

— 総説 —

海洋学の 10 年展望 (Ⅲ)*

— 日本海洋学会将来構想委員会生物サブグループの議論から —

浜崎 恒二^{1**}・石坂 丞二²・齊藤 宏明³・杉崎 宏哉⁴・鈴木 光次⁵・高橋 一生⁶・千葉 早苗⁷

要 旨

海洋生物を中心とする視点から、海洋学の過去 10 年程度の研究の進展を総括するとともに、今後 10 年間でわが国として取り組むべき研究の方向性と必要とされる研究基盤について論じた。特に、「生物多様性」を生物海洋学、海洋生物学を特徴づけるに最もふさわしい言葉として、その解明ならびに地球システムとの関係について重要と考えられる課題毎に論じた。生物多様性の解明においては、動植物プランクトン及び微生物群集多様性の解明、鍵種の生物学、非優占種の役割、多様性と生物間相互作用を重要課題とした。生物多様性と地球システムとの関係については、気候変動による影響と気候へのフィードバック、複合生態系としての沿岸域、生物多様性とモニタリング、生態系・生物地球化学統合モデルを重要課題とした。

キーワード：海洋学、将来構想、生物多様性、研究基盤

1. はじめに

生物サブグループでは、「海洋学分野において今後 10 年間で目指すべき研究の方向性」として、「生物多様性」をキーワードとすることで一致した。この言葉が、最も

生物海洋学、海洋生物学を特徴づけるにふさわしいと考えたからである。海洋物理は水温・塩分といった少数のパラメータを対象としており、化学は元素と化合物を対象としている。化合物の種類は無数にあるが、海洋学がこれまで対象としてきた元素や化合物はそれほど多くない。それに対して、生物は真核生物のみでも 220 万種が海洋に生息し、その 91% は未発見、未記載と推測されている (Mora *et al.*, 2011)。さらに個々の生物種には、固有の生理・生態といった学問分野が広がっている。まさに、生物学とは多様性と格闘する学問分野である。1992 年の生物多様性条約採択からすでに 20 年が経過しており、「生物多様性」はもはや新しい概念ではないが、生態系の構造や機能とそのダイナミクスを理解する上で必須であり、気候変動への適応や生態系サービスの維持といった社会的要請に深く関わる概念であることから、今後ますますその重要性が高まって行くだろう。そこで、

* 2013 年 5 月 29 日受領；2013 年 7 月 13 日受理

著作権：日本海洋学会，2013

1 東京大学大気海洋研究所

2 名古屋大学地球水循環研究センター

3 (独)水産総合研究センター東北水産研究所

4 (独)水産総合研究センター本部

5 北海道大学大学院地球環境科学研究院

6 東京大学農学生命科学研究科

7 (独)海洋研究開発機構地球環境変動領域

** 連絡著者：浜崎 恒二

〒277-8564 千葉県柏市柏の葉 5-1-5

TEL: 04-7136-6171 FAX: 04-7136-6171

e-mail: hamasaki@aori.u-tokyo.ac.jp

どのような観点から生物多様性をキーワードとして研究してゆくべきか、その具体的な方向性について議論しとりまとめた。

近年、海洋生物センサス (Census of Marine Life) に代表されるように、海洋生物の分布や多様性に関する知見の蓄積が進んできた。単に、「生物を人間の都合で絶滅させてはならない」という倫理的理由だけではなく、生物の多様度が生態系の安定性 (stability) や復元性 (resilience) に影響を与え、ひいては生態系サービスの維持に重要な意味をもっていることから、生物多様性の把握と保全が重要であると認識されるようになってきている (e.g. Ptacnik *et al.*, 2008; Cardinale, 2011; Corcoran and Boeing, 2012)。

「生物多様性 (Biological diversity/Biodiversity)」は、1992 年ブラジルのリオデジャネイロで開かれた国連環境開発会議 (地球サミット) において採択された「生物の多様性に関する条約」(生物多様性条約 CBD: Convention on Biological Diversity) によって広く知られるようになった。生物多様性は、CBD において「陸地、海洋、その他の水圏生態系とそれらを含む複合生態系など、あらゆる環境に生息する生物間の変異性 (variability) であり、種内 (遺伝子) の多様性、種間 (種) の多様性、生態系の多様性を含む」と定義されている。

一般に、「種」は雌雄による繁殖が可能な生物集団から構成され、生物を分類する上での最も基本的な単位である。したがって、種数は生物の多様性を評価する最も基本的な指数となる。2000 年から 2010 年に実施された海洋生物センサスによって、既知の海洋生物種の観察、出現記録がデータベース化され、その多様性を全球規模で比較することができるようになった。現時点で、学名が付けられている海洋生物 (微生物を除く) の総種数は 20 万種に達するとされている。実際に海洋に生息する生物種の数がある程度になるかは確定していないが、少なくとも 200 万種が今後発見されると考えられている (Mora *et al.*, 2011)。一方、微生物 (細菌、古細菌、原生生物) の場合は、「雌雄による繁殖集団」としての種の定義は存在せず、一定の遺伝的性質を共有する集団として便宜的に種が規定されている。従って、微生物の多様性を評価する指数としての種数は、系統型 (進化的類

縁関係もしくは遺伝的相同性によって判別される型) の数を意味している。現在、種名が記載されている微生物は、細菌及び古細菌で約 1 万種、原生生物で約 20 万種であるが、自然環境中に生息する微生物の 9 割以上は培養困難であるため種名が付与されていない。培養できなくても、環境試料から微生物細胞を回収し、直接的に遺伝子配列を解析することによって多様性を調べることができる。海洋の微生物を除く真核生物の総種数が 200 万種と推定されているのに対して、これまでの研究によって、1 ℓ の海水中には 2 万種の細菌が存在し、海洋生物センサスで調査された試料だけでも 2000 万種あるいはそれ以上の微生物が存在すると推定されている。さらに、様々な海洋生物の表面や体内に生息する微生物を含めると 10 億種に達する可能性があるとも言われている (CoML report, 2011)。

海洋生物の多様性、分布、生物量について、全球規模での基礎データの整備が進みつつあり、依然として海域や深度によって多くの空白域が残されているものの、ここ 10 年間の情報量の蓄積は顕著である。また、生物ゲノムの塩基配列解読 (シーケンス) 技術の飛躍的進展により、安価で大量のシーケンスデータを得ることが可能となり、特定の遺伝子を種判別のマーカーとした生物多様性の評価を大規模に実施することが可能となってきた。こうした技術によって、海洋生物の基礎データの蓄積は今後さらに加速すると予想される。これらの膨大な基礎データは、海洋生態系の構成者とその分布パターンを明らかにすることによって、生態系や物質循環研究において、新たな方向性を示すことにつながると予想される。また、こうした基礎データをもとにした海洋生物の動態研究や長期モニタリング、そのための効率的なデータ取得方法やプラットフォームの開発といったことが必要となるに違いない。

生物多様性に関するデータの蓄積や研究の進展は、Ecosystem-Based Fishery Management のような水産資源や海域の持続的利用、海洋保護区設定などにおいても重要と考えられる。また、海底資源開発や洋上発電のような将来的な実施可能性の高い海洋、海底利用に備え、海洋生態系への影響評価や持続的利用の根拠となる知見も得ておく必要がある。その他の社会的要請として、沿岸域で提唱されている「里海」という概念とのつながり

や、震災復興、放射性物質の魚介類への蓄積評価などへの貢献も視野に入れた研究も求められるだろう。

以上のような状況を背景として、海洋生物及び生態系に関わる海洋学領域の研究において、今後10年間に我々が取り組むべき課題について以下に述べる。

2. 海洋における生物多様性の解明

2.1 植物プランクトン群集の多様性

海洋の光合成生物による年間の純基礎生産（純光合成量）は、陸上植物とほぼ同等で、年間約 50×10^{15} g Cと見積られており、その約91%は植物プランクトンが担っている（Raven, 2009）。この海洋植物プランクトンによる光合成は、海洋生物による二酸化炭素固定機能（生物炭素ポンプ）のみならず、海洋生態系における生食食物連鎖や微生物食物網における基盤的役割を果たしている。従って、海洋植物プランクトン群集の多様性を把握することは、今後の地球環境変化に対する海洋生態系の応答を評価する上で必須である。しかしながら、その一方で、植物プランクトン群集は、主にアーキプラスチダに属する陸上の光合成生物とは異なり、多様な分類群によって占められていることから、多様性評価が技術的により困難となっている。

植物プランクトンは、大別すると、原核生物であるシアノバクテリア（ラン藻類）と真核植物プランクトンに分類されるが、真核植物プランクトンの系統群は、クロマルベオラータ（ストラメノパイル、アルベオラータ、ハプト藻類及びクリプト藻類を含む）、アーキプラスチダ、リザリア、盤状クリステ類に及ぶ（Fehling *et al.*, 2007）。従来、海洋植物プランクトンの同定には、従来、明視野・蛍光顕微鏡、走査型・透過型電子顕微鏡、高速液体クロマトグラフィー、フローサイトメトリーを用い、細胞形態や細胞内色素組成の特徴に依存していた。しかし、近年、DNA解析手法の顕著な発達により、これまでの植物プランクトン群集構造の再評価のみならず、これまでに知見の著しく乏しかった、形態的特徴の少ないピコサイズ（ $<3 \mu\text{m}$ ）の植物プランクトン群集の多様性を評価することが可能になってきた。例えば、シアノバクテリアについては、亜熱帯および熱帯外洋域で細胞

数的に優占する *Prochlorococcus* や *Synechococcus* のファイロタイプ（エコタイプ）が数多く識別された（Scanlan and West, 2002）。また、ピコサイズやナノサイズ（ $3-20 \mu\text{m}$ ）の窒素固定を行うシアノバクテリアも発見された（Zehr *et al.*, 2001）。これら単離株の幾つかについては、全ゲノムが解読され、比較ゲノムにより、生理機能の違いや系統進化が明らかになった（Swingley *et al.*, 2008）。海洋真核植物プランクトンについても、中心目珪藻 *Thalassiosira pseudonana*（Armbrust *et al.*, 2004）等で全ゲノムが解読されるとともに、最近、多様性に関する幾つかの大きな発見があった。例えば、Liu *et al.* (2009) は、外洋域で優占する炭酸塩殻を持たないピコサイズのハプト藻類の非常に高い多様性を報告した。さらに最近、Worden *et al.* (2012) は、環境サンプルから、未培養のピコサイズのペラゴ藻の全葉緑体ゲノムの解読に成功するとともに、その分類群の高い多様性を明らかにした。細胞の形態的特徴に基づき検鏡で見積もられた海洋植物プランクトンの種数は約5000と考えられており（Tett and Barton, 1995）、遺伝子データによって評価される OTU（Operational Taxonomic Unit）の数はそれより1桁もしくは2桁大きくなることが予想されるが、現時点では不明である（Ebenezer *et al.*, 2012）。これは、植物プランクトンを対象とした DNA バーコーディング技術や DNA データベースの構築が、細菌や動物プランクトンのそれらと比較すると、より発展途上にあることに起因するが、今後、次世代 DNA シーケンサーから得られる多量の核酸情報から、海洋植物プランクトン群集の多様性評価が進むことが期待される。また、現在、日本近海を含む西部北太平洋外洋域における植物プランクトンの DNA データは、大西洋と比べ、非常に限られているため、今後の著しい拡充が喫緊の課題である。また、これを実行することにより、同海域における植物プランクトンの分子系統地理、系統進化、およびそれらと生物地球化学過程とのかかわりに関する知見が急速に拡大することが期待される。

近年、Boyce *et al.* (2010) は、全球規模で植物プランクトン現存量が過去100年間にわたって低下し、その減少率は1年当たり約1%であったことを報告した。しかしながら、その後、この論文に対する数多くの批判が

あり、それら結果は未だ実証されていないが、今後の地球温暖化により、海洋植物プランクトン群集の生産力および組成の変化が予測されている (Thomas *et al.*, 2012)。今後、広域海洋において、これら変化を評価するには、海色衛星リモートセンシングによる植物プランクトンの現存量 (クロロフィル *a* 濃度) と群集組成の推定手法 (例えば, Hirata *et al.*, 2011) が有用であることから、衛星データの校正と検証の拡充, 推定アルゴリズムの精度向上が期待される。また、海洋植物プランクトン群集の多様性をより現実的に表現するためのモデルの開発も必要である。興味深いことに、最新の Follows and Dutkiewicz (2011) のモデル結果によると、西部北太平洋黒潮続流域において、植物プランクトン群集の多様性が全球的に見て高いことが示唆されている。古典的には、Hutchinson (1961) が “The Paradox of the Plankton” として提唱したが、未だ海洋の限られた資源 (栄養塩や光) の中で、数多くの植物プランクトン種が共存できるための形成、維持、消滅のプロセスの理解が現在でも不足しており、西部北太平洋域において、さらなる研究成果の充実が望まれる。

リコメンデーション

- 植物プランクトンを対象とした DNA バーコーディング技術の開発とその応用 (特に西部北太平洋域)
- 植物プランクトン群集の多様性を評価するための衛星リモートセンシングデータの精度向上および多様性モデルの開発

2.2 動物プランクトン群集の多様性

海洋では約 7000 種の動物プランクトンが記載されており (Bucklin *et al.*, 2010)、海洋における動物プランクトンの多様性研究は、種の記載から始まり古くから行われてきた。動物プランクトンの多様性に関する主な疑問は 1) どんな種が生息しているのか?, 2) 種の分布様式の一般的なパターンとは何か?, 3) 分布様式を決めている要因は何か?, 4) これらの分布様式はどのように進化したか? にまとめられる (McGowan, 1971)。国際的共同研究として始まった Census of Marine Life の中でも Census of Marine Zooplankton が 10 年の活

動期間を経て、データベースの構築, 比較的短い遺伝子情報から種を検索するバーコード手法の開発と遺伝子情報の蓄積, 多様性が高く生態系としての脆弱性があるホットスポットの抽出など多くの成果を上げてきた (Bucklin *et al.*, 2010)。例えば、熱帯亜熱帯のアジア海域は、種多様性が高いホットスポットの一つであるが、アジア沿岸地域の経済発展のため、沿岸性の生物を中心としてその生息環境は急激に悪化している。また、クラゲなどの刺胞動物, クシクラゲ類, サルバ類などの堅い組織を持たないゼラチン質プランクトンは、採集法, 固定法の問題や分類形質の難しさから、その多様性や生態系における重要性が過小評価されてきた生物であり、見過ごされてきた生物群としてホットスポットとして、提案されている。

動物プランクトンの多様性は、他の生物と同様に低緯度で高く、高緯度海域では北極海に比べ南大洋で若干高くなっている (Kuriyama and Nishida, 2006)。また、生物量は表層で高いのに対し、多様性 (種数, 均衡度) は中層で高くなる。動物プランクトンの多様性の特徴は植物プランクトンや細菌群集と同じく、全球多様性に対する局所的な多様性の高さ (例えば浮遊性カイアシ類は全世界で約 2200 種が知られているが、1 地点での採集で 150 種が採集される) である。しかしこのような俯瞰的知見は、限られた分類群における分析であったり、限られた海域における記載であることが多く、海盆スケール, 全球スケールでの研究は困難であった。この要因としては形態分類とそれに基づく生物地理研究は、多くの時間と労力を要する作業であり、この問題を打破する画期的な手法開発が必要であったことが挙げられる。さらに、動物プランクトンの分類を専門とする研究者は世界的にも絶滅の危機に瀕している。生物研究の上で分類学の重要性は色あせることはないが、多くの研究分野の台頭の中で縮小していると言わざるを得ない。一方で、分子手法を用いた種同定は、データベースの充実に伴い急速に発展している。この手法の利点はデータベースが正確ならば、専門や経験を問わずに正確な分類ができることにあり、今後 20 年間で、形態分類から分子分類への移行を図ることは、現代の重要な課題である。Census of Marine Zooplankton の活動によって大きな進歩があったものの、McGowan の疑問に対しては、ほとんど回答

を得ていないのが現状であり、バーコード法を含む分子生物学的手法により、根本的な問いに対して回答を与えていくのが今後の大きな課題である。また、多様性の高い太平洋に面し、縁辺海、複数の海流系に接し、超深海に至る海溝域に近い日本は、動物プランクトンの多様性研究を行うには、世界的に最も恵まれた立地であることを認識する必要がある。

リコメンデーション

- 動物プランクトンを対象とした DNA バーコーディング技術の開発とその応用
- メタゲノム解析など先端的手法による太平洋全域の動物地理学的マッピング

2.3 微生物群集の多様性

海洋微生物の多様性についても、種組成、分布パターン、分布要因、進化が基本的な問いであろう。加えて、微生物は、生態系における様々な物質代謝（炭酸固定、硝化、脱窒、窒素固定、硫酸還元、硫酸酸化、水素生成、メタン生成など）に直接的に関与することから、多様性と機能の関係も併せて考えることが重要である。つまり、どのような種が生息するかという知見と同時に、その種がどのような機能をもち、その機能発現が環境によってどう変化するか（応答）の知見を得ることが重要である。さらに、こうした機能発現は分子から細胞レベルの現象であることから、有機物の分解過程や植物プランクトンとの相互作用など、ナノメートルからミリメートルという極微小スケールでの分子間相互作用や細胞間相互作用を明らかにすることが、生態系レベルさらにはグローバルスケールでの生物地球化学的現象の理解に不可欠であると考えられるようになっている (Azam and Malfatti, 2007)。

環境中における微生物群集の多様性について、研究対象とできるようになったのはごく最近のことである。1970年代後半から蛍光顕微鏡による直接計数が可能となり、従来の寒天平板を用いたコロニー計数法では海水中の微生物現存量を大幅に過少評価していたことが明らかとなった。その結果、1980年代には、微生物現存量のより正確な把握に基づき、従来の生食食物連鎖に加え

て微生物の食物連鎖が重要であるとする「微生物ループ」の概念が提唱された (Azam *et al.*, 1983)。さらに、1990年代に、リボゾーマル RNA (rRNA) 遺伝子をマーカーとして微生物の種を判別する手法が開発され、環境中の微生物から直接 DNA を抽出し rRNA 遺伝子配列をシーケンスすることにより微生物群集構造やその多様性を解析することができるようになった。こうした研究によって、自然環境中には未培養の独立した系統群が存在し、実際の環境中においてはしばしば、こうした未培養系統群が優占種や鍵種として生態学的に重要な役割を果たしているらしいこともわかってきた (DeLong, 2007)。

現在、超並列シーケンサー（または次世代シーケンサー）と呼ばれる新しい配列解読装置によって、配列決定コストは 1/10 以下となり、一回の分析での配列決定数も劇的に上昇し続けている。これらの装置を利用した環境 DNA や RNA の網羅的解析（メタゲノミクス、メタトランスクリプトミクス）によって、未培養の優占微生物種の機能や動態を解析する研究が加速しており、こうした方向性の研究は今後も発展してゆくと考えられる (Yilmaz *et al.*, 2011)。環境中の微生物代謝機能の解析と並行して、代謝の基質あるいは産物となるであろう海水中の様々な有機物について、その化学構造の解明を進めてゆくことも重要である。また、培養できない個別微生物の詳細な機能解析や遺伝子解析を同時に進める手法として、フローソーティングやマイクロフロイディクス技術を用いて物理的に微生物を単離する手法が注目される (Ishii *et al.*, 2010)。

メタゲノミクスだけでなく従来の系統遺伝子マーカー（例えば 16S rRNA 遺伝子）の PCR 増幅による微生物群集構造解析においても、新たな進展が見られている。「国際海洋微生物センサス (<http://icomm.mbl.edu/>)」では、世界中から様々なタイプの海洋環境試料が集められ、海の微生物多様性の大規模な解析が実施された。従来の多様性解析が、一試料につき 100~200 の配列情報を得て行われてきたのに対して、1万~2万の配列情報を得て多様性解析が実施された。その結果、数的には全体の 2 割程度しか占めていない rare microbes と呼ばれる稀少な微生物種が、全体の多様性の大部分を担っていることがわかってきた (Sogin *et al.*, 2006)。こうした

稀少微生物種が、環境変化に対する生態系の頑強性や復元性に深く関与している可能性があり、生態系の理解のためにその動態や機能解明が必須とされている (Pedorosa-Alio, 2007)。

現在、DNA 塩基配列を分子レベルで解析するナノポアシーケンサーや DNA トランジスタの開発が進められており、近い将来に超小型で使い捨てタイプの塩基配列解読装置が登場すると予想されている (Stahl and Lundeberg, 2012)。そのような装置があれば、生物種の同定や多様性解析を船上や採取した現場で行うことができる。従って、次世代の研究船には、こうした最新技術の利用を前提とした研究設備が求められるだろう。また、船上で得られた生物情報をインターネット経由で解析するための高速通信回線も必須となる。

近年、配列情報産生能力の増加速度は、コンピュータの演算処理速度の増加速度を上回っており、大規模解析においては、データ解析に要するコストがシーケンスに要するコストを超える状況となっている。また、環境中の微生物群集を対象とするメタゲノミクス研究においても、その試料が得られた環境を記述するさまざまなデータ (温度、塩分、pH、有機物濃度など、メタデータと呼ばれる) を同時に測定することが重要と認識されており、ゲノムデータとメタデータの共有、ソフトウェアや演算装置といった解析資源の共有、共有のためのプラットフォームの構築、人材育成といったことが急務となっている。

リコメンデーション

- 微生物多様性の把握とその機能発現解析、代謝化学物質の分析
- ミクロスケールでの微生物動態の把握
- 現場での生物種同定や動態解析技術の開発とその応用

2.4 鍵種の生物学

鍵生物とは生態系の機能にとって重要な役割を果たす生物種または生物群である。一般的には各機能集団における優占種と捉えられる。機能集団とは、ある一定の生理的・生態学的機能を持った生物集団であり、窒素固定生物、日周鉛直移動生物などあらゆるスケールでこれを

規定できる。今日的には生態系モデルのコンパートメントと考えればよいかもしれない。

鍵生物生物学の重要さは自明であり、多くの研究がなされてきた。たとえば大西洋中高緯度に優占するカイアシ類 *Calanus finmarchicus* は 500 報を超える論文が出版されている。しかし、太平洋に目を向けると同等のニッチを占める *Calanus pacificus*, *Neocalanus plumchrus* に関しては、1/10 程度しか発表がない。分布、生活史、生理活性、行動、被食捕食関係などがある程度の確度をもって把握されている生物は、ごく限られた生物種、生物群であると言わざるを得ない。例えば、過去 20 年間で複数の大型研究がなされた亜寒帯太平洋においては、動物プランクトンではカイアシ類、オキアミ類、ヤムシ類、端脚類などの生物群優占種で、生活史が解明され (Ikeda *et al.*, 2008)、その結果は生態系モデルに組み込まれている (Kishi *et al.*, 2007)。しかし、これらの生物種でも、生理活性や長期変動などについては依然として未解明な部分が多い。さらに、生態学、生物学は対象生物を観察することで進歩を遂げてきた学問であるが、プランクトンの場合は、海中に生息する微小な生物であるため、観察に依存する研究分野は遅れている。一方、植物プランクトンについては、測定例の限られていた一次生産の測定や律速栄養素の解明などで大きな進展があったものの (Imai *et al.*, 2002; Tsuda *et al.*, 2003)、赤潮生物を除く植物プランクトンではほとんど手が付けられていない。亜熱帯海域においては、窒素固定生物や大型カイアシ類の生活史で大きな進展があったが (Kitajima *et al.*, 2009; Shimode *et al.*, 2009)、鍵生物群の生物学としてはやるべきことが多く残されている。例えば、魚類、海獣類の主要な餌料であったり物質の鉛直輸送に関与するカイアシ類およびオキアミ類は研究を推進すべき生物群である。日本沿岸に広く分布し優占するカイアシ類、*Calanus sinicus* と *Paracalanus* 属カイアシ類は魚類稚仔の重要な餌生物群と考えられ、数十年スケールの生物量変動が報告されているが (Nakata and Hidaka, 2003)、分類をはじめとする基本的な生物学は極めて不十分であり、今後 10 年間で、研究推進がなされなくてはならない重要な生物群であろう。

今後、鍵生物の生物学を進めるにあたって、いくつかの方向性があると考えられる。第一に、我々が直面して

いる温暖化、海洋酸性化を考えた場合、物質の再配分に大きく関与する生物の重要性が指摘できよう。この意味では、植物プランクトンでは、成長速度が速く沈降過程におけるバラストとして機能する珪藻、円石藻、窒素固定を行うシアノバクテリアが対象として重要であり、動物プランクトンでは優占種を対象とすべきである。さらに、ある鍵生物の特徴を明らかにするためには、対照的な複数の生物を扱うことが望ましく、例えば、優占種と非優占種、大型と小型、沿岸種と外洋種などの対比を通して明らかにするべきであろう。第二の視点は多様性である。海洋の生物学は、栄養段階や生態系モデルなど限られた生物区分とその関係性を歴史的には研究してきたが、種の存在は、種固有の生活史、生物学的特徴があることを暗示している。新しい機能群や鍵生物の提示に至るような探査を進めるべきである。我が国は、生物多様性のホットスポットとされる東南アジア海域および深海研究 (Bucklin *et al.*, 2010) に適した位置にあり、今後の進展に責任がある。第三は、分子生物学的な手法の発展である。ミトコンドリア DNA 等を用いた分子系統解析により、各分類群内での系統関係が明らかになりつつある (eg. Machida *et al.*, 2009)。浮遊生物は化石としての情報が少ない分類群が多く、進化系統は不明なものが多かった。今後は、進化系統を背景に、生活史などの生物学的特徴を考えていくべきであろう。さらに、形態学的には同定が困難な生物や発育段階の同定 (例えばバーコード法)、特定遺伝子の発現などが応用可能な手法となり (Bucklin *et al.*, 2010)、今後の大きな発展が期待できる。

リコメンデーション

- 珪藻、円石藻、窒素固定生物の生物学的知見の飛躍的拡充
- 各海域での重要種と比較対象生物の生活史、行動等解明
- 分子生物学的手法など新技術導入

2.5 非優占種の役割

一般に生物群集は少数の優占種と多くの非優占種から構成されており (Odum, 1963)、漂泳区生態系も例外で

はない。とりわけ海洋の大部分を占める亜熱帯域や中深層のプランクトン群集においては多数の非優占種が出現することが知られており (McGowan and Waker, 1979; Takahashi *et al.*, 2000; Kosobokova and Hopcroft, 2010)、安定した均一な環境に多くの種が生息する“plankton paradox”を示す典型的な例となっている。物質循環や生物地球化学的な視点から元素やエネルギーの流れなどを考える場合、優占種を考慮すれば十分であるが、しかし数理モデルなので再現される単純化された生態系は実際の姿とはかなり異なる。このことは、非優占種が資源獲得競争で優占種に劣る「敗者」の集まりではなく、それぞれの種が生態系内において特定のニッチを占める重要な構成要素であることを示している。海洋生物群集における近年の研究では種多様性の低下が、生態系の機能低下、すなわち生産性、安定性、復元性の低下を招き、環境変動に対する群集自体の脆弱性を高めることが明らかとなってきている (Worm *et al.*, 2006)。すなわち非優占種の生存メカニズムや、生態系における役割や機能の解明は、環境変動に対する生態系の応答を明らかにするために不可欠な要素であるといえる。とりわけ海洋でも一部の沿岸生態系で存在が明らかにされているキーストーン種 (優占種ではないにも関わらず群集動態に大きな影響を与える種、例えば Paine, 1969; Estes *et al.*, 1998 など) の特定は環境変動に対する生態系応答を理解する上で極めて有益である。漂泳区生態系では、亜熱帯海域における単細胞性窒素固定ラン藻 (Hewson *et al.*, 2009) や、北海におけるイカナゴ (Frederiksen *et al.*, 2006) が、このキーストーン種に該当する可能性が示唆されているが、海洋の食物網は複雑であり実際に検証された例は少ない。生態系への影響度を定量的に示すために Libralato *et al.* (2006) は、生態系モデル (Ecopath with Ecoism) の解析により様々な海域の生態系についてキーストーングループの特定を試み、鯨類、シャチ、アザラシ、サメ類、海鳥、ウミガメ、イカ類、小型浮魚類、オキアミ類、動物プランクトン、植物プランクトン等、様々な栄養段階に属する種 (グループ) が生態系毎にキーストーン種 (グループ) となっている可能性を示唆している。近年、漂泳区のような3次元的环境は、陸上生態系のような2次元的环境に比べ、餌生物との遭遇率が高い一方で、安定性を欠き

やすく、結果として複数種の共存を可能にしていることが示された (Pawar *et al.*, 2012)。このような生態系は、トップダウンコントロールの影響を受けやすい傾向があるとされ (Shurin *et al.*, 2006)、漂泳区生態系において栄養段階の上位に位置する非優占種の役割は従来考えられているよりも大きい可能性がある。また量的に少ない生物が群集動態の鍵を握るという意味では、寄生者 (Hatcher *et al.*, 2008) や有毒物質をもつ種 (Zimmer and Ferrer, 2007) もキーストーン種となる可能性があり、直接的な捕食-被捕食関係以外の観点からも非優占種の重要性について吟味が必要である。

リコメンデーション

- ・非優占種の分布、生活史研究を通じた生存メカニズムの解明
- ・食物網内における非優占種の機能 (食性、捕食者) の解明
- ・現場データおよびモデル解析に基づくキーストーン種の特定

2.6 多様性と生物間相互作用

「生物多様性」とは、いわゆる「種」を区別する境界線を越えた、個々の生物間の相互作用までも含めた生命体の集まり全体を指す。“The Paradox of the Plankton” (Hutchinson, 1961) という言葉に代表されるように、漂泳生態系は Local diversity の高さによって特徴づけられる。一度のネット採集や採水試料中に多くの種が出現するプランクトンの研究は、必然的に生物間の相互作用を重視する群集生態学として取り組むべき課題であるといえるが、直接観察の機会が乏しい漂泳区の生物の種間関係に関する知見は限られている。例えば漂泳区生態系の物質循環、食物網を支配する最も重要な相互作用である捕食-被捕食関係においてさえ、食性や餌料選択性に関する知見は一部の優占種に限定され、群集動態の鍵となる餌料をめぐる競合関係についても十分に解明されていない。

漂泳区食物連鎖は、小型の基礎生産者を起点とするため、原則としてサイズに依存した生食連鎖系が優勢であると考えられているが、実際のところ我々はその他の

関係、例えばサイズに依存しない捕食-被捕食関係や寄生・共生関係等を介した食物連鎖が、どの程度の重要度をもっているのかを判断するための知見を十分に持ち合わせていないことも事実である。例えば、地中海の研究例では、寄生性渦鞭毛藻 *Syndinium turbo* がカイアシ類 *Paracalanus parvus* 成体雌日間死亡原因の 8-15% を占め、個体群動態や物質循環に寄生者が一定の役割を果たしている事が示唆されている (Skovgaard and Saiz, 2006)。近年、プランクトン群集内で、捕食以外の要因で死亡する個体の存在が物質循環に果たす役割について注目が集まっており (Elliott *et al.*, 2010; Sampei *et al.*, 2012; Tang and Elliott, 2013)、この点からも今後寄生者の研究の重要性はさらに高まると考えられる。動物プランクトンの死骸や尾虫類ハウスは、いわゆるマリンスノーを形成し、分解・沈降のプロセスを経て下層へ移出すると一般に考えられているが、これを直接カイアシ類が利用している証拠が最近報告されており (Möller *et al.*, 2012; Lombard *et al.*, 2012)、研究が進めば今後微生物環とのリンクを含め腐食連鎖系と生食連鎖系の相互作用についても見直しが必要になるだろう。クラゲ類や浮遊性被囊類等のゼラチナス動物プランクトンをめぐる種間関係についても更なる吟味が必要である。これら動物群は、利用できる餌料の種やサイズの幅が広く成長が早い一方で、これらを積極的に利用する捕食者が少ないため時として大增殖する。このためゼラチナス動物プランクトンを経由する食物網は一般に生食連鎖からのエネルギーや物質の漏出 (leakage) であり (Gonzalez *et al.*, 2004)、魚類生産に繋がらない食物網の行き止まり (dead end) であると見なされている (Varity and Smetacek, 1996)。ゼラチナス動物プランクトンには、多くの寄生・共生種が存在していることが知られているが、その関係は一部が明らかにされているに過ぎず (Heron, 1973; Madin and Harbison, 1977; Browne and Kingsford, 2005; Ohtsuka *et al.*, 2009)、食物網内における重要性についてもほとんど評価されていない。近年、魚類や大型動物の餌料や隠れ家としてのゼラチナス動物プランクトンの役割が注目されているが (Purcell and Arai, 2001; Arai, 2005)、より小型の生物群との相互作用についても研究が進展する事が期待される。このような関係の評価が進む事で、現在一般的な概

念となっている「サイズに依存した生食連鎖系」の相対的な重要性が明らかになると同時に、海洋食物網、物質循環の真の姿が浮き彫りになるはずである。

さらに、直接の捕食-被捕食関係にない個体間においても、化学物質、物理震動、光刺激等を介した同種・異種間での個体間相互作用は、交尾相手探索 (Kjørboe and Bagøien, 2005; Ceballos and Kjørboe, 2011; Widder, 2010) や植物-動物間での捕食者忌避・殺傷作用 (Selander *et al.*, 2006; Pondaven *et al.*, 2007; Tang *et al.*, 2008; Selander *et al.*, 2011; Berge *et al.*, 2012), 動物プランクトンの集群形成 (Ambler, 2002) 等に影響を与えていることが近年次々と明らかになってきている。このような特定の二種間の相互作用は、それらの種に関係するその他の多くの種にも影響を与え、結果として生態系内における群集動態や物質循環を左右する可能性があり今後更なる知見の蓄積が望まれる。

このように、これまで定量的に評価されていない相互作用を通じた生物過程を吟味することは、新たな機能群の発見に繋がる可能性を秘めると同時に、プランクトン群集の多様性を説明し、食物網構造、物質循環を正確に理解する上で鍵となると考えられる。具体的なアプローチとして、安定同位体比や分子生物学的手法、機能形態学等を用いた相互的な栄養段階・食物網構造の解析 (Aita *et al.*, 2011; 濱・柳, 2007; Suzuki *et al.*, 2006; Wada *et al.*, 2012; Sano *et al.*, 2013), ビデオプランクトンレコーダーや映像による水柱内での行動解析 (Kjørboe, 2007; Möller *et al.*, 2012), 微量の分泌物や微細な生息環境を測定できる化学分析・測定技術等の開発等は生物間相互作用の理解に大きく寄与すると考えられ、研究の発展が期待される。

リコメンデーション

- 安定同位体比や分子生物学的手法に機能形態学や行動解析等を併せた総合的な栄養段階・食物網構造の解析
- 生食連鎖系の食物網構造の解明、とくに魚類餌料内容、選択性の種レベル解析
- ビデオプランクトンレコーダーや現場、実験室での直接観察による生物間相互作用の定性的知見の蓄積

3. 海洋生物多様性と地球システム

3.1 気候変動による影響と気候へのフィードバック

プランクトン生態系は、人為的な温室効果ガスの放出とそれに伴った気候変動によって影響を受けていると考えられている。例えば、極域では水の減少による極域生態系の変化が報告されているが、温暖化は成層を強化し、それによって下層からの栄養塩供給が減少することによって、プランクトンの量および群集構造が変化したり、季節的なブルームのタイミングが変化したりすることも想定される (Behrenfeld *et al.*, 2006; Edward and Richardson, 2004)。沿岸域では降水量が変化することによって、河川起源の淡水やそれに含まれる栄養塩類が増加あるいは減少して、やはり生物量や群集構造が変化すると考えられる (Yamaguchi *et al.*, 2012)。二酸化炭素そのものの海水への溶解は海水を酸性化させつつあり、炭酸カルシウムの殻を形成する多くの生物群集に影響を与える (Orr *et al.*, 2005)。これらの変化は、当然海洋中の多くの生物群集とそれを構成する種に対して同様に影響をあたえるわけではなく、生物間の相互作用はその影響をさらに複雑化させることは容易に想像される。

一方で、プランクトン生態系自体が、地球の物質循環やエネルギー流に影響を与えていることも知られており、生態系の変化はこれらを変化させ、海洋化学・物理過程や気候・気象にまでフィードバックを与える可能性がある。円石藻類などが生成し、水中から空気中に放出されるジメチルサルファイドが雲核となることで、雲の形成を変化させるという CLAW 仮説 (Charlson *et al.*, 1987) は、プランクトンの気候へのフィードバックを象徴する仮説である。最近では CLAW 仮説単独の重要性は疑問視される (Quinn and Bates, 2011) が、生物が形成する有機物の重要性など雲核形成への生物群集の新たな過程での寄与の可能性も加わり、多様な生物によるフィードバックが想像される。

また、物質循環における生物群集によるフィードバックの重要性については、炭素の循環における沈降粒子によるソフトティッシュポンプ (有機物ポンプ) やハード

ティッシュ（炭酸カルシウム）ポンプなどの生物ポンプの変化の可能性が指摘されている（Ishida *et al.*, 2009）。

またこれらの粒状物起源の移動に加えて、微生物による難分解性溶存有機物の生成による微生物炭素ポンプ（Jiao *et al.*, 2010）も提唱されている。また前章でも述べられたように、窒素の循環における窒素固定、アナモックスなど、機能的に多様な生物種の発見があり、今後これらの多様な生物群が気候変動によってどのように変化し、そこからどうフィードバックがかかるかの説明が必要である。

一方で、植物プランクトンの存在は光エネルギーの鉛直的な分布を変化させ、それによる海洋表層での温度分布の変化が、海洋物理構造や気候・気象にまで影響を与えている可能性も示唆されている（Lewis *et al.*, 1990; Nakamoto *et al.*, 2001; Gnanadesikan *et al.*, 2010）。最近では、藍藻マットの影響など、そこにいる生物群集の挙動による混合層深度への影響についても知見も始めている（Sonntag and Hense, 2011）。生態系内の生物群集は、それぞれ異なった運動性や生存戦略、光学的特性などを持つため、その違いによって海洋物理過程や気候・気象へかかるフィードバックも異なる可能性について今後研究を進める必要がある。このように、気候変動の海洋生態系への影響とそのフィードバックを研究するにあたっては、より完全な生物・化学・物理過程を含んだ大気-海洋-生態系システムの理解が必要であり、生物機能の多様性はその重要な要素となっている。

リコメンデーション

- ・気候変動と生物多様性の変動に関する長期的な知見の蓄積
- ・海洋物理・化学はもとより気候・地球化学分野と生物海洋学との共同研究とモデリングの強化

3.2 複合生態系としての沿岸域

沿岸域は藻場、岩礁、砂浜、河口、干潟、といった多様な生態系を有している地域であり、海底まで日光が届く場所が多いため海域内での基礎生産が盛んであることに加え、落葉など陸上植物に由来する有機物が河川から流入するため、多様で豊富な有機物源を保有する海域で

ある。そのため沿岸域は海の生態系と陸の生態系の境界領域として、通常は陸域あるいは外洋表層域や深海域に生息する多くの生物が沿岸域を産卵場や生活史初期の生息域として利用しており、沿岸域に常在する種のみならず、多くの種の保存に極めて重要な海域となっていると言える。

また、沿岸域では藻場、岩礁、砂浜のような様々な異なる環境が小型生物でも移動できるような極めて近い距離で接して存在していることも多く、このような地域では海流等による物理的接続も当然多いため、これらの生態系間をまたぐ有機物の輸送による生態系の変化が、沿岸生態系の多様性を高めるものともなっている。さらに、前述のように沿岸域で得られた有機物は外洋表層や深海に生息する生物種の維持機構にも深く関わっている。以上のように沿岸生態系は閉じた系として見るものの出来るものではなく、沿岸自体の多様性のみならず、陸上から外洋、深海までつながった系としてとらえて複合的に理解する事が必須である。

陸上生態系において近年、「里山」という概念が定着している。これは、人の居留地に隣接する山林の遷移途上にある植生を人為的に開発して極相に達するのを妨げるにより様々な相の生態系を現出して多様性を高め、生態系サービスを楽しむという考え方である。一方、海洋の沿岸域も里山と同様に人間社会に隣接する多様な生物相を持つ自然地域であるため「里海」という概念が提唱されている（柳, 2006, 2010）。沿岸生態系は外洋域と比較して土木工事などによる地形や環境の変革や漁獲による種組成の改変などの人為的な影響も受けているが、風波による攪乱や海流の離接岸、砂浜の発達や消失、生息生物の世代交代の早さなど、そもそも自然の持っている要因による生態系の改変も大きい。そのため陸上生態系において定義されるような植生の極相という概念は必ずしもなじまないものであり、里山のように人為的な開発がなくとも沿岸域そのものが藻場、岩礁、砂浜、河口、干潟、といった多様な生態系を本来的に維持している地域であると言える。人類社会は長年にわたり多様な生態系を有するこの海域から生態系サービスを受しており（Francis *et al.*, 2011）、沿岸域を海洋の複合生態系としてその生命活動や維持機構を科学的に明らかにしていくことは、地球環境問題に関するアプローチ

において極めて重要なテーマであるといえる (Millennium Ecosystem Assessment, 2007)。また、人為的な影響を受けやすい場であるため、健全な生態系を維持するため必要に応じて生態系に配慮した人為的な管理も検討する必要がある (Pikitch *et al.*, 2004)

この分野の研究は通常生態研究者が対象としている個々の生態系(外洋、干潟、岩礁など)で完結できず、研究対象の異なる研究者間のネットワークが重要となる。例えば、海域生態系における生物多様性損失の定量的評価と将来予測を行うために、海藻場、アマモ場、珊瑚礁、外洋表層域、深海に区分し、生物多様性解析や生物多様性保全のための生態学的・生物学的な重要海域の選定、データベース管理などを行う総合的な研究活動が進められている。また、こうした研究活動を支えるプラットフォームとして、詳細な現場観測を継続的に実施するための小型観測船、連続観測ブイ、係留システムの整備、臨海研究所、実験所の整備、共同利用体制の確立、無人観測装置の開発と利用を推進する必要がある。陸水や陸上生態系も包含した研究ニーズも期待されるので、学会の枠をも超えた研究交流が必要となる。インターネットやSNSなどが発達し、面識のない研究者間でも研究情報の交流が容易になってきたので個々の研究者がこれらの環境を活用すること、また学会や研究機関が率先して多分野の研究交流を促進するようなネット環境の提供やシンポジウムなどを企画していくことが推奨される。

リコメンデーション

- 沿岸域を陸上から外洋、深海までつながった系として複合的にとらえて生物多様性を理解
- 研究対象の異なる研究者間のネットワーク構築と研究交流を推進
- 小型観測船、連続観測ブイ、係留システムの整備等により、詳細な現場観測を継続的に実施
- 臨海研究所、実験所の整備、共同利用体制の確立、無人観測装置の開発と利用を推進

3.3 生物多様性とモニタリング

90年代後半以降さかんになった既存の生物観測データの再解析により、過去数十年における地球規模の気候

変化や、人為起源を含む環境変動の応答と考えられる海洋低次生態系の構造的変化が世界の海洋で浮き彫りになった (IPCC AR4 WG2, 2007)。特に着目すべきは、春季ブルームのタイミングのずれといったフェノロジーの変化と (Edward and Richardson, 2004)、低緯度種の高緯度への分布拡大といった生物地理分布の変化 (Brander *et al.*, 2003; Keister *et al.*, 2011) であり、水温上昇トレンドや海流の周期的変化との関連が示唆されている。それらに伴うプランクトン種組成の変化は、海域の水産資源の餌環境を変化させることにより高次生物生産に影響を与えるのみならず (Beaugrand *et al.*, 2003; Mackas *et al.*, 2007)、生物ポンプ効率の変化を通じて海域の炭素循環にも影響しうる (Beaugrand *et al.*, 2010)。よって、地球環境変化に伴う海洋生態系の応答を正しく評価し、水産資源や二酸化炭素吸収を含む生態系サービスへの影響を見積もるためには、単なるバルクの低次生産量のみならず、質的/構造的変化、つまり機能的生物多様性に着目した生態系の時空間変動メカニズムを理解することが不可欠である。機能的生物多様性とは、生態系内において同様の役割を担う生物群をひとつの機能グループとし、それらグループの構成に基づく多様性を指す。現在海洋生態系は、温暖化に加え、酸性化 (Orr *et al.*, 2005; Dore *et al.*, 2009)、貧酸素化 (Diaz and Rosenberg, 2008; Keeling *et al.*, 2010) に代表される環境ストレスにさらされており、それらと沿岸利用や漁業など直接的な人間活動による影響との複合的ストレスに対し、生物多様性がどのように変化するのかをモニターし、検知するための全球観測システム構築の必要性が高まっている。

現在地球観測イニシアチブ (GEO, IOC-GOOS 等) により、長期的な生態系モニタリングの重要性が国際的に指摘されている。近年物理観測においては、Operational Oceanography のコンセプトのもと Argo システムに代表される観測システムが全球的に展開し、システムチックにデータの蓄積と変動解析が進んできた。生物分野ではこれまで、海域/地方毎に様々な目的/手法で採集された標本やデータの再解析により長期変動研究が進められてきたが、今後の課題はそうしたレトロスペクティブな手法に変わって、いかにして Operational Biogeochemical/Biological Oceanography を展開する

かにある。そうした背景のもと、将来の海洋観測戦略を議論する目的で開催された OceanObs 2009 会合において、指針となるフレームワークが提案され (A Framework for Ocean Observing, <http://unesdoc.unesco.org/images/0021/002112/211260e.pdf>) 最優先で測定すべき生物多様性パラメータ (EBVs: Essential Biodiversity Variables) に関して議論が進められている。具体的な観測アプローチとしては、①広域モニタリング網を構築し、連続観測機器により特定の EBVs を測定する手法と、②学術的に重要と判断される海域毎に時系列定点を設け船舶や係留系を用いて、多数の生物パラメータを現場実験も含め詳細に測定する手法、を組み合わせることにより、多角的で時空間的に高解像度のデータの取得が可能となる。また時空間的に高解像度のデータの取得法として、上記のアプローチに加えて衛星観測も必須である。これまでも海色リモートセンシングによって測定された植物プランクトンの現存量指標であるクロロフィル a 量が利用されている。

上記①②の実施にあたっては、生物パラメータを自動測定しうるセンサーの開発が必須となる。①ではすでに酸素やクロロフィル等のセンサーを搭載した漂流型ブイが開発されているが、加えて機能的多様性変化の検知のため、サイズ・種組成や遺伝子情報指標となるパラメータの現場測定技術の開発が実現すれば、地球環境変動研究に変革をもたらす可能性がある。なお、漂流型ブイは船舶観測と異なり投入後のセンサー精度を直接管理することが困難であるため、データ品質管理手法の確立、および膨大な数のデータを扱うデータ管理システムの構築が必要不可欠であることに注意する必要がある。②においては、係留系設置式の、生物生産・分解速度やフラックス測定センサーのさらなる開発・改良・展開が特に物質循環における生物多様性の役割を定量化する上でキーとなり得る。また、国際的・国内的に限られた原資やインフラストラクチャーを考慮すれば、効率的に広域モニタリングを展開するためには、比較的低コストで汎用性が高く環境に負荷をかけない観測手法の開発にも重点をおくべきであろう。具体的には、自然エネルギーを利用したブイシステムや、調査船の低燃費化なども将来構想に入れるべきであろう。また、衛星観測においては、最近では基礎生産や群集構造の推定も可能になりつつある。

さらに日本では海外にない 250 m 解像度で海色を測定するセンサーが開発されつつあり、沿岸域を含めた空間的に高解像度のモニタリングが期待される。さらに将来的には静止衛星で一日以内の高頻度で観測することも期待される。

地球規模の生態系/多様性モニタリングは、言うまでもなく一国が担うタスクではなく、国際的な枠組みのもと多国間の協力に基づく事業である。よって、上記の全球観測網実現のためには、技術開発のみならず国内外の体制作りが重要となる。日本は海洋科学先進国として、日本周辺海域を含む北太平洋において特にその役割を担うことが期待される。一方で、現在日本沿岸におけるモニタリング観測の現状は縮小傾向であり、既存のプロジェクト継続が危ぶまれる状況にある。一因として、多様で複雑な生態系の観測や研究にかかる金銭的・時間的コストが高いことが挙げられる。また、現状では、各組織が個別の目的/枠組みでモニタリングを実施しているため、データやサンプルの比較や統合的解析が困難であり、海盆～地球規模環境変動との関係は見えにくい。よって、それら個別のモニタリング事業で得たデータを一括して収集、システムチックに解析し迅速にアウトプットを出すための大規模研究プロジェクトの立ち上げ、あるいは生態系モニタリングセンターのような恒常的組織を設立することによって、取得したデータの有効利用が可能となると期待される。

リコメンデーション

- ・広域・連続的に生物過程や多様性の時空間変動を検知するための、生物センサーとそのデータ品質管理手法の開発
- ・上記のセンサーを搭載した自動観測機器および衛星観測による Operational Biological (あるいは Biogeographical) Oceanography の全球的観測網の展開
- ・上記により、効率的な生態系モニタリングを実施するための地域/国際ネットワークの構築

3.4 生態系・生物地球化学統合モデル

生態系における物質循環は、物質とエネルギーの供給に対する個々の生物種の応答 (取り込み, 変質, 排出等)

とそれらの構成種の相互作用によって駆動されている。生態系構造と各構成種の生物量は、他地域からの生物種の侵入、漁業による高次捕食者の減少といった構成種に対する直接的影響に加え、物質やエネルギー供給の変化といった物理・化学環境擾乱によって大きく変化する。人為起源による水温上昇や環境変動および種の絶滅が地球史上稀に見る速度で進んでいる人類世 (anthropocene) において (Crutzen and Stoermer, 2000), 様々な擾乱に対する食物網と物質循環の応答の把握およびその将来予測が科学界に強く求められている。しかし、生態系が極めて多様な種で構成され、それらが複雑な相互関係を持つことが、これら課題への回答を困難にしている。

擾乱に対する生態系応答は非線形であり、個々の生物の生理特性や食物網構造の理解によって食物網動態と物質循環応答の全体像を推定することは困難である (Collie *et al.*, 2004)。そのために、生物を含む生物地球化学循環モデルが用いられてきた。NPZ モデルと呼ばれる生物が2種類のみ (植物プランクトンと動物プランクトン) 表現されたモデルに始まり (Riley, 1946), 多くの栄養塩や生物要素を含む複雑なモデルが構築されている (Kishi *et al.*, 2011)。しかしながら、構成要素の増加は、計算機コストを上昇させるため、その複雑化には限界がある (Anderson, 2010)。一方、生態系構成種をより詳細に記述することによって、生態系構造と擾乱に対する種間関係や収支の変化を理解するためには、Ecopath with Ecosym (EwE) を代表するマスバランスモデルが使われる。EwE は数百の種を表現することが可能であるが、物質の供給変化や大きな物理擾乱に対する応答や、種の分布様式、物質循環の変化の理解には制限が多い (Christensen and Walters, 2004)。

近年盛んに行われた鉄散布等中規模現場環境擾乱実験により、生態系の各構成種および生態系全体の擾乱に対する応答様式の理解が進んだ。これらの中で、非優占種であっても、ある環境においては優占種となったり食物網動態や物質循環を考える上で重要な役割を果たす種の存在が明らかになり、優占種のみを表現するのでは、擾乱に対する生態系応答の予測が困難であることが示された (Yoshie *et al.*, 2005; Saito *et al.*, 2006)。数値モデルにおいてすべての種を表現することは不可能だが、そ

れぞれの生態系における鍵種を把握し、それらの生理学的・生態学的理解を進展させることにより、鍵種またはその機能を数値モデルに組み込んでいくことが必要である。そのためには、時間的に高分解能でより多くの生態系構成種を把握可能な詳細で大規模な現場観測や、飼育・培養実験を進める必要がある。これらの観測・実験にあたっては、新たに開発される各種生物・化学センサーの活用に加え、多数の研究者が乗船可能な大型の海洋調査船の利用が不可欠である。また、近年の分子生物学の発展により、生態系を構成する生物種とその機能の多様性の理解が格段に進むとともに、様々な生物機能が発現し、または機能低下・停止するメカニズムが明らかとなりつつある (e.g., Colbourne *et al.*, 2011)。陸上生態系においては、生物機能の発現機構が温暖化に対する応答予測に用いられている (e.g., Aizawa *et al.*, 2010)。このような生物過程の還元的理解は、大きな環境擾乱に対する生態系応答を推察する上で極めて有用である。さらに、種内における遺伝的特性と多様性の把握は、応答の多様性または個性の理解に繋がり、擾乱に対する生態系の脆弱性と耐性および可塑性、生物種の進化的応答の予測にも重要である。このような生物が持つ機能とその発現メカニズムの遺伝的情報を基としたモデルの開発を進める必要がある。

これらのモデルの多くは、生物が移動能力を持たず、その分布は流動場によって決定されている (Tatebe *et al.*, 2010)。しかし、魚類等移動能力が高い生態系高次の大型生物の動態を理解するためには、遊泳等行動様式モデル化が必要であり、さらに成長に伴う生理パラメータや食性変化の理解を深める必要がある。現在、流動モデルと生物地球化学-低次生態系統合モデルの上で、魚類の成長・回遊を個体毎に再現することが可能になりつつある (Okunishi *et al.*, 2012)。今後、観測・実験結果に基づく数値モデルのパラメータ精度を高め、生態系高次生物の生活史を含む成長・移動の再現および予測を高精度に行うことが可能なモデルを開発することが、生態系全体の擾乱に対する応答の理解や、魚類資源の持続的な利用の観点からも重要である。

人間活動の影響が顕著に表れる沿岸域生態系のモデルには、海底や破碎帯の存在により、外洋域に比べより複雑な機構が加わる。特に、海底における鉛直的に変化が

大きい酸化還元環境、物質の堆積・再懸濁過程、有機物の分解・溶出過程、大気や河川および外洋域（モデル境界）からの影響されやすさ等、モデルを複雑にする要素が外洋域モデルに比べ多い。さらに、外洋域と異なり、沿岸生態系構成種の被食－補食関係には陸上生物と同様の強い選択性が見られる場合も多い。そのため、外洋域生態系のモデリングに比べ、より一層の、目的に応じたモデルの設計が必要となってくる。また、鉛直的に高解像度の水柱モニタリングシステムや堆積物中の化学生物過程をよりよく把握するためのマイクロプローブの開発等による観測技術・体制の強化が、沿岸域における生物地球化学と生態系統合モデルをよりよく発展させるために必要である。

リコメンデーション

- ・鍵種の生理学的・生態学的特性の把握のための、飼育・培養実験および現場観測の強化
- ・生物活動・化学過程把握のための生物・化学センサーの開発と活用
- ・生態系における複雑な変動過程を俯瞰的に把握することを可能とするための、多数の科学者が乗船可能な大型の海洋調査船による観測および大規模現場実験
- ・生物が持つ機能とその発現メカニズムに関する遺伝的情報を基としたモデルの開発
- ・上記によって得られる新たな知見を基盤とした、外洋域および沿岸域に特化した生態系・生物地球化学統合モデルの開発

4. おわりに

本論では、海洋生物及び生態系に関わる海洋学領域の研究において、今後10年間に我々が取り組むべき課題について、「生物多様性」を中心に議論し、それぞれの課題毎に、これまでの研究の経過と現状から将来像を展望し、必要なインフラを含めて今後の研究の方向性について記述した。また、本論では主として研究面での将来構想を論じたが、これらの構想を担う人材育成も重要である。確固たる将来展望を示すことによって、海洋学領域全体での積極的な研究推進を促し、ひいては測器開発や拠点形成等に伴う雇用創出と新たな研究者の参入を促

進することが期待される。

動植物プランクトンの多様性研究においては、その多様性を評価する手法として特定の遺伝子をマーカーとして種を識別するDNAバーコーディング技術の開発とその応用が求められる。例えば太平洋全域の生物地理学的マッピングが可能となれば、浮遊生物の分布パターンやその規定要因、進化についての理解が飛躍的に進展するだろう(2.1, 2.2節)。微生物群集の多様性研究においては、特定の遺伝子マーカーによる多様性評価に加え、シーケンス能力の劇的上昇とコスト低下によってメタゲノミクスやメタトランスクリプトミクスによる機能解析に研究の焦点が移っており、この流れは今後も加速し、炭酸固定、光合成、窒素固定、硝化、脱窒など、生態学的に重要な機能遺伝子の多様性や動態解明が急速に進むと期待される(2.3節)。

ある生態系における物質循環を理解するためには、生態系を構成する優占種の機能や動態を知ることが必要であるが、本邦周辺海域における優占種の生物学的知見がまだまだ不足しており、さらなる研究の推進が必要である。特に、珪藻、円石藻、窒素固定生物の生物学的知見の飛躍的拡充が求められる(2.4節)。また、大規模な攪乱やストレスに対する生態系応答と物質循環の変化を理解するためには、優占種だけでなく、重要な生態学的機能を担うキーストーン種など非優占種の役割や生物間相互作用にも注目してゆく必要があり、ビデオプランクトンレコーダーや現場、実験室での直接観察、安定同位体比や分子生物学的手法に機能形態学や行動解析等を併せた総合的な栄養段階・食物網構造の解析が鍵となる(2.5, 2.6節)。

沿岸域は、多様な生態系を有する場であると同時に、陸域や外洋表層域、深海域に生息する多くの生物の産卵場や生活史初期の生息域として極めて重要な海域である。藻場、岩礁、砂浜のような異なる環境が海流等による物理的接続によって結ばれ、生態系間をまたぐ物質輸送によって高い多様性が維持されている。そのため、生物種の分布と同時に生態系をつなぐ海水の流れや物質の移動を明らかにし、生態系を複合的にとらえて生物多様性を理解することが不可欠となる。また、沿岸域においては、プランクトン生態系とベントス生態系も密接につながっており、ベントス群集の解析も必要であろう。外洋域に

比べ複雑な生態系となる沿岸域研究を促進するためには、異分野研究者間のネットワーク構築と研究交流を推進することが求められる。臨海研究所や臨海実験所、その共同利用体制を整備し、小型観測船、連続観測ブイ、係留システムにより、詳細な現場観測を継続的に実施すること、無人観測装置の開発と利用を推進することなどが期待される(3.2節)。

生態系、多様性モニタリングにおいては、広域かつ連続的に生物過程や多様性の時空間変動を検知するための生物センサーを開発し、これを搭載した自動観測機器による Operational Biological (あるいは Biogeographical) Oceanography を推進することが期待される。生物サイズ及び種組成、遺伝子情報の指標となるパラメータの現場測定技術の開発、係留系設置式の、生物生産分解速度やフラックス測定センサーのさらなる開発と改良、地域-国際ネットワークの構築による全球的観測網の展開などが実現すれば、地球環境変動研究に大きな飛躍をもたらすだろう(3.3節)。

今後の地球温暖化とそれに伴う海洋酸性化や貧酸素化によって、地球上の光合成の半分を担う植物プランクトン群集がどのような影響を受け、それによって様々な海域の生産性はどのように変化するのか。また、植物プランクトンの主要な消費者である動物プランクトン群集への影響、さらには海洋生態系全体への影響はどうなるのか。また、最近ではプランクトン生態系自体が、地球の物質循環やエネルギー流に影響を与えていることも知られており、生態系の変化はこれらを変化させ、海洋化学・物理過程や気候や気象にまでフィードバックを与える可能性が指摘されている(3.1節)。こうした問いへの回答を与えることは、水産資源や海域の持続的利用、海洋保護区設定の他、様々な海洋利用に関わる社会的意志決定にとって極めて重要である。そのためには、海洋における生物多様性の把握と同時に、生物の機能や生物によって代謝される物質の流れを定量的に解析する必要があり、生物分布や生物機能の解析技術に加えて、生物活動によって生じる様々な化学物質のセンシング技術を開発し、多様性を表現できる生態系モデルや物質循環モデルを構築することが期待される。また、魚類等移動能力が高い生態系高次の大型生物の生活史を含む成長・移動の再現および予測を高精度に行うことが可能なモデルを開発する

ことが、生態系全体の擾乱に対する応答の理解や、魚類資源の持続的な利用の観点からも重要である(3.4節)。今後、海洋物理・化学はもちろん気候や地球化学分野と生物海洋学との共同研究とモデリングを強化し、気候変動と生物多様性の変動に関する長期的な知見を蓄積してゆくことが期待される。

本報告書および化学・物理 SG 報告書(神田ら, 2013; 岡ら, 2013)の中で繰り返し述べられているように、今後は物理・化学・生物の分野を横断する研究がますます重要となる。以上述べてきた将来構想を実現するために、必要な体制を整備してゆかなければならないが、すべての課題に共通して必要と考えられるのは、広域かつ連続的で時間的に高分解能な生態系構成種の把握であり、そのための各種センサーの開発である。また、多様な生物種の現場観察や飼育培養実験を進めるためのプラットフォームとして大型の研究船の利用が不可欠である。今後10年の海洋生態系研究の方向性をふまえた次世代の研究船に求められる機能として、従来の調査観測機能に加えて、大規模なプロセス研究のために長期にわたり多数の研究者が利用できる洋上基地としての機能、各種センサーを搭載したプロファイリングフロートやグライダー、係留系などを展開する機能、遺伝子解析からデータ解析まで可能な洋上研究室としての機能が挙げられる。

海洋学における生物を対象とする研究では、食物網動態(生態学)、物質循環(生物地球化学)、地球進化(地球化学)、水産物生産(水産学)といった観点から生物の機能や挙動を理解することを目指す。したがって、海洋学における生物系の人材は、生物学の理解に加え、生態学、分子生物学、海洋化学、海洋物理学、地球化学といった広範な学問に関する理解と知見が必要であり、生態学においては数学の能力まで必要となることが多い。研究手法についても、一般的な生物学的手法に加え、分析化学、リモートセンシング、数値モデリング等、幅広い技術が必要になる場合も多い。従って、これらをすべて習得する必要はないものの、単一の学術分野に比べて教育および研究者としての育成に時間がかかることになる。このような学問分野の特性を踏まえて、現在の単一の学術分野を主体とした教育に加え、多分野の科学についての理解を深める教育によって、より広範な学術分野を見渡せる人材を育成してゆくことが必要である。

謝 辞

本報告書の作成にあたっては、以下の方々（敬称略）から貴重なご助言を頂きました。深く感謝申し上げます：津田敦，池田元美，平田貴文，平譯享

References

- Aikawa, S., M. J. Kobayashi, A. Satake, K. K. Shimizu, and H. Kudoh (2010) : Robust control of the seasonal expression of the Arabidopsis FLC gene in a fluctuating environment. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **107**, 11632–11637.
- Aita, M. N., K. Tadokoro, N. O. Ogawa, F. Hyodo, R. Ishii, S. L. Smith, T. Saino, M. J. Kishi, S.-I. Saitoh, and E. Wada (2011) : Linear relationship between carbon and nitrogen isotope ratios along simple food chains in marine environments. *J. Plankt. Res.*, **33**, 1629–1642.
- Ambler, J. W. (2002) : Zooplankton swarms : characteristics, proximal cues and proposed advantages. *Hydrobiologia*, **480**: 115–164.
- Anderson, T. R. (2010) : Progress in marine ecosystem modelling and the “unreasonable effectiveness of mathematics”, *J. Mar. Sys.*, **81**, 4–11.
- Arai, M. N. (2005) : Predation on pelagic coelenterates : a review. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **85**, 523–536.
- Armbrust, E. V., J. A. Berges, C. Bowler, B. R. Green, D. Martinez, N. H. Putnam, S. Zhou, A. E. Allen, K. E. Apt, M. Bechner, M. A. Brzezinski, B. K. Chahal, A. Chiovitti, A. K. Davis, M. S. Demarest, J. C. Detter, T. Glavina, D. Goodstein, M. Hadi, U. Hellsten, M. Hildebrand, B. D. Jenkins, J. Jurka, V. V. Kapitonov, N. Kroger, W. W. Y. Lau, T. W. Lane, F. W. Larimer, J. C. Lippmeier, S. Lucas, M. Medina, A. Montsant, M. Obornik, M. S. Parker, B. Palenik, G. Pazour, P. M. Richardson, T. A. Ryneanson, M. A. Saito, D. C. Schwartz, K. Thamatrakoln, K. Valentin, A. Vardi, F. P. Wilerson, and D. S. Rokhsar (2004) : The genome of the diatom *Thalassiosira pseudonana* : Ecology, evolution, and metabolism. *Science*, **306**, 79–86.
- Azam, F., T. Fenchel, J. G. Field, J. S. Gray, L. A. Meyer-Reil, and F. Thingstad (1983) : The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **10**, 257–263.
- Azam, F. and F. Malfatti (2007) : Microbial structuring of marine ecosystems. *Nat. Rev. Microb.* **5**, 782–791.
- Beaugrand, G., K. M. Brander, J. A. Lindley, S. Souissi, and P. C. Reid (2003) : Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. *Nature*, **426**, 661–664.
- Beaugrand, G., M. Edwards, and L. Legendre (2010) : Marine biodiversity, ecosystem functioning, and carbon cycles. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **107**, 10120–10124.
- Behrenfeld, M. J., R. T. O'Malley, D. A. Siegel, C. R. McClain, J. L. Sarmiento, G. C. Feldman, A. J. Milligan, P. G. Falkowski, R. M. Letelier, and E. S. Boss (2006) : Climate-driven trends in contemporary ocean productivity. *Nature* **444**, 752–755. doi:10.1038/nature05317.
- Berge, T., L. K. Poulsen, M. Moldrup, N. Daugbjerg, and P. J. Hansen (2012) : Marine microalgae attack and feed on metazoans. *The ISME Journal* **6**, 1926–1936.
- Boyce, D. G., M. R. Lewis, and B. Worm (2010) : Global phytoplankton decline over the past century. *Nature*, **466**, 591–596.
- Brander, K.M., R. R. Dickson, and M. Edwards (2003) : Use of Continuous Plankton Recorder information in support of marine management : applications in fisheries, environmental protection, and in the study of ecosystem response to environmental change. *Prog. Oceanogr.*, **58**, 175–191.
- Browne, J. G., M. J. Kingsford (2005) : A commensal relationship between the scyphozoan medusae *Catostylus mosaicus* and the copepod *Paramacrochiron maximum*. *Mar. Biol.*, **146**, 1157–1168.
- Bucklin, A., S. Nishida, S. Schnack-schiel, P.H. Wiebe, D. Lindsey, R.J. Machida and N.J. Copley (2010) : A census of zooplankton of the global ocean. p. 247–265. In *Life in the World's Oceans*, edited by A.D. McIntyre, Oxford U.K., Blackwell Pub. Ltd.,
- Cardinale, B. J. (2011) : Biodiversity improves water quality through niche partitioning. *Nature*, **472**, 86–89.
- Ceballos, S., and T. Kjørboe (2011) : Senescence and Sexual Selection in a Pelagic Copepod. *PLoS ONE*, **6**, e18870.
- Charlson, R. J., J. E. Lovelock, M. O. Andreae, and S. G. Warren (1987) : Oceanic phytoplankton, atmospheric sulphur, cloud albedo, and climate. *Nature*, **326**, 655–661.
- Christensen, V., and Walters, C. J. (2004) : Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecol. Model.*, **172**, 109–139.
- Colbourne, J. K., et al. (2011) : The ecoresponsive genome of *Daphnia pulex*. *Science*, **331**, 555–561.
- Collie, J., K. Richardson, and J. H. Steele (2004) : Regime shifts : can ecological theory illuminate the mechanisms? *Prog. Oceanogr.* **60**, 281–302
- CoML report (2010) : First census of marine life, Highlight of a decade of discovery.
- Corcoran A. A., and W. J. Boeing (2012) : Biodiversity Increases the Productivity and Stability of Phytoplankton Communities. *PLoS ONE*, **7**, e49397.
- Crutzen, P. J., and E. F. Stoermer (2000) : “The ‘Anthropocene’”. *Global Change Newsletter* **41**, 17–18.
- DeLong, E. F. (2007) : Modern microbial seascape. *Nat. Rev. Microb.* **5**, 755–757.
- Diaz, R. J. and R. Rosenberg (2008) : Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems. *Science*, **329**, 926–928.
- Dore, J. E., R. Lukas, D. W. Sadler, M. J. Church, and D. M. Karl (2009) : Physical and biogeochemical modulation of ocean acidification in the central North Pacific. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **106**, 12235–12240
- Ebenezer, V., L. K. Medlin, and J. S. Ki (2012) : Molecular detection, quantification, and diversity evaluation of microalgae. *Mar. Biotechnol.*, **14**, 129–142.
- Edwards, M., and A. J. Richardson (2004) : Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature*, **430**, 881–884.
- Eisen, J. A. (2007) : Environmental Shotgun Sequencing : Its Potential and Challenges for Studying the Hidden World of Microbes. *PLoS Biol* **5**, e82. doi:10.1371/journal.pbio.0050082
- Elliott, D. T., C. K. Harris, and K. W. Tang (2010) : Dead in the water: The fate of copepod carcasses in the York River estuary, Virginia.

- Limnol. Oceanogr.* **55**, 1821–1834.
- Estes, J.A., M.T. Tinker, T.M. Williams, and D.F. Doak (1998) : Killer whale predation on sea otters linking oceanic and nearshore ecosystems. *Science*, **282**, 473–476.
- Fehling, J., D. Stoecker, and S. Baldauf (2007) : Photosynthesis and the eukaryote tree of life, p.75–107. In *Evolution of Primary Producers in the Sea*. edited by P. G. Falkowski and A. H. Knoll, Academic Press, Burlington, San Diego, and London.
- Follows, M. J. and S. Dutkiewicz (2011) : Modeling diverse communities of marine microbes. *Annu. Rev. Mar. Sci.*, **3**, 427–451.
- Francis, T. B., P. S. Levin, and C. J. Harvey (2011) : The perils and promise of futures analysis in marine ecosystem-based management. *Marine Policy*. **35**, 675–681.
- Frederiksen, M., M. Edwards, A. J. Richardson, N. C. Halliday, S. Wanless (2006) : From plankton to top predators: bottom-up control of a marine food web across four trophic levels. *J. Animal Ecol.*, **75**, 1259–1268.
- Gnanadesikan, A., K. Emanuel, G. A. Vecchi, W. G. Anderson, and R. Hallberg (2010) : How ocean color can steer Pacific tropical cyclones. *Geophysic. Res. Lett.*, **37**, L18802, doi:10.1029/2010GL044514.
- González, H. E., R. Giesecke, C. A. Vargas, M. Pavez, J. Iriarte, P. Santibáñez, L. Castro, R. Escribano, and F. Pagés (2004) : Carbon cycling through the pelagic foodweb in the northern Humboldt Current off Chile (23°S). *ICES Journal of Marine Science*, **61**: 572–584.
- 濱 健夫・柳 勝美 (2007) : 海洋物質循環の研究における安定同位体トレーサ法の利用. *RADIOISOTOPES*, **56**, 543–551.
- Hashioka, M. Noguchi-Aita, and Y. Yamanaka (2011) : Synoptic relationships quantified between surface Chlorophyll-a and diagnostic pigments specific to phytoplankton functional types. *Biogeosciences*, **8**, 311–327.
- Hatcher, M. J., J. T. A. Dick, A. M. Dunn (2008) : A keystone effect for parasites in intraguild predation? *Biology Letters*, **4** : 534–537.
- Heron, A. C. (1973) : A specialized predator-prey relationship between the copepod *Sapphirina angusta* and the pelagic tunicate *Thalia democratica*. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **53**, 429–435.
- Hewson, I., R. S. Poretsky, R. A. Beinart, A. E. White, T. Shi, S. R. Bench, P. H. Moisaner, R. W. Paerl, H. J. Tripp, J.P. Montoya, M. A. Moran, J. P. Zehr (2009) : In situ transcriptomic analysis of the globally important keystone N₂-fixing taxon *Crocophaera watsonii*. *ISME J.* **3**: 681–631.
- Hirata, T., N. Hardman-Mountford, R. Brewin, J. Aiken, R. Barlow, K. Suzuki, T. Isada, E. Howell, T. Hashioka, M. Noguchi-Aita, and Y. Yamanaka (2011) : Synoptic relationships quantified between surface Chlorophyll-a and diagnostic pigments specific to phytoplankton functional types. *Biogeosciences*, **8**, 311–327.
- Hutchinson, G. E. (1961) : The pradox of the plankton. *Amer. Naturalist*, **95**, 137–145.
- Ikeda, T., N. Shiga, and A. Yamaguchi (2008) : Structure, biomass distribution and trophodynamics of the pelagic ecosystem in the Oyashio region, western subarctic Pacific. *J. Oceanogr.*, **64**, 339–354.
- Imai, K., Y. Nojiri, N. Tsurushima, and T. Saino (2002) : Time series of seasonal variation of primary productivity at station KNOT (44 degrees N, 155 degrees E) in the sub-arctic western North Pacific. *Deep-Sea Res.*, **49**, 24–25.
- IPCC AR4 WG2 (2007) : Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability, Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, edited by M. L. Parry, O. F. Canziani, J. P. Palutikof, P. J. van der Linden, and C. E. Hanson. Cambridge University Press, ISBN 978-0-521-88010-7.
- Ishida, H., Y. W. Watanabe, J. Ishizaka, T. Nakano, N. Nagai, Y. Watanabe, A. Shimamoto, Maeda, and M. Magi (2009) : Possibility of recent changes in vertical distribution and size composition of chlorophyll-a in the western North Pacific region. *J. Oceanogr.*, **65**, 179–186.
- Ishii, S., K. Tago, K. Senoo (2010) : Single-cell analysis and isolation for microbiology and biotechnology: methods and applications. *Appl. Microb. Biotech.* **86**, 1281–1292.
- Jiao N, G. J. Herndl, D. A. Hansell, R. Benner, G. Kattner, S. W. Wilhelm, D. L. Kirchman, M. G. Weinbauer, T. Luo, F. Chen and F. Azam (2010) : Microbial production of recalcitrant dissolved organic matter: Long-term carbon storage in the global ocean. *Nat. Rev. Microbiol.*, **8**, 593–599.
- 神田 穰太・石井 雅男・小川 浩史・小笠 恒夫・小畑 元・川合 美千代・鈴木 昌弘・本多 牧生・山下 洋平・渡邊 豊 (2013) : 海洋学の10年展望(Ⅱ) ー日本海洋学会将来構想委員会化学サブグループの議論からー. 海の研究, **22**, 219–251.
- Keeling, R. F., A. Körtzinger, and N. Gruber (2010) : Ocean deoxygenation in a warming world. *Annual Review of Marine Science*, **2**, 199–229.
- Keister, J.E., E. D'Irenzo, C. A. Morgan, V. Combes, and Peterson, W.T. (2011) : Zooplankton species composition is linked to ocean transport in the Northern California Current. *Global Change Biology*, **17**, 2498–2511.
- Kjørboe, T., and E. Bageøien (2005) : Motility patterns and mate encounter rates in planktonic copepods. *Limnol. Oceanogr.*, **50**, 1999–2007.
- Kjørboe, T. (2007) : The Sea Core Sampler: a simple water sampler that allows direct observations of undisturbed plankton. *J. Plankt. Res.*, **29**, 545–552.
- Kjørboe, T. (2011) : How zooplankton feed : mechanisms, traits and trade-offs. *Biol. Rev.*, **86**, 311–339.
- Kishi, M.J., D.L. Eslinger, M. Kashiwai, B. A. Megrey, D. M. Ware, F. E. Werner, M. Aita-Noguchi, T. Azumaya, M. Fujii, S. Hashimoto, D. Huang, H. Iizumi, Y. Ishida, S. Kang, G. A. Kantakov, H.-C. Kim, K. Komatsu, V. V. Navrotsky, S. L. Smith, K. Tadokoro, A. Tsuda, O. Yamamura, Y. Yamanaka, K. Yokouchi, N. Yoshie, J. Zhang, Y. I. Zuenko, and V. I. Zvansky (2007) : NEMURO - A lower trophic level model for the North Pacific marine ecosystem. *Ecol. Model.*, **202**, 12–25.
- Kishi, M. J., S.-I. Ito, B. A. Megrey, K. A. Rose, and F. E. Werner (2011) : A review of the NEMURO and NEMURO.FISH models and their application to marine ecosystem investigations. *J. Oceanogr.*, **67**, 3–16
- Kitajima, S., K. Furuya, F. Hashihama, S. Takeda, and J. Kanda (2009) : Latitudinal distribution of diazotrophs and their nitrogen fixation in the tropical and subtropical western North Pacific. *Limnol. Oceanogr.*, **54**, 537–547.

- Kosobokova, K. N., R. R. Hoperft (2010) : Diversity and vertical distribution of mesozooplankton in the Arctic's Canada Basin. *Deep-Sea Res. II*, **57** : 96–110.
- Kuriyama, M., and S. Nishida (2006) : Species diversity and niche-partitioning in the pelagic copepods of the family *Scolecitrichidae* (Calanoida). *Crustaceana*, **79**, 293–317. DOI:10.1163/156854006776759554
- Lewis, M., A. M. E. Car, G. C. Feldman, W. Esaias, and C. McClain (1990) : Influence of penetrating solar radiation on the heat budget of the equatorial Pacific ocean. *Nature*, **347**, 543–545.
- Libralato, S., V. Christensen, and D. Pauly (2006) : A method for identifying keystone species in food web models. *Ecological Modeling*, **195**, 153–171.
- Liu, H., I. Probert, J. Uitz, H. Claustre, S. Aris-Brosou, M. Frada, F. Not, and C. de Vargas (2009) : Extreme diversity in noncalcifying haptophytes explains a major pigment paradox in open oceans. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **106**, 12803–12808.
- Lombard, F., M. Koski, and T. Kiørboe (2012) : Copepods use chemical trails to find sinking marine snow aggregates. *Limnol. Oceanogr.*, **58**, 185–192.
- Mackas, D.L., S. D. Batten, and M. Trudel (2007) : Effects on zooplankton of a warming ocean : recent evidence from the North-east Pacific. *Progress in Oceanography*, **75**, 223–252.
- Machida, R.J., M.U. Miya, M. Nishida, and S. Nishida (2009) : Molecular phylogeny and evolution of the pelagic copepod genus *Neocalanus* (Crustacea: Copepoda). *Mar. Biol.*, **148**, 1071–1079
- Madin, L. P., G. R. Harbisson (1977) : The association of amphipoda Hyperiidea with gelatinous zooplankton associated with Salpidae. *Deep-Sea Res.* **24**, 449–463.
- McGowan, J. A. (1971) : Oceanic biogeography of the Pacific. p.3–74. In *The Micropaleontology of Oceans*, edited by B. M. Funnell and W. R. Riedell, Cambridge U.K., Cambridge Univ. Press.
- McGowan, J. A., and P. A. Waker (1979) : Structure in the copepod community of the North Pacific central gyre. *Ecological Monographs*, **49**, 195–226.
- Millennium Ecosystem Assessment (2007) : 『国連ミレニアム エコシステム評価 生態系サービスと人類の将来』, 横浜国立大学 21世紀 COE 翻訳委員会責任翻訳, オーム社, 241pp.
- Möller, K. O., M. St. John, A. Temming, J. Floeter, A. F. Sell, J.-P. Herrmann, and C. Möllmann (2012) : Marine snow, zooplankton and thin layers : indications of a trophic link from small-scale sampling with the Video Plankton Recorder. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **468**, 57–69.
- Mora, C., D. P. Tittensor, S. Adl, A. G. B. Simpson, and B. Worm (2011) : How Many Species Are There on Earth and in the Ocean? *PLoS Biol.* **9**, e1001127.
- Nakamoto, S., S. P. Kumar, J. M. Oberhuber, J. Ishizaka, K. Muneyama, and R. Frouin (2001) : Response of the equatorial Pacific to chlorophyll pigment in a mixed layer isopycnal ocean general circulation model. *Geophysic. Res. Lett.*, **28**, 2021–2024.
- Nakata, K., and K. Hidaka (2003) : Decadal-scale variability in the Kuroshio marine ecosystem in winter. *Fish. Oceanogr.*, **12**, 234–244.
- Odum, E. P. (1963) : *Ecology*, Holt, Reinhart and Winston, New York U. S. A., 152pp.
- Ohtsuka, S., K. Koike, D. Lindsay, J. Nishikawa, H. Miyake, M. Kawahara, N. Mujiono, J. Hiromi, and H. Komatsu (2009) : Symbionts of marine medusae and ctenophores. *Plankton Benthos Res.*, **4**, 1–13.
- 岡英太郎・磯辺篤彦・市川香・升本順夫・須賀利雄・川合義美・大島慶一郎・島田浩二・羽角博康・見延庄士郎・早稲田卓爾・岩坂直人・河宮未知生・伊藤幸彦・久保田雅久・中野俊也・日比谷紀之・寄高博行 (2013) : 海洋学の 10 年展望 (I) —日本海洋学会将来構想委員会物理サブグループの議論から—。海の研究, **22**, 191–218.
- Okunishi, T., S. Ito, D. Ambe, A. Takasuka, T. Kameda, K. Tadokoro, T. Setou, K. Komatsu, A. Kawabata, H. Kubota, T. Ichikawa, H. Sugisaki, T. Hashioka, Y. Yamanaka, N. Yoshie, and T. Watanabe (2012) : A modeling approach to evaluate growth and movement for recruitment success of Japanese sardine (*Sardinops melanostictus*) in the western Pacific. *Fish. Oceanogr.*, **21**, 44–57.
- Orr, J. C., V. J. Fabry, O. Aumont, L. Bopp, S. C. Doney, R. A. Feely, A. Gnanadesikan, N. Gruber, A. Ishida, F. Joos, R. M. Key, K. Lindsay, E. Maier-Reimer, R. Matear, P. Monfray, A. Mouchet, R. G. Najjar, G.-K. Plattner, K. B. Rodgers, C. L. Sabine, J. L. Sarmiento, R. Schlitzer, R. D. Slater, I. J. Totterdell, M.-F. Weirig, Y. Yamanaka, and A. Yool (2005) : Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. *Nature*, **437**, 681–686, doi:10.1038/nature04095.
- Paine, R.T. (1969) : A Note on Trophic Complexity and Community Stability. *Amer. Naturalist*, **103**, 91–93.
- Pawar, S., A. I. Delll, and Van M. Savage (2012) : Dimensionality of consumer search space drives trophic interaction strengths. *Nature*, **486**, 485–489.
- Pikitch, E.K., C. Santora, E. A. Babcock, A. Bakun, R. Bonfil, D. O. Conover, P. Dayton, P. Doukakakis, D. Fluharty, B. Heneman, E. D. Houde, J. Link, P. A. Livingston, M. Mangel, M. K. McAllister, J. Pope, and K. J. Sainsbury (2004) : Ecosystem-Based Fishery Management. *Science*. **305**, 346–347.
- Pedoros-Alio, C. (2007) : Dipping into the rare biosphere. *Science* **315**, 192–193.
- Pondaven, P., M. Gallinari, S. Chollet, E. Bucciarelli, G. Sarthou, S. Schultes, and F. Jean (2007) : Grazing-induced changes in cell wall silicification in a marine diatom. *Protist*, **158** : 21–28.
- Ptácnik, R., A. G. Solimini, T. Andersen, T. Tamminen, P. Brettum, L. Lepistö, E. Willén, and S. Rekolainen (2008) : Diversity predicts stability and resource use efficiency in natural phytoplankton communities. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. **105**, 5134–5138.
- Purcell, J. E., and M. N. Arai (2001) : Interactions of pelagic cnidarians and ctenophores with fish: a review. *Hydrobiologia*, **451**, 27–44.
- Quinn P. K. and T. S. Bates (2011) : The case against climate regulation via oceanic phytoplankton sulphur emissions. *Nature*, **480**, 51–56. doi:10.1038/nature1580.
- Raven, J. A. (2010) : Primary production processes, p.358–362. In *The Upper Ocean - A Derivative of Encyclopedia of Ocean Sciences, 2nd Edition*, edited by J. H. Steele, S. A. Thorpe, and K. K. Turekian, Academic Press, London, Burlington, and San Diego.
- Riley, G. A. (1946) : Factors controlling phytoplankton populations on Georges Bank. *J. Mar. Res.*, **6**, 54–73.
- Saito, H., T. Ota, K. Suzuki, J. Nishioka, and A. Tsuda (2006) : Role

- of *Gyrodinium* sp. in the fate of an iron induced mesoscale diatom bloom. *Geophys. Res. Lett.*, **33** L09602.
- Sampei, M., H. Sasaki, A. Forest, and L. Fortier (2012) : A substantial export flux of particulate organic carbon linked to sinking dead copepods during winter 2007–2008 in the Amundsen Gulf (south-eastern Beaufort Sea, Arctic Ocean). *Limnol. Oceanogr.*, **57**, 90–96.
- Sano, M., K. Maki, Y. Nishibe, T. Nagata, S. Nishida (2013) : Feeding habits of mesopelagic copepods in Sagami Bay: Insights from integrative analysis. *Prog. Oceanogr.* **110**, 11–26.
- Scanlan, D. J. and N. J. West (2002) : Molecular ecology of the marine cyanobacterial genera *Prochlorococcus* and *Synechococcus*. *FEMS Microbiol. Ecol.* **40**, 1–26.
- Selander, E., P. Thor, G. Toth, and H. Pavia (2006) : Copepods induce paralytic shellfish toxin production in marine dinoflagellates. *Proc. R. Soc. B*, **273**, 1673–1680.
- Selander, E., H. H. Jakobsen, F. Lombard, and T. Kiørboe (2011) : Grazer cues induce stealth behavior in marine dinoflagellates. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **108**, 4030–4034.
- Shimode, S., Y. Hiroe, K. Hidaka, K. Takahashi, and A. Tsuda (2009) : Life history and ontogenetic vertical migration of *Neocalanus gracilis* (Dana) in the western North Pacific. *Aquatic Biol.*, **7**, 295–306.
- Shurin, J. B. D. S. Gruner, and H. Hillebrand (2006) : All wet or dried up? Real differences between aquatic and terrestrial food webs. *Proc Roy. Soc. B.*, 1–9.
- Skovgaard, A., and E. Saiz (2006) : Seasonal occurrence and role of protistan parasites in coastal marine zooplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **327**, 37–49.
- Sogin, M. L., H. G. Morrison, J. A. Huber, D. M. Welch, S. M. Huse, P. R. Neal, J. M. Arrieta, and G. J. Herndl (2006) : Microbial diversity in the deep sea and underexplored “rare biosphere”. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, **103**, 12115–12120.
- Sonntag, S., and I. Hense (2011) : Phytoplankton behavior affects ocean mixed layer dynamics through biological-physical feedback mechanisms. *Geophysic. Res. Lett.*, **38**, L15610, doi:10.1029/2011GL048205.
- Stahl, P.L., and J. Lundeberg (2012) : Toward the single-hour high-quality genome. *Annu Rev Biochem.*, **81**, 359–378.
- Suzuki, N, K. Murakami, H. Takeyama, and S. Chow (2006) : Molecular attempt to identify prey organisms of lobster phyllosoma larvae. *Fisheries Science*, **72**, 342–349.
- Swingle, W. D., R. E. Blankenship, and J. Raymond (2008) : Insights into cyanobacterial evolution from comparative genomics, p.21–57, In *The Cyanobacteria - Molecular Biology, Genomics and Evolution*, Edited by A. Herrero and E. Flores, Caister Academic Press, Norfolk.
- Takahashi, M., H. Kanazawa, H. Kiyosawa, and J. Ishizaka (2000) : Distribution and non-dominance of large diatoms in planktonic algal communities in the central Pacific Ocean along 175°E. In *Dynamics and characterization of marine organic matter*, edited by N. Handa, E. Tanoue, T. Hama, pp.67–89, Terrapub/Kluwer.
- Tang, K. W., and D. T. Elliott (2013) : Copepod carcasses : occurrence, fate and ecological importance. In *Copepods : Diversity, Habitat and Behavior*, edited by L. Seuront, Nova Science Publishers, Inc. in press
- Tatebe, H., I. Yasuda, H. Saito, and Y. Shimizu (2010) : Horizontal transport of the calanoid copepod *Neocalanus* in the North Pacific: The influences of the current system and the life history. *Deep-Sea Res.*, **57**, 409–419.
- Tett, P. and E. D. Barton (1995) : Why are there about 5000 species of phytoplankton in the sea? *J. Plank. Res.*, **17**, 1693–1704.
- Thomas, M. K., C. T. Kremer, C. A. Klausmeier, and E. Litchman (2012) : A global pattern of thermal adaptation in marine phytoplankton. *Science*, **338**, 1085–1088.
- Tsuda, A., S. Takeda, H. Saito, J. Nishioka, Y. Nojiri, I. Kudo, H. Kiyosawa, A. Shiimoto, K. Imai, T. Ono, A. Shimamoto, D. Tsumune, T. Yoshimura, T. Aono, A. Hinuma, M. Kinugasa, K. Suzuki, Y. Sohrin, Y. Noiri, H. Tani, Y. Deguchi, N. Tsurushima, H. Ogawa, K. Fukami, K. Kuma and T. Saino (2003) : A mesoscale iron enrichment in the western subarctic Pacific induces large centric diatom bloom. *Science*, **300**, 958–961.
- Verity, P. G., and V. Smetacek (1996) : Organism life cycles, predation, and structure of marine pelagic ecosystems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **130**, 277–293.
- Wada, E., K. Ohki, S. Yoshikawa, P. L. Parker, C. Van Baalen, G. I. Matsumoto, M. N. Aita, and T. Saino (2012) : Ecological aspects of carbon and nitrogen isotope ratios of cyanobacteria. *Plankt. Benthos Res.*, **7**, 135–145.
- Widder, E. A. (2010) : Bioluminescence in the Ocean: origins of biological, chemical, and ecological diversity. *Science*, **328**, 704–708.
- Worden, A. Z., J. Janouskovec, D. McRose, A. Engman, R. M. Welsh, S. Malfatti, and S. G. Tringe, and P. J. Keeling (2012) : Global distribution of a wild alga revealed by targeted metagenomics. *Curr. Biol.*, **22**, R675–R677.
- Worm, B., E. B. Barbier, N. Beaumont, J. E. Duffy, C. Folke, B. S. Halpern, J. B. C. Jackson, H. K. Lotze, F. Micheli, S. R. Palumbi, E. Sala, K. A. Selkoe, J. J. Stachowicz, and R. Watson (2006) : Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science*, **314**, 787–790.
- Yamaguchi, H., H.-C. Kim, Y. B. Son, S. W. Kim, K. Okamura, Y. Kiyomoto, and J. Ishizaka (2012) : Seasonal and summer interannual variations of SeaWiFS chlorophyll a in the Yellow Sea and East China Sea, *Prog. Oceanogr.*, **105**, 22–29.
- 柳哲雄 (2006) : 里海論, 恒星社厚生閣, 102pp
- 柳哲雄 (2010) : 里海創生論, 恒星社厚生閣, 160pp
- Yilmaz, P., J. A. Gilbert, R. Knight, L. Amaral-Zettler, I. Karsch-Mizrachi, G. Cochrane, Y. Nakamura, S.-A. Sansone, F. O. Glockner, and D. Field (2011) : The genomic standards consortium: bringing standards to life for microbial ecology. *ISME J.*, **5**, 1565–1567.
- Yoshie, N., M. Fujii, and Y. Yamanaka (2005) : Ecosystem changes after the SEEDS iron fertilization in the western North Pacific simulated by a one-dimensional ecosystem model, *Prog. Oceanogr.*, **64**, 283–306.
- Zehr, J. P., J. B. Waterbury, P. J. Turner, J. P. Montoya, E. Omoregie, G. F. Steward, A. Hansen, and D. M. Karl (2001) : Unicellular cyanobacteria fix N₂ in the subtropical North Pacific Ocean. *Nature*, **412**, 635–638.
- Zimmer, R. K., R. P. Ferrer (2007) : Neuroecology, chemical defense, and the keystone species concept. *Biol. Bull.* **213**, 208–225.

Decadal Vision in Oceanography (III)

—Discussions in the biological oceanography subgroup of the future planning committee, The Oceanographic Society of Japan—

Koji Hamasaki^{1**}, Joji Ishizaka², Hiroaki Saito³, Hiroya Sugisaki⁴,
Koji Suzuki⁵, Kazutaka Takahashi⁶ and Sanae Chiba⁷

Abstract

Progress in oceanographic research in the past decade is reviewed and future directions and required infrastructures in the Japanese oceanographic research in the next decade are discussed, mainly from the biological oceanographic perspective. Particularly, we chose “Biodiversity” as the best keyword representing the nature of biological oceanography and marine biology, and discussed important issues in the study of biodiversity and its relation to the Earth system. In the study of biodiversity, important issues to reveal are the diversity of phytoplankton, zooplankton and microbial communities, biology of key species, the role of minor species and biological interaction. In the study of relationship between biodiversity and the Earth system, important issues are the effect of climate change and feedbacks to the climate, integrated ecosystems in the coastal area, monitoring biodiversity, and integrated ecosystem-biogeochemical models.

Key words: Oceanography, Future Planning, Biodiversity, Research Infrastructure

(Corresponding author’s e-mail address: hamasaki@aori.u-tokyo.ac.jp)

(Received 29 May 2013; accepted 13 July 2013)

(Copyright by the Oceanographic Society of Japan, 2013)

1 Atmosphere and Ocean Research Institute, The University of Tokyo, 2 Hydrospheric Atmospheric Research Center, Nagoya University, 3 Tohoku National Fisheries Research Institute, Fisheries Research Agency, 4 Headquarters, Fisheries Research Agency, 5 Graduate School of Environmental Science, Hokkaido University, 6 Graduate School of Agricultural and Life Sciences, The University of Tokyo, 7 Research Institute for Global Change, Japan Agency of Marine-Earth Science and Technology

** Atmosphere and Ocean Research Institute, The University of Tokyo, 5-1-5 Kashiwanoha, Kashiwa, Chiba 277-8564, Japan