora digitata*. *Coral Reefs*, **29**, 675–682.
- Tanaka, Y., T. Miyajima, A. Watanabe, K. Nadaoka, T. Yamamoto, and H. Ogawa (2011a): Distribution of dissolved organic carbon
- Tanaka, Y., H. Ogawa, and T. Miyajima (2011b) Bacterial decomposition of coral mucus as evaluated by long-term and quantitative observation. *Coral Reefs*, **30**, 443–449.
- Thomas, F. I. M., and M. J. Atkinson (1997): Ammonium uptake by coral reefs: Effects of water velocity and surface roughness on mass transfer. *Limnol. Oceanogr.*, **42**, 81–88.
- Tomasik, T., and F. Sander (1985): Effects of eutrophication on reef-building corals. *Mar. Biol.*, **87**, 143–155.
- Umezawa, Y., T. Miyajima, H. Kayanne, and I. Koike (2002): Significance of groundwater nitrogen discharge into coral reefs at Ishigaki Island, southwest of Japan. *Coral Reefs*, **21**, 346–356.
- Voss, J. D., and L. L. Richardson (2006): Nutrient enrichment enhances black band disease progression in corals. *Coral Reefs*, **25**, 569–576.
- Wang, J.-T., and A. E. Douglas (1998): Nitrogen recycling or nitrogen conservation in an alga-invertebrate symbiosis? *J. Exp. Biol.*, **201**, 2445–2453.
- Ward, S., and P. Harrison (2000): Changes in gametogenesis and fecundity of acroporid corals that were exposed to elevated nitrogen and phosphorus during the ENCORE experiment. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **246**, 179–221.
- Webb, K. L., W. D. DuPaul, W. Webb, W. Sottile, and R. E. Johannes (1975): Enewetak (Eniwetok) Atoll: Aspects of the nitrogen cycle on a coral reef. *Limnol. Oceanogr.*, **20**, 198–210.
- Webb, K. L., and W. J. Wiebe (1978): The kinetics and possible significance of nitrate uptake by several algal-invertebrate symbioses. *Mar. Biol.*, **47**, 21–27.
- Wild, C., M. Huettel, A. Klüeter, S. G. Kremb, M. Y. M. Rasheed, B. B. Jørgensen (2004): Coral mucus functions as an energy carrier and particle trap in the reef ecosystem. *Nature*, **428**, 66–70.
- Wilkerson, F. P., and L. Muscatine (1984): Uptake and assimilation of dissolved inorganic nitrogen by a symbiotic sea anemone. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **221**, 71–86.
- Wooldridge, S. A. (2009) Water quality and coral bleaching thresholds: Formalising the linkage for the inshore reefs of the Great Barrier Reef, Australia. *Mar. Poll. Bull.*, **58**, 745–751.
- Yellowlees, D., T. A. V. Rees, and W. K. Fitt (1994): Effect of ammonium-supplemented seawater on glutamine synthetase and glutamate dehydrogenase activities in host tissue and zooxanthellae of *Pocillopora damicornis* and on ammonium uptake rates of the zooxanthellae. *Pac. Sci.*, **48**, 291–295.
- Yellowlees, D., T. A. V. Rees, and W. Leggat (2008): Metabolic interactions between algal symbionts and invertebrate hosts. *Plant, Cell Environ.*, **31**, 679–694.



# Nutrient uptake by reef-building corals and the ecophysiological effects

Yasuaki Tanaka<sup>†</sup>

## Abstract

Coral reef ecosystems have developed in oligotrophic seawater, but the adjacent land often provides nutrients to the reef water via river and groundwater. In particular, an increasing nutrient level because of anthropogenic nutrient loading has been a serious problem in many coral reefs for a long time. While reef-building corals have adapted with the symbiotic algae (zooxanthellae) to oligotrophic seawater, many previous studies have observed that nutrient enrichment increases the density of zooxanthellae and the algal photosynthetic rate per unit surface area of the coral. However, the effect of nutrients on coral growth (calcification) is not still well understood, and one of the reasons may be that unrealistically high nutrient conditions have been applied in many laboratory studies. In this paper, the uptake and assimilation processes of inorganic nutrients by reef-building corals were categorized for each nutrient species, and the roles of host corals and zooxanthellae and the factors that influence the nutrient uptake rate were summarized. Then, the ecophysiological effects of nutrient enrichment on coral-algal symbiotic metabolism have been reviewed from the perspective of anthropogenic eutrophication of coral reefs.

**Key words:** zooxanthellae, nutrients, photosynthesis, calcification

(Corresponding author's e-mail address: tanaka.yask@gmail.com)

(Received 14 December 2011; accepted 18 April 2012)

(Copyright by the Oceanographic Society of Japan, 2012)

---

<sup>†</sup> Faculty of Science, University of the Ryukyus  
Sesoko Station, Tropical Biosphere Research Center,  
University of the Ryukyus, 3422 Sesoko, Motobu, Okinawa, 905-0227, Japan